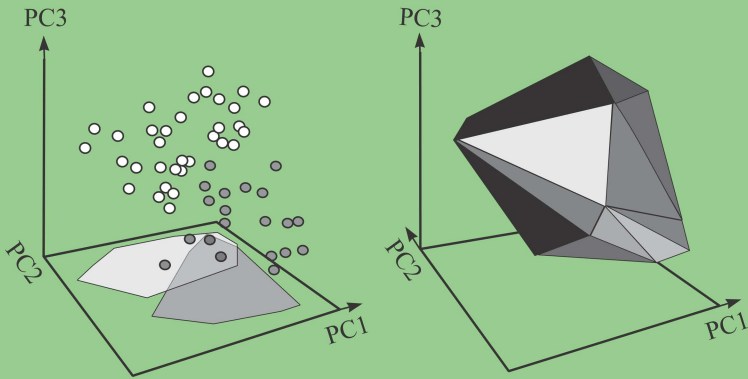


А. Г. Васильев

Концепция морфониши и эволюционная экология



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт экологии растений и животных

А.Г. Васильев

КОНЦЕПЦИЯ МОРФОНИШИ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2021

УДК 575.21:574.38
ББК 28.04+28.080.1
В19

Васильев А.Г. Концепция морфониши и эволюционная экология. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 315 с.

В монографии обсуждается структура направлений современной эволюционной экологии и признаковой экологии (trait-based ecology). Предложена эволюционно-экологическая концепция морфониши (morphoniche) как части многомерной экологической ниши, характеризующая пределы фенотипической пластичности особей, ценопопуляций и таксоценов в общем морфопространстве. Феном рассматривается как первичная экологическая и индивидуальная морфологическая ниша особи, ее динамически преобразующаяся в онтогенезе морфофункциональная оболочка, обеспечивающая автономность, целостность и устойчивость морфоструктур, обмен веществ как внутри нее, так и с окружающей средой. Феном — мультифункциональный исторически формирующийся «биоинструмент», выполняющий в популяции и сообществе необходимые экологические функции, главным образом трофические, репродуктивные, и средообразующие. Геометрическая морфометрия позволяет соотнести морфониши особей, ценопопуляций и таксоценов в общем морфопространстве, оценить их сопряженные морфогенетические реакции на влияния аут- и синэкологических факторов. Рассмотрены примеры соотношения объемов индивидуальных, популяционных, видовых и ценоотических реализованных и потенциальных морфониш в морфопространстве. Предложены методы оценки индексов адаптивного модификационного потенциала — *АМР*, оптимальности реализованной морфониши — *RMO*, эволабильности — *Evb*, коэффициента перекрытия морфониш — *MOC*, доли влияния внешнего (*ExtFltr*) и внутреннего (*IntFltr*) экологических фильтров на сообщество, благоприятности условий развития и риска возникновения в регионе биоценотического кризиса при исчерпании *АМР*. Рассмотрен вероятный эпигенетический механизм быстрого симпатрического формообразования и становления таксоцена. Книга представляет интерес для экологов, эволюционистов, морфологов, преподавателей, аспирантов, студентов и магистрантов биологических факультетов университетов, а также широкого круга читателей, для которых важны проблемы быстрой эволюции биотических сообществ и разработка методов биологического мониторинга. — Табл. 9. Рис. 54. Библ. 578 назв.

Ответственный редактор

доктор биологических наук, профессор В.Л. Вершинин

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор В.М. Ефимов

доктор биологических наук, доцент Г.В. Оленев

**Монография выполнена в рамках государственного задания
AAAA-A19-119031890087-7**

Института экологии растений и животных УрО РАН

© ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН, 2021

© А.Г. Васильев, текст, иллюстрации, 2021

© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2021

ISBN 978-5-907372-53-5

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE
URAL BRANCH
Institute of Plant and Animal Ecology

A.G. Vasil'ev

**CONCEPTION OF MORPHONICHE
AND EVOLUTIONARY ECOLOGY**

KMK Scientific Press

Moscow ❖ 2021

Vasil'ev A.G. Conception of Morphoniche and Evolutionary Ecology. Moscow: KMK Sci. Press, 2021. 315 p. Tabl. 9, Ill. 54, Bibl. 580.

The monograph discusses the structure of the directions of modern evolutionary ecology and trait-based ecology. The author proposes evolutionary-ecological concept of morphoniche as part of a multidimensional ecological niche that characterizes the limits of the phenotypic plasticity of individuals, coenopopulations, and taxocenes in the general morphospace. The phenome is considered as the primary ecological and individual morphological niche of an individual, its morphofunctional scape dynamically transforming in ontogenesis, providing autonomy, integrity and stability of morphological structures, metabolism both within it and with the environment. Phenome is a multifunctional historically formed “bio-tool” that performs the necessary ecological functions in the population and community, mainly trophic, reproductive, and environment-forming. Geometric morphometrics allows us to correlate the morphoniches of individuals, coenopopulations, and taxocenes in the general morphospace, and to evaluate their conjugate morphogenetic responses to the effects of aut- and synecological factors. Examples of the ratio of the volumes of individual, population, species, and coenotic realized and potential morphoniches in the morphospace are considered. Methods for evaluating the indices of adaptive modification potential (*AMP*), optimality of implemented morphoniche (*RMO*), evolvability (*Evb*), morphoniche overlap coefficient (*MOC*), the share of the influence of external (*ExtFiltr*) and internal (*IntFiltr*) environmental filters on the community, the favorable development conditions and the risk of a biocenotic crisis in the region when *AMP* is exhausted are proposed. The probable epigenetic mechanism of rapid sympatric formation of the taxocene is considered.

The book is of interest to ecologists, evolutionists, morphologists, teachers, post-graduates, students and undergraduates of biological faculties of universities, as well as a wide range of readers who are interested in the problems of rapid evolution of biotic communities and the development of methods of biological monitoring.

Editor-in-chief: *Prof. V.L. Vershinin*

Reviewers:

Prof. V.M. Efimov

Prof. G.V. Olenev

***The book was supported by under state contract with the Institute Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences
(no. AAAA-A19-119031890087-7)***

*Светлой памяти нашей дорогой
безвременно ушедшей дочери
Марии*

Содержание

Предисловие	10
Введение.....	15
Глава 1	
Эволюционная экология в XXI в.	21
1.1. Исторические аспекты становления эволюционной экологии.....	22
1.2. Концептуальное пространство эволюционной экологии.....	30
1.3. Популяционная и эволюционная синэкология и их проблематика.....	34
Глава 2	
Экспериментальная эволюционная экология как направление исследований.....	38
Глава 3	
Краткий очерк представлений об экологической нише.....	65
Глава 4	
Метафенотип, экон и «популяционный онтогенез».....	80
Глава 5	
Эпигенетическая перестройка морфогенеза, модификации и оптимальный фенотип.....	93
Глава 6	
Изменчивость, морфоструктура и морфологический признак.....	98
Глава 7	
Концепция морфониши и ее роль в развитии эволюционной синэкологии.....	109
7.1. Гриннеллианская, Элтонианская и Риклефсианская ниши.....	110
7.2. Феном как первичная экологическая ниша и индивидуальная морфониша	113
7.3. Популяционная, видовая и ценотическая морфониши.....	126
Глава 8	
Соотношение морфониш в морфопространстве и оценка эволвабильности	130

Глава 9	
Примеры сравнения морфониш на разных уровнях биологической иерархии.....	139
Глава 10	
Микро-, мезо- и макроэволюционные процессы и роль в них экононов как популяционно-ценотических структурно-функциональных групп	167
Глава 11	
Симпатрическое формообразование, «экоморфы» и флоры «эковидов»	191
Глава 12	
Морфониши форпостных популяций и сообществ: на пути к системе популяционно-ценотического мониторинга	221
Заключение	237
Список литературы	242
Терминологический словарь	275
Предметный указатель	296
Указатель авторов	303
Об авторе.....	310
Приложение	
Изменчивость, ее источники, типы, формы и проявления	311

Contents

Forword.....	10
Introduction.....	15
Chapter 1.	
EvolutionaryEcology in XXI Century.....	21
1.1. Historical Aspects of Evolutionary Ecology Formation.....	22
1.2. Evolutionary Ecology Conceptual Space.....	30
1.3. Population and Evolutionary Synecology and theirs problem ranges.....	34
Chapter 2.	
Experimental Evolutionary Ecology as a Research Direction.....	38
Chapter 3.	
An Outline of Ecological Niche Concepts.....	65
Chapter 4.	
Metaphenotype, Econe and "Populational Ontogenesis".....	80
Chapter 5.	
Epigenetical Rearrangement of Morphogenesis, Modifications and Optimal Phenotype.....	93
Chapter 6.	
Variability, Morphostructure and Morphological Character.....	98
Chapter 7.	
Conception of Morphoniche and Its Role in Evolutionary Ecology Development.....	109
7.1. Grinnellian, Eltonian, and Ricklefsian Niches.....	110
7.2. Phenome as a PrimaryEcological Niche and Individual Morphoniche.....	113
7.3. Populational, Specific and Coenotic Morphoniches.....	126
Chapter 8.	
Relationships of Morphoniches in the Morphospace and Estimation of Evolvability.....	130

Chapter 9.	
Examples of Morphoniche Comparing on Different Levels of Biological Hierarchy.....	139
Chapter10.	
The Role of Econes as Populational-coenotic Structural-functional Groups in Micro-, Meso- and Macroevolutionary Processes	167
Chapter 11.	
Sympatric Speciation, "Ecomorphs" and Flocks of "Ecospecies"	191
Chapter 12.	
Morphonishes of Outpost Populations and Communities: Towards a Populational- Coenotic Monitoring System.....	221
Conclusion	237
References	242
Glossary of Principle Terms.....	275
Subject Index	296
Author's Index	303
About the Book Author.....	310
Addendum: Variability, Its Sources, Types, Forms and Expressions.....	311

Предисловие

В XX–XXI вв. в жизни человечества наступили новые времена: мы живем в эпоху Антропоцена (Crutzen et al., 2000; Zalasiewicz et al., 2010; Steffen et al., 2011), когда технологические возможности человечества стали сопоставимы с возможностями Биосферы. Некоторые исследователи предполагают приближение 6-го глобального биоценотического кризиса, спровоцированного сочетанием климатогенных и антропогенных факторов. В истории Земли хорошо известны примеры глобальных и региональных биоценотических кризисов и их экологические последствия (Raup, Sepkoski, 1984; Kauffman, 1989; Паутиан, Жерихин, 1997; Жерихин, 2003; Ciampaglio, 2004; Моупе, Неиге, 2007). Поэтому сегодня и в ближайшие годы на первый план неизбежно выходит экологический императив, связанный с проблемой выживания человечества в быстро изменяющихся условиях. Это требует от мировой науки своевременной и адекватной диверсификации комплекса традиционных экологических научных направлений, осознания их взаимных связей и появившихся новых возможностей (Sutherland et al., 2013; Watson et al., 2016).

На базе ранее сформировавшихся в XX в. научных направлений биологии в первые десятилетия XXI в. возник веер новых научных дисциплин. Среди них лидируют многочисленные молекулярные направления – «-омики» (протеомика, транскриптомика, нуклеомика, феномика (Bilder et al., 2009) и др.), которые постепенно приобретают новые экологические ориентиры (Houle et al., 2010). Наряду с экологической генетикой утвердилась и молекулярная экология. Появляется понимание того, что молекулярная генетика может объяснить многое, но далеко не все. Особую роль в формировании новой экологической картины мира теперь играют эпигеномика и развивающаяся в последнее время экологическая эпигенетика (Jablonka, Lamb, 2010; Bonduriansky, 2012; Bonduriansky et al., 2012; Ledón-Rettig, 2013; Duncan et al., 2014; Burggren, 2016), которые принципиально важны для понимания механизмов быстрых эволюционно-экологических изменений биоты и именно благодаря этим областям науки во многом пересматриваются основы традиционных представлений в области эволюционной теории.

Многие исследователи полагают, что наряду с новыми молекулярно-генетическими направлениями уже к середине XXI в. центральное положение в биологии займет эволюционная экология как особое междисциплинарное

биологическое научное направление, объединяющее усилия частных научных дисциплин и координирующее процесс анализа огромных массивов экологически ориентированных данных (Big Data). В настоящее время такие исследования только намечаются (Violle et al., 2017; Blonder, 2018; Maestri et al., 2018), причем в них активно задействуются базы данных, созданные на основе дистанционных измерений и снимков, полученных с помощью космических и других летательных аппаратов и новейших приборов (Ivits et al., 2013; Alberti, 2015). Несмотря на невероятную сложность таких региональных и глобальных экологических задач, их необходимо будет решать на практике в ближайшие десятилетия, объединяя усилия ученых разных стран. Эволюционная экология из области теоретических исследований должна перейти в сферу прикладной и социально ориентированной науки, какой уже является экология человека.

В то же время, наряду с актуальными пространственными данными о разнообразии и состоянии экосистем Земли в реальном времени, требуется детальная информация о процессах изменения биоты во времени. Для этого нужно будет использовать и регулярно пополнять коллекционные серии и гербарии в научных музеях. Уже сегодня развивается область исследований, названная музеомикой, которая обеспечивает возможность использования музейных коллекций для молекулярно-генетических и морфологических исследований и уточнения видового разнообразия тех или иных регионов планеты (Graham et al., 2006; Hahn et al., 2020). С другой стороны, музейные коллекции, собранные в прошлые годы, должны быть дополнены новейшими материалами (Davies et al., 2017), на основе которых могут быть оценены скорость и направления генетических, эпигенетических, морфологических и морфогенетических изменений в исторические характерные времена. Оценка масштабов изменений у представителей разных компонентов биоты может способствовать пониманию процессов, связанных с наступлением биоценологических кризисных явлений. Предлагаемое в книге развитие концепции морфониши тесно связано с данной проблематикой и формирует, на мой взгляд, один из актуальных подходов в рамках развивающейся в последние годы так называемой «признаковой экологии» — trait-ecology (= trait-based ecology) или экоморфологии (McGill et al., 2006; Violle et al., 2012, 2017; Mouillot et al., 2013; Fontaneto et al., 2017; Blonder, 2018; Васильев, Васильева, 2018).

Должен подчеркнуть, что теоретический анализ представлений об экологической нише, выполненный ранее П.В. Озерским, был мне очень полезен и позволил лучше определить собственные представления в этой области, за что хочу поблагодарить многоуважаемого Павла Викторовича.

В книге использованы некоторые термины, предложенные П.В. Озерским, в том числе понятия «метафенотип» и «экон» (последний термин принадлежит Г. Хитуолу (Heatwole, 1989), но был повторно введен Озерским в научный обиход). Рассмотренная в книге возможность использования экона в качестве популяционной и одновременно ценотической единицы позволит расширить возможности параллельного анализа быстрых эволюционных и коэволюционных морфогенетических перестроек. Однако понятие «морфониша» в трактовке П.В. Озерского (2015) отличается от моего понимания, что обсуждается в главе 7. Термины морфониша и морфологическая ниша также ранее применили Ю.В. Чайковский (2008) и Ю.Г. Пузаченко и А.В. Абрамов (2011), однако, мое видение понятия «морфониша», его содержание и пути использования в экологии и синэкологии заметно отличаются от их представлений.

Предложенный мной подход — один из многих других, которые могут быть полезны при поиске признаков наступления регионального биоценотического кризиса (РБК). Он основан на использовании проявлений сопряженной морфогенетической изменчивости модельных ценопопуляций и сообществ растений и животных. На основе соотношения объемов морфониш в общем морфопространстве я предлагаю вычислять индексы, характеризующие адаптивный модификационный потенциал, оптимальность реализованной морфониши, а также при сравнении таксономически близких симпатрических видов в пределах таксоцена — меру их относительной эволабилности. Особый интерес представляет принципиальная возможность общей оценки степени благополучия индивидуального развития в популяциях и таксоценах, локализованных в разных природных зонах и/или техногенных средах. Это достижимо при сопоставлении их реализованных и потенциальных ценотических морфониш, а также при сравнении таксоценов или их фрагментов в разные периоды исторического времени.

Завершают книгу разделы, где обсуждаются феномен быстрого симпатрического формообразования (Bolnick, Fitzpatrick, 2007) и проблема популяционно-ценотического морфогенетического мониторинга форпостных популяций и сообществ. Считаю, что именно симпатрическое формообразование на основе быстрых эпигенетических перестроек, связанных с морфогенетическими изменениями, и их дальнейшее трансгенерационное наследование могут быть основным механизмом диверсификации экологических ниш и соответственно морфониш видов. Раньше в рамках синтетической теории эволюции этот механизм практически не рассматривался и признавался «откровенным неоламаркизмом», однако сейчас стресс-индуцированные эпигенетические перестройки, наследующиеся

в чреде поколений как устойчивые (длящиеся) модификации (Jablonka, Raz, 2009; Эллис и др., 2010), учитываются в медицине (Dupont et al., 2009) и широко используются в сельскохозяйственной практике (Bilichak, Kovalchuk, 2016). Поэтому быстрые перестройки морфогенеза форпостных ценопопуляций и таксоценов в наибольшей степени могут быть вызваны стресс-индуцированными эпигенетическими изменениями, которые с высокой вероятностью могут привести к региональным биоценоотическим кризисным явлениям. В качестве форпостных надорганизменных биосистем, помимо краевых в ареале вида, в книге рассмотрены также импактные группировки и сообщества, населяющие экологически нарушенные территории и акватории, часто загрязненные техногенными поллютантами. Имеются основания полагать, что изучение соотношения и динамики морфониш форпостных ценопопуляций и таксоценов с применением нашего подхода может позволить обнаружить первые признаки возникновения биоценоотического кризиса. Книгу завершает терминологический словарь, поскольку в тексте встречается много новых понятий, требующих авторского уточнения.

Таким образом, новые вызовы, предвещающие наступление во многих регионах Земли кризисных ценоотических явлений, ведущих к региональным биоценоотическим кризисам — РБК, требуют разработки новых подходов для их прогнозирования и заблаговременного обнаружения. Я надеюсь, что предложенный подход в рамках разработанной концепции морфониши может стать одним из таких инструментов выявления РБК или ассоциативно послужит поиску путей решения этой актуальной для человечества экологической проблемы.

Искренне благодарю всех тех, кто меня поддерживал и способствовал работе над книгой. В первую очередь благодарен моей дорогой жене — другу и единомышленнице доктору биологических наук И.А. Васильевой за постоянную поддержку, полезные дискуссии, советы и критические замечания, а также понимание, которое было нам крайне важно в этот трудный для нас год. Я благодарен коллегам из ИЭРиЖ УрО РАН, ИСиЭЖ СО РАН, ИПЭЭ РАН, ЗИН РАН, Зоологического музея МГУ и всем сотрудникам моей лаборатории эволюционной экологии за высказанные ими полезные советы, замечания и предоставленные материалы. Особо благодарю д.б.н. И.Я. Павлинова, чьи полезные критические замечания и рекомендации побудили меня взяться за работу над книгой.

Благодарен всем тем, кто мог бы быть заинтересован в прочтении книги, но не дождался ее выхода. Среди них многими идеями и поддержкой моих начинаний я обязан члену-корр. РАН А.В. Яблокову, члену-корр. РАН

С.А. Мамаеву, к.б.н. В.В. Короне, к.б.н. А.В. Покровскому, д.б.н. А.С. Северцову, д.б.н. Н.В. Глотову, д.б.н. Л.Ф. Семерикову, д.б.н. О.А. Лукьянову, д.б.н. Э.А. Гилевой, д.б.н. Ф.В. Кряжимскому, д.б.н. В.Е. Сергееву, д.б.н. Н.С. Ростовской, к.б.н. А.С. Баранову, д.б.н. А.К. Махневу, д.б.н. О.А. Жигальскому, д.б.н. Н.М. Окуловой, моему другу Ю.К. Галактионову. Светлая память о них и долг перед ними поддерживали меня и помогали в работе над книгой.

Возможно, и академик Станислав Семенович Шварц, 100-летнюю годовщину которого мы отметили 1 апреля 2019 г., захотел бы полистать книгу и убедиться в том, что дело его жизни по-прежнему живет, продолжаясь в работах благодарных учеников.

С уважением, Алексей Васильев
Екатеринбург, февраль, 2021 г.

Введение

Эволюционная экология, как полагает ряд авторов (Read, Clark, 2006; Schoener, 2011; Sutherland et al., 2013), уже к середине XXI в. займет одно из центральных мест в биологии в связи с необходимостью прогнозирования быстрых перестроек биоты, вызванных существенными антропогенными, климатогенными и биотическими (синэкологическими) изменениями среды. Высока вероятность возникновения к концу XXI в. глобального и региональных биоценологических кризисов в результате общего снижения биоразнообразия и усиления антропогенного воздействия на биоту. Прогнозируется увеличение числа и доли инвазионных видов, изменение состава сообществ, элизия уязвимых автохтонных видов, замещение нативных видов сообществ видами, бывшими ранее ценофобами, а также массовое вымирание редких и специализированных групп видов (Kauffman, 1989; Жерихин, 2003; Ciampaglio, 2004; Parmesan, 2006; Моупе, Neige, 2007; Palkovacs, Hendry, 2010). Ожидается ускорение микроэволюционных процессов, причем не только на уровне микробиома, и в итоге может произойти быстрая лавинообразная трансформация биологических сообществ (Жерихин, 2003; Alberti, 2015; Donelan et al., 2020).

В последние годы широко обсуждается необходимость пересмотра эволюционно-экологических представлений в рамках возникшей в начале XXI в. концепции расширенного эволюционного синтеза — РЭС (Extended Evolutionary Synthesis — EES) (Pigliucci, 2007; Schoener, 2011; Dickins, Rahman, 2012; Laland et al., 2015). Концепция РЭС основана на новом понимании роли эпигенетической наследственности — способности трансгенерационного наследования эпигенетических изменений, связанных с процессом развития, — в исторически быстрых перестройках морфогенеза (Jablonka, Raz, 2009; Dupont et al., 2009; Duncan et al., 2014; Bilichak, Kovalchuk, 2016) и дополнена теорией конструирования ниши — ТКН (Niche Construction Theory — NCT) (Laland et al., 1999, 2016). Согласно представлениям ТКН, организмы способны активно изменять условия индивидуальной и групповой среды, в том числе путем постройки гнезд, ловчих сетей, нор, коконов, а также изменять морфогенез, поведение особей и процессы средообразования. Все это влияет на условия жизни особей последующих поколений и других видов, изменяя вектор и степень давления отбора, превращая «конструирование ниши» в особый эволюционно-экологический фактор (Laland et al., 2016).

На мой взгляд главная проблема изучения эволюционного процесса заключается в том, что эволюция — это фактически коэволюция (Thompson,

1998), т.е. не общая сумма независимых процессов формо- и видообразования, а сложный длительный процесс взаимных сопряженных изменений ценопопуляций синтопно обитающих видов, формирующий их взаимные компромиссные приспособления, обеспечивающий устойчивое функционирование сообщества. С другой стороны, эволюция видов и их экологических ниш тесно связана с эволюцией фенёма как «биологического инструмента», выполняющего определенные функции для сообщества. Такая эволюция является сопряженной для всех симпатрических видов ценоза и представляет собой парную и/или диффузную коэволюцию (Thompson, 1998, 2006; Haloin, Strauss, 2008), при которой изменения, в том числе морфофункциональные, представителей одного вида сопровождаются взаимными изменениями других видов.

Локальная биота, существующая в динамически изменяющейся ландшафтно-климатической косной и биокосной средах, собственно и формирует новый вид (Жерихин, 2003) как потребитель (утилизатор и созидатель) вновь исторически возникающих биотических и абиотических ресурсов. Данные ресурсы в первую очередь могут возникать как избыточная численность других видов микроорганизмов, растений, грибов и животных, особи которых должны быть утилизированы так, чтобы трофические сети находились в балансе и динамическом равновесии. Колебания численности каждого вида-компонента сообщества создают разнонаправленные изменения в «наполнении» ресурсами биоценозов. На каждую такую одностороннюю флуктуацию численности — «протуберанец» ресурса того или иного вида — биоценоз неизбежно реагирует компенсаторным усилением численности его утилизаторов и снижением доступных ресурсов, что прекращает дальнейший рост численности и ведет к ее регуляции. Биоценотическая конструкция (структурно-функциональная система биоценоза) исторически складывается таким образом, что обладает многими свойствами: преемственностью основных компонентов, упругостью структуры, «диктует» входящим в нее компонентам новые требования, способствует усилению и модификации тех или иных своих членов, консервирует свойства и возможности других, а также удаляет третьих, причем взамен удаленных не мешает и даже способствует формированию новых видов.

Любые эволюционные новшества являются «биотехнологическими», т.е. конструкционными и одновременно функциональными решениями, и представляют собой морфогенетические, морфофизиологические перестройки, а в некоторых отношениях и поведенческие трансформации. Данные перестройки позволяют их носителям — особям нового вида — эффективнее извлекать новые ресурсы, необходимые для устойчивого существования его популяций в измененной биоте. В случае невозможности перестроить морфогенез для выполнения той или иной функции, полезной одновременно и

сообществу и особям данного вида (например, излишняя специализация), вид может вымереть. Это напоминает вечную игру биотического сообщества в многомерные шахматы, когда выигрышем является баланс на уровне нишей (Hutchinson, 1965a; MacArthur, Wilson, 1967; Левченко, 2004).

Поскольку новая эпигенетическая трактовка механизмов эволюции в русле РЭС допускает быстрые эволюционно-экологические перестройки за относительно короткие исторические времена (Jablonka, Raz, 2009; Duncan et al., 2014; Alberti, 2015; Laland et al., 2016), появляется потенциальная возможность выявлять и прогнозировать микроэволюционные и другие быстрые морфогенетические изменения биоты. Ключевой аспект прогнозирования ожидаемых биоценологических кризисных явлений заключается в разработке новых подходов к количественной оценке и методологии мониторинга экологических ниш. Представляется, что при таком мониторинге могут быть широко использованы экоморфологические, экофизиологические и этологические (если речь идет о животных) характеристики ниш, а сам мониторинг должен быть основан на выявлении пределов фенотипической пластичности (Pigliucci, 2001, 2005; West-Eberhard, 2003, 2005; Pfennig et al., 2010; Violle et al., 2012) и фенотипической устойчивости разных иерархических биосистем (от особи до сообщества) в новых измененных условиях среды.

Таким образом, как биотические взаимодействия феномов разных видов, так и потенциал эпигенетических и морфогенетических перестроек конкретных видов диктуют необходимые контуры первичной экологической ниши — структуру и функции фенома уже существующего или нового вида. Системные ценологические отношения обеспечивают сложнейший иерархически многоярусный и многовидовой баланс между требованиями к устойчивому сохранению и воспроизводству биологических сообществ, с одной стороны, и структурой и функцией феномов их видовых представителей, с другой. Этот исторически длительный итеративный процесс взаимной подгонки управляется в первую очередь биоценологическими отношениями и зависит от климатических флуктуаций. В то же время каждый вид «стремится» добывать ресурсы более эффективно, что выражается в изменении его строения и функционирования и векторизует дальнейшие направления исторических изменений его фенома. Другими словами, вид «стремится», изменяя свою первичную экологическую нишу — феном, выйти из-под жесткого ценологического контроля. Если виду такое «удается», то он может уже в силу этого очень быстро (иногда инадаптивно в понимании А.П. Расницына (1986)) измениться, а в иных случаях даже стать новым видом с высоким макроэволюционным потенциалом (Алеев, 1980, 1986; Haloin, Strauss, 2008; Renaud, Auffray, 2013). Высокая скорость преобразо-

ваний его фенома потенциально вероятна при отсутствии или ослаблении нивелирующего ценотического давления.

Изучение разнообразия, динамики и взаимодействия компонентов всего сообщества, включающего все виды растений, грибов, животных и микроорганизмов, в настоящий момент времени чрезвычайно сложная и, по-видимому, пока еще не осуществимая задача. Ранее Р. Рут (Root, 1967) показал возможность эффективного описания фрагмента сообщества — гильдии, т.е. комплекса видов со сходной экологической функцией и, более того, таксономически близких видов, для характеристики их взаимодействия в сообществе. Такой комплекс таксономически близких видов со сходной экологической функцией в сообществе рассматривается как особый тип гильдии — таксоценоз или таксоцен (Chodorowski, 1959; Hutchinson, 1967; Николаев, 1977; Нестеренко, 2003; Сергеев, 2003; Чернов, 2008; Васильев и др., 2010а, 2017).

Термин таксоцен был введен А. Ходоровски (Chodorowski, 1959), а затем подхвачен Дж. Хатчинсоном (Hutchinson, 1967), который при этом указал на приоритет Ходоровски. Дж. Хатчинсон дал следующее определение понятию таксоцен: «Это все группы видов и представители надвидовых таксонов, встречающиеся в данной ассоциации» (Hutchinson, 1967, с. 231). Это определение таксоцена не является строгим и привело к упрощению смысла термина, который стали иногда понимать как список видов, обитающих в данной местности, т.е. и так, и не так. Я рассматриваю таксоцены как филогенетически близкородственные экологические гильдии. Речь в данном случае не идет о сравнении списков таксономически близких видов, что в свое время подвергалось справедливой критике (Арнольди, Арнольди, 1963; Жерихин, 2003), а о сходной экологической роли их ценопопуляций в сообществе (Нестеренко, 2003; Чернов, 2008; Vasil'ev et al., 2015). Поскольку локальный таксоцен проявляет себя не только как фрагмент сообщества, но и выступает в роли его функциональной единицы (Одум, 1986), он может служить упрощенной моделью локального сообщества (Чернов, 2008; Vasil'ev et al., 2015). Таким таксоценом является, например, население таксономически близких видов землероек-бурозубок рода *Sorex* (Долгов, 1985; Нестеренко, 2003; Сергеев, 2003) — мелких насекомоядных млекопитающих, питающихся фракциями почвенных беспозвоночных разных размеров в конкретном локальном биотопе. Полагаю, что локальные таксоцены представлены синтопными ценопопуляциями нескольких родственных симпатрических видов (обычно принадлежащих одному и тому же роду) со сходными функциями в сообществе и близкими экологическими нишами.

Как хорошо известно, термин ценопопуляция предложен ботаниками и широко используется в ботанических исследованиях (Работнов, 1969;

Уранов, 1975; Любарский, 1976) и означает территориальную группировку (часто временную) того или иного вида, приуроченную к определенному биоценозу и соответственно биотопу, но востребован и зоологами, поскольку пригоден для характеристики локальных поселений сравнительно малоподвижных видов беспозвоночных и позвоночных животных, приуроченных к определенному локальному биотопу (Васильев и др., 2010а, 2018; Большаков и др., 2015). Подвижные кочующие виды крупных млекопитающих тоже имеют «ценопопуляции», но для них в силу их высокой мобильности в качестве «биотопа» служат целые биомы (иногда интразональные биотопы). В настоящее время эти популяционный и одновременно биоценотический аспекты изучены слабо и пока еще ожидают своих исследователей.

В зоологии подобные небольшие территориальные группировки вида, потенциально или реально связанные друг с другом мигрантами, т.е. формирующие единую популяцию (=метапопуляцию, см. Hanski, 1998), принято также называть микропопуляциями (Шварц, 1969, 1980). Они характеризуют только часть (территориальный фрагмент) популяции конкретного вида и формально не привязаны к биоценозу. Поскольку мы должны сравнивать особей из синтопных поселений симпатрических и таксономически близких видов, синхронный сбор которых приурочен к одним и тем же биотопам, мы сознательно используем по отношению к таким локальным группировкам каждого из видов термин ценопопуляция. В составе таксона ценопопуляции каждого вида населяют общий биотоп и одновременно могут рассматриваться как микропопуляции. Однако при оперировании выборками из синтопных группировок нескольких симпатрических видов, совпадающих в биотопическом и территориальном отношениях, только термин ценопопуляция представляется оправданным, а применение к ним территориального термина микропопуляция в этом случае теряет смысл. Если мы работаем исключительно с одним видом, то его локальные биотопические поселения логичнее называть микропопуляциями. Как известно, выделяются и демы (Шилов, 1998) — локальные поселения вида (у животных), которые близки к представлению о микропопуляции, но, скорее всего, имеют несколько меньшие пространственные размеры и формально по своей величине близки к ценопопуляциям (у растений) или фациям как элементарным ландшафтными подразделениями. По Н.Л. Добринскому (2010), такие мелкие поселения являются элементарными территориальными ячейками популяционного населения вида (*хорусами*).

Ранее нам (Васильев и др., 2010а, 2016а, 2017) на модельных видах грызунов удалось неоднократно подтвердить представления, развиваемые Е.Н. Букварёвой и Г.М. Алещенко (2013), о низкой изменчивости и морфозарно-

образии таксоценов с полным видовым составом (поливидовых) в благоприятные годы и резком возрастании этих характеристик в неблагоприятные годы с неполным видовым составом (моно- и олиговидовых). При этом было показано, что мера внутригруппового морфоразнообразия может быть использована для оценки нестабильности морфогенеза в неблагоприятных условиях (Васильев и др., 2010а, 2018а, б). И. Грано и Дж. Белмакером (Granot, Belmaker, 2020) в результате статистического метаанализа (meta-analysis) значительного объема материала доказана значимая отрицательная корреляция между средней шириной ниши и видовым богатством сообществ, что также подтверждает гипотезу Е.Н. Букварёвой и Г.М. Алещенко (2013).

Применение методов геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011; Васильев и др., 2018б) позволяет отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов, а также допускает морфогенетическую трактовку выявляемых различий (Zelditch et al., 2004; Sheets, Zelditch, 2013). Поскольку данный подход дает возможность в чистом виде анализировать изменчивость формы объектов без влияния размеров, появилась возможность изучать в общем морфопространстве сопряженную морфогенетическую изменчивость разных по размерам видов, оценивая их главным образом морфогенетическую реакцию на изменение общих факторов среды (Vasil'ev et al., 2015; Васильев и др., 2018б).

Для поиска подходов к прогнозированию ожидаемых биоценологических кризисов под эгидой эволюционной экологии сегодня происходит объединение таких научных направлений, как молекулярная генетика и эпигенетика, эволюционная биология развития, феногенетика, популяционная морфология, популяционная экология, синэкология и биогеография. С моей точки зрения, один из таких вероятных подходов, должен быть связан с использованием концепции морфологической ниши — морфониши МН (morphoniche — MN), опирающейся на достижения всех этих научных направлений.

В этой связи цель нашей книги — попытка развития и построения эволюционно-экологической концепции морфониши как части многомерной экологической ниши, характеризующей пределы фенотипической пластичности особей, ценопопуляций и таксоценов на основе методов геометрической морфометрии и феногенетики. Особое внимание посвящено разработке общей методологии и конкретных способов оценки соотношений морфопространств, занятых морфонишами особей, ценопопуляций и таксоценов, а также их изменений в разных условиях.

Глава 1

Эволюционная экология в XXI в.

В конце XX в. и начале XXI в. происходило быстрое изменение состава биоты во всех регионах Земли, вызванное нарастающим техногенным загрязнением и урбанизацией территорий, хищническим истреблением массовых ресурсных видов животных и растений, отторжением сельскохозяйственных угодий, стремительным уничтожением возобновляемых природных ресурсов и вымиранием уязвимых видов (Schoener, 2011). Благодаря сочетанному влиянию антропогенных и климатических факторов возросло число биологических инвазий со стороны чужеродных видов и формирование «гибридных» рекомбинантных биотических сообществ с новыми биологическими свойствами (Rotherham, 2017). Согласно существующим мировым прогнозам, на Земле ожидается проявление региональных и глобального биоценотических кризисов (Жерихин, 2003; Moune, Neige, 2007; Palkovacs, Hendry, 2010). Это неизбежно приведет к тому, что эволюционная экология к середине XXI в. станет не только теоретической, но и прикладной наукой (Васильев, Большаков, 1994; Thompson, 1998) и займет в биологии лидирующее положение, какое в настоящее время занимает молекулярная биология (Read, Clark, 2006; Sutherland, 2013; Duncan et al., 2014).

В последние десятилетия в биологии произошел существенный пересмотр многих теоретических представлений, традиционно доминировавших на протяжении XX в. Изменились содержание и направления исследований в генетике, биологии развития, экологии и эволюционной биологии, что в первую очередь связано с появлением новых технологических возможностей молекулярной генетики. Особое значение также имеют многочисленные прямые доказательства роли эпигеномных перестроек (метилирование ДНК, изменение локализации мобильных элементов генома и др.) в проявлении длящихся модификаций фенотипа, а также реальности трансгенерационного наследования эпигенетических изменений структуры и функционирования генома, вызванных стрессовыми средовыми эффектами (Jablonka, Lamb, 2010; Bonduriansky, 2012; Burggren, 2016). Благодаря открытиям в области эпигеномики, представления, казавшиеся в XX в. «маловероятными» или «полностью ошибочными», в частности проблема «наследования приобретенных признаков» (Waddington, 1942a, 1953, 1956, 1958), перешли в разряд «полностью доказанных» и широко обсуждаемых (Jablonka, Lamb, 2010; Bonduriansky et al., 2012; Ledón-Rettig, 2013; Duncan

et al., 2014; Burggren, 2016). По этой причине возникла необходимость ревизии эволюционных представлений, включая пересмотр до сих пор доминирующей геноцентрической синтетической теории эволюции (Huxley, 1945) – СТЭ (в англоязычной версии – Modern Synthesis (MS)).

Начиная с конца XX в., в качестве альтернативы СТЭ рассматривается эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ), предложенная М.А. Шишкиным (1984, 1986, 1988, 2006, 2012) и опирающаяся на представления И.И. Шмальгаузена (1938, 1941а, б, 1969) и К.Х. Уоддингтона (Waddington, 1942а,б, 1957b; Уоддингтон, 1964). Быстрое развитие эпигенетики в XXI в. (Эллис и др., 2010) и растущее осознание ее ведущей роли во многих областях биологии (Dickins, Rahman, 2012; Burggren, 2016), медицины (Dupont et al., 2009) и сельского хозяйства (Bilichak, Kovalchuk, 2016) создало для ЭТЭ прочный научный базис, опирающийся на самые современные фундаментальные представления и научные технологии в области эпигенетики и эпигеномики.

Поскольку новая эпигенетическая трактовка механизмов эволюции в русле ЭТЭ и РЭС допускает быстрые эволюционно-экологические перестройки за относительно короткие исторические времена, появляется реальная возможность если не управлять микроэволюционным процессом, то попытаться его обнаруживать и прогнозировать. Пересмотр теоретических представлений на основе РЭС и/или ЭТЭ должен касаться и эволюционной экологии (ЭЭ), значительный вклад в появление и развитие которой внес академик С.С. Шварц (1969, 1980). Поскольку ЭЭ по его представлениям во многом опиралась именно на концепции СТЭ, необходимо оценить современное содержание ЭЭ в сравнении с исходными представлениями.

1.1. ИСТОРИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СТАНОВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

Эволюционная экология (ЭЭ) носит междисциплинарный характер, частично объединяя эволюционную (эволюционную теорию), экологию популяций и сообществ, биогеоценологию, историческую экологию, биогеографию, филогеографию и филоценогенетику, и, вероятно, возникла несколько раньше, чем этому направлению было дано название. Признаки ЭЭ проявились уже в эволюционной теории Ж.-Б. Ламарка. В известном смысле экологические и эволюционные представления, развивавшиеся в России К.Ф. Рулье, также можно причислить к ЭЭ. В то же время трудно сомневаться в том, что первым «эволюционным экологом» следует считать Ч. Дарвина (Darwin, 1859; цит по Дарвин, 1937) предложившего идею борьбы за существование и вытекающий из нее эволюционно-экологический

механизм естественного отбора. В этой связи важно отметить, что известный польский эколог К. Петрусевич (Petrusiewicz, 1959) озаглавил одну из своих работ «Теория эволюции Дарвина есть теория экологическая». С другой стороны, Д.Н. Кашкаров подчеркнул, что «...эколог может и должен интересоваться вопросами эволюции» (1933, с. 196). Значительный вклад в представления, ведущие к современной ЭЭ, безусловно, внесли Ч. Элтон (Elton, 1930), Д.Н. Кашкаров (1933), С.А. Северцов (1941, 1951), а позднее Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1957, 1959, 1965b) и, безусловно, Р. Макартур (MacArthur, 1961, 1962, 1964, 1965, 1968).

Написанные в 30–40-е годы XX в. работы С.А. Северцова могут рассматриваться в качестве пионерной версии эволюционной экологии (Чернов, 1996). Вероятно, С.А. Северцов, первым применил словосочетание «эволюционная экология». Изначально он определял цикл своих исследований как изучение эволюции «отношений со средой в связи с морфогенезом», поскольку был заинтересован в развитии экологического обоснования взглядов А.Н. Северцова (1921) о биологическом прогрессе и морфологических закономерностях эволюции, включая экологическую трактовку явлений ароморфоза и идиоадаптации. Позднее он пришел к более широкому пониманию проблемы, определяя ее как исследование «эволюции экологических отношений и ... изменений форм и интенсивности борьбы за существование в связи с адаптиогенезом» (Северцов, 1951).

Интересно отметить относительно раннее упоминание термина «эволюционная экология» и В.Н. Беклемишевым (1945). Рассматривая проблемы экологической паразитологии, он параллельно развил более широкие представления о необходимости создания сравнительной экологии, использующей в качестве единиц сравнения жизненные схемы вида — «совокупность всех взаимоотношений вида со всеми элементами его среды обитания и в первую очередь — совокупность приспособлений вида к совокупности условий его существования» (Беклемишев, 1945, с. 8). Замечу, что в наши дни в англоязычной литературе фигурирует эквивалент «жизненной схемы» — «life history» (жизненный цикл). В.Н. Беклемишев полагал, что сравнительная экология жизненных схем видов может стать основой для создания эволюционной экологии в его понимании, однако в то же время считал, что появление эволюционной экологии пока весьма отдаленная задача, так как еще не создана ее основа — система сравнительной экологии, поэтому в данном случае он оценил лишь потенциальную возможность создания эволюционной экологии. Важно отметить, что эта версия «эволюционной экологии» контекстно была во многом ориентирована на развитие эволюционной паразитологии и сравнительной экологии паразитарных

форм и в последующих работах автором, к сожалению, больше не развивалась (см. Мирзоян, 2007).

По мнению С.С. Шварца (1969, 1980; Shvarts, 1977) — основоположника наиболее известной в мире российской версии эволюционной экологии, одним из ее предтеч был Гордон Ориэнс (Orians, 1962), который полагал, что генеральной теорией экологии является теория естественного отбора. Он, вероятно, первым в англоязычной литературе употребил термин «эволюционная экология», но, скорее, в метафорическом смысле, поскольку, взяв за основу точку зрения Эрнста Майра о делении всей биологии на функциональную и эволюционную, тоже разделил экологию на функциональную и эволюционную. В качестве примера типичного носителя эволюционно-экологических взглядов Ориэнс рассматривал исследования выдающегося эколога и эволюциониста — Дэвида Лэка. Сам Д. Лэк (Lack, 1946), которого С.С. Шварц также считал одним из главных провозвестников ЭЭ, согласился с Ориэнсом, в свою очередь сославшись на его статью, и в названии своей работы обозначил данное направление как «Evolutionary Ecology». Он видел основную ее задачу в изучении эволюционной обусловленности экологической специфики видов и внутривидовых форм, а также становления и развития экологических адаптаций. По Лэку следует различать непосредственные экологические особенности организмов в складывающихся конкретных условиях и те, которые выработаны и закреплены в процессе эволюции как собственно экологические адаптации.

В свою очередь С.С. Шварц стремился показать, что эволюционная экология нацелена на «изучение изменений взаимоотношений организмов в процессе филогенетического развития отдельных групп» (1969, с. 9) и экологических механизмов эволюции, опираясь на экспериментальное изучение «зависимости между экологической и генетической структурой природных популяций, с одной стороны, и их продуктивностью и приспособляемостью — с другой» (Там же, с. 174). Поэтому, следует согласиться с Ю.И. Черновым (1996) в том, что становление эволюционной экологии в мире должно быть связано в первую очередь с именами С.А. Северцова, Д. Лэка и С.С. Шварца.

С.С. Шварц принял в качестве генетической основы эволюционно-экологических представлений базовые идеи СТЭ. Он хорошо понимал как эколог, что неодарвинизм не может объяснить многие ключевые аспекты эволюции, включая видообразование (поскольку его нельзя свести только к внутривидовой дифференциации), а также макроэволюцию. Кроме того, он считал, что «косвенная роль фенотипических механизмов в эволюции, вероятно, более серьезна, чем это представляется неодарвинизмом» (Шварц,

1969, с. 12). При этом он подчеркивал, что «... Невнимание синтетической теории эволюции к вопросам физиологии развития, фенотипической реализации генотипа, к эпигенетике следует, вероятно, также отнести к числу ее недостатков, но этот недостаток не может быть преодолен на основе ламарковских концепций. Наоборот, применение к решению его некоторых принципов экологии может оказаться очень плодотворным» (Шварц, 1969, с. 12). Неполное соответствие ЭЭ (в понимании ее С.С. Шварцем) постулатам неodarвинизма следует из его утверждения: «Вопрос «вид — не вид» решается на экологическом, а не на физиологическом или генетическом уровне» (Шварц, 1973б, с. 15). Еще более строго это отражено в другом его утверждении: «...виды не потому виды, что они не скрещиваются, а они потому не скрещиваются, что они виды» (Шварц, 1969, с. 149). Из этих утверждений явно следует примат экологии, а не генетики в процессе видообразования. С его точки зрения именно экологические механизмы и факторы в первую очередь обуславливают этот процесс. Последнее явно отличалось от представлений неodarвинизма середины XX в. Тем не менее С.С. Шварц в теоретических построениях все же предпочел опираться именно на СТЭ как на наиболее развитую в те годы в мире эволюционную теорию. Не случайно, говоря о предьстории становления ЭЭ, он отметил большое значение для ее развития представлений об экологической генетике, развивавшихся Э.Б. Фордом (Ford, 1940, 1964) и И.М. Лернером (Lerner, 1965). Он полагал, что это направление в наибольшей степени приближается к сущности ЭЭ в его понимании, но лежит в русле генетики, а не экологии.

Тем не менее С.С. Шварц в последние годы жизни колебался при выборе объяснения ведущих механизмов формообразования и видообразования, отчасти допуская и возможность неоламаркизма. Я присутствовал на одном из научных семинаров зоологов ИЭРиЖ УНЦ РАН, который состоялся в конце 1974 г. и проходил в большом директорском кабинете академика. На семинаре слушали доклад ленинградского энтомолога-эволюциониста Г.Х. Шапошникова об итогах экспериментального формообразования у тлей. В настоящее время эти работы хорошо известны (Шапошников, 1978; Колесова и др., 1980). Напомню, что большинство видов тлей являются клонально-панмиктическими животными, у которых в течение сезона чередуются клональные партеногенетические вегетативные поколения, а в конце сезона обычно формируется панмиктическая генеративная фаза и осуществляется половое размножение. Г.Х. Шапошников поместил «изогенное» клональное потомство от самки, принадлежащей одной расе тлей, на листья растения-хозяина, на котором обитает другая раса этого вида. Параллельно была произведена точно такая же пересадка представителей другой расы

со своего растения на листья того растения-хозяина, на котором обитали представители первой расы. Другими словами, был осуществлен взаимный (реципрокный) перенос исходных рас в чужую среду обитания. В первых поколениях наблюдали высокую смертность, а к концу сезона смертность экспериментальных тлей уже была сопоставима с контрольными группами, которые обитали на своих растениях-хозяевах. Оказалось, что обе экспериментальные группы тлей параллельно морфологически изменились в направлении приобретения фенотипа той расы, которая исходно населяла данное растение. Они фактически поменялись фенотипами, и эти измененные фенотипы сохранялись на следующий год, развиваясь уже из отложенных яиц. За один сезон таким путем было осуществлено экспериментальное формообразование, которое сопоставимо с появлением новых подвидов (некоторые оптимистически настроенные авторы, включая С.В. Мейена (1988) и Д.Л. Гродницкого (2002), полагали, что речь здесь идет об экспериментальном видообразовании).

Результаты экспериментов резко выходили за пределы канонических представлений в русле СТЭ (позднее был, как известно, открыт эндомейоз тлей, но и он не мог объяснить такой высокий темп и направленность формообразования в изогенных клональных линиях) и весьма удивили Станислава Семеновича Шварца. При обсуждении доклада он подчеркнул, что результаты опытов Георгия Христофоровича Шапошникова явно противоречат синтетической теории эволюции, затем задумался и после небольшой паузы, вдруг заключил: «Возможно, мы находимся на новом витке неолармаркизма». Сам академик, как известно, обычно придерживался в своих рассуждениях традиционных взглядов в рамках неodarвинизма, писал о гомеостатических колебаниях генетической структуры популяции, в которых важнейшим фактором считал естественный отбор, поэтому его слова прозвучали для присутствующих весьма неожиданно и заставили всех, в том числе и меня, серьезно задуматься. Однако так думал академик Шварц в самые последние годы жизни. Я писал о вероятном эпигенетическом механизме этой перестройки морфогенеза тлей в начале века (Васильев, 2005), а сегодня это уже можно проверить методами эпигенетики.

Поскольку наиболее важными ключевыми блоками эволюционно-экологической теории видообразования, разработанной С.С. Шварцем (1969, 1973а, 1980), были начальные процессы популяционных микроэволюционных явлений, то неodarвинизм естественным образом был им принят в качестве теоретической базы ЭЭ: «Популяция — биологическое единство, генетическое и экологическое проявление которого взаимообусловлены. Взаимосвязь экологического и генетического в популяции — это тот фон, на

котором разворачиваются элементарные эволюционные явления» (Шварц, 1969, с. 18). На основании этого С.С. Шварц (1969) пришел к заключению, что главная задача ЭЭ заключается во всестороннем исследовании движущих сил эволюции на основе ее экологических механизмов.

Дальнейшее развитие эволюционно-экологических взглядов в XX в. часто связывают с синэкологическими идеями, сформулированными Э. Пианкой (1981), П. Джиллером (1988) и М. Розенцвейгом (Rosenzweig, 2003).

Представляет интерес кратко сопоставить сущность эволюционно-экологических представлений, сформулированных С.С. Шварцем (1969, 1980), с версией ЭЭ, изложенной в одноименной монографии Э.Р. Пианки (1981). Напомним, что на английском языке второе издание этой книги было опубликовано в 1978 г. Главная особенность эволюционной экологии С.С. Шварца состояла в том, что она была нацелена на использование методов популяционной биологии для изучения процесса эволюции, создание экологически ориентированной новой эволюционной теории. Эта направленность наиболее актуальна и в наше время. С другой стороны, эволюционная экология Э.Р. Пианки была направлена на применение эволюционных понятий для объяснения популяционных явлений, изучение функционирования и происхождения биотических сообществ. Позднее Ю.И. Чернов (2008) пришел к заключению, что в понимании Э.Р. Пианки ЭЭ по существу является общей экологией, на основании той мысли, что «...В определенном смысле экология — вся эволюционная» (с. 85).

Поскольку важны не только популяционно-экологические, но и синэкологические аспекты, Ю.И. Чернов (1996) предложил включить в содержание эволюционной экологии три главных направления: 1 — экологические факторы микроэволюционного процесса и видообразования; 2 — адаптациогенез (включая адаптивную радиацию и захват новых адаптивных зон); 3 — ценотическая эволюция (=эволюция на надорганизменном уровне организации жизни). В последнем случае он имел в виду такие экологические формы организации, как «биоценозы, сообщества, популяционные и социоэкологические структуры, коадаптивные комплексы, морфоадаптивные типы и жизненные формы». По мнению Ю.И. Чернова (2008), «По С.С. Шварцу, эволюционная экология — это преимущественно эволюционная популяционная экология, т.е. исследование экологических механизмов и факторов микроэволюционного процесса, который совершается в популяциях» (с. 88), т.е. относится к первому направлению. Однако с этим можно согласиться лишь отчасти, поскольку С.С. Шварц и его научная школа много внимания уделяли и исследованиям в русле второго направления — адаптациогенеза. При этом они опирались на изучение изменчивости мор-

фологических и морфофизиологических признаков большого числа видов в природных условиях и на эксперименты по параллельному выращиванию в сходных условиях вивария и скрещиванию внутривидовых форм и таксономически спорных видов, привезенных из разных географических мест и природных зон (Шварц, 1968, 1973а; Шварц и др., 1968; Большаков, 1972; Покровский, Большаков, 1979). Вопросы эволюции на биоценотическом уровне (третье направление ЭЭ по Ю.И. Чернову) также привлекали С.С. Шварца, но он в те времена еще не видел путей для реального решения этой проблемы и заключил, что «Эволюция организмов сопровождается изменением структуры и организации их сообществ, в конечном итоге — биосферы. Какова взаимосвязь между этими процессами? Автор не считает возможным даже подойти к решению этой проблемы во всей ее многогранности. Можно полагать, что время это еще не пришло. Но оно придет завтра» (Шварц, 1973б, с. 213). Тем не менее С.С. Шварц пришел к выводу, что «...понятие «эволюция» нельзя ограничивать филогенезом отдельных видов или групп организмов, оно включает в себя и эволюцию природных сообществ, изменение фауны и флоры в целом, эволюцию биосферы. Эволюционный процесс в обычном смысле слова в значительной степени детерминирован эволюцией биогеоценозов» (1973б, с. 222). Поэтому можно заключить, что все указанные Ю.И. Черновым направления ЭЭ уже были намечены в работах С.С. Шварца и его научной школы.

Нельзя не отметить важность для дальнейшего развития ЭЭ появления в начале XXI в. книги М.Дж. Вест-Эберхард (West-Eberhard, 2003), посвященной изложению революционных для того времени представлений о роли фенотипической пластичности, модификаций и быстрых раз витийных (developmental) перестроек в эволюции. В этой связи особое значение имеют и обобщения Е. Яблонки и М. Лэмб (Jablonka, Lamb, 1996, 2005, 2010), посвященные трансгенерационному наследованию стресс-индуцированных эпигенетических перестроек генома. Изложенные в них факты и новые представления о роли эпигенетической наследственности, обеспечивающей возможность осуществления эпигенетических механизмов быстрых перестроек морфогенеза, требуют, как уже отмечалось, пересмотра фундаментальных представлений не только в области современной теории эволюции, но и в сфере ЭЭ. Необходимо отметить, что С.С. Шварц (1973а) также обращал внимание на особое значение анализа фенотипической изменчивости (модификаций) и процессов морфогенеза в эволюционно-экологических исследованиях. Опираясь на идею стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузена (1941а, б), он сформулировал в ЭЭ оригинальную концепцию оптимального фенотипа (Шварц, 1968).

На рубеже XX–XXI вв. ключевое значение для развития второго и третьего направлений современной ЭЭ (по Ю.И. Чернову) имели новые представления и концепции в области теории коэволюции, сформулированные Дж. Н. Томпсоном (Thompson, 1994, 1998, 2006). Важным дальнейшим этапом, влияющим на развитие ЭЭ, можно также считать обоснование М.Л. Розенцвейгом (Rosenzweig, 2003) представлений об «экологии согласования» или «экологии примирения» (Reconciliation ecology), нацеленной на оценку согласованности размеров видовых ареалов (SPAR's — species-area relationships) и площади их естественных сообществ, сохранившихся в относительно неизменном виде в результате исторической деятельности человечества. Последнее следует учитывать при оценке устойчивости биоразнообразия и прогнозировании экологических кризисных явлений при перестройках региональных сообществ и экосистем.

Ключевое значение для ЭЭ в последние годы имеет развитие упомянутой выше концепции расширенного эволюционного синтеза — РЭС (EES) (Pigliucci, 2007; Schoener, 2011; Dickins, Rahman, 2012; Laland et al., 2015), поскольку эти представления влияют на понимание механизмов быстрой микроэволюции и видообразования, дополняя их представлениями об эпигенетическом наследовании (soft heredity) и механизмах активного формирования ниши живыми организмами (в соответствии с ТКН). Тем не менее я полагаю, что до настоящего расширенного синтеза еще далеко, поскольку авторы РЭС пока почти не учитывают или только упоминают влияние биотических сообществ на эволюцию их компонентов, которое, например, широко обсуждалось В.В. Жерихиным (2003) при рассмотрении механизмов филоценогенеза.

В заключение этого краткого исторического очерка становления ЭЭ нельзя не упомянуть книгу проф. А.С. Северцова (2013) — «Эволюционная экология позвоночных животных», которая содержит новые материалы и представления в данной области биологии. Отметим, что в ней наиболее полно представлены эволюционно-экологические взгляды автора на истоки и сущность данного направления, доказывающаяся необходимость внутривидового и видового разнообразия для обеспечения феномена «эволюционного стазиса» и связь эволюционных процессов с филоценогенезом. Кроме того, А.С. Северцов обосновал в книге важное соображение о том, что филоценогенез осуществляется не столько за счет специогенеза и эзогенеза (перестройки состава сообщества), сколько за счет смены жизненных форм и биоморфогенеза, необходимых для освоения новых адаптивных зон. К этому мы вернемся в заключительных разделах книги.

1.2. КОНЦЕПТУАЛЬНОЕ ПРОСТРАНСТВО ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

Эволюционная экология является частью экологии, но ее концептуальное пространство до сих пор недостаточно строго определено. Разночтения содержатся и в видении концептуального пространства самой экологии, которое разными учеными обычно трактуется неодинаково. Д.Н. Кашкаров (1933) выделял в экологии две стороны — аутэкологию и синэкологию. Н.П. Наумов (1963) считал, что традиционное подразделение экологии на аутэкологию и синэкологию не является строгим и выделял экологию особей, популяций и сообществ (=биоценологию). С.С. Шварц (1969, 1973б, 1980) выделял аутэкологию, популяционную экологию, синэкологию и биогеоценологию. А.С. Северцов пришел к заключению, что «Взаимодействия организмов с окружающей средой можно изучать на уровне особи — аутэкология или экофизиология, на уровне популяций и видов — популяционная экология или синэкология, на уровне экосистем — биоценология, на уровне всей биосферы» (2013, с. 4). И.А. Шилов попытался построить трехмерную схему экологии, где популяция была выделена в качестве начала координат (1998, с. 241): вдоль одной оси была показана связь от организма к популяции, вдоль второй — от популяции к биоценозу и биогеоценозу (=экосистеме), а вдоль третьей — от популяции к виду и далее к Царству. Особое место в этом пространстве занимала Биосфера, к которой тянутся связи от биогеоценозов, с одной стороны, и Царств, с другой. И.А. Шилов полагал, что популяция при этом выступает в двух ипостасях: 1 — как биохорологическая единица (по Н.П. Наумову) и 2 — как эволюционная единица (по С.С. Шварцу).

Эволюционная экология традиционно оперирует в качестве объектов исследований популяциями и видами, рассматривая их в разных условиях среды. Попытаемся построить трехмерное концептуальное пространство ЭЭ, используя три основные переменные: 1 — популяции (число изучаемых популяций), 2 — виды (число изучаемых видов) и 3 — среда (градиент условий (состояний) среды) (рис. 1). При этом вдоль первой оси при изучении разного числа популяций фактически описывается направление, которое соответствует популяционной экологии (*population ecology*) в широком ее толковании. Вдоль второй оси для множества видов будет описываться направление, характеризующее синэкологию (*synecology*). Наконец, вдоль третьей оси помещаются состояния среды, по реакции на которые характеризуется направление исследований, соответствующее аутэкологии (*autecology*).

В начале координат, т.е. в нулевой позиции, мы поместили организм (см. рис. 1), поэтому, если взять особи из определенной популяции како-



Рис. 1. Концептуальное пространство эволюционной экологии и основных ее научных направлений в виде трехмерной модели (пояснения в тексте).

го-либо вида и оценить их физиологическую реакцию на изменение среды (вдоль третьей оси), такое исследование будет соответствовать задачам экологической физиологии (ecophysiology) и/или организменной аутэкологии (organismic autecology).

С момента возникновения термина аутэкология (от греч. *autos* — сам) его связывают как с изучением пределов условий, которые организмы выбирают для своего существования, так и с характеристикой взаимоотношений особей со средой. Поэтому нет противоречия в том, чтобы изучались аспекты аутэкологии не только отдельных особей, но и организованных групп особей — популяций или сообществ как целостных надорганизменных систем. Это позволяет в дальнейшем осознанно применять термин — аутсинэкология для характеристики взаимоотношений со средой локальных популяций симпатрических видов, входящих в сообщество (например, таксоцен).

На приведенной 3D схеме (см. рис. 1) рассмотрим ситуацию, когда взята только одна популяция (первая переменная) одного вида (вторая переменная) при фиксированном состоянии среды (третья переменная). В этой модели в одном месте и за короткий срок наблюдений при сходных условиях среды будет изучаться разнообразие реакций особей из конкретной

популяции. Такое исследование, как уже отмечалось выше, безусловно, относится к популяционной экологии (population ecology). Однако изучение разнообразия реакций особей внутри популяции точнее будет характеризоваться как внутрипопуляционная экология (intrapopulation ecology) и фактически соответствует термину демэкология, которым иногда пытаются заменить понятие популяционная экология. Из данного примера хорошо понятно, что так делать не следует, поскольку пространственно популяции состоят из элементарных взаимосвязанных поселений или демов (= микропопуляций). Двигаясь вдоль третьей оси, мы можем, например, рассмотреть сезонные или межгодовые изменения данной популяции, т.е. когда условия среды изменяются. Тогда это будет аутэкологическое популяционное исследование или точнее — популяционная аутэкология (population autecology).

Если вдоль первой оси мы сравним несколько популяций одного вида, но в сходных биотопических условиях, причем за короткий срок (например, сравнение популяций рыжей полевки вдоль пойменных лесов р. Урал в июле), то исследование будет проводиться в рамках межпопуляционной экологии (interpopulation ecology). Усложнив модель за счет смещения вдоль третьей оси, получим ситуацию, когда изучаются несколько удаленных в пространстве и времени (например, по сезонам) популяций одного вида. Анализируя реакцию разных популяций одного вида на сезонные изменения среды, будем проводить исследование в рамках межпопуляционной аутэкологии (interpopulation autecology).

Рассмотрим другую ситуацию (см. рис. 1), когда синтопно и синхронно изучены по одной ценопопуляции у нескольких видов, населяющих один и тот же биотоп в одном локалитете и в один сезон. При этом синэкологическая задача состоит в том, как реагируют ценопопуляции разных симпатрических видов на одни и те же конкретные условия (например, засуху). Данное исследование лежит в русле направления, которое мы предлагаем назвать популяционная синэкология (population synecology). Общий замысел подобных исследований может быть иным. Например, мы изучали ценопопуляцию рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в разные годы при разном уровне численности и разной полноте видового состава таксоцена. При исследовании реакции вида-доминанта на высокую и низкую численность популяции и на разный видовой состав (олиго- и поливидовой) таксоцена в разные годы нами было обнаружено резкое переключение морфогенеза и изменение формы нижней челюсти при разных констелляциях численности и полноты видового состава (Васильев и др., 2017а). При дополнительном учете смещения вдоль третьей оси, т.е. изучении реакций ценопопуляций разных видов на разные условия среды (сезоны, годы, фак-

торы антропогенных воздействий) исследование (взаимодействия «вид x среда») будет соответствовать популяционной аутсинэкологии (population autsynecology).

Представим далее ситуацию, когда относительно синхронно и синтопно анализируются ценопопуляции нескольких видов (например, землероек или грызунов) из географически удаленных локалитетов. Такие данные позволяют выявить сопряженные реакции видов таксоцена на изменение экологических условий в удаленных биоценозах, оценить их коадаптивные свойства (Vasil'ev et al., 2015), сложившиеся в процессе эволюционных и коэволюционных процессов. Данная ситуация соответствует уже задачам направления, которое мы предлагаем называть эволюционная синэкология (evolutionary synecology). Если к этой задаче мы добавим анализ изменений среды вдоль третьей переменной, что неизбежно происходит при изучении географически удаленных сообществ (таксоценов), где условия «по определению» различны, то такое исследование будет формально соответствовать эволюционной аутсинэкологии (evolutionary autsynecology). Аспекты популяционной и эволюционной синэкологии с учетом аутсинэкологии отражают основную проблематику эволюционной экологии (evolutionary ecology) в ее широком понимании (Чернов, 1996, 2008).

В общей 3D модели отсутствует 4-е измерение — время, но изменение условий среды во времени отчасти компенсирует этот недостаток. Нетрудно представить, что при мысленном дополнении данной модели 4-й переменной времени 3D-схема анимируется: «популяции» будут возникать как шарики, флуктуировать по размерам (численности) и дрейфовать вдоль третьей оси (в разных условиях) и т.д.

Таким образом, данная 3D модель хорошо описывает концептуальное пространство эволюционной экологии и основных составляющих ее дисциплин: популяционной экологии, популяционной аутэкологии, популяционной и эволюционной синэкологии, а также популяционной и эволюционной аутсинэкологии. Дополнения в виде терминологической приставки аут-(aut-) в последних двух случаях, вероятно, не требуются, поскольку трудно представить полностью идентичные экологические условия при проведении большинства исследований в рамках популяционной и эволюционной синэкологии. В итоге можно заключить, что концептуальное пространство эволюционной экологии действительно включает аутэкологические, популяционно-экологические и синэкологические компоненты исследований и все их возможные композиции.

Включение аспектов популяционной и эволюционной синэкологии в область интересов ЭЭ позволяет перейти к новым направлениям и возмож-

ностям исследований. Часть таких аспектов ЭЭ уже намечена в мировых исследованиях. Среди них известны следующие направления: изучение разных аспектов коэволюции и, в частности, взаимной диффузной коэволюции видов в сообществе (Thompson, 1998, 2006); анализ эволюционно-экологических механизмов симпатрического формообразования (Maynard Smith, 1966; Bolnick, Fitzpatrick, 2007), включая быстрое возникновение и дифференциацию флотов рыб (Mina et al., 1996a,b, 1998; Albertson, Kocher, 2006); выявление обратных связей (feedbacks) между экологическими и эволюционными событиями в исторические характерные времена (Post, Palkovacs, 2009; Alberti, 2015); изучение быстрых микроэволюционных событий в результате биологических инвазий (Facon et al., 2008; Vasil'ev et al., 2017) и хронического влияния антропогенных факторов (Васильев и др., 2013); сопоставление действия принципа компенсации Ю.И. Чернова на разных уровнях биологической организации (Чернов, 2005; Васильев и др., 2017а); сравнительный филогенетический анализ сообществ и путей их формирования (Webb et al., 2002); решение задач урбанистической эволюционной экологии (Marzluff, 2012; Alberti, 2015) и др. В целом для ЭЭ в последнее время крайне актуальной задачей становится изучение проблемы быстрых морфогенетических перестроек популяций и сообществ при стрессирующем антропогенном воздействии, а также анализ быстрых перестроек морфогенеза на основе трансгенерационного наследования индуцированных стрессом эпигенетических изменений (Jablonka, Lamb 2010; Duncan et al., 2014; Burggren, 2016; Boskovi, Rando, 2018; Donelan et al., 2020). Поскольку в рамках данного раздела нет возможности рассмотреть весь комплекс быстро развивающихся в мире эволюционно-экологических исследований, далее я вынужден буду остановиться лишь на некоторых из них.

1.3. ПОПУЛЯЦИОННАЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ СИНЭКОЛОГИЯ И ИХ ПРОБЛЕМАТИКА

Проблемы синэкологии долгое время лежали вне интересов популяционных и эволюционных биологов, хотя эволюционные процессы осуществляются в биотических сообществах и во многом, если не во всех отношениях, ими контролируются и направляются (Maynard Smith, 1966. 1981; Шварц, 1980; Маут, 1982; Жерихин, 2003; Чернов, 2008). Важнейшей задачей ближайшего будущего следует считать внедрение популяционных представлений и методов исследований в синэкологию, обеспечивающих переход к популяционной и эволюционной синэкологии (population and evolutionary synecology) и нацеленных на разработку популяционно-ценотических (population-coenotic) методов двухуровневой оценки экологиче-

ского состояния ценопопуляций симпатрических видов и образуемых ими сообществ в антропогенной среде (Алещенко, Букварёва, 2010; Букварёва, Алещенко, 2013; Васильев и др., 2010а, 2013; Vasil'ev et al., 2015). Необходимо также научиться прогнозировать наступление кризисных ценоотических явлений.

Как отмечалось выше, по моим представлениям, локальные сообщества таксономически близких симпатрических видов растений или животных, приуроченные к определенному биотопу и пространственно размещенные в пределах фации или урочища, являются таксоценоми (термин А. Ходоровски (Chodorowski, 1959) и признавшего его приоритет Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1967)). Синтопные поселения каждого из симпатрических видов таксоценона, населяющие локальный биотоп для относительно оседлых видов (например, моллюсков, многих групп насекомых, землероек, грызунов), представляют собой ценопопуляции, которые неизбежно экологически взаимодействуют друг с другом, поскольку обитают на одной и той же территории, а их представители используют сходные ресурсы.

Синхронный внутри- и межгрупповой анализ синтопных ценопопуляций симпатрических видов, входящих в состав таксоценона, позволяет в русле популяционной синэкологии сопоставить их реакции в виде усиления изменчивости неметрических, морфометрических, морфофизиологических и/или этологических признаков в ответ на неблагоприятные природные ситуации. Он дает возможность оценить параллелизм или независимость проявления внутри- и межгрупповой сопряженной изменчивости морфогенетических, физиологических и поведенческих реакций, т.е. коэволюционный потенциал симпатрических видов (Vasil'ev et al., 2015). Противоположные реакции могут указать на антагонизм экологических требований видов — их отрицательный коэволюционный потенциал. Параллелизм ответов у разных видов будет отражать их высокий коадаптивный потенциал, т.е. исторически выработанную видами общую адаптивную морфогенетическую и морфофизиологическую реакцию. Анализ внутригруппового разнообразия позволяет оценить устойчивость ценопопуляции конкретного вида к тем или иным констелляциям условий среды в разные сезоны и годы, возникающим в результате природных и техногенных воздействий. Для нескольких синтопных и синхронно оцениваемых ценопопуляций симпатрических видов локального таксоценона тем же способом можно оценить изменение общего таксоценоотического разнообразия во времени. В случае параллельного сравнения нескольких таксоценонов, включающих ценопопуляции тех же симпатрических видов в географически удаленных локалитетах, т.е. экологически различных условиях, проводится аналогичное

сравнение, но в этом случае уже не аллохронных, а аллотопных выборок из ценопопуляций нескольких видов. Такие исследования, например, можно выполнять с помощью методов геометрической морфометрии (Vasil'ev et al., 2015; Васильев и др., 2018б), что позволяет разместить в общем морфопространстве ординаты особей разных видов, анализируя только изменчивость их формы.

Наконец, совмещение всех этих задач, т.е. параллельное сравнение географически удаленных, но синтопных, ценопопуляций нескольких симпатрических видов во времени и в пространстве относится уже к проблематике эволюционной синэкологии и/или эволюционной экологии в ее широком понимании (Чернов, 1996). При таком комплексном сопряженном анализе изменчивости свойств фенома в его самом широком толковании (от морфологических признаков до особенностей поведения особи на разных этапах онтогенеза) появляется возможность оценить, какой из видов-симпатриантов лучше адаптирован к условиям локального биотопа по проявлению изменчивости и разнообразия изученных признаков. Действительно, в неблагоприятных для вида условиях его изменчивость по отдельным признакам или внутрigrупповое разнообразие, оцененное по их совокупности, будут возрастать, а в благоприятных, напротив, уменьшаться (Васильев и др., 2010а; Букварёва, Алещенко, 2013).

Феномен увеличения веера изменчивости признаков в неблагоприятной среде был экспериментально установлен и описан Н.В. Глотовым (1983) как эффект провокационного фона среды. По морфогенетической реакции повышения уровня рассеивания ординат в многомерном морфопространстве, например применив методы геометрической морфометрии (Zelditch et al., 2004), после процедуры рарефакции (случайного выравнивания выборок по объему) можно определить, у ценопопуляции какого из симпатрических видов локального таксоцена в большей степени проявилось морфоразнообразие (*morphological disparity*). Соответственно меньший уровень взаимного рассеивания (дисперсии) ординат и меньший относительный объем морфопространства будут указывать на большую степень морфогенетической устойчивости и экологической толерантности ценопопуляции, вида или локального таксоцена (Васильев и др., 2018а). Ниже в главах 5, 6 и 7 мы вновь вернемся к обсуждению этих аспектов.

С помощью методов геометрической морфометрии нами было установлено, что морфоразнообразие (*morphological disparity*) видов-доминантов значимо меньше, чем у видов-субдоминантов (Васильев и др., 2010а; 2016а). Обнаружено, что при естественном восстановлении сообщества грызунов после весенней неизбежной элиминации на освобожденной терри-

тории у вида, бывшего в контроле малочисленным субдоминантом, летом на импактном участке значимо снизился уровень внутригруппового морфознообразия, что отражает снижение стрессированности морфогенеза, а осенью за счет этого вида на импактном участке произошла смена вида-доминанта в сообществе. Выявлено также снижение морфознообразия популяции вида-доминанта при наибольшей возможной полноте видового состава таксоцена, но значимое возрастание этого показателя при его неполноте (Васильев и др., 2017а). Все эти факты указывают на сложные взаимодействия между симпатрическими видами в сообществе, влияющие на процессы морфогенеза и экологию как отдельных ценопопуляций, так и всего таксоцена.

Таким образом, предложенные нами подходы позволяют, используя методы из арсенала популяционной биологии для задач популяционной и эволюционной синэкологии, оценить экологическое состояние как отдельных ценопопуляций симпатрических видов, так и локальных таксоценов. Развивая эту методологию на базе популяционной и эволюционной синэкологии, фенотипетики и геометрической морфометрии, можно приблизиться к выявлению и прогнозированию региональных биоценологических кризисов (РБК), которые могут возникнуть в биотических сообществах уже в XXI в. по мере усиления влияний антропогенного и климатогенного факторов.

Глава 2

Экспериментальная эволюционная экология как направление исследований

Объединение двух направлений исследований — экспериментальных методов систематики, обсуждавшихся С.С. Шварцем (1965, 1973а) с позиций эволюционной экологии, и экспериментальной экологии, о которой ранее писали А.В. Покровский и В.Н. Большаков (1979) в монографии «Экспериментальная экология полевков» приводит к новому научному направлению, которое я предлагаю назвать *экспериментальная эволюционная экология* (ЭЭЭ). Подчеркну, что ни С.С. Шварц, ни А.В. Покровский, ни В.Н. Большаков не писали об этом направлении и не применяли такой терминологии, хотя она во многом подразумевалась именно в таком виде и непосредственно вытекает из большинства их работ, касающихся исследований сопряженного развития животных в лабораторных условиях вивария. Напомню, что С.С. Шварц (1973а) предлагал синхронно выращивать представителей разных внутривидовых форм и криптических видов в одних и тех же условиях вивария и по их фенотипической реакции на условия обитания судить о степени их эволюционной дивергенции и таксономическом статусе.

Идея была очень проста, но на практике работала крайне эффективно. Если выращивать в экологически сходных лабораторных условиях вивария представителей разных таксонов, взятых из удаленных и отличающихся по ландшафтно-климатическим условиям географических точек (например, из лесостепи и лесотундры), то проявление своеобразия их потомков по морфофизиологическим и иным признакам будет отражать степень эволюционной дивергенции таксонов. Если межгрупповая изменчивость по признакам не проявится, то это будет указывать на эволюционно-экологическую и феногенетическую близость сравниваемых форм, их историческую и филетическую общность.

Собственно этот экспериментальный подход во многом совпадал с методом выявления экотипов, разработанный в ботанике Г. Турессоном (Turesson, 1922), который предлагал переносить представителей видов растений, произрастающих в контрастных биотопах, из разных частей их ареала в однородные сходные условия ботанического сада или теплицы, а затем проследить их развитие и сравнивать реализованные фенотипы. Если пе-

ренесенные объекты отличались друг от друга в одинаковых условиях культивации, их относили к разным экотипам, однако если они не различались, это было основанием признать их генетически сходными. Я не буду здесь касаться других деталей так называемой экспериментальной систематики, предлагавшейся Г. Турессоном, и обзора последующей критики его представлений, поскольку это выходит за пределы нашего обсуждения и носит теперь лишь исторический интерес.

Из сказанного выше понятно, что подходы, предложенные Г. Турессоном для растений и С.С. Шварцем для животных, имеют общую принципиальную основу — экспериментально оценить морфогенетические реакции особей разных внутривидовых форм и криптических видов на одинаковые условия развития.

Поэтому мы можем так сформулировать **эволюционно-экологический принцип Турессона-Шварца**: *эволюционная дивергенция отражается в разной направленности и степени выраженности морфогенетической реакции внутривидовых форм и криптических видов на одинаковые условия развития*. Другими словами, принцип Турессона-Шварца позволяет выявить неодинаковость веера модификаций у сравниваемых географически удаленных форм, оценить степень их эволюционно-экологического расхождения и сходства экологических ниш по комплексу морфофункциональных признаков.

Мне представляется, что данный подход вполне можно распространить и на природные ситуации при сочетанном сравнении морфогенетических реакций в популяции одного и того же вида или популяциях разных видов во времени. При параллельном сравнении изменчивости представителей ценопопуляций разных симпатрических видов в разные годы как на коротких (например, смежные годы или 2–3 года), так и на длительных отрезках времени (более 20 лет), становится возможным на музейных коллекциях выявить степень морфологических изменений (морфогенетических реакций) разных видов на одни и те же изменения факторов среды (Васильев, Васильева, 2018). Поскольку массовый сбор материала по разным видам в разные годы — обычная процедура, становится возможным сравнивать коллекционные материалы, собранные в прошлом, с современными сборами. Этот материал характеризует как кратковременную, так и долговременную хронографическую изменчивость у синтопных симпатрических видов в соответствующих сходных условиях их развития.

Совмещение двух этих аспектов — сочетание выращивания в сходных лабораторных условиях форм из природных симпатрических и аллопатрических популяций близких видов одного таксоцена и параллельного

сравнения их природных «сверстников» в естественных условиях — теоретически должно позволить экспериментально оценить их коэволюционный и коадаптивный потенциалы.

Как я полагаю, в русле экспериментальной эволюционной экологии, опирающейся на принцип Турессона-Шварца, можно выделить три основных направления (их может быть и больше, если учесть молекулярно-эпигенетический, этологический и иные аспекты): 1 — экспериментальная оценка степени эволюционной дивергенции форм при развитии в лабораторных условиях (виварий / фитотрон, оранжерея), в основном связанная с решением задач экспериментальной систематики, но позволяющая тестировать и эволюционно-экологические задачи; 2 — популяционно-экологические эксперименты в лаборатории и/или в природе, нацеленные на изучение как популяционной экологии конкретных видов, так и решение эволюционно-экологических проблем; 3 — популяционно-ценотические «эксперименты» и мониторинг таксоценов, основанные на проведении экспериментальных синэкологических исследований для оценки реакции на природные, антропогенные или моделируемые изменения условий среды представителей симпатрических видов, формирующих таксоцены. В последнем случае возможна оценка также и реакции самих таксоценов как таковых. При этом в совокупностях случайно выравненных по объему синтопных и синхронно полученных природных выборок (ценопопуляций) симпатрических видов проводится обобщенный анализ изменчивости и морфоразнообразия всех особей или центроидов ценопопуляций без учета их видовой принадлежности.

Рассмотрим конкретный пример исследований в русле экспериментальной эволюционной экологии. В виварии ИЭРиЖ УрО РАН под руководством А.В. Покровского параллельно создали лабораторные колонии двух видов полевок — узкочерепной и полевки-экономки, каждый из которых был представлен двумя подвидами: северным и южным (см. Покровский, Большаков, 1979). Виды на значительной части их ареалов симпатрируют, причем симпатрическими формами являются как северные, так и южные подвиды обоих видов, соответственно. Поскольку оба вида и представители их подвидов разводились в относительно сходных условиях вивария, с помощью имеющихся коллекционных материалов можно было оценить морфогенетическую реакцию этих форм на сходные условия содержания по комплексу неметрических признаков осевого черепа и нижней челюсти. Результаты нашего исследования (Васильев и др., 2010б) прямо иллюстрируют возможности экспериментальной эволюционной экологии и научные перспективы изучения морфогенеза симпатрических видов

в виварии. В данном исследовании на основе анализа индивидуальной встречаемости 46 дискретных гомологичных фенотипических признаков осевого черепа и нижней челюсти представителей четырех указанных выше лабораторных колоний грызунов проведена многомерная ординация фенетических композиций особей методом главных компонент. Дискриминантный канонический анализ значений компонент индивидуальных фенетических композиций северного (*Lasiopodomys gregalis major*) и южного (*L. g. gregalis*) подвидов узкочерепной полевки с северным (*Alexandromys oeconomus hahlovi*) и южным (*A. o. oeconomus*) подвидами полевки-экономки выявил значимые различия вдоль всех трех осей (см. Васильев и др., 2010б). Вдоль первой дискриминантной канонической функции проявились отчетливые межвидовые и межродовые различия (ранее они относились систематиками к одному роду — *Microtus*), а вдоль второй функции наблюдался однонаправленный параллельный сдвиг эллипсоидов, характеризующий изменчивость проявления фенетических композиций обоих южных подвидов по отношению к эллипсоидам обеих северных форм (рис. 2). Другими словами, вдоль второй оси у обоих видов при их продвижении на юг и на север наблюдаются во многом параллельные структурные изменения в проявлении большого числа гомологичных фенотипических признаков.

Дискриминантная каноническая функция 2 (DCF2)

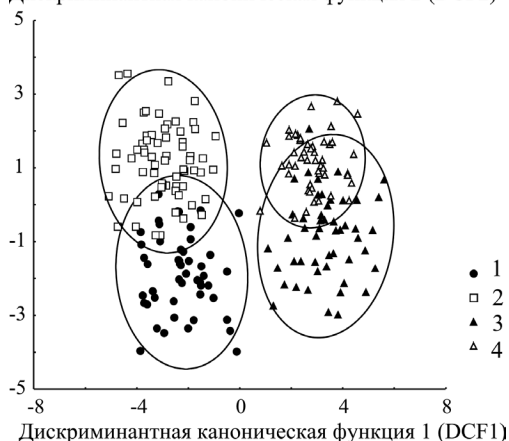


Рис. 2. Результаты дискриминантного канонического анализа главных компонент индивидуальных композиций гомологичных фенотипических признаков черепа северного (1) *Alexandromys oeconomus hahlovi* и южного (2) *A. o. oeconomus* подвидов полевки-экономки с северным (3) *Lasiopodomys gregalis major* и южным (4) *L. g. gregalis* подвидами узкочерепной полевки.

Проявление фенотипов чрезвычайно устойчиво к прямому действию различных экологических факторов, что позволило нам использовать внутрииндивидуальную (фенотипическую) изменчивость дискретных морфоструктур для косвенной оценки уровня эпигенетических различий между сравниваемыми группами животных — меры их эпигенетической дивергенции (Васильев, Васильева, 2009а). Уровень эпигенетической дивергенции оценили как квадрат обобщенного расстояния Махаланобиса (D^2). Мера эпигенетической дивергенции аддитивна и включает в себя, как минимум, две компоненты: филогенетическую и эволюционно-экологическую. Филогенетическая компонента составила приблизительно 76% доли общей межгрупповой изменчивости, эволюционно-экологическая компонента объединила приблизительно 24% межгрупповой дисперсии и подразделилась на видоспецифическую (взаимодействие «таксон» x «среда обитания») — 9% и эколого-историческую — около 15% (параллелизм проявления фенотипов как результат исторического освоения таксонами сходных экологических условий). Филогенетическая компонента изменчивости многократно превысила эволюционно-экологическую по величине ее вклада в общую меру эпигенетической дивергенции. В то же время проявление существенной эколого-исторической компоненты указывает на то, что у обоих симпатрических видов исторически выработались сходные необратимые морфогенетические различия между северными и южными подвидами. Последнее может быть истолковано как проявление у симпатрических видов параллельных микроэволюционных перестроек комплекса морфологических структур осевого черепа и нижней челюсти, носящих в основном направленный адаптивный характер (см. Татаринов, 1987).

Популяционно-экологические эксперименты в лабораторных условиях и/или в природе как второе направление исследований в русле ЭЭЭ подразумевают следующие аспекты. Длительное слежение за популяциями в природных условиях, основанное на их мониторинге и периодическом изъятии особей, по сути мало отличается от аналогичного мониторинга в лабораторных условиях. Различия по технике сбора материала состоят в том, что в природе объекты необходимо собрать в определенное время в соответствующих биотопах, но в неконтролируемых климатических условиях среды. В искусственных условиях условия развития особей должны быть сходными, но могут контролироваться экспериментатором. Сочетание обеих техник популяционного мониторинга, т.е. параллельного анализа одновозрастных особей из природных популяций и происходящих от них лабораторных групп, позволяет получить наиболее интересные и содержательные результаты в областях как эволюционной, так и популяционной

экологии, поскольку в лабораторных условиях снимаются все межвидовые (ценотические) взаимодействия, упрощаются внутрипопуляционные взаимодействия, а также обеспечивается избыток ресурсов, что моделирует совершенно иную экологическую среду для индивидуального развития, чем в природных условиях.

Преимущества слежения за природными популяциями, например животных, состоят в том, что особи находятся в естественной среде, имеются внутрипопуляционные и ценотические взаимодействия (конкуренция, давление хищников, эпизоотии и др.), питание, как правило, разнообразно и полноценно, но корм не является регулярно избыточным и требует постоянного поиска (состав корма можно установить в полевом эксперименте). Поскольку природные условия являются неконтролируемым фактором, требуется длительно собирать материал в расчете на обнаружение сходных природных ситуаций. Характеристики среды должны совпадать как в климатическом, так и популяционно-видовом и ценотическом аспектах одновременно. Поэтому подбор сравнимых синэкологических ситуаций в природной среде несколько затруднен, хотя и теоретически возможен при длительном мониторинге (Васильев, 2005; Васильев и др., 2014). В случаях, если требуется выявить морфогенетическую реакцию разных биотипов (по Иоганнсену) или структурно-функциональных групп (СФГ) (Васильев, 2005) в популяции на те или иные условия среды в расчете на самый широкий их диапазон, нет необходимости подбора сходных констелляций условий среды и нужно лишь обеспечить получение синхронных и синтопных выборок, представляющих сравниваемые внутривидовые биотипы и морфы (Васильев и др., 2018в). Ранее Г.В. Оленев (2002, 2004) на примере цикломорфных видов грызунов предложил внутрипопуляционные группы особей с ускоренным и замедленным типами онтогенеза, а также тех, которые ускоряли развитие и созревание после зимовки, называть физиологическими функциональными группировками (ФФГ). В целом ФФГ полностью укладываются в терминологические рамки предложенных нами СФГ и отражают онтогенетический аспект внутрипопуляционной диверсификации.

Следуя логике экспериментальной эволюционной экологии, мы совместно с Н.Г. Евдокимовым и Н.В. Синевой осуществили природный эксперимент по взаимному (реципрокному) переселению представителей географически удаленных поселений обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) из Оренбургской и Челябинской областей. Особенность эксперимента состояла в том, что оренбургские зверьки являются бурыми по окраске меха (бурая морфа), а северные черными, т.е. меланистами (черная морфа). Это позволяло по окраске животных проследить судьбу переселен-

цев при периодических тотальных выловах с последующим возвращением особей в их прежние семейные колонии. К сожалению, при проведении эксперимента в природе выжили только оренбургские переселенцы на севере Челябинской области — в Кунашакском районе. Северные челябинские зверьки на юге в Оренбургской области не прижились и погибли по неясным причинам. Эксперимент длился три года. Можно было ожидать, что через небольшое число поколений бурые переселенцы по своим морфологическим особенностям сблизятся с черными, однако итог эксперимента оказался иным (Васильев и др., 2018а).

Методами геометрической морфометрии проанализировали изменчивость формы нижней челюсти и установили, что полигоны изменчивости одновозрастных аборигенных бурых и черных зверьков разных популяций не перекрываются и расположены в разных областях морфопространства (рис. 3). Полигон изменчивости переселенцев несколько сместился по отношению к полигону исходной бурой оренбургской группировки, сохранив некоторые характерные для родительской популяции черты формы челюсти, однако это смещение не привело к его сближению с полигоном черных по окраске шкурки аборигенных зверьков.

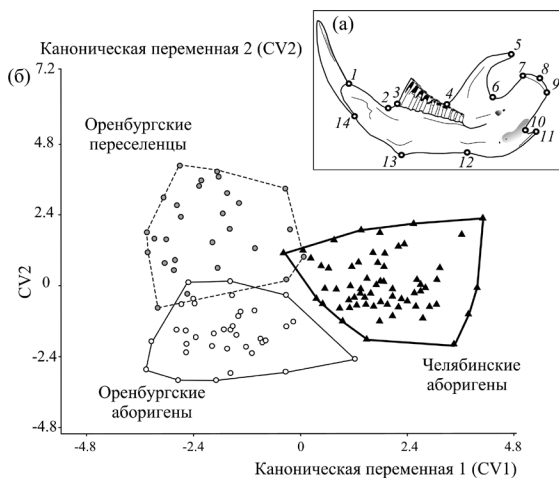


Рис. 3. Расположение меток-ландмарок (1–14) на лингвальной стороне нижней челюсти (а) и результаты канонического анализа прокрустовых координат (б), характеризующих изменчивость формы нижней челюсти обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) в выборках из двух аборигенных популяций — северной (Челябинская обл.) и южной (Оренбургская обл.) — и экспериментальной группы потомков интродуцированных оренбургских зверьков.

Поэтому можно заключить, что морфогенез челюсти бурых интродуцентов и аборигенных черных зверьков в одном и том же локалитете и в одно и то же время протекает неодинаково. Данное обстоятельство указывает, с одной стороны, на генетическую специфику обеих исходных популяций и способность к быстрой перестройке морфогенеза у интродуцентов – с другой. Одновременно было установлено, что рассеивание объектов в пределах полигона изменчивости носит неслучайный характер и характеризуется как сверхрассеивание (*overdispersion*). В то же время установлено, что в обеих аборигенных выборках рассеивание объектов носит случайный характер (рис. 4). Явление сверхрассеивания координат в группе переселенцев можно трактовать как возрастание у потомков оренбургских зверьков веера морфогенетических реакций и размаха модификационной изменчивости в новой среде обитания на севере ареала вида. Возможно, именно высокий уровень модификационной изменчивости и позволил интродуцентам выжить в новой среде. Обнаруженный факт смещения групповой нормы по количественным признакам формы нижней челюсти свидетельствует о принципиальной возможности быстрых морфогенетических перестроек при освоении популяцией новой ценотической обстановки.

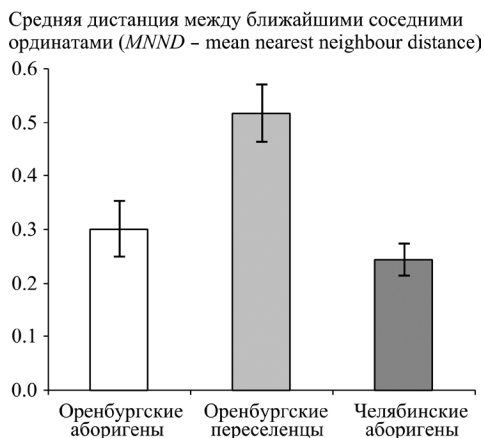


Рис. 4. Сравнение среднего уровня внутригруппового морфологического разнообразия *MNND* (с учетом стандартных ошибок – $\pm SE$) по форме нижней челюсти обыкновенной слепушонки в выборках из северной (Челябинская обл.) и южной (Оренбургская обл.) аборигенных популяций и экспериментальной группы потомков оренбургских интродуцентов.

Таким образом, эксперимент в природе выявил неодинаковую морфогенетическую реакцию представителей разных популяций на одни и те же условия, возможность быстрой (за малое число поколений) морфогенетической перестройки с формированием новых компромиссных морфологических особенностей, позволяющих интродуцентам южанам существовать в новой биоценотической обстановке и в окружении представителей другой – северной – популяции.

Другим примером природного эксперимента, проведенного в евразийском масштабе, является повсеместная интродукция ондатры в XX в. на территорию европейских стран и республик РСФСР. Популяционная дифференциация вида сопровождалась выработкой специфических адаптаций к новым условиям обитания. По этой причине процесс интродукции ондатры можно рассматривать в качестве аналога географического формообразования и по морфогенетическому изменению популяций судить в первом приближении о скорости и эффективности начальных этапов микроэволюции.

Материалом для исследования последствий интродукции вида послужили однородные в возрастном отношении аллохронные выборки сеголеток ондатры из Курганской области и полуострова Ямал, собранные на начальном (в 1954 и 1955 гг.) и позднем (в 1979–1980 гг. и 1989 г.) этапах интродукции вида. Методами геометрической морфометрии изучили изменчивость размеров (CS – centroid size) и формы нижней челюсти, являющейся одним из важных в экологическом отношении органов, связанных с функцией питания животных. В северной ямальской популяции зверьки имели достоверно меньшие размеры нижней челюсти по сравнению с представителями южной курганской. Однако к концу XX в., через 40–50 лет после начала процесса интродукции, размеры нижней челюсти у животных в выборках из этих популяций стали практически одинаковыми, т.е. центроидные размеры нивелировались по величине.

В результате канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы мандибул объектов, установлено, что в северных и южных популяциях ондатры форма нижней челюсти различалась и на начальном этапе интродукции, и в конце XX в. (Vasil'ev et al., 2017). Вдоль первой канонической переменной (CV1) проявилась наибольшая и почти параллельная трансформация челюсти в обеих популяциях, которая отражает проявление направленной хронографической изменчивости и составляет 58.8% от общей межгрупповой дисперсии (рис. 5).

Размах морфогенетических перестроек аллохронных выборок у северной группировки оказался выше, чем у южной, что можно связать с более суровыми условиями обитания ондатры в лесотундре Ямала. Вдоль второй

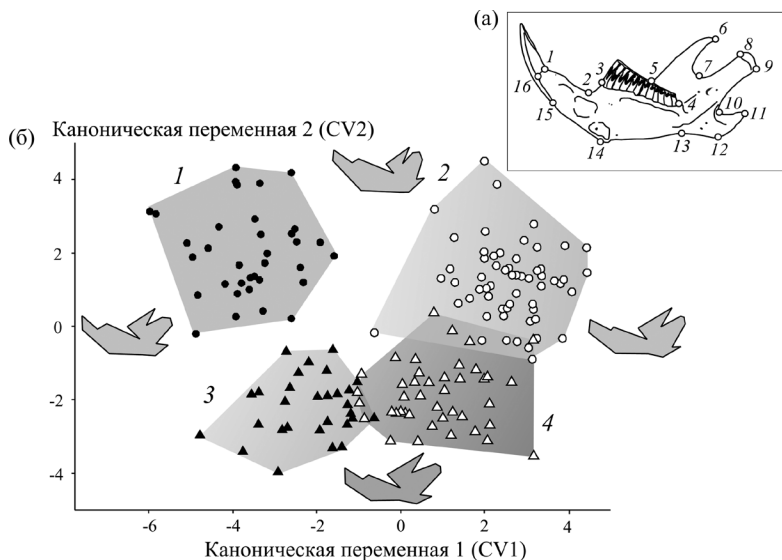


Рис. 5. Размещение меток-ландмарков (1–16) на лингвальной стороне нижней челюсти ондатры (а) и результаты канонического анализа прокрустовых координат (б), характеризующих форму нижней челюсти у аллохронных выборок ондатры на разных этапах интродукции в ямальской (1 – 1955 г., 2 – 1989 г.) и курганской (3 – 1954 г., 4 – 1979–1980 гг.) популяциях (теневые проекции схематической конфигурации нижней челюсти отражают ее наибольшие изменения вдоль канонических осей).

оси (CV2) была выражена морфогенетическая специфика северных и южных популяций, сохраняющаяся на разных этапах интродукции и характеризующая проявление географической изменчивости. На эту каноническую переменную приходится 29.0% межгрупповой дисперсии, т.е. в два раза меньше, чем на CV1. Вдоль третьей канонической оси (CV3) проявилось взаимодействие факторов: «этап интродукции» x «ландшафтно-климатические различия». Эффект взаимодействия, однако, оказался относительно невелик, судя по величине межгрупповой дисперсии (12.2%).

Таким образом, можно заключить, что в результате интродукции ондатры на юге и севере Западной Сибири в ее форпостных популяционных группировках произошли существенные морфогенетические и функциональные изменения, связанные с различием конфигураций мандибул. Хронографические изменения формы нижней челюсти оказались в значительной мере сходно направленными, что указывает на сходство адап-

тивных морфогенетических эффектов в северной и южной популяциях. При этом исходный размах межпопуляционных различий остался прежним, несмотря на то, что в этих популяциях конфигурация мандибул изменилась. Поэтому можно заключить, что наблюдаются направленные морфогенетические перестройки нижней челюсти ондатры. Параллельные преобразования морфогенеза в северной и южной популяциях можно объяснить лишь результатом постепенного встраивания вида в новую для него ценотическую обстановку. Последнее привело к изменению экологических ниш популяций, что следует из существенной перестройки конфигураций мандибул к концу XX в., т.е. обеспечило выполнение видом других трофических функций в условиях интразональных ценозов на севере и юге.

Следовательно, за полувековой период интродукции ондатры в аналогичных интразональных биотопах на юге и севере Западной Сибири произошли микроэволюционные события, связанные с возникновением существенных морфофункциональных и морфогенетических перестроек конфигурации нижней челюсти в пространстве и во времени. Поэтому выявленные отдаленные морфологические последствия интродукции ондатры могут служить примером быстрой направленной микроэволюционной перестройки морфогенеза популяций вида-интродуктора в новых для него ценотических условиях. Полученные результаты указывают на высокий адаптивный потенциал вида и способность его к быстрым морфогенетическим преобразованиям, что, по-видимому, определяет успех распространения ондатры в большинстве природных зон Евразии. В случаях неконтролируемой экспансии инвазивных видов по крайней мере у некоторых из них по аналогии с ондатрой следует ожидать возникновения быстрых адаптивных перестроек морфогенеза в исторических, а не в геологических масштабах времени. Данный процесс быстрой перестройки автохтонного биотического сообщества за счет встраивания в него агрессивного инвазивного вида можно, вероятно, обозначить как *микрофилоценогенез*.

В итоге проведенного «эксперимента» становится ясно, что подобные опыты явно относятся к области экспериментальной эволюционной экологии, а технология экспериментального тестирования морфогенетической реакции разных внутривидовых форм на одни и те же условия среды мало отличается от того, как это осуществлялось бы при лабораторном разведении зверьков в виварии. При этом есть даже некоторые значительные преимущества, поскольку нет необходимости специально кормить и содержать зверьков, как это требуется делать в виварии. Как уже отмечалось, они обитают в естественной среде, а диета животных максимально соответствует природной.

В то же время эксперименты в условиях вивария по синхронному содержанию и разведению лабораторных колоний близких видов в течение нескольких поколений и их дальнейший морфологический анализ тоже могут иметь прямой выход в эволюционную экологию. Рассмотрим конкретный пример, связанный с изучением сопряженной морфологической изменчивости у двух видов-двойников — обыкновенной (*Microtus arvalis f. obscurus*) и восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis*) полевков — в условиях вивария. Данное исследование было выполнено нами ранее совместно с Э.А. Гилевой и Д.Ю. Нохриным. Сравнивали зверьков трех последовательных поколений лабораторных колоний обоих видов-двойников по комплексу метрических признаков осевого черепа и нижней челюсти. Результаты дискриминантного канонического анализа краниометрических признаков аллохронных выборок сравниваемых видов приведены на рис. 6.

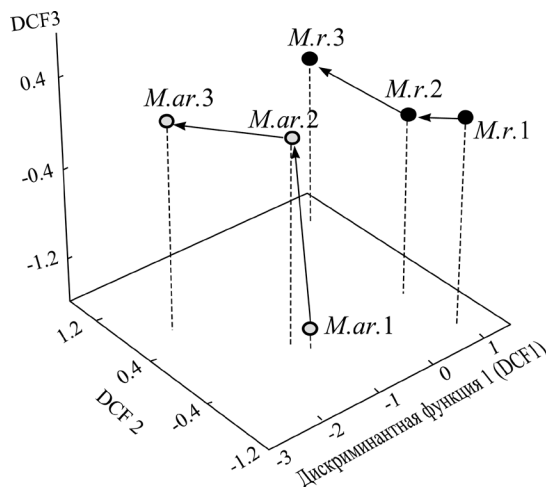


Рис. 6. Результаты дискриминантного канонического анализа размеров и формы осевого черепа и нижней челюсти зверьков трех последовательных поколений (1–3) обыкновенной (*M.ar.* — *Microtus arvalis f. obscurus*) и восточноевропейской (*M.r.* — *M. rossiaemeridionalis*) полевков в условиях виварного разведения.

Динамика ординат центроидов выборок трех поколений каждого вида представлена в пространстве трех первых дискриминантных канонических функций (DCF1–DCF3), характеризующих около 80% межгрупповой дисперсии. Все межгрупповые различия вдоль первых двух дискриминантных

осей оказались статистически значимыми: вдоль первой дискриминантной канонической функции (DCF1) проявились четкие межвидовые различия, а вдоль второй (DCF2) — внутривидовые различия между последовательными поколениями обоих видов. Стрелками на рисунке указаны направления смещения ординат центроидов каждого вида от первого к третьему поколению, которые характеризуют изменение размеров и формы (пропорций) осевого черепа и нижней челюсти. Видно, что у обоих видов произошло практически параллельное однонаправленное изменение краниометрических признаков в ряду поколений. Все обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между сравниваемыми парами центроидов аллохронных выборок видов-двойников оказались при этом статистически достоверными.

Таким образом, всего за три поколения содержания в условиях вивария зверьков лабораторных колоний двух близких видов у них наблюдаются существенные, однонаправленные и параллельные морфологические перестройки осевого черепа и нижней челюсти, которые при этом не связаны с межвидовыми различиями. Поскольку однонаправленные (параллельные) изменения наблюдаются у двух разных видов, они носят неслучайный характер и связаны с общим для обоих видов изменением экологических условий, в которых протекает их развитие. В данной ситуации трудно сомневаться в том, что произошло быстрое направленное изменение морфогенеза обоих видов в условиях виварного содержания, которое обусловлено сочетанием модификационной изменчивости и движущего отбора. Феномен «естественного отбора» обычно очень трудно обосновать и доказать, но в данном случае иное объяснение просто затруднительно. Другой вопрос состоит в том, каков в этом случае субстрат отбора, т.е. как формируются отбираемые фенотипы, и как осуществляется направленность морфогенетической перестройки? Не ясно также, каков механизм их фиксации и насколько необратимы эти изменения?

Поскольку скорость и масштаб морфогенетических изменений оказались весьма велики, в качестве наиболее вероятного механизма можно предполагать последовательное аккумулятивное «длжащихся модификаций» за счет накопления трансгенерационных эпигенетических перестроек, вызванное хроническим стрессом (см. выше) представителей обоих видов в условиях вивария. Это во многом напоминает описанный в середине прошлого века К.Х. Уоддингтоном эффект появления и фиксации в поколениях новых модификаций, вызванных хроническим стрессом, который он назвал «ассимиляцией признаков» (Waddington, 1942a, 1953, 1956, 1957a,b, 1958; Уоддингтон, 1947). Поскольку смертность в лабораторных колониях животных была низкой, можно с высокой вероятностью предположить, что

происходили направленные стресс-индуцированные эпигенетические изменения морфогенеза у представителей обоих видов, которые сопровождались их трансгенерационным наследованием (см. Jablonka, Raz, 2009).

Изменения и переключения морфогенеза животных, индуцированные разными видами стресса и основанные на трансгенерационных эффектах эпигенетических перестроек генома, были обнаружены разными авторами у различных модельных видов (Васильева и др., 1995, 2007; Jablonka, Lamb, 1996, 2005, 2008, 2010; Bonduriansky, 2012, 2013; Burggren, 2016), т.е. они действительно могут быть реальным молекулярным механизмом подобных быстрых перестроек морфогенеза.

Высокая скорость морфогенетических перестроек полевых виварии (независимо от их молекулярно-генетических механизмов и движущих факторов) указывает на общую потенциально высокую фенотипическую пластичность (Schlichting, 2003; Pfennig et al., 2010) этих видов, способность их к быстрым морфогенетическим изменениям и возможным ускоренным перестройкам микроэволюционного характера при резком изменении и/или ухудшении условий обитания. Хорошо понятно, что такого рода эксперименты в контролируемых и/или неконтролируемых условиях виварии могут пролить свет на эволюционно-экологическое понимание потенциальных морфогенетических перестроек разных внутривидовых форм в измененной среде, оценить направления и скорость преобразований индивидуального развития и многие другие вопросы.

Популяционно-ценотические «эксперименты» и мониторинг таксоценов — еще одно направление в русле ЭЭЭ. Особый интерес в этом отношении представляет анализ разных форм сопряженной изменчивости симпатрических видов не в лабораторных условиях (как в рассмотренном выше примере), а в природной среде. Это могут быть проявления сопряженной географической, хронографической или биотопической изменчивости у разных видов одного таксоцена. Параллельный анализ морфологической изменчивости синхронных выборок симпатрических видов, населяющих локальный биотоп, соответствует приведенному выше примеру параллельного изучения морфогенетических реакций разных форм в одних и тех же лабораторных условиях. Наиболее простым аналогом лабораторных исследований мониторинговым наблюдениям в природных условиях может быть сбор данных по аллохронным синтопным выборкам симпатрических видов в естественной среде, который регулярно (ежегодно) проводится в один и тот же сезон и временной отрезок (Васильев и др., 2010а). Поэтому изучение синтопных аллохронных выборок представителей симпатрических видов является прямой аналогией лабораторного сравнения, которое

перенесено в естественные природные условия, но не требует затрат на содержание и разведение животных или выращивание растений.

Классическим примером популяционно-ценотического эксперимента в природных условиях является исследование, ранее проведенное Н.Г. Евдокимовым (1979) по созданию «экологического вакуума» путем локальной дератизации и дальнейшего слежения за восстановлением видовых компонентов локального сообщества грызунов. В этом случае в природе моделировались ситуации, которые происходят при неизбежной элиминации животных, например при наводнении или пожаре. Однако в данной работе рассматривались лишь внутривидовые процессы у разных видов грызунов, входящих в состав сообщества, и динамика соотношения видов, но не анализировались общие морфогенетические перестройки таксоцены грызунов, которые при этом должны происходить. Мы провели (Васильев и др., 2016а) с помощью методов геометрической морфометрии анализ морфогенетических изменений формы нижней челюсти у двух близких симпатрических видов — рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*Clethrionomys rutilus*) — полевков при восстановлении их синтопных ценопопуляций после неизбежной элиминации — создания локального «экологического вакуума» за счет тотальной дератизации в очаге геморрагической лихорадки в южной тайге Удмуртии (Кизнерский р-он) в зоне планируемых лесозаготовок. Данная модель фактически имитировала ситуацию, возникающую при весенней неизбежной элиминации локальных ценопопуляций и сообществ грызунов и их последующем восстановлении. При анализе изменчивости размеров и формы нижней челюсти в процессе восстановления локального населения грызунов были выявлены как сходные параллельные, так и видоспецифичные морфогенетические изменения. Обнаружены видовые различия в изменении показателя внутригруппового морфоразнообразия (*MNND* — mean nearest neighbor distance (Hammer, 2009)) формы нижней челюсти у вида-доминанта — рыжей полевки и конкурирующего за территорию вида субдоминанта — красной полевки. Разная морфогенетическая реакция близких видов лесных полевков при заполнении «экологического вакуума» может рассматриваться как результат снижения уровня конкурентных отношений для вида-субдоминанта и эффект компенсаторного повышения морфоразнообразия вида-доминанта в условиях низкой плотности и неполноты состава сообщества в соответствии с экологическим «принципом компенсации» Ю.И. Чернова.

В противоположной ситуации у симпатрических видов — малой лесной мыши (*Syloaemus uralensis*) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), относящихся к разным семействам, но исторически длительно обитающих

на одной и той же территории в одних и тех же по составу таксоценах в Оренбургской области, наблюдались однонаправленные параллельные изменения формы нижней челюсти, характерные для соответствующих фаз динамики численности, но не связанные с межвидовыми различиями (Большаков и др., 2013). Поскольку нижняя челюсть, как уже отмечалось, выполняет в основном трофическую функцию, то большие межвидовые различия отражают главным образом специфику питания полевков и мышей (рис. 7). Параллельные изменения формы челюсти указывают на сходные изменения трофических функций обоих видов в ценозе на разных фазах численности, т.е. вероятно, и на общее для представителей локального таксоцена модификационное изменение морфогенеза, носящее функционально-ценотический характер.

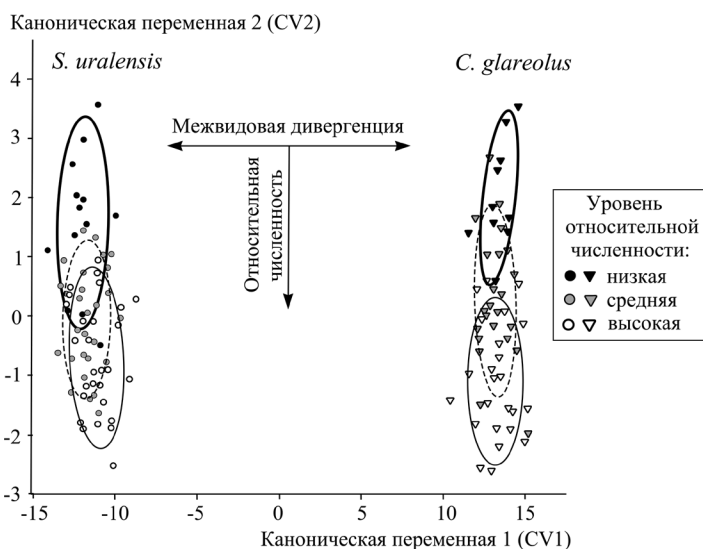


Рис. 7. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих форму нижней челюсти, в синтопных выборках из популяций малой лесной мыши (*Sylviaemus uralensis*) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) при трех разных уровнях численности таксоцена грызунов в Оренбургской области. Эллипсоиды рассеивания ординат выборок характеризуют 95% дисперсии.

Снижение или повышение численности представителей таксоцена сопровождается обычно изменением его состава и соотношения долей видов

доминантов и субдоминантов. При высокой численности условия благоприятны для большинства видов, формирующих таксоцен (может наблюдаться даже смена доминантов), а при низкой, напротив, виды-субдоминанты почти полностью исчезают, будучи заведомо менее приспособленными к данной региональной среде, чем доминанты. Возрастание в таксоцене относительной доли видов-доминантов при снижении общей численности грызунов должно компенсироваться перераспределением их функциональной ценотической нагрузки. Поэтому перестройки морфогенеза видов-доминантов при этом могут носить направленный функционально-компенсационный характер (на теоретическую возможность этого ранее указывал Ю.И. Чернов (2005), когда они выполняют в сообществе дополнительные функции (главным образом трофические)) взамен видов-субдоминантов, которые находятся в этот момент в стадии депрессии численности.

Таким образом, простой параллельный мониторинг симпатрических видов таксоцена позволяет оценить эволюционно-экологические механизмы межвидовых взаимодействий и природу синэкологических коэволюционных перестроек морфогенеза в сообществе.

При дополнительной экологической нагрузке на таксоцен за счет локального техногенного загрязнения среды обитания, что является своеобразным вынужденным природным «экспериментом», появляется реальная возможность получить оценки устойчивости морфогенеза симпатрических видов доминантов и субдоминантов в экологически измененной импактной среде. Становится принципиально возможным выявить направления и скорость морфогенетических преобразований при хроническом воздействии тех или иных техногенных поллютантов, определить общие и специфические морфогенетические реакции видовых компонентов таксоцена.

Рассмотрим в этой связи результаты исследований (Васильев и др., 2010а), проведенных в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа на примере аллохронных выборок из синтопных поселений малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*) и красной полевки (*Clethrionomys rutilus*). С помощью геометрической морфометрии выявили высокую степень сопряженности хронографической изменчивости формы нижней челюсти полевки и мыши в зоне ВУРСа. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти по 16 гомологичным ландмаркам, представлены на рис. 8.

Видно, что вдоль первой канонической переменной (CV1) выражены межвидовые различия, которые, как это уже отмечалось выше для другой пары видов, эволюционно сформировались в связи с разной трофической специализацией. Вдоль второй канонической оси (CV2) у обоих симпатри-

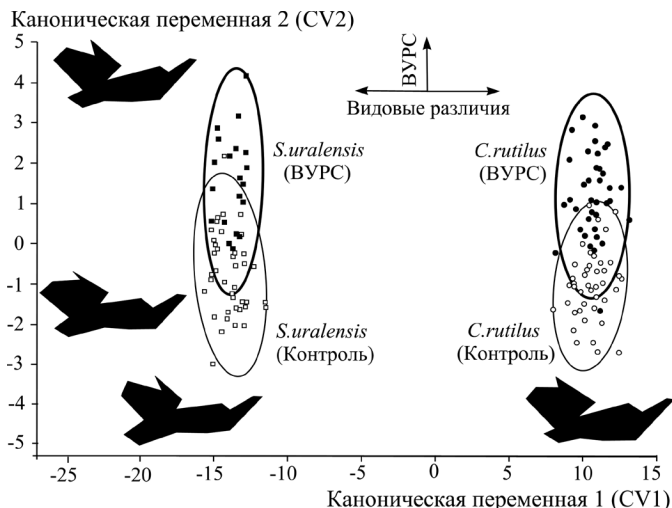


Рис. 8. Сопряженная техногенная изменчивость формы нижней челюсти двух симпатрических видов: малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*) и красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) на контрольном участке и в зоне влияния ВУРСа. Эллипсоиды объединяют 95% особей выборки. Теневые конфигурации характеризуют основные направления изменения формы нижней челюсти обоих видов вдоль первых двух канонических переменных (CV1 и CV2).

ческих видов проявился статистически значимый параллельный и однонаправленный сдвиг центроидов импактных выборок и их эллипсоидов рассеивания по отношению к контрольным. Напомним, что каждый эллипсоид объединяет 95% ординат особей от общего объема выборки. Такой параллельный сдвиг импактных выборок у обоих видов может быть однозначно интерпретирован как проявление у них однонаправленной техногенной изменчивости.

На рис. 8 приведены обобщенные теневые конфигурации нижней челюсти обоих видов, характеризующие направления межгрупповой изменчивости вдоль канонических осей. Сопряженная техногенная изменчивость проявилась в нарушении аллометрических зависимостей при росте разных морфогенетических модулей нижней челюсти: у обоих видов угнетается рост модуля углового отростка, но усиливается в дорзальном направлении рост модуля венечного отростка. Другими словами, у обоих видов в импактных группировках выражена параллельная неспецифическая морфогенетическая реакция на хроническое воздействие техногенных радионуклидов,

что и подтверждает проявление в этом случае техногенной формы межгрупповой изменчивости.

Вдоль третьей канонической переменной, на которую приходится наименьшая изменчивость, проявилось значимое взаимодействие факторов «вид» \times «влияние ВУРСа» ($p < 0.002$): в данном направлении межгрупповых различий наблюдается видоспецифичность морфогенетической реакции на влияние ВУРСа. Таким образом, если вдоль второй канонической оси проявляется неспецифическое воздействие ВУРСа, то вдоль третьей — специфическое. Тем не менее и в первом, и во втором случаях у обоих видов выражена морфогенетическая реакция на фактор «влияние ВУРСа».

Для сравнения размаха внутривидовых различий между контрольными и импактными группировками у мыши и полевки использовали обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2). Оказалось, что у малой лесной мыши этот показатель почти в 2 раза выше ($D^2 = 9.6$; $p < 0.001$), чем у красной полевки ($D^2 = 5.3$; $p < 0.001$). Другими словами, морфологические различия между выборками малой лесной мыши импактного и контрольного участков заметно больше, чем таковые у красной полевки. Следовательно, чувствительность и морфогенетическая реактивность мыши на действие хронического радиационного фактора оказалась выше, чем у полевки.

Дополнительно мы оценили и внутривидовое морфологическое разнообразие, используя метод анализа дистанций между ближайшими соседними точками (*MNND*). Напомним еще раз, что данный метод позволяет оценить характер распределения ординат особей в плоскости полигона изменчивости конкретной выборки, учитывая степень их агрегированности в пределах полигона (Hammer, 2009). Нулевой гипотезой при этом является случайный пуассоновский характер распределения объектов. С помощью программы PAST мы оценили, является ли распределение двумерных координат объектов кластированным (агрегированным), случайным (пуассоновским) или наблюдается их неслучайное свехрассеивание (Hammer et al., 2001).

Вычисляли показатель R , который является отношением удвоенной средней дистанции между ближайшими соседними ординатами к квадратному корню из средней площади полигона изменчивости, приходящегося на один объект: если $R < 1$, то наблюдается кластеризация точек (формируются отдельные их агрегации); если $R > 1$, то существует феномен неслучайного свехрассеивания (*overdispersion*) точек; при $R = 1$ — распределение носит случайный пуассоновский характер.

Использовали также два других показателя — реальная средняя дистанция до ближайших соседних точек (*MNND*) и теоретическая ожидаемая средняя дистанция (*ExpNND*), полученная исходя из случайного характера распределения точек. Как уже отмечалось выше, судя по величине R и соот-

ношению показателей *MNND* и *ExpNND* у разных групп, можно оценить не только характер распределения точек, но и соотнести степень внутригруппового разнообразия (Hammer, 2009).

Расчеты провели по двум каноническим переменным. При этом мы исключили изменчивость, обусловленную заведомо видовыми морфологическими различиями, которые проявились вдоль первой канонической переменной (*CV1*), а использовали в дальнейшем анализе только данные по второй и третьей осям (*CV2* и *CV3*), вдоль которых была обнаружена неспецифическая и специфическая реакции на влияние ВУРСа. Показатель *R* у контрольных выборок обоих видов оказался близок к единице (отклонение от единицы недостоверно в обоих случаях). Иными словами, у контрольных групп обоих видов наблюдается случайный характер распределения точек. Напротив, значения *R* в случаях импактных группировок обоих видов оказались достоверно больше единицы, т.е. в этих случаях проявилось сверхрассеивание (*overdispersion*) ординат точек.

Из рис. 9 видно, что средние значения дистанций до ближайших соседних ординат (*MNND*) существенно ниже в обеих контрольных группировках по сравнению с импактными. Причем у малой лесной мыши в импактной группировке уровень внутригруппового разнообразия, которое оценивается по величине *MNND*, оказался достоверно выше, чем в соответствующей импактной группе красной полевки. Контрольные группировки обоих симпатрических видов имеют близкие значения *MNND*.

Непараметрический критерий Краскела-Уоллиса, являющийся аналогом однофакторного дисперсионного анализа, выявил значимые межгрупповые различия по показателю *MNND* между контрольными и импактными группировками обоих видов ($H = 36.5; p \ll 0.0001$). Интерпретируя полученные результаты с морфогенетической точки зрения, в случае импактных группировок обоих видов можно уверенно говорить о возникновении у зверьков, обитающих на территории ВУРСа, веера онтогенетических траекторий и возрастании в результате этого внутригруппового морфогенетического разнообразия. Для особей обоих видов из контрольных участков характерно нормальное протекание морфогенеза, а реализация морфогенетических подпрограмм в этих популяционных группировках животных носит естественный случайный характер.

Другой аспект исследования был связан с анализом проявления сопряженной хронографической изменчивости формы нижней челюсти у сравниваемых видов грызунов, обитающих в зоне влияния ВУРСа. Канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в 12 аллохронных выборках обоих видов, позволил выявить 5 значимых канонических переменных. Вдоль первой оси, как и в

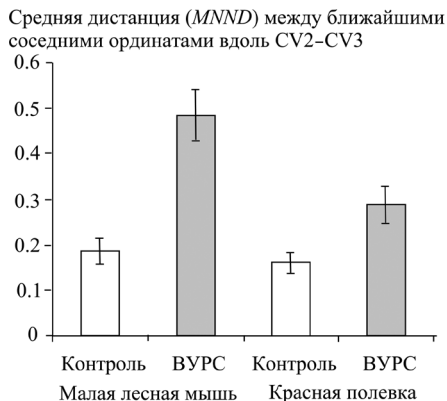


Рис. 9. Сравнение величин средних дистанций *MNND* (с учетом их ошибок, $\pm SE$) до ближайших ординат соседних особей в контрольных и импактных (ВУРС) выборках двух симпатрических видов — малой лесной мыши и красной полевки — по индивидуальным значениям второй и третьей канонических переменных (CV2, CV3).

предыдущих вариантах анализа, проявились межвидовые таксономические различия. Для более строгой оценки сопряженности морфогенетических реакций двух сравниваемых видов во времени провели корреляционный и регрессионный анализы значений ординат только вдоль второй канонической переменной между центроидами аллохронных выборок красной полевки и малой лесной мыши (рис. 10).

Коэффициент корреляции Пирсона при оценке связи значений ординат выборок вдоль второй канонической оси (CVA2) между ординатами центроидов обоих видов составил $r = 0.90$ ($Z = 2.52$; $p = 0.012$). Другими словами, статистически значимая сопряженность хронографической изменчивости формы нижней челюсти у обоих видов отчетливо проявилась вдоль второй канонической переменной при параллельном сравнении их аллохронных выборок. Эти результаты свидетельствуют о высоком коэволюционном потенциале видов, когда сходная морфогенетическая реакция проявляется в синтопных и синхронно добытых выборках симпатрических видов в широком диапазоне колебаний межгодовых условий.

Таким образом, результаты проведенных исследований показывают, что популяционно-ценотический подход к изучению изменчивости и морфоразнообразия при использовании методов геометрической морфометрии позволяет обнаруживать в природных условиях проявления дестабилизации морфогенеза популяций отдельных симпатрических видов,

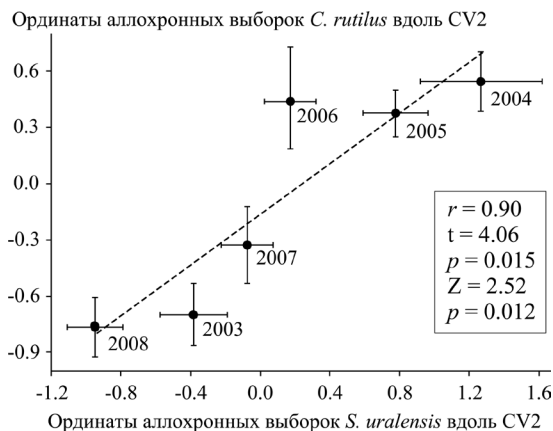


Рис. 10. Корреляция и линейная регрессия центроидов (с учетом величин стандартных ошибок $\pm SE$) аллохронных выборок *S. uralensis* и *C. rutilus* вдоль второй канонической переменной (CV 2).

формирующих ядро сообщества. Проведенный выше анализ подтверждает существование техногенной изменчивости не только как популяционного явления, но и то, что в синтопных группировках симпатрических видов параллельная техногенная изменчивость может проявляться также и на уровне биотических сообществ. Полученные результаты могут послужить основой для организации и проведения морфогенетического мониторинга природных популяций и таксоценов в техногенно измененных условиях среды.

В заключение рассмотрим еще один важный аспект популяционно-ценологического сравнения на примере анализа сопряженной географической изменчивости южных и северных уральских популяций трех видов землероек: обыкновенной (*Sorex araneus*), средней (*S. caecutiens*) и малой (*S. minutus*) бурозубок, взятых в качестве модели таксоценоза. Выборки из южных популяций землероек добыты в Ильменском заповеднике на Южном Урале, а из северных — в окрестностях пос. Кытлым на Северном Урале. Данное исследование мы также провели на основе применения методов геометрической морфометрии (Vasil'ev et al., 2015). Коротко рассмотрим некоторые результаты сравнения. В анализе использовали 20 гомологичных ландромков, характеризующих изменчивость конфигурации нижней челюсти и нижнего зубного ряда землероек. По прокрустовым координатам провели анализ главных компонент, результаты которого представлены на рис. 11.

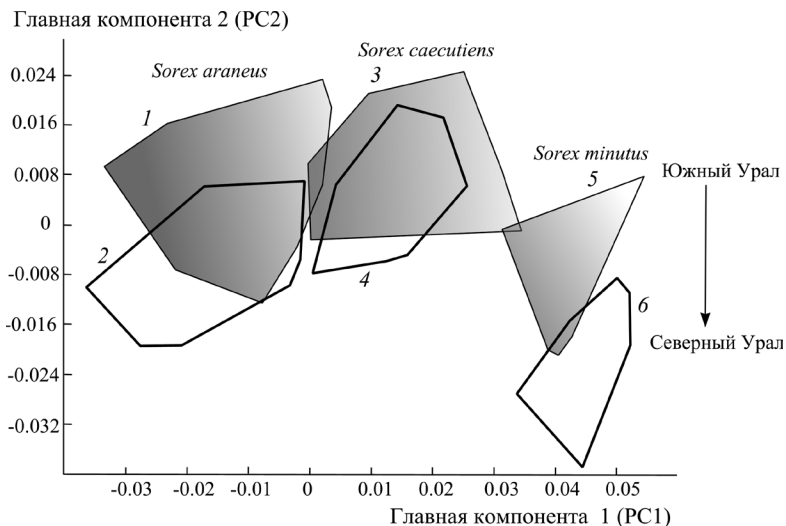


Рис. 11. Результаты ординации формы нижнечелюстных ветвей у представителей южных (1, 3, 5) и северных (2, 4, 6) уральских популяций трех симпатрических видов землероек (1,2 – *Sorex araneus*, 3,4 – *S. caecutiens*, 5,6 – *S. minutus*).

Полигоны изменчивости североуральских популяций всех трех видов оказались смещены вниз относительно полигонов соответствующих южно-уральских популяций, что отражает проявление параллелизма географической изменчивости у сравниваемых видов землероек. Географическая изменчивость слабее выражена у средней бурозубки, синтопия которой с обыкновенной и малой бурозубками на Урале осуществляется в меньшей степени, чем у последних двух видов. Несколько иначе будут выглядеть полигоны изменчивости, если снять межвидовые границы и получить общий для таксоцена полигон изменчивости. Так, на рис. 12 представлены результаты условного объединения полигонов изменчивости трех видов отдельно – как для южно-уральского, так и для североуральского таксоценов.

Все сообщество полностью описать крайне трудно или почти невозможно, но таксоцен – как фрагмент биотического сообщества, изучить вполне реально, используя его в качестве ценотической модели. Зона трансгрессии полигонов южного и северного таксоценов (см. рис. 12) в реальности выражена крайне слабо из-за их смещения относительно друг друга вдоль третьей главной компоненты. Поэтому подпространства (морфониши) обоих таксоценов почти не перекрываются в общем морфопространстве вдоль первых

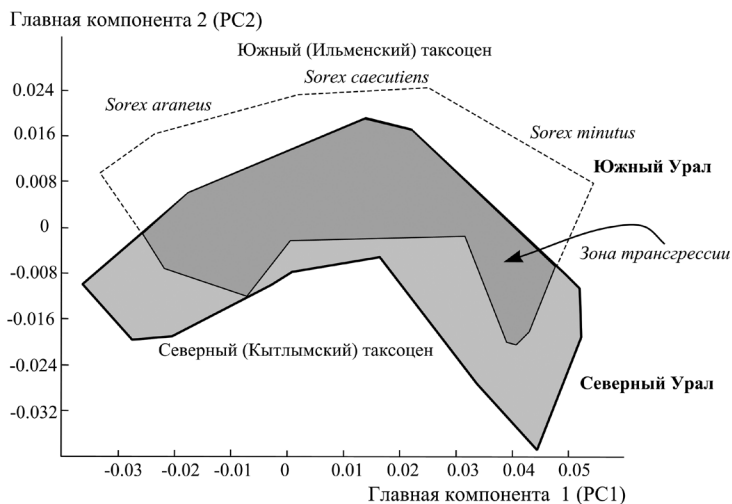


Рис. 12. Расхождение морфологических подпространств южного (ильменского) и северного (кытлымского) таксоценов землероек и зона их трансгрессии в общем морфопространстве, характеризующем изменчивость формы нижнечелюстных ветвей трех симпатрических видов рода *Sorex* в плоскости первых двух главных компонент.

трех главных компонент. Это согласуется с результатами дальнейшего дискриминантного анализа южного и северного таксоценов. Сравнение в данном случае проводили, заранее сняв видовые границы (taxon-free) и объединив выборки разных видов в единые совокупности для каждого таксоцена.

В результате дискриминантного анализа индивидуальных значений главных компонент между южным и северным таксоценами выявлены значимые различия по форме нижней челюсти. Приведенные на рис. 13 изображения нижнечелюстных ветвей отражают обобщенные для всех трех видов консенсусные образы — некие обобщенные средние для конкретного таксоцена конфигурации нижней челюсти и нижнего зубного ряда (слева размещено консенсусное изображение для кытлымского таксоцена, а справа — для ильменского).

При наложении друг на друга контуров челюстей (в верхней части рисунка) видно, что их форма у южного и северного таксоценов заметно различается. Все виды землероек южного ильменского таксоцена (осветленный контур) отличаются более грацильными мандибулами со смещенным кпереди венечным отростком.

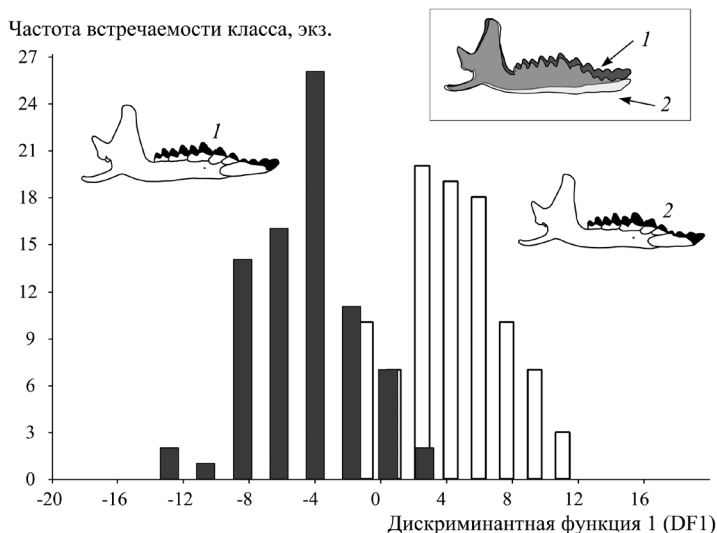


Рис. 13. Результаты дискриминантного анализа значений главных компонент, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти и нижнего зубного ряда землероек северного Кытлымского (1) и южного Ильменского (2) таксоценов и их обобщенные консенсусные рисунки нижнечелюстных ветвей, полученные по объединенным выборкам трех симпатрических видов рода *Sorex*.

Корректность отнесения представителей любого вида к собственно таксоценоу — северному или южному — очень высока (составляет около 95%), что позволяет надежно определить принадлежность к своему таксоценоу почти любой особи, причем любого из трех видов. Интересно, что такой высокий уровень безошибочности дискриминации особей не всегда встречается даже при сравнении представителей близких видов, а в данном случае мы пытаемся различить по форме нижней челюсти представителей южного и северного таксоценов независимо от их видовой принадлежности. Все это указывает на высокое внутреннее морфологическое единство видов, входящих в состав конкретного таксоценоа землероек, отражая проявление у них коэволюционных морфогенетических реакций.

Дополнительно напомним, что центроидные размеры (CS) пропорциональны общим размерам объекта. Интересно, что центроидные размеры нижней челюсти, т.е. ее общие размеры, у зверьков северных популяций всех трех видов значимо больше, чем у представителей южных (рис. 14а). Их дисперсия также во всех случаях достоверно выше, за исключением ма-

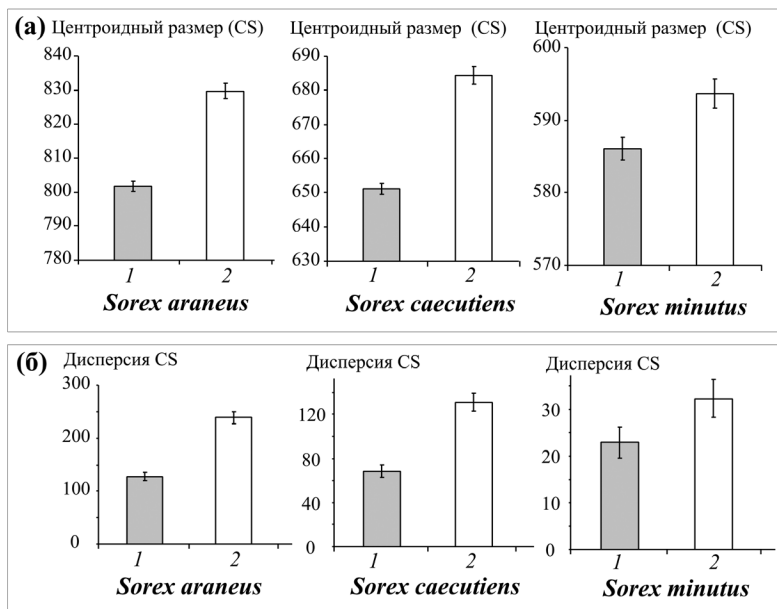


Рис. 14. Сравнение размера (а) нижней челюсти землероек и ее дисперсии (б) по величине центроидных размеров CS (с учетом стандартных ошибок) между южными (ильменскими) и северными (кытлымскими) популяциями трех симпатрических видов рода *Sorex*.

лой бурозубки, где проявилась только та же общая тенденция (рис.14б). У бурозубок из североуральского таксоцена, обитающего в более суровых северных условиях, размеры нижней челюсти и ее внутригрупповая таксоценотическая изменчивость оказались в целом выше, чем у южно-уральского.

Можно полагать, что строение нижней челюсти у всех трех видов, формирующих локальный таксоцен, отражает трофическую специфику землероек, присущую той природной зоне, где они обитают. Более массивные челюсти на севере и грацильные на юге отражают, скорее всего, размеры и региональные особенности добываемых землеройками групп беспозвоночных в контрастных ландшафтах Южного и Северного Урала. Тот факт, что все виды каждого конкретного таксоцена имеют общие морфогенетические особенности, позволяющие почти безошибочно их разделять без учета видовой принадлежности, показывает, насколько велика роль ценоза в фор-

мировании коэволюционных морфогенетических изменений сообществ, а также проявлении географической изменчивости отдельных симпатрических видов, формирующих таксоцен.

Рассмотренный выше аспект популяционно-ценотического сравнения является прообразом организации и проведения морфогенетического мониторинга таксоценов, а также показывает преимущество развиваемого нами синэкологического морфологического подхода к изучению изменчивости и разнообразия видовых компонентов биотических сообществ, который обеспечивает возможность их эволюционно-экологической интерпретации.

Описанные выше новые подходы и результаты виварных, а также природных неконтролируемых и частично контролируемых экспериментов позволяют заключить, что **экспериментальная эволюционная экология** может быть тем прикладным научным инструментарием эволюционной экологии и филоценогенетики, который позволит в дальнейшем приблизиться к прогнозированию и количественному моделированию эволюционных преобразований биотических сообществ. Как уже упоминалось выше, от экспериментальной эволюционной экологии следует ожидать весомого вклада в решение региональных и глобальных синэкологических проблем, связанных с выявлением признаков биоценотических кризисных явлений, с которыми человечество почти неизбежно будет вынуждено столкнуться уже в этом веке.

Глава 3

Краткий очерк представлений об экологической нише

Прежде чем перейти к изложению наших представлений о морфонише, необходимо кратко рассмотреть содержание и историю многозначного понятия экологическая ниша (ЭН). Обычно полагают, что сегодня это уже азбучная истина и всем хорошо известна, поскольку сам термин существует более века. Мне, однако, представляется, что при этом оказываются принципиально важными нюансы и детали представлений «отцов-основателей» теории ЭН, которые позволяют шире на нее взглянуть и применить для развития новых концептов в данной области. Поэтому позволю себе начать именно с «азбучных истин» и «деталей», которые отдельные авторы относят к «наивному» этапу развития представлений об ЭН.

Хорошо известно, что Дж. Гриннелл (Grinnell, 1917a,b, 1928) еще в начале XX в. предложил понятие экологической ниши (ЭН) как специфического местообитания. Он подчеркнул, что термин ниша ввел «для обозначения основной единицы распределения, в пределах которой данный вид удерживают его структурные и инстинктивные ограничения ...; на одной и той же территории не может быть двух видов, которые долго занимали бы совершенно идентичную экологическую нишу» (Grinnell, 1917a; цит. по Одум, 1986, с. 120). Следует согласиться с Ю. Одумом в том, что такое понимание термина, скорее, соответствует одному из аспектов ниши — пространственной нише вида. Трактовка Гриннелла является образной, легко понимаемой и зародила одно из наиболее стойких представлений о незанятой или «свободной нише» (Lawton, 1982; Хлебосолов, 2002). При этом часто полагают, что свободную нишу может занять другой вид. Обсуждается также вопрос о том, является ли ниша свойством вида или сообщества, поскольку вне популяции и сообщества ниши, вероятно, не актуальны (см. Джиллер, 1988).

Дж. Гриннелл показал, что виды кенгуровых прыгунчиков, обитающие в относительно более влажных условиях ближе к побережью океана, отличаются более темной окраской шкурки, чем те, которые населяют более засушливые ландшафты вдали от берега. Тем не менее, как отметил Д.Н. Кашкаров (1933), поскольку эти виды — обитатели открытых степных и пустынных ландшафтов — активны в ночное время, сложно говорить о непосредственной адаптивности этого свойства. Дж. Гриннелл не выявил свя-

зи изменчивости размеров видов с условиями обитания, но установил, что, если два или три вида встречаются на одной территории, их размеры отличаются друг от друга. Из этого он косвенно заключил, что в местах симпатрии виды не конкурируют. Он установил также связь размеров ушной раковины с условиями обитания видов: малые размеры ушей характерны для обитателей открытых территорий, а населяющие кустарниковые заросли (чаппараль) виды имеют увеличенные размеры уха. Изменчивость длины задних конечностей у видов оказалась связана с открытыми территориями и редкой растительностью: более короткие, но крупные размеры ног имели обитатели кустарниковых зарослей — чаппаралья. Из этих примеров ясно, что Дж. Гриннелл рассматривал морфологические признаки как некие функциональные индикаторы, позволяющие характеризовать сходство экологических ниш сравниваемых видов.

Дальнейшее развитие термин ЭН получил благодаря работам Ч. Элтона, который рассматривал трофические и энергетические взаимосвязи и придал ему еще и смысл «функционального статуса организма в сообществе» (Elton, 1927; цит. по Одум, 1986, с. 120). По мнению Ю. Одума, его трактовка близка к пониманию трофической ниши, так как он уделил много внимания энергетическим аспектам. Следует заметить, что функциональная роль вида в сообществе чрезвычайно важна и во многом, если не во всех отношениях, задается и формируется сообществом как исторически сложившимся комплексом взаимодействующих видов (Жерихин, 2003; Rosenzweig, 2003). В последние годы эти аспекты активно обсуждаются в рамках теории конструирования ниши — ТКН (Odling-Smee et al., 2003; 2013; Laland et al., 2016).

Позднее Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1957), как хорошо известно, сформулировал представление о многомерной нише вида, характеризующей пределы его толерантности к факторам (ресурсам и условиям) среды. С этих позиций комплекс требований вида к абиотическим и биотическим условиям среды представляет собой многомерное сочетание всех ресурсов, которые необходимы для его существования и выживания. По его модели, гипотетически можно представить результаты многомерной ординации состояний особи или особей вида в пространстве всех необходимых ресурсов/условий как набора переменных в форме гиперобъема, размещенного в гиперпространстве.

Данная модель характеризовала статический аспект ЭН, поэтому позднее Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1965b) развил представления о фундаментальной и реализованной нишах. Под фундаментальной нишей (ФН) он понимал максимально возможный гиперобъем, характеризующий весь ком-

плекс состояний факторов (условий/ресурсов), ограничивающий выживание особей вида и объединяющий физические, химические и биотические средовые переменные. Он подчеркивал, что это не конкретное, а абстрактное размещение объектов, причем в теоретической ситуации, когда вид не находится в условиях конкурентных ограничений. Реализованная ниша (РН) представляет собой несколько меньший (или теоретически равный) гиперобъем в пределах ФН, который осуществлен в конкретных условиях биотического окружения. Исходя из этого максимально возможную фундаментальную нишу иногда еще определяют как *потенциальная ниша* (см. Пианка, 1981). Дж. Вандермеер (Vandermeer, 1972) предложил дополнить представления о РН и учесть влияние числа взаимодействующих видов в данном местообитании (от полного их отсутствия до n -видов) на размеры и конфигурацию гиперобъема РН, определив, что они будут различными при разном числе видов. Он предложил также при отсутствии каких-либо видов-конкурентов называть ФН оптимальной нишей, а реализованные при разном видовом составе ниши — частными нишами. Тем не менее при рассмотрении модели ЭН, предложенной Дж. Хатчинсоном, речь идет, скорее, о многомерном ресурсном пространстве абстрактной популяции вида. Очевидно, что при изучении сообщества необходимо рассмотрение ЭН всех видовых компонентов в общем «нишевом пространстве» (Vandermeer, 1972; Пианка, 1981).

Необходимо подчеркнуть, что традиционно ЭН отражает свойства, возможности и реакции вида, являясь категорией, обусловленной самим видом, а не характеристикой среды его обитания (Левченко, 1993, 2004; Озерский, 2006, 2014). Свободных ниш не существует, имеются лишь условия и свободные ресурсы, которые могут освоить виды при формировании у них соответствующих адаптаций, т.е. новых реализованных ниш. Исчезновение (вымирание) вида неизбежно приведет и к исчезновению в сообществе его атрибута — ниши. При этом биоценоз «предоставляет» ценопопуляциям синтопных видов экологические лицензии (ЭЛ) — потенциально доступные местообитания, включающие необходимые условия и ресурсы, которые могут быть свободными или частично использованы другими видами, способными их освоить.

Исходно термин ЭЛ был предложен К. Гюнтером (Günther, 1949), но его более содержательная трактовка независимо дана В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатовым (Левченко, 1993; Старобогатов, Левченко, 1993). Это решает коллизию потенциально «свободной ниши», заменив ее «свободной лицензией». В.Ф. Левченко (1993) указал, что ЭЛ — вакантная «должность» вида, тогда как по Ю. Одуму (1986) ЭН — «профессия» вида. ЭЛ

служит той потенциально доступной, «свободной» частью среды обитания, которую может освоить и занять существующая и формирующаяся ЭН вида. Концепция ЭЛ принципиально важна для теории ЭН, но, к сожалению, почти не рассматривается зарубежными экологами и эволюционистами (Peterson et al., 2011; Violle et al., 2012). В эволюционно-экологическом смысле видообразование как элементарный акт макроэволюции связано с преобразованием всей экосистемы: новый вид либо должен вытеснить конкурентный вид, либо сформировать себе новую нишу (Старобогатов, Левченко, 1993). Поэтому роль сообщества в видообразовании чрезвычайно велика, если не является определяющей (Жерихин, 2003).

Ю. Одум (1986), в целом принимая представления Дж. Хатчинсона о ФН и РН, склонялся к взглядам, высказанным ранее Ч. Элтоном, и подчеркивал, как уже говорилось, возможность рассмотрения ЭН как экологической «профессии» вида. Это, однако, не противоречит многомерной модели Хатчинсона, которую П.В. Озерский (2006, 2014) справедливо определил как толерантно-многомерную модель ниши.

Хорошо известен принцип конкурентного исключения, связанный главным образом с именем выдающегося российского эколога и эволюциониста Георгия Францевича Гаузе (Gause et al., 1934a; Гаузе, 1934, 2002; Park, 1954; Hutchinson, 1975). Согласно данному принципу, два экологически близких вида-конкурента не могут сосуществовать в одном и том же месте (биотопе, локалитете). В серии лабораторных экспериментов на двух видах инфузорий — *Paramecium aurelia* и *P. caudatum* — Г.Ф. Гаузе (Гаузе, 1934, 1984; Gause, 1934b, 1935) показал, что при изолированном их разведении численность популяции каждого вида быстро достигает максимума и поддерживается на этом уровне в чреде поколений. Однако при помещении двух близких видов со сходными экологическими требованиями в идентичные условия с избытком корма один из них — *P. aurelia* в чреде поколений полностью вытеснял другой. Удаление из среды продуктов метаболизма конкретной бактериальной линии, более токсичных для *P. caudatum*, т.е. частое промывание среды или использование в виде корма дрожжей, приводили к вытеснению *P. aurelia*. В итоге экспериментов и опираясь на представления Ч. Элтона об экологической нише, Г.Ф. Гаузе пришел к формулировке особого правила, согласно которому два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не способны сосуществовать, поскольку в результате конкуренции один вид вытеснит другой. В аналогичных опытах Т. Парка (Park, 1954) на мучных хрущах (*Tribolium*) при совместном содержании двух видов *T. confusum* и *T. castaneum* между ними усиливалась косвенная конкуренция, а при смене условий изменялась и их конкуренто-

способность: при снижении температуры и повышении влажности выживал первый вид, а при противоположной ситуации — второй.

Примечательно, что в приведенной выше цитате из работы Дж. Гриннелла (Grinnell, 1917a), как отмечали многие исследователи, принцип конкурентного исключения отчасти был предвосхищен. В актуальной версии принцип конкурентного исключения формулируют несколько иначе: число видов, неограниченно долго сосуществующих в постоянных условиях гомогенного местообитания, не должно превысить число плотно-зависимых факторов, лимитирующих развитие их популяций (см. Гиляров, 1990).

Данный принцип по-прежнему активно обсуждается, является одной из важнейших догм экологии сообществ и определяет основной механизм дифференциации ниш, снижающий внутри- и межвидовую конкуренцию (Brown, 1971; Bolnick, 2001). При изучении островных сообществ, в случае обеднения их состава (в том числе и при их конкурентном исключении), были сформулированы принципы конкурентного высвобождения (competitive release) ниш (расширения ниш при исчезновении конкурентов) (Van Valen, 1965; Bolnick et al., 2007, 2010), лимитирующего сходства (limiting similarity), сортировки (species sorting) и упаковки видов (species packing) (MacArthur, Levins, 1967; MacArthur, 1969; Головатин, 1992; Хлебосолов, 2002; Mouillot et al., 2007), которые широко обсуждаются в последние годы.

Понятие ЭН является ключевым в экологии сообществ, тесно связано с проблемой конкуренции и ее ролью в организации сообществ, а также механизмов (правил) их сборки (=ассемблирования — assemblage), включая влияние экологических фильтров (ecological filtering) (Cornwell et al., 2006; Mouillot et al., 2007; Kluge, Kessler, 2011; Violle et al., 2012). За вековой период использования понятие ЭН продолжает быть предметом напряженных дискуссий. Хорошо известно многолетнее противостояние двух научных школ экологии сообществ: детерминистов и стохастиков, лидерами которых были соответственно ученик Дж. Хатчинсона и его последователь Дж.М. Даймонд (Diamond, 1975; Diamond, May, 1981; Roughgarden, Diamond, 1986) и его научный противник Д.С. Симберлофф (Simberloff, 1978; Connor, Simberloff, 1979; Simberloff, Voelcklen, 1981). Иногда эти дискуссии принимали такую остроту и резкость в формулировках, которые по этическим нормам просто неприемлемы.

Напомню в этой связи, что в названии классической статьи Хатчинсона (Hutchinson, 1959), фигурировала Святая Розалия, мощи которой по преданию хранились в часовне вблизи Палермо на Сицилии. Буквальное название статьи было таким: «Homage to Santa Rosalia or Why there so many kinds of animals?» или в моем очень вольном переводе — «Почтение к Свя-

той Розалии или почему здесь так много разновидностей животных?». В романтической форме он представил в ней свое путешествие в Италию на о. Сицилия, где вблизи Палермо в небольшом водоеме возле часовни Святой Розалии обнаружил необычно высокое внутривидовое разнообразие размеров близких видов водных беспозвоночных. В этой же работе было сформулировано знаменитое правило фиксированных размерных отношений между близкими видами сообщества, названное позднее правилом или отношением Хатчинсона.

Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1959) для гильдий таксономически близких видов (по принятой нами терминологии — таксоценов) установил эмпирическую закономерность: соотношение средних размеров тела или размеров кормодобывающих органов (например, клювов птиц) между ближайшими по размерам симпатрическими видами одного рода составляет приблизительно 1.28–1.30, а соотношение их массы близко к 2.0. Аналогичное соотношение было выявлено между размерами и массой личинок на разных этапах их онтогенеза и названо, как известно, законом Дайара (см. Джиллер, 1988). Предполагалось, что такой сдвиг размеров (*character displacement*) у симпатрических видов должен способствовать снижению межвидовой конкуренции. В XXI в. эти аспекты, в частности, исследовали П. Грант и Б. Грант (Grant, Grant, 2006) традиционными многомерными методами морфометрии на галапагосских Дарвиновых вьюрках, а также Д. Адамс и Ф.Дж. Рольф с помощью методов геометрической морфометрии (см. Adams, Rohlf, 2000; Adams, 2004, 2010) на представителях саламандр рода *Plethodon*.

Долгие годы статья Дж. Хатчинсона признавалась классической, лежащей в основе веера новых идей, в том числе теории конкуренции в экологии сообществ. Считается она классической и в наши дни (см. Naselli-Flores, Rossetti, 2010). Данные размерные соотношения многократно как подтверждались, так и опровергались, и их изучение по-прежнему представляет интерес. В качестве вероятных механизмов, приводящих к этому феномену, предполагались как определенная сортировка и отбор видов из их регионального пула, так и то, что такой сдвиг размеров тела и кормодобывающих морфоструктур симпатрических видов должен способствовать снижению межвидовой конкуренции. Однако в работе Д. Симберлоффа и У. Боклена (Simberloff, Voecklen, 1981), применивших статистическую «нулевую модель», было доказано, что регулярность соотношения 1.3 при повторном пересчете материалов Хатчинсона статистически не подтвердилась. Критическая статья называлась с некоторым вызовом «*Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition*» — «Санта Розалия пересмотрена: размерные отношения и конкуренция», причем текст предварял эпиграф,

содержащий сведения о том, что проверка мощей Святой Розалии известным археозоологом показала, что в раке захоронены останки не человека, а козла. Такой стиль статьи явно выходил за пределы научной и общечеловеческой этики, содержал скандальный вызов по отношению к выдающемуся и ушедшему из жизни ученому, но с формальной стороны был корректным и статью опубликовали. Д. Симберлофф и У. Боклен (Simberloff, Boecklen, 1981) в резкой форме заявляли, что «данные о детерминированности размеров конкуренцией слабы и, в частности, «1.3 правило», вероятно, было всегда красной селедкой и пережило свою пригодность для эволюционных экологов». Тем не менее, несмотря на установленное этими авторами отсутствие регулярности отношения 1.3, очевидно, что реальность смещений размерных характеристик видов в сообществах таксономически близких представителей гильдий имеет место и позднее была продемонстрирована в большом числе исследований (хотя соотношение 1.28–1.3 далеко не всегда соблюдалось).

В простейшей модели (MacArthur, Levins, 1967) степень разделения ниш двух видов (ρ) по величине отношения разности средних значений (d) общего ресурса к обобщенной величине среднеквадратического отклонения (w) должна быть $d/w > 1$ для возможности их сосуществования. По расчетам Макауртура и Левинса (MacArthur, Levins, 1967) минимально допустимое отношение d/w между видами соответствует величине отношения лимитирующего сходства 1.56, при которой виды еще способны нормально сосуществовать. В случае, когда $d/w < 1$, предполагается конкуренция, а при $d/w > 3$ ниши по данному ресурсу не перекрываются, т.е. конкуренция, исходя из «правила Хатчинсона», в такой ситуации будет между ними маловероятна (см. Джиллер, 1988).

Ранее Дж. Даймонд опубликовал статью (Diamond, 1975) по островным фаунам птиц, в которой изложил 7 правил сборки (ассемблирования) сообществ из регионального пула видов. Однако в критическом повторном исследовании Е. Коннор и Д. Симберлофф (Connor, Simberloff, 1979) пришли к выводу, что три правила сборки (ассемблирования) сообществ являются тавтологией, а одно правило статистически недоказуемо (не пригодно для тестирования). Д. Симберлофф и его сторонники были увлечены идеями Карла Поппера (Popper, 1972; цит. по Поппер, 2009) о необходимости построения и проверки альтернативных гипотез (метод «фальсификации» гипотез). Под сомнение даже ставилась сама роль конкуренции в формировании структуры сообществ (Simberloff, 1982, 1984).

В ответ Дж. Даймонд и М. Джилпин (Gilpin, Diamond, 1982) показали, что если биологически корректно сформулировать гипотезы и проверять их

строго для гильдий таксономически близких видов, а не любых групп, то результаты оказались бы верными, тогда как вычисления Коннора и Симберлоффа были некорректными. В поддержку позиции Даймонда о ведущей роли конкуренции выступили многие авторы, в том числе и Дж. Роугарден (Roughgarden, 1983). По словам Р. Левина, в отношении ряда критических работ школы Д.С. Симберлоффа уместны слова Тьюки: «Лучше приблизительный ответ на точный вопрос, который часто неясен, чем точный ответ на ошибочный вопрос, который всегда может выглядеть точным» (Lewin, 1983, с. 639).

Активная дискуссия в конечном счете привела к пересмотру ряда методологических подходов, внедрению и широкому использованию в экологии нулевых моделей (Connor, Simberloff 1979; Simberloff, Boecklen, 1981; Gotelli, Graves 1996; Gotelli, McCabe, 2002), коррекции правил сборки сообществ (Simberloff, Boecklen, 1981; Schoener, 1983, 1984) и применению методов многомерной статистики (Ricklefs, Travis, 1980; Ricklefs, 2012; Peterson et al., 2011) при тестировании экологических гипотез о процессах ассемблирования сообществ (Stroud et al., 2015), оценки конкурентных отношений (Weiher, Keddy, 1995), перекрывания и дифференцировки ниш (Swanson et al., 2015).

К сожалению, я не имею возможности детально изложить здесь историю этих драматических дискуссий, о которых в конце XX в. много написано в блестящих обзорах Р. Левина (Lewin, 1983), Г.И. Шенброта (1986) и К.А. Роговина (1986), характеризующих сущность и многообразие различных представлений об ЭН и роли конкуренции в организации и структурировании сообществ, а также возможности применения морфологических методов для характеристики ЭН. Обзор истории теории ЭН к началу XXI в. был дан Е.И. Хлебовичем (2002).

В XXI в. представления об ЭН дополнились единой нейтральной теорией биоразнообразия и биогеографии (Hubbell, 2001, 2005; Chave, 2004), которая, используя гипотезы о заведомо однородных моделях распределения видов, позволяет оценивать, структурировано ли сообщество в том или ином отношении или его сборка носит случайный и неупорядоченный характер. Данные методы, в том числе использование нулевых моделей (Weiher, Keddy, 1995; Gotelli, Graves, 1996; Gotelli, 2000, 2001), широко применяются к разным аспектам изучения структуры и организации сообществ, конкурентных отношений, экологического фильтрования, проверки гипотез функциональной эквивалентности, высвобождения и сдвигов ЭН (Hubbell, 2005; Hirzel, Le Lay, 2008; Chase et al., 2011; Gotelli, Ulrich, 2012).

При анализе процесса сборки (ассемблирования) сообществ и формировании ЭН видов обычно принято учитывать соотношение двух организу-

ющих факторов: конкуренции (эксплуатационной и интерференционной) и экологического или биотопического фильтрования (ecological or habitat filtering) видов (Cornwell et al., 2006; Mayfield et al., 2009; Duarte, 2011; Michalko, Pekár, 2015). Интересные результаты в этом отношении получены Ю.Клюге и М. Кесслером (Kluge, Kessler, 2011), которые провели сопряженный анализ структуры ассамблей папоротников с учетом филогенетических связей и морфологических признаков вдоль высотного градиента в условиях тропиков. Вопреки теоретическим ожиданиям и предположениям авторов, филогенетические и морфологические характеристики изменялись независимо, причем филогенетическое разнообразие не было связано с градиентом высот, а морфологическое проявило существенную и значимую связь. В стрессовых экологических условиях произрастания (например, в засушливых биотопах) папоротники были кластированы по сходным морфологическим признакам, т.е. были подвержены экологическому фильтрованию (ecological filtering) по сходным свойствам. Напротив, в умеренных (не экстремальных) условиях проявилась высокая и значимая морфологическая дифференциация видов (неслучайное сверхрассеивание — overdispersion), причем между филогенетически близкими видами наблюдалось смещение признаков (character displacement), что, по мнению авторов, указывает на влияние межвидовой конкуренции.

Поскольку проблемам внутри- и межвидовой конкуренции и их роли в ассемблировании сообществ и формировании ЭН посвящено множество работ (например, см. Шенброт, 1986; Роговин, 1986; Gotelli, Ellison, 2002; Levine, Rees, 2002; Moreno et al., 2006; Bolnick et al., 2010; Farré et al., 2013; Parent et al., 2014), их детальное обсуждение не входит в нашу задачу. Найти полностью идентичные в экологическом отношении виды еще никому не удавалось и вряд ли удастся, поэтому принцип конкурентного исключения опирается лишь на косвенные эмпирические доказательства и математические модели, но тем не менее он по-прежнему является одной из важнейших догм экологии сообществ, определяющий основной механизм дифференциации ниш, снижающий внутри- и межвидовую конкуренцию.

Особи одного и того же вида в известном широком смысле являются экологически идентичными, но это не приводит к их сильной взаимной конкуренции и борьбе, о которой писал Ч. Дарвин (1937). Это достигается у особей конкретного вида разными путями: от особенностей химической коммуникации и морфологической изменчивости до элементов поведения, снижающих взаимную агрессию и обеспечивающих уменьшение давления конкуренции, что в некотором смысле противоречит принципу конкурентного исключения. Если принцип конкурентного исключения справедлив

для разных экологически близких видов, то у представителей одного и того же вида парадокс отсутствия проявления взаимного (автоконкурентного) полного исключения тех или иных групп особей требует объяснения.

Каждая особь вида («генет» в понимании С. Кэйса и Дж. Харпера (Kays, Harper, 1974)) имеет минимальное топическое пространство и допустимую плотность, например у растений — среднюю индивидуальную плотность (Плотников, 1979). Аналогичный эффект поддержания «индивидуальной плотности» выявлен на грызунах. В экспериментах, проведенных методом СМР (capture-marking-recapture) на полевке-экономке (современное латинское название вида — *Alexandromys oeconomus*) установлено, что поселение вида на большом лугу (берег р. Хадыга-Яха, п-ов Ямал) не распределялось по территории луга равномерно, а сохраняло средний минимум площади индивидуальных участков (Добринский и др., 1983). При этом в один сезон поселение локализовалось на одной части луга, а в другой перемещалось в ранее не занятую его часть, т.е. поддерживался постоянный коммуникативный минимум взаимодействий между особями, но их индивидуальные участки полностью не перекрывались.

Совместно с К.И. Бердугиным мы провели небольшой эксперимент по оценке этологического взаимодействия двух видов — красно-серой (*Craseomys rufocanus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевков — при их непосредственном контакте на общей территории на огороженной площадке в условиях вивария. Каждый вид был исходно изолирован друг от друга общим разделяющим пластиковым заборчиком и представлен пятью парами самцов и самок взрослых сеголеток. В качестве убежищ использовали по 10 стандартных фанерных домиков (наподобие небольших скворечников) с единичными округлыми входами. Сначала несколько дней животные обоих полов обитали при избытке корма и воды на участке своего вида и распределились по разным домикам, иногда формируя пары. Рыжие полевки предпочитали запасать корм и сено в виде подстилки внутри домиков, а красно-серые не формировали постоянных убежищ и не запасали корм.

После снятия разделяющей пластиковой преграды часть красно-серых полевков активно переместилась на смежный участок, где обитали рыжие полевки. Однако ни одна рыжая полевка не переместилась на противоположный соседний участок, напротив, они быстро заняли ограниченное число домиков, но уже не по 1 или 2, а по 3–5 особей и коллективно отражали попытки более крупных по размерам красно-серых полевков изгнать их из убежищ. Красно-серые полевки выбросили подстилку и запасенный корм из освободившихся домиков на половине рыжих полевков. Через некоторое время ситуация стабилизировалась, и частота попыток изгнания хозяев

снизилась. В дальнейшем рыжие полевки почти не покидали своих убежищ и испытывали сильный дискомфорт в присутствии красно-серых полевок, предпочитая вынужденное нарушение «индивидуальной плотности» в переплотненных убежищах прямым контактам с видом-конкурентом.

Таким образом, сосуществование этих двух видов на ограниченной общей территории при высокой локальной плотности вполне возможно, но ведет к угнетению одним видом пространственной активности другого, что в природе, по-видимому, встречается исключительно редко. Вероятно, в природных условиях это может происходить лишь при синхронном проявлении пиков численности в синтопных ценопопуляциях обоих видов.

Известны также случаи смещения суточных профилей времени активности у симпатрических видов животных, позволяющие попеременно посещать территорию их совместного обитания, избегая интерференционной (диффузной) конкуренции (Наумов, 1963; Шилов, 1998). Парадокс Хатчинсона о поддержке отбором возможности сосуществования и коэволюции видов в пределах сходной ЭН оспаривали Н.С. Абросов и В.Г. Боголюбов (1988), считавшие, что в этом случае речь идет лишь об очень близких эконишах и, в частности, такая ситуация типична для растений.

В данном разделе для нас важно не рассмотрение исчерпывающей истории становления теории ЭН и связанных с ней экологических принципов, а обсуждение представлений о возможности использования морфологических и морфофункциональных подходов для характеристики и сравнения ЭН. Такая идея возникла еще у Дж. Гриннелла (Grinnell, 1922), который, изучая особенности морфологической изменчивости шести близких и частично симпатрирующих видов кенгуровых прыгунчиков (*Dipodomys*) в Калифорнии, выявил связь изменчивости для некоторых морфологических признаков с условиями среды. При этом он рассматривал морфологические признаки как некие морфофункциональные индикаторы, позволяющие косвенно характеризовать сходство экологических ниш сравниваемых видов.

Особый интерес представляет идея Р. Макартура (MacArthur, 1968) о том, что термины «ниша» и «фенотип» являются во многом аналогичными: имеют неопределенно большое число переменных, в том числе и много общих, а также полезны при сравнении особей и видов. С этой идеей хорошо согласуется особый подход сравнения ниш по морфологическим признакам, который одним из первых применил Л. Ван Вален (Van Valen, 1965), использовавший длину и толщину клюва у птиц для измерения ширины трофической ниши (ШН). Очевидно, что размеры и строение клюва птиц тесно связаны с их трофическими нишами, поэтому использование подобных функционально важных морфоструктур для оценки ШН вполне умест-

но. При сравнении изменчивости островных и материковых видов птиц Л. Ван Вален показал, что наблюдается прямая связь между шириной ниши и морфологической изменчивостью.

Детальное описание подходов, связанных с оценкой ШН, в том числе по морфологическим признакам, приведено, например, в монографии П. Джиллера (1988). Как известно, в качестве ширины ниши обычно предлагается использовать величину среднеквадратичного отклонения или размаха значений распределения того или иного ресурсного показателя, т.е. некую меру его изменчивости у данного вида (Hurlbert, 1978; Feinsinger et al., 1982). Для оценки перекрытия ниш двух видов было предложено (см. Джиллер, 1988) использовать отношение разности между средними значениями их распределений к усредненной обобщенной величине их внутривидовых среднеквадратичных отклонений. Другой способ оценки степени перекрытия ниш по набору ресурсов предложен Т. Шонером (Schoener, 1970):

$$D = 1 - \frac{1}{2} \left(\sum_{ij} |z_{1ij} - z_{2ij}| \right),$$

где z_{1ij} — доля использования ресурса для 1-й ниши, а z_{2ij} — для 2-й ниши. Кроме того, известна формула перекрытия ниш, разработанная Э. Пианкой (Pianka, 1973). Иные способы оценки ширины ниш и их перекрытия были предложены Р. Колвеллом и Д. Футуимой (Colwell, Futuyma, 1971), Е. Пиелу (Pielou, 1972), П. Абрамсом (Abrams, 1980), Е. Смитом и Т. Зарет (Smith, Zaret, 1982) и др. Оригинальный способ измерения ширины и перекрытия ниш предложен Е.Л. Воробейчиком (1993), который использовал для этого в формулах расчета традиционные показатели — коэффициент вариации и коэффициент корреляции Пирсона. Понятно, что эти подходы применимы для парного сравнения видов по отдельным признакам и в случае многомерных сравнений будут иными (см. Broennimann et al., 2012; Ricklefs, 2010, 2012). Многомерный подход точнее описывает ситуацию, поскольку по одному показателю между сравниваемыми видами ниши перекрываются, а по другому могут не перекрываться (Ricklefs, Travis, 1980; Ricklefs, Miles, 1994; Ricklefs, 2012). В такой ситуации многомерное сравнение в отличие от унивариантного позволит точнее выявить различия между ЭН сравниваемых видов и является более предпочтительным.

В последующие годы проблема ЭН неоднократно обсуждалась, критиковалась и дополнялась разными авторами (Gallopín, 1989; Chesson, 1991; van der Maarel, Sykes, 1993; Левченко, 1993; Старобогатов, Левченко, 1993;

Chase, Leibold, 2003; Mikkelsen, 2005; Leibold, McPeck, 2006; Озерский, 2006, 2014; Warren et al., 2008; Jiang et al., 2018; Granot, Belmaker, 2020; и др.).

Дж. Гэллопин (Gallopín, 1989) попытался построить унифицированную концепцию ниши, объединяя две характерные линии ее рассмотрения: а) Хатчинсоновскую нишу, представленную большим набором средовых переменных как «условий существования»; б) изучение роли, которую виды выполняют, или их связи с другими видами, средой и пространством внутри биологического сообщества. Опираясь на системный подход, он определил экологическую нишу (N) как общее отношение приспособлений видов и их популяций, которое оценивается наборами входящих (the set of input) внешних средовых (X), внутренних (the set of internal variables) переменных (Z) и ответных результирующих (the set of output) переменных (Y), то есть $N = R(X, Z, Y)$. Под внутренними переменными он понимал морфологические, физиологические и этологические (поведенческие в широком смысле) реакции. В дальнейшем эта идея нам может пригодиться при обсуждении концепции морфофизиологии.

Интересную концепцию ниши, развивающую представления Дж. М. Чейза и М. Лейболда (Case, Leibold, 2003), объединивших модели ниш Ч. Элтона и Ю. Одума (функциональный, в том числе средообразующий, аспекты) и Дж. Хатчинсона (многомерный и толерантный аспекты) и идею вектора воздействия (impact vector), недавно предложил П.В. Озерский (2014), который назвал ее толерантно-средообразовательной «векторно-объемной моделью». Идею включения в модель средообразовательных свойств и оценок векторов воздействия он почерпнул у указанных авторов, а при построении своей модификации модели Чейза–Лейболда опирался на представление о популяционной ЭН.

Согласно определению П.В. Озерского (2014), фундаментальная толерантно-средообразовательная (векторно-объемная) ниша — это «...совокупность всех векторов воздействия в N-мерном факторном пространстве, координаты которых соответствуют таким сочетаниям значений факторов, при которых популяция может успешно существовать и самовоспроизводиться» (с. 14). Собственно экологическую нишу он определил как «совокупность толерантных и средообразовательных свойств популяции, определяющих характер ее взаимодействий с ее стациальным ценокомплексом» (Озерский, 2014, с. 18). Первый положительный момент такого подхода состоит в том, что единицей рассмотрения является не особь, а ценопопуляция, поскольку автор этой концепции оперирует стациальным ценокомплексом. Второй содержательный аспект — включение активной средообразовательной или средопреобразовательной деятельности особей

ценопопуляции на разных временных этапах — вектора активного воздействия. Третий существенный аспект — активное участие ценопопуляции в функционировании ценокомплекса — локального сообщества.

О современной теории конструирования ниши — ТКН уже коротко говорилось ранее (см. Odling-Smee et al., 2003; Flynn et al., 2013; Laland et al., 2016), поэтому данный аспект общей теории ЭН в кратком историческом очерке мы не будем больше обсуждать, но вернемся к этому вновь в главе 7.

В последние годы все большее внимание уделяется использованию изменчивости морфологических и морфофункциональных характеристик в оценке структурирования сообществ и анализе соотношения факторов конкуренции и фильтрации видов местообитанием, связанных с проблемой дифференциации ЭН, в русле новых направлений: экологии, основанной на признаках (*trait-based ecology*) — признаковой экологии (=экоморфологии) (Miles, Ricklefs, 1984; Ackerly, Cornwell, 2007; Violle, Jiang, 2009; Cianciaruso et al., 2009; Sampaio et al., 2013; Violle et al., 2017) и функциональной экологии (Keddy, 1992; Wainwright, 1994; McGill, 2006; Ricotta, Moretti, 2011; Jiang et al., 2018).

К. Виолле с соавт. (Violle et al., 2012) предложили использовать соотношение дисперсий морфологических признаков для четырех уровней биоиерархии — индивидуального, популяционного, ценогического и регионального, что позволило по соотношениям дисперсий оценить для популяций и сообществ соотношение роли внешнего и внутреннего фильтров в их организации и функционировании.

Другой подход связан с оценкой гиперобъема (*hypervolume*) видовых пространств, моделирующих ЭН, а также их размещение в многомерном пространстве используемых переменных (Barber et al., 1996; Cornwell et al., 2006; Blonder, 2018). Сегодня также существует множество методов и различных индексов оценки функционального разнообразия (*functional diversity*) популяций и сообществ (Pla et al., 2012; Villéger et al., 2017). Кроме того, для этих целей перспективны подходы, основанные на использовании мер внутри- и межгруппового морфоразнообразия (*morphological disparity*), опирающиеся на дисперсионные и дистанционные методы сравнения (Foote, Gould, 1992; Foote, 1993, 1994; Erwin, 2007; Gerber et al., 2007; Лисовский, Павлинов, 2008; Павлинов, 2008; Павлинов и др., 2008, Павлинов, Нанова, 2009; Васильев и др., 2010а; Farré et al., 2013).

Еще один перспективный подход в эволюционной экологии сообществ развивается на основе соотношения филогенетического и морфологического разнообразия (Webb et al., 2002; Polly et al., 2016; Maestri et al., 2018), что позволяет связать эколого-морфологические функциональные свой-

ства с эволюционным становлением сообществ. Пересмотр многих эволюционных представлений в рамках эпигенетической теории эволюции — ЭТЭ и в русле концепции расширенного эволюционного синтеза — РЭС требует и пересмотра прежних интерпретаций в признаковой экологии (экоморфологии) сообществ и построения новой трактовки быстрых эволюционно-экологических перестроек в свете новейших открытий в области эпигенетического «мягкого» наследования (*epigenetic soft heredity*) (Jablonka, Raz, 2009; Duncan et al., 2014; Burggren, 2016; Boskovi, Rando, 2018; Donelan et al., 2020).

Сегодня разработано много методов географического моделирования потенциального размещения ЭН видов в пространстве: GARP (Stockwell, Peters, 1999), ENFA (Hirzel et al., 2002), BIOMOD (Thuiller, 2003), Maxent (Phillips et al., 2006) и др., позволяющих по ограниченному объему эмпирических данных о встречаемости видов и подробным базам климатических и географических данных осуществлять пространственное моделирование распределения видов — *species distribution modeling (SDM)* (Hirzel et al., 2002) и моделирование экологических ниш — *ecological niche modeling (ENM)* (Peterson et al., 2011). Аналогичные подходы, названные экометрикой — *ecometric* (Polly et al., 2016), а также функциональной биогеографией (Maestri et al., 2018), разработаны для географического моделирования изменений морфопространства у определенных таксономических групп видов и метасообществ (*metacommunities*) с учетом ландшафтных и климатических переменных и использованием методов геометрической морфометрии при географическом моделировании морфологического разнообразия.

В итоге можно заключить, что даже такой краткий и явно неполный обзор показывает, насколько сложна и противоречива данная актуальная для экологии проблематика, связанная с теорией ЭН. В то же время все сказанное выше позволяет нам использовать фенотипическое разнообразие и изменчивость популяций, видов и таксоценов для косвенной характеристики ЭН. Многие вопросы, связанные с проблемой мониторинга, оценки и сравнения ЭН, по-прежнему ждут своего решения. В этой связи далее мы рассмотрим аспекты, связанные с представлениями о метафенотипе, эконе, «популяционном онтогенезе», эпигенетическом ландшафте популяции и фенотипической изменчивости, которые важны для обсуждения концепции морфониши, методов ее оценки и сравнения на разных уровнях иерархии биосистем — особь, ценопопуляция, таксоцен.

Глава 4

Метафенотип, экон и «популяционный онтогенез»

Прежде чем перейти к обсуждению морфониши в нашем понимании, рассмотрим новое понятие, предложенное П.В. Озерским (2010а), — «метафенотип популяции», которое автор использует в качестве структурно-функционального отражения ее экологической ниши. С его точки зрения метафенотип популяции — «совокупность всех свойств популяции, формирующих систему функциональных связей между ее членами, а также между популяцией и средой, в которой она существует» (Озерский, 2010а, с. 16), т.е. метафенотип популяции объединяет фенотипы особей, их численность, соотношение и динамику в пространстве и времени. П.В. Озерский полагает, что единство метафенотипа как системы «обусловлено не только генофондом, но и интегрирующими взаимодействиями между фенотипами, относящимися к разным функциональным классам — эконам». Далее он приходит к заключению, что «структурно-функциональным выражением экологической ниши популяции являются не свойства отдельных фенотипов ее членов, а свойства ее метафенотипа как единой системы» (Озерский, 2010а, стр. 24). Такая трактовка является вполне справедливой и может стать основой для разработки новой методологии, необходимой при сравнения морфофункциональных характеристик разных популяций или одной и той же популяции в пространственном и/или временном аспектах.

Следует также согласиться с утверждением П.В. Озерского (2015) о том, что «любое разнообразие фенотипов означает различия во взаимоотношениях между разными особями и окружающей средой» (с. 15). Если немного продолжить его мысль, то можно заключить, что любая структурно-функциональная (в том числе поведенческая) особенность фенотипа отражает специфику его экологической ниши. В дальнейшем мы неоднократно будем возвращаться к этому аспекту, в частности при рассмотрении понятия «Риклефсианская ниша» в главе 7.

Ранее для характеристики регулярного возникновения в популяции закономерного морфоструктурного разнообразия я применил термин «популяционный онтогенез» (Васильев, 1988, 2005, 2009а). Поясню, что понимая «онтогенез» не только как индивидуальное развитие, т.е. единичное событие, но и как общую видовую программу развития (благодаря этому особи вида на всех этапах онтогенеза идентифицируются как конспецифичные), можно придти к третьему аспекту его толкования и говорить о «популяци-

онном онтогенезе», который можно представить как общее для всех особей популяции искажение (деформирование) видовой программы развития (Васильев, 1988, 2005, 2009а), задающей веер возможных подпрограмм для ее локальных условий. Такая поливариантная программа развития в популяции исторически шлифуется отбором для конкретного диапазона флуктуаций условий среды в данном локалитете. В этом смысле «популяционный онтогенез», отражающий общий спектр основных потенциальных онтогенетических траекторий (Alberch, 1980; Мина, 2001; Васильев, 2009а), присущих каждой особи в конкретной популяции, в масштабе вида проявится как уникальный и единичный (Васильев, 2005). Поэтому следует полагать, что каждая унитарная или модулярная особь популяции («генет» по С. Кэйсу и Дж. Харперу (Kays, Harper, 1974)) содержит информацию о поливариантной программе развития популяции, которая инвариантна для всех ее представителей.

Проявление в популяции редких морфозов и уродств не противоречит представлениям о существовании поливариантной программы развития в популяции, инвариантной для ее особей, и только косвенно доказывает высокую степень зарегулированности нормы в процессе индивидуального развития. В основе программы популяционного онтогенеза по аналогии с эпигенетическим ландшафтом особи (по К.Х. Уоддингтону — Waddington, 1957b) лежит общая эпигенетическая система пороговой регуляции развития — эпигенетический ландшафт популяции (Васильев, 1988, 2005, 2009а).

На основании этого, *фенóm* каждой особи следует рассматривать как вероятностную копию единой для популяции эпигенетической поливариантной модели развития. Параллельный анализ изменчивости и разнообразия множества особей одной и той же генерации позволяет статистически визуализировать основной контур популяционного онтогенеза в морфопространстве (Васильев, Васильева, 2009а,б). Реализуемая при этом изменчивость представляет собой вероятностное осуществление имеющегося в пределах групповой нормы реакции (NoR) популяции набора устойчивых онтогенетических (**морфогенетических**) траекторий (Васильев и др., 2018б, 2020б).

Ранее П. Олберч с соавт. (Alberch et al., 1979; Alberch, 1980), обосновали представления об онтогенетических траекториях, развитые позднее М.В. Миной (2001), которые характеризуют последовательность фенотипических изменений особей на разных этапах постнатального онтогенеза. Геометрическая морфометрия позволяет описывать изменение формы объектов в онтогенезе, исключая их размеры, поэтому в данном случае речь идет о морфогенетических изменениях (Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2013a,b;

Васильев и др., 2018б). Поэтому я предлагаю последовательное изменение формы объекта в морфопространстве на разных этапах его постнатального развития определить как *морфогенетическую траекторию* (Васильев и др., 2018б, 2020б).

Гипотетические морфогенетические траектории географически удаленных популяций можно представить в морфопространстве как набор вероятных типов (рис. 15): а – синтопный, когда траектории почти идентичны; б – параллельный – траектории смещены относительно друг друга без расхождения; в – дивергентный, когда с возрастом траектории расходятся; г – эквифинальный, когда исходно удаленные траектории в конечном итоге сближаются; д – аллотопный, если траектории направлены почти параллельно, но сдвинуты относительно друг друга; е – аллотопно-дивергентный – то же, но с расхождением морфогенетических траекторий.

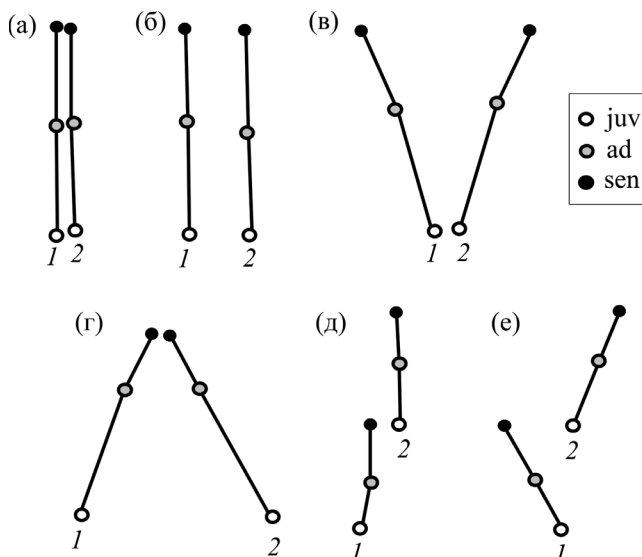


Рис. 15. Гипотетические типы морфогенетических траекторий (этапы морфогенеза: juv – ювенильный, ad – взрослый, sen – сенильный) географически удаленных популяций вида (1, 2) в общем морфопространстве: (а) – синтопный, (б) – параллельный, (в) – дивергентный, (г) – эквифинальный, (д) – аллотопный, (е) – аллотопно-дивергентный.

Функционирование эпигенома системно зарегулировано и ситуационно модифицируется лишь при существенном изменении условий развития

(Jablonka, Raz, 2009; Bonduriansky et al., 2012; Duncan et al., 2014; Boskovi, Rando, 2018; Donelan et al., 2020). В относительно нормальных условиях реализуется спектр морфогенетических траекторий, укладывающийся в «адаптивную норму» (по И.И. Шмальгаузену). При невозможности осуществлять регуляцию развития в резко измененных условиях среды возникают инадаптивные морфозы (Шмальгаузен, 1940б, 1969; Расницын, 2002), а затем, благодаря творческой роли отбора, может сформироваться новая сбалансированная эпигенетическая система, обеспечивающая нормальное протекание морфогенеза (Шишкин, 1984, 1988, 2006).

Общее уменьшение изменчивости и морфологического разнообразия, а также снижение частоты встречаемости морфозов в наибольшей степени проявляется в области умеренного влияния экологических факторов, близкой к оптимальным и нормальным условиям развития (рис. 16). Об этой закономерности неоднократно упоминают Е.Н. Букварёва и Г.М. Алещенко (2013), используя этот феномен при поиске критериев оптимальности. В дальнейшем мы также будем опираться на данную закономерность при оценке экологического состояния ценопопуляций и таксоценов в градиенте условий среды или контрастных условиях, используя соотношение объемов морфониш в общем морфопространстве для случайно выровненных по числу наблюдений выборок.

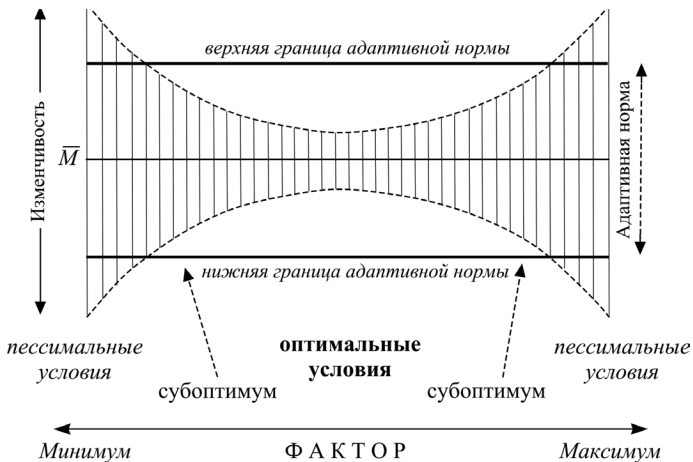


Рис. 16. Изменение размаха изменчивости и морфоразнообразия при развитии особей модельной популяции в экологических условиях, близких к оптимальным и пессимальным (по Букварёва, Алещенко, 2013 с небольшими дополнениями и изменениями).

Программа «популяционного онтогенеза» со всеми вложенными подпрограммами при реализации заданного множества онтогенетических траекторий приведет в конечном итоге к феномену, названному выше метафенотипом (см. Озерский, 2010а). Однако сам термин «фенотип», с моей точки зрения, отражает класс морфологически типичных и сходных между собой феноменов особей, причем на определенном этапе развития (Васильев и др., 2018б).

Решение большинства проблем биологической классификации напрямую связано с пониманием фундаментальной природы фенотипа, фенотипической изменчивости и индивидуального развития. Как известно, понятие фенотип («кажущийся тип») было предложено В.Л. Йоганнсенем (Johannsen, 1909, 1911, 1923) для обозначения или маркирования сходных по какому-либо свойству (например, по окраске) особей. В настоящее время это понятие несколько видоизменилось, но по-прежнему характеризует некий класс особей одного вида, сходных по какому-либо свойству (признаку) строения или функционирования. Поскольку термин был предложен давно и тесно связан с историей становления генетики, его дальнейшая трактовка отражала издержки этой науки на заре ее становления. Постепенно сформировалось представление о том, что фенотип — это несколько искаженное средой отражение свойств генотипа особи, причем фенотип рассматривался как внешнее проявление по отношению к генотипу — внутренней наследственной программе. Явление развития на данном этапе становления генетики вообще было исторически устранено из рассмотрения (см. обзор Gilbert et al., 1996; Гилберт и др., 1997). Фенотип виделся как результат взаимодействия генотипа и среды в процессе развития, но само формообразующее развитие — морфогенез, за редкими исключениями (см. Астауров, 1974), игнорировалось. Традиционно стремились сравнивать «фенотипы» уже взрослых, способных размножаться особей. Детерминация генотипом признаков фенотипа была принята за аксиому, поэтому для генетиков начала прошлого века актуальными были наследственные факторы — гены и «детерминируемые» ими фенотипические «признаки» взрослых организмов.

Появление феногенетики (Haecker, 1918, 1925) как науки о механизмах реализации наследственной изменчивости в фенотипе мало изменило эти представления, поскольку первоначально данное направление опиралось на те же геноцентрические установки. Обнаруженный Б.Л. Астауровым в 1927 г. феномен особой изменчивости, не связанной ни с генотипом, ни с влиянием среды, а обусловленной «стохастикой развития», мог бы существенно изменить ситуацию, но был почти полностью проигнорирован генетиками-современниками. Только в конце XX в. В.А. Струнниковым и И.М.

Вышинским (1991) это явление было «реабилитировано» под названием *реализационная изменчивость*. В то же время бытовавшее традиционное представление о генетической детерминации отдельно взятого признака постепенно сменилось пониманием плейотропной роли генетической среды в формировании целостного фенотипа особи: много генов могут влиять на формирование одного признака и, напротив, один ген может влиять на многие признаки (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966).

В свете эпигенетических представлений, предполагающих целостное системное становление фенома особи, фенотип выступает как результат проявления одного из альтернативных путей развития, приводящих к формированию в популяции определенного в морфофункциональном отношении класса сходных феномов. Фенотип — это изначально, скорее, групповая, чем индивидуальная характеристика (Johannsen, 1909, 1911, 1923). Мне представляется, что по отношению к конкретному индивидууму фенотип должен рассматриваться как многомерный критерий для его классификации, т.е. для отнесения фенома данной особи к тому или иному классу (=типу) сходных феномов. Собственно такой класс конструктивно и функционально близких феномов и является неким реализованным в процессе развития типом — фенотипом. Внутри таких классов или фенотипов реализованные феномы особей в значительной степени однородны и сходны, но морфофункционально отличаются от особей других подобных классов — фенотипов.

Каждый фенотип (класс сходных феномов) может рассматриваться в качестве характеристики естественной структурно-функциональной группы (СФГ) внутри популяции. Каждая такая группа, или СФГ, выполняет определенные функции по поддержанию целостности и устойчивости популяции. Напомню, что ранее Г.В. Оленев (2002, 2004) предложил альтернативные типы онтогенеза в популяциях грызунов, связанные с ускорением и замедлением развития и созревания сеголеток и ускорения созревания у зимовавших зверьков, называть физиолого-функциональные группы (ФФГ). Фактически ФФГ — пример СФГ, подразделенных по скорости онтогенеза.

Представители каждой структурно-функциональной группы популяции будут, благодаря сходству феномов, иметь сходные ЭН. Если при этом рассматривать индивидуальную фенотипическую изменчивость, то это означает сравнивать проявления изменчивости феномов особей между разными фенотипами (группами фенотипически сходных особей). Различия между феномами особей по отдельным признакам также характеризуют фенотипическую изменчивость особей, поскольку феном это многомерная морфофункциональная конструкция.

Многомерная ординация объектов по множеству переменных (метрических, счетных или меристических и неметрических) уподобляется синтетической процедуре формирования прообраза фенотипа, его многомерной реконструкции. При этом нужно отчетливо осознавать, что полное исчерпывающее многомерное описание фенотипа как биологического индивида во всех его проявлениях и чертах строения, т.е. как фенома, в настоящее время практически невозможно и, вероятно, в ближайшее десятилетие можно считать недостижимой «идеальной» задачей. В то же время вполне реальной целью является создание многомерной модели фенотипа, его грубого подобия, своеобразного многомерного «шаржа», который становится операциональным объектом при осуществлении процедуры классификации множества фенотипов. При использовании методов фенетики и геометрической морфометрии мы всегда будем иметь лишь «шаржированное», упрощенное воспроизведение фенома и фенотипа.

Можно ли дать определение термину «фенотип» вне геноцентрической парадигмы СТЭ? Иными словами, уцелеет ли этот термин при глубокой перестройке эволюционных представлений в русле эпигенетической теории эволюции — ЭТЭ (Шишкин, 1984, 1988, 2006, 2010)? Перед тем как ответить на такой вопрос, следует признать, что термин метафоричен, достаточно жестко встроен в «плоть и кровь» современной биологии, поэтому вряд ли появится возможность его быстрой замены. Вероятно, следует исходить из необходимости сохранения термина в дальнейших теоретических построениях и практике исследований. Исходя из эпигенетической концепции, можно полагать, что фенотип как понятие не только может быть сохранен, но и оказывается крайне удачным. Если с позиций СТЭ строго сохранять смысл термина, то в силу уникальности генома каждой особи (в том числе соматической неповторимости) само присутствие одинаковых или очень сходных вариантов строения особей — феномов — означает, что не существует строгого соответствия между генотипом и фенотипом, поскольку его не должно быть из-за уникальности каждого генома. Следовательно, обычно не существует строгой детерминации генотипом фенотипа, а генами — признака. В таком случае исходная геноцентрическая концепция неверна, поскольку иначе фенотип как многомерная характеристика всегда должен отражать нюансы строения генотипа — быть также уникальным. Этого в природе не существует. Однако в многомерном морфопространстве выборки всегда имеются естественные агрегации объектов, если не идентичных, то крайне сходных (повторяющихся по своему строению) особей, представляющих определенные классы — фенотипы (см. Васильев, Васильева, 2009а).

Таким образом, в рамках СТЭ при строгом использовании геноцентрических представлений термин фенотип просто не имеет смысла и должен рассматриваться не более чем удобная абстракция и метафора. Напротив, с точки зрения эпигенетической теории и морфологии фенотип — это, действительно, тип, путь развития, приводящий к определенному облику (в том числе функциональному) в потенциальном структурно-функциональном пространстве, которое, упрощая, мы определяем как «феногенетическое морфопространство». Термин «фенотип» при этом не только не теряет смысл, но в полной мере соответствует описываемому феномену.

Однако трактуемый в рамках СТЭ «генотип» — термин, неверный даже с общих логических позиций: какой тип может существовать, если «генотипы» (геномы) всех особей, по определению самих генетиков, неповторимы и уникальны? Напомним в этой связи, что, по М.А. Шишкину (1988, 2006), термин «мутация» в строгом его толковании генетиками означает отклонение генотипа от нормы (дикого типа), а в силу неповторимости самих генотипов (геномов) из этого следует, что все особи по отношению друг к другу являются мутантами. Поэтому логичнее было бы не распространять свойства гена на генотип и предполагать, что лишь отдельные гены могут «детерминировать» своей активностью, т.е. повысить вероятность проявления определенных состояний признаков — фенотипов (напомним, что в геометрической морфометрии состояния признака — это вариации формы). Следовательно, с позиций СТЭ смысл имеет не генотип, а ген, и не фенотип, а дискретный фен. Проявление в пределах популяции разных фенотипов, т.е. сходных в структурно-функциональном отношении классов особей, позволяет при сочетании разных характеристик найти такие комбинации свойств, которые дают возможность диагностировать нужные фенотипы и классифицировать особей по их принадлежности к тому или иному варианту развития — морфогенезу.

Термин феном отражает комплекс всех структурно-функциональных свойств особи на всех этапах ее развития. Поэтому по аналогии с понятием «метафенотип» П.В. Озерского (2010) я предлагаю результаты реализации поливариантной программы «популяционного онтогенеза» на всех этапах развития определить как «метафеном» популяции. Если сравниваются ценопопуляции близких в таксономическом отношении симпатрических видов, формирующих локальный таксоценоз, то в общем для них морфопространстве это позволит визуализировать разнообразие как метафеномов отдельных ценопопуляций, так и метафенома таксоценоза в целом, причем на разных этапах индивидуального развития.

П.В. Озерский использовал в своей концепции ниши понятие «экон» (econe), указав, что он был ранее предложен Г. Хитуолом (Heatwole, 1989),

который применил этот термин для характеристики «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, p. 18; цит. по Озерский, 2006, с. 5). Следует согласиться с П.В. Озерским, что термин экон можно использовать не только для видов, но и главным образом для характеристики структурированности и разнообразия популяции. По сути «эконы» соответствуют той или иной СФГ (см. выше). В такой трактовке данное понятие на уровне популяции сходно и с понятием «биотип» В.Л. Иоганнсена (Johannsen, 1909, 1926), т.е. внутривидовой (обычно внутрипопуляционной) группой наследственно близких особей со сходной физиологической и/или морфофункциональной реакцией на одни и те же факторы среды в отличие от других подобных групп. Однако, хотя биотип исходно и не был прямо связан с характеристикой сходства ниш представляющих его особей, но это содержание косвенно вытекает из определения термина. Поэтому «экон» Хитуола в морфофизиологическом отношении почти синонимичен «биотипу» Иоганнсена и тоже пригоден для характеристики внутривидовой морфофункциональной разнообразия. Наряду с биотипом подобные свойства распространяются и на «экотип» в исходном понимании Г. Турессона (Turesson, 1922), который также близок по содержанию к понятию «экон». В то же время применение термина «экон» для группы видов со сходной экологической функцией, как полагал Г. Хитуол, не представляется мне перспективным, поскольку понятие таксоцен лучше отражает суть этого явления. Итак, для характеристики на внутривидовой популяционном уровне структурно-функциональной группы (СФГ) особей вида со сходными морфофункциональной реакцией и экологической нишей потенциально приемлемы термины биотип, экотип и экон, а на ценотическом — экон и таксоцен, т.е. экон может иметь два аспекта (две ипостаси) применения.

Различия между понятиями биотип и экотип сводятся к тому, что биотип в большей степени обусловлен своими наследственными особенностями, приводящими к определенным физиологической и морфологической реакциям, являющимися атрибутом данной группы феномов. Понятие экотип отражает проявление общей характерной наследственно обусловленной модификации морфогенеза (морфогенетической реакции) группы особей (феномов), являющихся представителями одного вида, но развивающихся в экстремальных для него условиях среды. Г. Турессон предполагал, что экотип может быть представлен несколькими определенными

биотипами. В настоящее время под экотипом иногда понимают популяцию или часть популяции широко распространенного вида, адаптированную к местным условиям обитания или конкретному биотопу (Turrill, 1946; Одум, 1986). Термины биотип и экотип в настоящее время используются редко, но на мой взгляд потенциально обладают операциональностью и носят не только исторический характер. Формирование в онтогенезе как биотипа, так и экотипа сопровождается проявлением изменений структуры, формы и размеров меронов (морфоструктур) конкретных феномов. Соответственно у них вместе с определенной изменчивостью феномов проявляются специфические свойства их индивидуальных экологических ниш, а также выполняемых ими внутривидовых и ценологических функций.

Отметим также, что Г. Турессон предложил термин эковид (*ecospecies*), который не был поддержан современниками в отличие от термина экотип, но может быть крайне полезен в настоящее время в случаях описания быстрого симпатрического формообразования на примере флоксов (пучков «эковидов»). Флоки «эковидов» известны у усачей (*Labiobarbus*) и цихлидовых рыб в Великих Африканских озерах (Mina et al., 1996a,b, 2001; Мина, 2001, 2011; Reig et al., 1998; de Graaf et al., 2008, 2010), а также у галапагосских видов (=эковидов?) Дарвиновых вьюрков (Лэк, 1949; Skinner et al., 2014).

Термин «экон» не привязан к иерархии надорганизменных систем и в этом универсальном смысле также может быть крайне важен и полезен. Он одновременно может рассматриваться в качестве элементарной групповой ниши (=субниши), имеющей определенную экоморфологическую выраженность для особей данной внутривидовой (внутривидовой) группы (Озерский, 2010б, 2015) и как структурно-функциональный элемент организации ценоза (таксоцена). Наряду с эконом П.В. Озерский (2014) также предложил термин «ценоэкон»: «ценоэконы — подразделения ценопопуляций, составленные экологически сходными друг с другом особями» (с. 20). Автор термина предназначает его применение в первую очередь для построения консортивных связей на популяционном уровне. В моем понимании ценоэкон представляется, по-видимому, избыточным понятием и уточнением, поскольку сам «экон» уже является одновременно и «ценоэконом». Речь идет о том, что экон интересен именно тем, что представляет собой элементарную пограничную СФГ, существующую в реальном времени и пространстве между двумя уровнями организации биосистем — популяционным и ценологическим.

По моим представлениям, экон (=СФГ) является элементом популяционно-ценологических взаимодействий и выступает как особая элементар-

ная единица ценопопуляции и сообщества в одном «лице». В структуре популяции и сообщества (таксоцена) экон занимает определенное место, выполняет определенный набор функций и представлен особями, имеющими сходные феномы: это не все особи ценопопуляции, а только те, которые соответствуют ее популяционно-ценотическому фрагменту, т.е. экону, выполняющему определенную ценотическую и одновременно внутривидовую популяционную роль. В этом смысле экон является связующим звеном между ценопопуляцией и сообществом. В таком бинарном толковании мы стремимся расширить содержание понятия экон на два уровня биологической иерархии — популяционный и ценотический: внутри ценопопуляции экон фактически проявляется как СФГ (=биотип), а на ценотическом уровне — как часть видового компонента таксоцена (проявляясь как «ценоэкон» Озерского).

Экон отражает структурно-функциональное сходство данной группы особей популяции (ценопопуляции), но одни и те же особи на разных этапах онтогенеза и соответственно морфогенеза могут принадлежать разным эконам и выполнять разные функции в сообществе. Например, головастики и вышедшие после метаморфоза лягушки принадлежат к разным эконам, выполняют разные синэкологические функции и имеют существенные особенности ЭН. То же самое можно сказать о личинках и имаго насекомых (Озерский, 2015). При этом исходный экон временно исчезает, но на основе тех же самых феномов возникает новый экон. Соответственно один из альтернативных путей развития, который привел к формированию исходного экона, а затем к появлению нового, на следующем этапе онтогенеза реализуется в форме группы похожих феномов, имеющих общий сходный фенотип. При размножении, благодаря феномену трансгенерационного эпигенетического наследования, этот путь развития, ведущий к данному фенотипу, в той или иной степени сохранится в эпигенетической системе популяции и сможет вновь осуществиться и тиражироваться при ситуационном повторении условий.

П.В. Озерский (2015) предложил в таких случаях выделять субниши, которые он подразделил на онтогенетические (геминиши) и полиморфические (морфониши). В последнем случае он выделил субниши «полиморфические в узком смысле» и диадоксические. При этом феномен полиморфизма трактуется им шире, чем в соответствии с традиционным определением генетиков (см., например, Ford, 1940), и включает полифенизм (Майр, 1968) — полиморфизм как модификационную изменчивость, а также следствия пороговых эффектов развития. Под морфонишей в узком понимании он понимает субнишу, принадлежащую представителям одной

и той же **морфы** (фенотипически дискретной формы в широком толковании в составе полиморфной популяции). Другими словами, П.В. Озерский морфонишей называет не отражение морфофункциональных особенностей самих феномов — представителей данной морфы в морфопространстве, как это делаем мы (см. ниже), а сходную экологическую (функциональную) нишу, которую имеют особи конкретной морфы (фенотипа).

Обращаю внимание на то, что такое содержание термина морфониша лишь отчасти согласуется с моими представлениями, но все же частично перекрывается с ними. Поскольку в предлагаемой мной концепции понятие *морфониша* играет ключевую и определяющую роль, в дальнейшем мы вновь к этому вернемся и подробно обсудим содержание термина и его применение в эволюционной экологии и теории экологической ниши.

По представлениям П.В. Озерского (2015), диадоксические субниши характеризуют полиморфные фенотипические состояния, возникающие последовательно на разных онтогенетических этапах или в разных поколениях при сложных жизненных циклах. В дополнение он вводит подразделение геминиш и морфониш на облигатные и факультативные (Озерский, 2015). Можно считать, что данная классификация субниш существенно дополняет представления о структуре ЭН.

Возможно особи, формирующие соответствующий экон, имеют сходную синэкологическую субнишу (см. Озерский, 2015), но в развитийном отношении относятся к определенному эпигенетическому субкреоду, под которым я понимаю один из возможных альтернативных вариантов главного пути развития особи (вида) — «креода» (по К.Х. Уоддингтону (Waddington, 1942a; Уоддингтон, 1947, 1964)). Креод и субкреоды зарегулированы системой эпигенетических пороговых ограничений, рекурсивно задающей весь веер допустимых подпрограмм развития (Васильев, 1988, 2005, 2009a). Отдельный субкреод приводит к формированию сходных между собой индивидуальных феномов и является одним из возможных путей реализации единой поливариантной программы развития особей популяции — «популяционного онтогенеза» (см. выше). Если мы рассматриваем экон как СФГ или биотип, то все особи данной группы, т.е. близкие в наследственном отношении и проявляющие одинаковые физиологические и морфогенетические реакции на определенные условия (фактор/факторы) среды, имеют не только сходные свойства генома и эпигенома, но и определенный фенотип — сходную фенотипическую реакцию.

Таким образом, фенотип как класс сходных феномов на определенном этапе онтогенеза характеризует особей, составляющих определенный экон. Поскольку в ценопопуляции может быть несколько характерных (наиболее

вероятных) фенотипов или в морфофункциональном отношении — экон, то понятие метафенотип популяции, предложенное ранее П.В. Озерским (2010а), в принятом нами толковании оказывается крайне полезным и операциональным. Действительно, метафенотип характеризует систему заданных эпигенетическим ландшафтом популяции классов сходных феномов — фенотипов. Эпигенетическая система ценопопуляции, задающая возможность реализации определенного множества экон и соответствующих им фенотипов, исторически длительно шлифуется отбором. Это позволяет ценопопуляциям осуществлять обратную связь через экон между популяционным и ценоцическим уровнями биологической организации. Как уже отмечалось, для всего диапазона возрастных стадий развития терминологически правильнее было бы использовать термин «метафеном» ценопопуляции. Однако более операциональными свойствами по сравнению с ним обладает понятие «метафенотип», поскольку в реальности обычно используют для сравнений не все стадии развития фенома, а только одну или две с определенным узким возрастным интервалом, что ассоциируется не с феномом, а с классом сходных феномов определенного возраста — фенотипом.

Опираясь на опыт многолетних исследований изменчивости животных и растений, хорошо отдаю себе отчет в том, что почти все феномы по большому счету в той или иной степени уникальны и неповторимы. Фенотипы как классы сходных феномов по этой причине имеют весьма широкие критерии определения сходства. В этом смысле особи, относимые к тому или иному функциональному экону, скорее всего, могут реально состоять из нескольких таких близких фенотипов, объединяющих сотни лишь слегка различимых феномов, и в строгом смысле слова могут принадлежать не одному, а нескольким близким биотипам/экотипам. Рассмотренная выше несколько упрощенная система взаимосвязанных понятий: феном, фенотип, экон, биотип/экотип и субниша, с одной стороны, и метафенотип, метафеном, популяционный онтогенез и эпигенетический ландшафт популяции, с другой, представляется мне теоретически оправданной, обоснованной и полезной при дальнейшем рассмотрении концепции морфониши.

Глава 5

Эпигенетическая перестройка морфогенеза, модификации и оптимальный фенотип

В последние годы доказана возможность быстрых массовых эпигенетических стресс-индуцированных изменений (метилирование ДНК и/или изменение локализации мобильных элементов генома), связанных с морфогенетическими перестройками, и их дальнейшего трансгенерационного наследования, которое может фиксироваться отбором и привести к быстрым микроэволюционным изменениям (Duncan et al., 2014; Burggren, 2016; Boskovi, Rando, 2018; Donelan et al., 2020). Поэтому процесс быстрых микроэволюционных изменений может происходить в исторические, а не только в геологические отрезки времени (Васильев, Большаков, 1994; Thompson, 1998; Palkovacs, Hendry, 2010; Alberti, 2015; Васильев и др., 2016б,в).

В таких случаях попытка выявить геномные перестройки методами, используемыми для филогеографических или филогенетических исследований, представляется малопродуктивной, поскольку для фиксации ошибок в нуклеотидных последовательностях, накапливающихся после возникновения той или иной формы биологической изоляции, требуется время на порядки величин большее, чем при эпигенетических функциональных перестройках генома. Тем не менее перестройки эпигенетических профилей были обнаружены у галапагосских Дарвиновых вьюрков (Skinner et al., 2014), у которых за относительно короткий по эволюционным меркам срок осуществилась итеративная коэволюционная дивергенция островных эквидов. Аналогичное, еще более быстрое становление симпатрических эквидов рыб из флота африканских лабиобарбусов (de Graaf et al., 2007, 2010) осуществилось приблизительно в течение последних 15 000–17 000 лет и продолжается в наше время. В дальнейшем мы вернемся к обсуждению этого феномена в главе 11.

Эволюционные события, сопряженные с перестройкой морфогенеза и устойчивым трансгенерационно наследующимся изменением феномов, происходят значительно раньше, чем они зафиксированы геномом в форме его нуклеотидной последовательности, по своеобразию которой судят о времени и порядке дивергенции форм, называя это генетической или филетической эволюцией. На самом деле это летопись событий, связанных с прекращением генетических скрещиваний, отражающих время биологической изоляции. За весьма продолжительное время могут накопиться метки произошедших

изменений исходной нуклеотидной последовательности (в основном нейтральные «SNP» и другие мелкие «ошибки»). Эти молекулярно-генетические изменения есть следствия, а не причина эволюционных изменений (см. Шишкин, 2006, 2012). Эволюция материализуется в целостных развительных системах на основе синтезирования и фиксации за счет творческого естественного отбора эпигенетических изменений (профили метилирования ДНК, мобильные элементы генома и др.), обуславливающих быстрые трансгенерационно наследуемые изменения морфогенеза (Jablonka, Raz, 2009; Burggren, 2016; Boskovi, Rando, 2018) и его постоянную подстройку под требования абиотической и популяционно-ценотической среды.

Ранее С.С. Шварц (1968) высказал идею оптимального фенотипа. Суть ее сводится к тому, что оптимальна форма, обладающая в данных условиях избытком энергии за счет своих тканевых и морфофизиологических конструктивных особенностей, т.е. он устроен так, что затрачивает на поддержание жизнедеятельности существенно меньшую долю от собственных возможностей энергетического бюджета, чем другие. Обладая в целом большим бюджетом времени-энергии (Ashkenasie, Safriel, 1979; Дольник, 1982; Кряжковский, 1988, 1998), такой организм способен потратить его и на игровую деятельность, и на размножение, и на средообразующую активность и др.

Ф.В. Кряжковский (1998) показал, что бюджет времени-энергии, входящий в единицу времени, не может быть сохранен или отсрочен и должен быть обязательно потрачен. При отсутствии необходимости выполнения одной из возможных форм энергозатратной деятельности организм обязательно должен выполнить в этот момент одну из других форм активности, чтобы не возникли энергетический избыток и перегрев. Организм с избытком энергии может потратить его на рост, размножение, запасание энергетического резерва впрок (гликоген, жир, мышечная масса), на дополнительное передвижение и поиск корма, игровую и средообразующую деятельность или социальные конфликты.

Обладая оптимальным или близким к нему фенотипом, фенотип особи будет иметь явные преимущества при выполнении репродуктивной функции, и отбор должен поддерживать именно таких особей. Соответственно субкреод, ведущий к оптимальному на данный момент времени фенотипу, будет закрепляться в эпигенетическом ландшафте популяции как успешный для данных условий вариант развития. Особи с неоптимальным для данной ситуации энергозатратным фенотипом также будут реализовываться с заданной вероятностью и существовать (если способны выжить). Однако в другие моменты времени такой путь развития в виде модификации может оказаться полезным и востребованным, постепенно став «оптимальным» в новой измененной среде.

Напомним, что впервые понятие модификация было предложено К. Нэгели (Nägeli, 1865; цит. по Филипченко, 1978) и трактовалось как ненаследуемая флуктуация развития. Поскольку одни и те же модификации одновременно проявляются у разных особей, что соответствует понятию определенная изменчивость, введенному Ч. Дарвином (Darwin, 1859; цит. по Дарвин, 1937), а также неоднократно возникают в чреде поколений при определенной констелляции условий среды, можно заключить, что они устойчиво воспроизводятся, т.е. представляют собой наследуемые морфогенетические реакции на определенные средовые воздействия. На это обстоятельство ранее указывал И.И. Шмальгаузен (1969), который писал, что «уже сама определенность реакции всех особей данного вида на известные изменения в факторах внешней среды показывает, что характер реакции определяется специфическими особенностями данного организма, т.е. наследственными его свойствами. Организм иной наследственной конституции реагирует иначе. Способность к определенным реакциям является таким же наследственным свойством, как и любой иной признак ...» (с. 168).

Наследуемый комплекс потенциальных модификаций представляет собой некий «запас прочности» популяции данного вида, обитающего в регулярно изменяющихся условиях среды: чем больше в популяции может быть реализовано различных модификаций развития для разных состояний среды обитания, тем выше уровень ее «экологической безопасности» (Васильев, 2005). Термин устойчивость развития здесь не применим, поскольку сама по себе модификация — возможность отклониться от стабильного пути морфогенеза. При этом устойчивость самой популяции обусловлена лабильностью ее развительной системы — фенотипической пластичностью, способностью воспроизводить в процессе развития адекватные модификации развития (Pfennig et al., 2010). По словам И.И. Шмальгаузена (1969), «... сама способность к приспособительным модификациям создается только в процессе естественного отбора наиболее выгодных для организма форм реагирования» (с. 245). Поэтому, видимо, все модификации — как потенциальные, так и реализованные, являются возникшими в прошлом путями развития, ведущими к существовавшим ранее оптимальным фенотипам, а их реализация в феноме возможна в соответствии с инвариантными вероятностями, заданными эпигенетическими порогами, характерными для эпигенетической системы (эпигенетического ландшафта) данной популяции (Васильев, 2005, 2009).

Модификации как варианты путей индивидуального развития обусловлены пороговыми эффектами рекурсивных подпрограмм, включающихся на ранних этапах развития в ответ на определенную констелляцию или последовательность сигналов-релизеров, поступающих от сложившихся условий среды (Васильев, Васильева, 2009б; Duncan et al., 2014; Donelan

et al., 2020). Если условия будут благоприятными и типичными, то запустится обычный субкреод, близкий к актуальному нормальному пути развития — креоду, и ведущий к одному из оптимальных фенотипов. В случае отклонения от благоприятных условий будет реализован другой вариант развития, который наиболее адекватно отражает особенности фенотипа, характерного для состояния среды, уже наблюдавшегося в прошлом. В измененных условиях при прочих ситуациях, т.е. при возникновении неопределенности морфогенетического реагирования, эпигенетическая пороговая система реализует произвольный случайный веер путей развития (Donelan et al., 2020) и соответственно разных модификаций феномов. За счет этого изменчивость в популяции резко возрастет и обеспечит возможность выбора наиболее пригодного — компромиссного — варианта модификации или нескольких модификаций на роль потенциального оптимального фенотипа в сложившейся констелляции условий. В случае, когда материнский организм испытывает множественный неопределенный сигнал при быстрых колебаниях и изменениях условий окружающей среды в данный момент Антропоцена, хаос ответных эмбриональных морфогенетических реакций неизбежно возрастает (Donelan et al., 2020). Поэтому нестабильная среда не позволяет обеспечить большинству организмов адекватный вариант модификации морфогенеза за счет переключения эпигенетической системы. Соответственно при значительной пролонгации сложившихся условий среды творческий процесс отбора будет способствовать становлению субкреода, ведущего к новому оптимальному фенотипу, ставшему основным креодом, т.е. к новой адаптивной норме. Этот вероятный механизм в общем виде ранее предлагал И.И. Шмальгаузен (1940б).

Поскольку каждая модификация развития ведет к определенному характерному фенотипу — модификанту (по определению И.И. Шмальгаузена), который отличается и от нормального (близкого к оптимальному) фенотипа, и от других подобных модификантов, то, как мы можем заключить, реализуется определенная морфониша, в силу морфофункционального своеобразия обладающая особенной ЭН.

Проявление модификаций происходит массово как определенная фенотипическая (морфогенетическая) реакция на определенный набор средовых факторов. Однако полного соответствия прошлых условий среды, при которых сформировалась и зафиксировалась данная модификация как особый вариант развития, тем условиям, которые сложились в данный момент, вероятно, не может быть: они будут немного или существенно отличаться. Поэтому феномы, реализовавшие данную модификацию — модификанты, будут соответствовать не оптимальным, а в лучшем случае субоптимальным фенотипам, т.е. не адаптивным, а «абаптивными» (по: Бигон и др., 1989а).

Если возникшие новые условия, вызвавшие определенную модификацию, будут повторяться, механизмы естественного отбора в сочетании с трансгенерационно наследующимися эпигенетическими изменениями (Jablonka, Raz, 2009; Burggren, 2016) обеспечат ее некоторую перестройку в направлении формирования оптимального фенотипического состояния. За счет фиксации эпигенетического креода произойдет стабилизация развитийной системы для обеспечения устойчивого воспроизведения данной «улучшенной» модификации в дальнейшем.

При последующем изменении условий среды ранее созданный оптимальный фенотип перестанет быть оптимальным и процесс повторится на основе другой модификации. Если произойдет рецидив, при котором природные условия возвратятся в прежнее состояние, то вновь будет востребована прошлая «улучшенная» модификация, однако она уже будет несколько отличаться от исходной, возникшей до ее «улучшения». Таким образом, для данной модели можно заключить, что *модификации сами постоянно модифицируются* как дискретные пути развития, формирующие определенные морфониши и соответствующие их носителям экологические ниши. Данный механизм соответствует эволюционной гипотезе «Красной королевы» Н. Элдриджа и С. Гулда (Eldredge, Gould, 1972) в соответствии с персонажем книги Л. Кэрролла «Алиса в стране чудес»: постоянно бегущей, чтобы в изменяющихся условиях оставаться на том же месте.

Появление развитийных новшеств обусловлено синтезированием новых морфозов при комбинировании вариантов имеющихся модификаций развития и формированием (доводкой) на их основе новых оптимальных фенотипов. Оптимальным фенотип должен стать не только для популяции, к которой он принадлежит, но и для ценоза, которому он необходим как новый (улучшенный) биоинструмент, пригодный, например, для утилизации того или иного избыточного ресурса сообщества.

При наличии двух популяционно-ценотических составляющих оптимальный фенотип может стать основой для формирования новой «экоморфы» (ecomorph). В дальнейшем, при особой важности ее для сообщества, она освоит и получит новые ресурсы — «экологическую лицензию» (по В.Ф. Левченко) и может стать основой формирования развитийной эпигенетической системы будущего «эковида» (=ecospecies). Затем такой эковид через множество поколений при накоплении мелких нейтральных ошибок в нуклеотидных последовательностях, позволяющих формально измерить степень и время дивергенции, превратится в «филетический» вид, или «эвовид» (=evospecies) — термин предложен мной. В данном случае уместно еще раз напомнить утверждение-афоризм С.С. Шварца (1969): «...виды не потому виды, что они не скрещиваются, а они потому не скрещиваются, что они виды» (с. 149).

Глава 6

Изменчивость, морфоструктура и морфологический признак

Представления о морфологической нише опираются на комплекс других понятий и терминов, поэтому требуется их детальное рассмотрение с новых позиций, опирающихся на современные концепции и взгляды, развиваемые в рамках парадигм ЭТЭ и РЭС (см. выше), которые приходят на смену СТЭ. Очевидно, что при этом неизбежен пересмотр многих понятий. При переходе к новой парадигме многие привычные понятия могут сохраниться, но предстанут в новом виде. Можно полагать, что целый ряд догматов СТЭ будет изменен или сохранит лишь историческое значение как этап развития науки. Такая ломка старых взглядов и возрождение на новой основе особенно болезненна для поколений ученых, сформировавшихся в XX в., когда в мировоззрении доминировал «неодарвинизм». Сложно соглашаться с тем, что «неоламаркизм» и «номогенез» займут многие области, ранее принадлежавшие только «неодарвинизму», но это обязательно придется сделать под давлением открытий последнего времени в молекулярной генетике и эпигенетике. Пересмотр традиционных взглядов и понимание реальности иных ведущих механизмов быстрой эволюции, чем это понималось сторонниками геноцентрической СТЭ, необходим для переосмысления ее скоростей и прогнозирования возможностей возникновения региональных и глобального биоценотических кризисов (РБК — *RBC* — Regional biocenotic crises и ГБК — *GBC* — Global biocenotic crisis). Поэтому, прежде чем рассматривать понятие морфониша, начнем с представлений об изменчивости, морфологическом признаке и морфоструктуре.

Изменчивость — неодинаковость определенного свойства организмов/организма, которая наблюдается на одном и том же этапе онтогенеза, степень проявления данного свойства. Если в одном массиве данных, взятых из популяции (выборке), одновременно сравнивать проявление определенной структуры на пренатальной и постнатальной стадиях развития (сопоставлять друг с другом объекты с незавершенным и завершенным морфогенезом), то это не будет являться изучением изменчивости данной структуры. В данном случае речь будет идти лишь о морфогенетических событиях: изменениях, возрастных трансформациях и «новообразованиях». Изменчивость как таковую можно обнаружить лишь у сходных по возрасту

или фазе развития организмов, поскольку объединенные аллохронные серии особей характеризуют не изменчивость, а смесь возрастных изменений с проявлениями феномена изменчивости на разных этапах онтогенеза. Поэтому в строгом смысле слова «возрастная изменчивость» характеризует различия в величине и структуре изменчивости на разных этапах развития, а не различия между этапами.

Безусловно, программа морфогенеза это нелинейный процесс, нелинейная программа, да и программой в строгом смысле слова она не является, скорее, ее можно представить ситуационно запрограммированным ветвящимся потоком (морфопроцессом по В.Н. Беклемишеву (1994)). Изменчивость представляет собой срез этого потока — морфопроцесса, в котором различия между сопоставимыми по возрасту или фазе развития особями чаще всего оцениваются по одному свойству — одной переменной.

Изменчивость не всегда характеризует один признак (свойство, структуру, переменную). Многомерный анализ нескольких признаков-переменных неизбежно приводит к многомерной классификации объектов, т.е. на основе сочетанной изменчивости нескольких переменных обеспечивает проведение их ординации и агрегирования (классификации) по классам сходства — фенотипам (Sokal, Sneath, 1963; Кендалл, Стьюарт, 1976; Галактионов и др., 1985; Ефимов и др., 1988; Ким и др., 1989; Дэвис, 1990; Ковалева и др., 2002; Васильев и др., 2004; Ефимов, Ковалева, 2008). Тем самым многомерный подход позволяет от изменчивости и неодинаковости объектов перейти к оценке их разнообразия в выборке, т.е. выявлению сходства внутри выделившихся агрегаций или классов фенотипически близких объектов и оценке различий между этими классами. Тем не менее многомерная оценка проявлений изменчивости — неодинаковости особей (объектов = морфоструктур), тоже возможна на основе существующих методов многомерного статистического анализа и вычисления размаха, дисперсии, среднеквадратичных отклонений, коэффициентов вариации и доверительных интервалов переменных. Поскольку в пределах одной переменной возможно выделение нескольких классов сходных объектов (полимодальное распределение), то понятия изменчивость и разнообразие часто отождествляются, что в принципе неверно. Иная ситуация наблюдается в геометрической морфометрии.

В геометрической морфометрии форма является многомерным морфологическим признаком, вариации которой характеризуют состояния этого признака (Zelditch et al., 2004). Поэтому в строгом смысле слова геометрическая морфометрия характеризует проявления изменчивости формы как фиксированного многомерного, но единичного признака. При этом струк-

тура объектов в большинстве подобных исследований будет одинаковой, а их форма будет существенно различаться. Вариации формы — это множество состояний признака, поэтому разнообразие формы объектов в выборке в данном случае полностью совпадет с изменчивостью формы как признака. Следовательно, лишь группируя объекты в выборке по классам сходных состояний формы, мы можем частично решить задачу выявления внутригруппового морфологического разнообразия формы относительно собственной изменчивости формы. При этом невозможно строго разделить проявление изменчивости признака (формы) и разнообразие группы объектов. Сходная проблема наблюдается при характеристике внутрипопуляционного полиморфизма: это и проявление внутригрупповой изменчивости, и проявление внутригруппового разнообразия (из-за дискретности морф) одновременно. Данное обстоятельство почти полной идентичности проявлений изменчивости и разнообразия в случае применения методов геометрической морфометрии следует четко представлять.

Хорошо известна предложенная А.В. Яблоковым (1966) классификация изменчивости по типам, формам и проявлениям. Ю.А. Филипченко (1923, 1978) рассматривает изменчивость как процесс и как результат. Все эти аспекты изменчивости многократно обсуждались. Наиболее подробную сводку аспектов изменчивости, в том числе и новых, я разместил в разделе «Приложение». Как известно, изменчивость может быть, межгрупповая (в качестве единицы наблюдения используются группы — популяции или внутривидовые таксоны), индивидуальная (сравниваются разные особи) и внутрииндивидуальная (сравниваются модульные метамерные и антимерные структуры внутри особи — листья (метамеры) дерева, левые и правые крылья (антимеры) насекомого). В «Приложении» приведен перечень уже существующих и возможных для использования новых понятий, характеризующих источники, типы, формы и проявления изменчивости, который дополняет список известных ранее (Дарвин, 1937; Симпсон, 1948; Grneberg, 1952, 1963; Вегу, 1963; Яблоков, 1966; Майр, 1968; Мамаев, 1972; Шварц, 1969, 1980; Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977; Филипченко, 1978).

Межгрупповая изменчивость, или проявление межгрупповых различий, относится к категории изменчивости с некоторой натяжкой. Если удалось гомологизировать определенную структуру, которая характеризуется одним признаком у разных таксонов, то данное межгрупповое сравнение формально также соотносится с изучением межгрупповой изменчивости. Если мы сравниваем изменчивость в одной группе особей, например на двух этапах онтогенеза, то фактически проводится изучение «межгрупповой» изменчивости, хотя и внутри той же самой группы. Можно ли при

этом таксономические межгрупповые различия приравнять к межгрупповой изменчивости, полагая, что изменчивость внутривидовое свойство? Все это далеко не простые вопросы.

Поскольку система развития (морфогенеза) крайне консервативна и ее устойчивость выше, чем у того генетического субстрата, с которым традиционно связывают наследственность, то при видообразовании многие анцестральные черты морфогенеза сохраняются почти в неизменном виде и параллельно преобразуются у веера новых таксонов. Еще И.И. Шмальгаузен (1940а) подчеркивал это обстоятельство, указывая на то, что «механизм индивидуального развития обеспечивает у высших животных через сложную систему корреляций известную стойкость организации, а аппарат наследственности (с его мутациями), т.е. структура генома, гарантирует достаточную ее пластичность в процессе эволюции» (с. 365). При этом он отчетливо понимал парадоксальность данной ситуации для геноцентрических представлений, которые доминировали в то время, и специально уточнял: «Этим я вовсе не хочу перевертывать на голову все существующие представления. Конечно, и система корреляций до известной степени пластична, и она перестраивается в процессе эволюции. С другой стороны, я не отрицаю и того, что наследственный аппарат относительно весьма устойчив» (Там же, с. 365). Однако он все же решался выступить против бытующих представлений и далее подчеркивал: «... Нельзя всю стойкость организации объяснять стойкостью наследственной субстанции и, в частности, генов. Такое «объяснение» решительно ничего не дает. Я убежден, что дальнейшие исследования покажут неизмеримо большую их лабильность, чем это принято думать на основании изучения видимых мутаций, которые все представляют собой результаты сдвигов реакций за пределы их порогового значения. Все изменения, не выходящие за пределы реактивности тканей, просто ускользают пока от нашего анализа» (Там же, с. 365). Поэтому, когда мы гомологизируем структуры и морфогенетические процессы у разных, но близких по происхождению видов, мы имеем право говорить именно о межгрупповой изменчивости и особенностях ее структуры у разных таксонов. Для гомологичных структур свойства изменчивости во многом должны сохраняться у близких таксонов, происходящих от общей предковой группы.

Другой проблемный момент касается изучения закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости структур, которые можно проанализировать лишь при внутрииндивидуальном сравнении разных особей, т.е. на основе проведения группового сравнения. Изучая изменчивость морфоструктур, необходимо сравнивать только сравнимое — морфологически

тождественные структуры и их элементы у разных особей. Из этого на первый взгляд следует, что при сравнении билатеральных структур требуется использовать материалы лишь по одной из сторон тела. Однако нас может интересовать именно внутрииндивидуальная изменчивость билатеральных структур, которая предполагает, в частности, сравнение асимметричных проявлений одних и тех же структур на разных сторонах тела (проявлений флуктуирующей асимметрии).

Я определяю *изменчивость как явление разной потенциально допустимой морфогенетической реализации структуры, формы и размера, а также любого иного свойства интересующей нас части фенома у данной естественной группы*. Феномен изменчивости обусловлен развитием процессами и всегда в той или иной степени является отражением феногенетической изменчивости (Васильев, 2009а). В основе феномена изменчивости лежит функционирование единой эпигенетической системы, параметризующей веер допустимых морфогенетических траекторий — путей развития, главным из которых является аттрактивный и наиболее зарегулированный путь — креод (термин предложен, как известно, К.Х. Уоддингтоном — Waddington, 1942a,b, 1957b). Другие возможные альтернативные пути, имеющие меньшую вероятность проявления, мы обозначаем как «субкреоды» (Васильев, 2005). Каждый креод и субкреод зарегулированы эпигенетическими порогами таким образом, что у каждого организма имеется потенциальная возможность реализовать весь допустимый (витальный и субвитальный) веер путей развития в соответствии с заданными пороговыми ограничениями (вероятностями), исторически сложившимися в морфогенезе конкретной группы (популяции, линии, вида).

Поскольку морфогенез «запрограммирован» нелинейно и представляет собой эпигенез (по К.Ф. Вольфу), т.е. развитие осуществляется с новообразованием, то программа морфогенеза, возникающая как регулятивное свойство функционирующей эпигенетической системы, должна быть рекурсивной, вложенной и ситуационной (Васильев, 2005). При достижении той или иной констелляции и последовательности событий морфогенеза эпигенетическая система может «включить» ту или иную подпрограмму и вероятностно «выбрать» следующий шаг развития, преодолевая те или иные ситуационно формирующиеся эпигенетические пороги. Определенный в ходе этого «выбора» новый путь создает новую ситуацию, которая вероятностно запускает одну из следующих вложенных рекурсивных подпрограмм, которые ранее были исторически выработаны, встроены и зарегулированы в эпигеноме. При этом в одном и том же календарном возрасте у разных особей могут осуществляться ускорение, замедление или даже

остановка на том или ином этапе морфогенеза, что ведет к формированию неодинаковости морфологических структур, разной степени их выраженности, т.е. изменчивости. Проследивая такие ряды изменчивости гомологичных структур внутри особи, Н.П. Кренке на примере листьев растений определил этот феномен как фенотипическую изменчивость, которая по своей природе является эпигенетической (Корона, Васильев, 2007; Васильев, 2009а) и характеризует проявления неодинаковости развития гомологичных структур особи — будь то метамеры или антимеры.

Изменчивость, не связанная непосредственно с морфогенезом, например, изменчивость окраски покровов насекомых и амфибий, перьев птиц, меха млекопитающих, пигментации листьев растений и других биологических объектов имеет сходную природу, но на другом — молекулярном — уровне, часто проявляясь как полиморфизм и полифенизм. Остановка на определенной стадии пигментообразования, например при возникновении меланина в покровах животных за счет прерывания молекулярной цепи нормальных ферментных процессов, ведет к изменчивости окраски (Медников, 1981). Сходный по внешнему проявлению альбинизм может порождаться разными цепочками преобразований пигментов от стадии фенилаланина до стадии ДОФА, хотя главной причиной отсутствия меланина при этом является образование неполноценно функционирующего тирозина.

Особое место в обсуждении этого вопроса также занимает изменчивость паттерна окраски (определенной модели неравномерного распределения пигментов и формирования пигментных рисунков), которая часто имеет эпигенетическую природу (пигментные структуры могут по-разному проявляться на левой и правой сторонах особи, формируя, например, разные типичные рисунки и их фрагменты). Изменчивость окрасочных структур имеет ту же общую природу, что и изменчивость морфогенеза, т.е. в данном случае — это проявление разной завершенности цепочки последовательных шагов структурогенеза паттерна окраски в онтогенезе: например, на левой стороне может проявиться полный по структуре дефинитивный рисунок, а на правой — только его незавершенный фрагмент.

Возвращаясь к характеристике изменчивости морфологических структур в процессе морфогенеза, необходимо дать им формальное определение. Морфологическая структура (морфоструктура) — это определенная часть организма (мерон), которая закладывается в развитии как подобие некоего частного целого, входящего, однако, в состав общего целого (организма или его части). Внутренняя целостность и скоррелированность элементов части всегда выше по сравнению с окружающими элементами других частей или

общим целым (McShea, Venit, 2001; Zwick, 2001). Для некоторой унификации понятий любую естественную структуру, которая формируется в морфогенезе, будем определять как морфоструктуру, подразумевая при этом, что она имеет еще соответствующие размеры и форму, а не только типы, число и отношения (связи) входящих элементов, присущие любым структурам (Урманцев, 1972 а, б).

Гомология структур предполагает их общее историческое происхождение, топологическую корреляцию с другими структурами, в том числе у билатеральных структур зеркальную симметрию одноименных сериальных элементов, а также сходную морфогенетическую последовательность их закладки и развития. Поэтому Н.П. Кренке (1933–1935), выявивший внутрииндивидуальные ряды заведомо гомологичных и повторяющихся метамерных и антимерных структур растений, во многом опирался на известный феномен гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова (см. Вавилов, 1965). Феногенетическая изменчивость Н.П. Кренке, однако, характеризует особые ряды внутрииндивидуальной изменчивости и связана с морфогенетическими процессами. Ранее я определил (Васильев, 2005, 2009а) *феногенетическую изменчивость как реализацию обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных морфоструктур в онтогенезе*.

Феногенетическая изменчивость содержит две компоненты: детерминистическую (организующую) и стохастическую (случайную): организующая составляющая — эпигенетическая изменчивость (Васильев, 1988) — канализованная компонента морфогенеза, обусловленная структурой креода и расстановкой эпигенетических порогов; случайная — реализационная изменчивость (Астауров, 1974; Струнников, Вышинский, 1991) — стохастическая компонента морфогенеза, позволяющая спонтанно переключать программы развития при преодолении регулирующих эпигенетических порогов (Васильев, 2009а). Поскольку условия развития особи и ее геном для левой и правой сторон организма или его метамеров в норме практически одни и те же (Астауров, 1974), то феногенетическая изменчивость — это внутрииндивидуальная изменчивость, которая обусловлена эпигенетическими причинами (Васильев, 1988, 1996, 2005).

Внутрииндивидуальная гомологическая изменчивость может проявиться как у разных метамеров особи, если таковые имеются, так и на левой и правой сторонах тела, т.е. у гомотипичных антимеров. Поэтому при рассмотрении тех или иных антимерных элементов у организмов с метамерной структурой можно зафиксировать различия этих элементов как на разных сторонах метамера, так и у разных метамеров, что позволяет говорить об

антимерной, метамерной и антимерно-метамерной компонентах внутрииндивидуальной изменчивости. Изучая упорядоченность внутрииндивидуальной гомологической изменчивости, можно выявить особенности структурогенеза, формогенеза и размерогенеза и сопоставить их у представителей разных популяций, таксонов и даже сообществ.

Неупорядоченная внутрииндивидуальная изменчивость обычно связана с феноменом флуктуирующей асимметрии билатеральных морфоструктур (Захаров, 1987; Zakharov, 1992; Захаров, Кларк, 1993; Palmer, 1994), которая эффективно изучается с помощью геометрической морфометрии, поскольку при этом решена проблема предварительной нормировки размеров левой и правой сторон: требуется только получить разность значений прокрустовых остатков обеих сторон (Klingenberg, McIntyre, 1998; Klingenberg, 2003; Breuker et al., 2007; Ялковская и др., 2014).

Каждая самостоятельная морфоструктура, т.е. часть организма, с позиции морфологии и биологии развития может быть определена как «структурный модуль» (Raff, 1996; Корона, Васильев, 2000, 2007; Kim, Kim, 2001; Шаталкин, 2002; Minelli, 2015). Такой модуль Р. Рэфф (Raff, 1996) определил как субъединицу целого. В настоящее время в результате многочисленных исследований, в частности с применением методов геометрической морфометрии, показано, что модуль внутренне интегрирован, т.е. входящие в него структурные элементы между собой связаны сильнее, чем с другими элементами, относящимися к другим модулям (Klingenberg et al., 2003; Klingenberg, 2009, 2011). При сравнительном анализе процессов развития модуль выступает как элемент морфогенеза организма, структурно-функциональная часть организма.

При таксономическом рассмотрении структур на первый план выходит аспект гомологии данной естественной структуры-модуля и наделение ее свойством некоего критерия классификации объектов, т.е. морфологического признака, который будет «представлять» данную структуру. К содержательному разделению понятий «морфоструктура» и «признак» также пришел И.Я. Павлинов (2005), который придерживается понимания признака как базового элемента описания объекта и полагает, что сам «признак не следует отождествлять со свойством (атрибутом, частью, аспектом) сравниваемых объектов, как это нередко делается» (с.175).

Строго говоря, морфоструктура еще не есть биологический признак, но признак вполне может быть структурой. Мы полагаем, что признаком является то, что позволяет различать объекты, т.е. вложенный критерий их классификации. Морфоструктура представляет собой часть организма, или мерон (последний термин предложил С.В. Мейен). Элемент морфострук-

туры как некий строительный модуль организма или, по нашему определению, тектон (термин введен мной) представляет собой естественный природный объект, выполняет те или иные функции, и его проявление в морфогенезе данной таксономической группы представляет собой продукт длительной эволюции. При сравнении гомологичных меронов и множества их состояний — тектонов — у разных таксонов можно проследить повторение их разнообразия в виде рядов, соответствующих разным этапам развития одноименных морфоструктур. Заметим, что такие упорядоченные повторы преобразований определенной части организма — мерона — у разных таксонов соответствуют представлению С.В. Мейена (1988) о рефрене.

Мы можем провести сравнительный морфологический анализ, выделить и гомологизировать определенную морфологическую структуру у представителей разных таксономических групп. При этом она будет по-прежнему оставаться морфоструктурой, являясь «строительным блоком», мероном или модулем, из которых в процессе морфогенеза формируется организм. Если мы воспользуемся данной морфоструктурой как неким критерием определения общности или разделения таксономических групп, тогда мы и наделим ее свойствами признака. На практике обычно такое мысленное разделение не проводится, и морфоструктура, которая прошла процедуру гомологизации, сразу рассматривается как потенциально полезный или бесполезный признак.

Длительное господство СТЭ и геноцентрической доктрины привело к некоторому искажению понятия «признак» во всех биологических науках. В классической генетике он оказался полностью совмещен с морфоструктурой или иным свойством организма (включая элементы поведения) как фенотипический результат (продукт) работы определенных генов. Считалось, а также продолжает считаться, что каждый морфологический признак генетически детерминирован, а фенотип (мной здесь подразумевается морфоструктура) есть результат взаимодействия генотипа и среды. Связка фен (=фенотип) и ген (=генотип) при проведении генетических скрещиваний обычно опирается на фенотипически различимые морфоструктуры или иные естественные свойства частей организма, которые отождествляются генетиками с понятием «признак». Конечно, признак как описание критерия, не может быть детерминирован, и речь идет не о признаках, а о вариациях естественных частей (модулей, морфотипов, структур, свойств). Морфоструктура становится признаком лишь тогда, когда мы используем ее как критерий для классификации особей или таксонов.

На наш взгляд, эти обстоятельства породили прагматичный утилитарный подход к содержанию понятия признак в биологии. По словам Д.

Колле (Colless, 1985), признак может рассматриваться тройко: а) как атрибут (различающий атрибут, качество, свойство структуры, форма, субстрат, функция); б) как особенность (часть, характерная черта некой физической природы, но являющаяся в целом абстрактной); в) как переменная (набор данных в виде логической или математической переменной). Поскольку отождествление морфоструктуры и признака в практике морфологических и таксономических исследований является, скорее, нормой, чем исключением, в дальнейшем мы будем чаще всего также придерживаться этой «практической нормы» или «индустриального стандарта», но осознавать искусственность отождествления двух понятий.

При этом следует подчеркнуть, что если естественных морфоструктур (модулей) существует очень большое, но все же ограниченное конечное число, то признаков как способов описаний и критериев сравнения объектов может быть бесконечно много. Поэтому понятие «признак» является более широким по сравнению с морфоструктурой, не ограничивается только их описанием, может включать в себя любые характеристики и свойства организмов и их сочетания, в том числе функциональные, физиологические, этологические и экологические.

Признак представляет собой краткое, обычно «шаржированное», описание, необходимое для классификации объектов, и, как правило, не нацелен на изучение строения или природы того свойства или структуры, которые описывает и характеризует. Поэтому можно говорить об относительной независимости признака и характеризуемого им свойства. Относительная независимость признака от естественной структуры или иного свойства организма и потенциальная бесконечность выбора способов и критериев сравнения делают его удобным инструментом не только для таксономического и филогенетического исследования, но и для морфологического и эволюционно-морфологического анализа.

Различия между билатеральными противлежащими антимерными структурами у одной и той же особи могут быть довольно велики, но если они проявились, то, следовательно, допустимы (разрешены) в процессе развития и являются, несмотря на частую разную комплектацию и компоновку, биологическими изомерами или подобием биоизомеров. На групповом уровне может проявиться все допустимое для данной исторически сложившейся группы особей (популяции, таксона) разнообразие антимерных (односторонних) морфоструктур, которые будут гомологичными изомерами. Если линейно расположить такие структуры по степени сложности, то в этом ряду можно будет увидеть постепенное становление морфоструктуры, которое наблюдается в процессе морфогенеза при формировании наиболее

сложной ее конфигурации. Если связать друг с другом все билатеральные несовпадения антимерных структур в тех случаях, когда они проявляются одновременно у одних и тех же особей, но на разных их сторонах, то в результате можно построить некоторое морфологическое пространство, характеризующее «эпигенетический паттерн» (термин предложен А.А. Поздняковым). Однако по нашему определению более точно суть явления отражает другой термин — «феногенетическое морфопространство» (*phenogenetic morphospace*), в основе формирования которого лежит эпигенетический ландшафт популяции данного таксона (Васильев, 1988, 2005, 2009а).

Потенциальная структура морфопространства задается эпигенетической системой конкретной естественно-исторической группы (популяции, таксона) и для билатеральных морфоструктур представлена их феногенетической изменчивостью. Многомерный анализ проявлений внутрииндивидуальной изменчивости различных признаков (морфоструктур, модулей) у таксонов с разной степенью эволюционной дивергенции позволяет, во-первых, оценить устойчивость проявлений изменчивости гомологичных морфоструктур и их представленность у отдельных таксонов, и, во-вторых, построить многомерное морфопространство модулей и их состояний. Поэтому в геометрической морфометрии вполне оправдано использование левых и правых антимерных морфоструктур, приведенных к односторонним изображениям (например, правым), которые включаются в общий внутри- и межгрупповой анализ проявлений внутрииндивидуальной изменчивости, а также флуктуирующей и направленной асимметрии.

Еще раз подчеркну, что морфологическим признаком в геометрической морфометрии является форма объекта, а состояния морфологического признака — это вариации формы. В строгом смысле морфоструктура при проведении исследования методами геометрической морфометрии должна быть либо постоянной (имеется в виду стабильность качества элементов структуры, их числа и отношений), либо слабо изменчивой. Форма объектов при этом может быть, напротив, высоко изменчива, как и их размеры (последние выравниваются в процессе скейлинга). Изменчивость размеров в целом мало влияет на изменчивость собственно формы, если не связана со структурными возрастными изменениями пропорций в онтогенезе (Zelditch et al., 2008) или аллометрическими эффектами (Klingenberg, 1996).

Глава 7

Концепция морфониши и ее роль в развитии эволюционной синэкологии

В главе 1 были сформулированы представления об эволюционной синэкологии, которая как особое научное направление нацелено на выявление относительной приспособленности симпатрических видов сообщества и сравнение адаптированности и коадаптированности локальных таксонов. Эти задачи традиционно крайне сложны, но при успешном решении могут обеспечить возможность заблаговременного поиска и прогнозирования локальных и региональных биоценотических кризисов — РБК. Развиваемая мной концепция морфониши в эволюционной экологии может стать одним из возможных популяционно-ценотических инструментов для решения данной задачи.

Поскольку новая эпигенетическая трактовка механизмов эволюции в русле РЭС (см. Pigliucci, 2007; Wagner, Draghi, 2010; Laland et al., 2015) допускает быстрые эволюционно-экологические перестройки за относительно короткие исторические времена (Laland et al., 2015; Jablonka, Raz, 2009; Duncan et al., 2014; Burggren, 2016), то появляется потенциальная возможность выявлять и прогнозировать микроэволюционные и другие быстрые морфогенетические изменения компонентов биоты. Ключевой аспект прогнозирования ожидаемых биоценотических кризисных явлений заключается в разработке новых подходов к количественной оценке и методологии мониторинга экологических ниш. Представляется, что такой мониторинг должен быть основан на выявлении пределов фенотипической пластичности (West-Eberhard, 2003; Violle et al., 2007, 2012; Németh et al., 2013) и фенотипической устойчивости разных иерархических биосистем (от особи до сообщества) в новых измененных условиях.

Напомню еще раз, что применение методов геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011) позволяет раздельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов, а также допускает морфогенетическую трактовку выявляемых различий (Zelditch et al., 2004; Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2018). Поэтому данный аспект исследования дает возможность изучать в общем морфопространстве сопряженную морфогенетическую изменчивость разных по размерам видов, оценивая главным образом их со-

пряженную морфогенетическую реакцию на изменение общих факторов среды (Васильев и др., 2018). С моей точки зрения, один из таких вероятных подходов должен быть связан с использованием концепции морфологической ниши — морфониши, МН (*morphoniche* — MN).

В этой связи цель данной главы — попытка развить существующие представления и обосновать построение новой эволюционно-экологической концепции морфониши, характеризующей пределы фенотипической пластичности особей, ценопопуляций и сообществ (таксоценов) на основе методов геометрической морфометрии. Особое внимание будет уделено разработке общей методологии и конкретных способов оценки соотношений морфопространств, занятых морфонишами особей, ценопопуляций и таксоценов, а также их изменений в разных естественных и антропогенно измененных условиях.

7.1. ГРИННЕЛЛИАНСКАЯ, ЭЛТОНИАНСКАЯ И РИКЛЕФСИАНСКАЯ НИШИ

Дж. Хатчинсон (1978) дополнительно выделил два варианта сегрегации ЭН по адаптации видов к региональным абиотическим условиям среды — «сценопоэтическим» (*scenopoetic*) переменным, которые не связаны друг с другом и не являются причиной межвидовой конкуренции, а также к локальным биотическим характеристикам — «биономическим» (*bionomic*) переменным, которые в отличие от первой группы отражают функциональный аспект ЭН и могут способствовать конкурентным отношениям. С позиций сторонников географического моделирования и картирования ниш (Soberón, 2007; Peterson et al., 2011), первая группа условий может быть использована для моделирования «Гриннеллианской ниши» (*Grinnellian' niche*), характеризуя необходимые для жизни вида региональные абиотические условия местообитаний (*habitat environment*), а вторую группу локальных функциональных ресурсов (трофические и другие биотические переменные) предлагается учитывать при моделировании локальной «Элтониианской ниши» (*Eltonian' niche*).

А. Петерсон с соавт. (Peterson et al., 2011) на основе использования ГИС и методов географического моделирования ЭН развили теоретические и методологические представления о разных пространственных масштабах моделей этих ниш. Совокупность элементарных пространственных ячеек среды обитания — зерен (*grains*), учитывающих картографическое разрешение, образует Гриннеллианские абиотические (климато-географические) переменные на основе ГИС-моделирования, а каждая локальная ячейка (зерно) в данном случае пространственно связана с локальными Элтониианскими биотическими (функциональными) переменными.

Соответственно Гриннеллианская ниша определяется сценопоэтическими переменными для видов на больших пространствах, а Элтонианская — биономическими ресурсными переменными для их локальных ценопопуляций. Поскольку указанных авторов в первую очередь интересовало эколого-географическое пространственное моделирование ЭН, для них особую важность имела Гриннеллианская ниша, а Элтонианская ниша на ее фоне представляла собой точечную локальную характеристику. Формирование новейших подходов в русле экометрики (Polly et al., 2016), построения taxon-free CWM (community weighted means)-моделей (Ricotta, Moretti 2011) и функциональной биогеографии на основе геометрической морфометрии на уровне региональных метасообществ (metacommunities) в аналогичной taxon-free модели (Maestri et al., 2018) показывают, что закономерности морфофункционального отражения свойств Гриннеллианской и Элтонианской экониш во многом специфичны.

Предлагаю дополнить эти два типа ниш третьим типом — Риклефсианской нишей, которая характеризует по комплексу морфологических и морфофункциональных признаков особую компоненту ЭН, соответствующую нашему представлению о морфонише и характеризует адаптивную пластичность их феномов в процессе пренатального, натального и постнатального развития. Напомню, что Р. Риклефс одним из первых показал возможность многомерного анализа комплекса морфологических признаков для сравнения ЭН (Ricklefs, Cox, 1977; Ricklefs, Travis, 1980; Ricklefs, Miles, 1994; Ricklefs, 2010, 2012) и оценки межвидовой конкуренции. Как известно, он использовал для характеристики ЭН морфологический объем (morphological volume), занятый ординатами объектов (особей и видовых средних) в морфопространстве, причем в одной из статей ввел для него понятие ниша, поставив, однако, вопросительный знак (= niche?) (Ricklefs, 2012).

Как мне представляется, Риклефсианская ниша (= морфониша) занимает промежуточное положение между Гриннеллианской и Элтонианской нишами, обладая при этом собственными свойствами (рис. 17). На ее формирование существенно влияют как региональные сценопоэтические условия, так и доступные биономические ресурсы, но она способна адаптивно изменять свои функциональные возможности по извлечению пространственных, временных, трофических и других биотических ресурсов и отчасти регулировать воздействия сценопоэтических региональных условий. В этом смысле Риклефсианская ниша или морфониша способна активно изменяться в ответ на климатические (сценопоэтические) и трофические (биономические) изменения, т.е. буквально конструируя нишу (в данном случае феном). Последнее прямо соотносится с развиваемыми теорией

конструирования ниши (ТКН) (Laland et al., 2016) представлениями, связанными в основном с возможностями поведения, изменяющими условия обитания особей, популяций и сообществ.

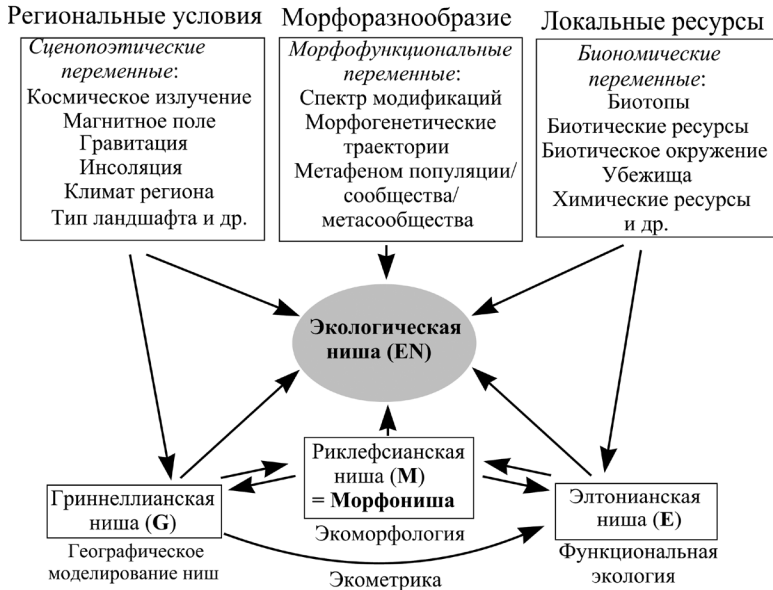


Рис. 17. Соотношение Гриннеллианской (G), Элтонианской (E) и Риклефсианской (M) ниш, их краткая характеристика и взаимосвязи в пределах экологической ниши (EN).

Перестройка Риклефсианской ниши, связанная с морфофункциональными изменениями, неизбежно ведет и к изменению функциональных свойств при извлечении необходимых ресурсов (расширению экологической лицензии и/или сдвигу ниши), а также к модификации поведения, нацеленного на улучшение условий жизни особей. Поэтому представление о Риклефсианской нише или морфонише существенно дополняет аргументацию ТКН. Это особенно важно в контексте концепции расширенного эволюционного синтеза (РЭС) (Carroll, 2008; Laland et al., 2015; Fábregas-Tejeda, Vergara-Silva, 2018), включающей ТКН. Поскольку РЭС допускает возможность быстрых стресс-индуцированных эпигенетических перестроек, способных трансгенерационно наследоваться и изменять морфогенетические траектории (Jablonka, Raz, 2009; Dickins, Rahman, 2012; Laland et al., 2015; Burggren,

2016; Donelan et al., 2020), то анализ эпигенетических и морфогенетических изменений морфониши (Риклефсианской ниши) теоретически позволяет напрямую связать перестройку ЭН в реальном времени с длительными эволюционно-экологическими процессами на разных временных отрезках.

7.2. ФЕНОМ КАК ПЕРВИЧНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ МОРФОНИША

В предыдущих разделах я стремился показать, что при характеристике экологической ниши часто используют функциональные морфологические и морфофизиологические признаки (Van Valen, 1965; Яблоков, 1966; Шварц, 1969; Пианка, 1981; Роговин, 1986; McGill et al., 2006). К таким признакам можно отнести общие размеры и массу тела, промеры кормодобывающих морфоструктур, органов движения, размеры и форму листьев и других частей растений и др. Могут быть использованы и такие морфофункциональные признаки, как абсолютная и относительная масса ряда внутренних органов — морфофизиологические индикаторы (Шварц и др., 1968), абсолютная и относительная масса и размеры частей тела насекомых (Шкурихин, Ослина, 2015), морфофункциональные мандибулярные индексы (Anderson et al., 2014; Васильев и др., 2020б,в) и др. Использование подобных морфофункциональных признаков облегчает возможность интерпретации различий ЭН между сравниваемыми группами. Поэтому не следует удивляться тому, что при этом можно говорить о морфофункциональной компоненте ЭН или о морфонише (Риклефсианской нише, см. выше).

Термин морфониша, как и использование морфологических признаков при сравнении экологических ниш, не являются новшеством. Идея использования морфологического объема как части морфопространства, занятого ординатами особей или центроидами видов, уже давно известна в данной области исследований (Ricklefs, Travis, 1980; Павлинов, 2008; Ricklefs, 2010, 2012). Возможность сравнения в морфопространстве морфологических объемов выборок (morphological volumes) — морфологических аналогов ЭН на основе разных способов оценки морфоразнообразия (morphological disparity), показали М. Фут (Foote, 1993, 1994), Д. Эрвин (Erwin, 2007) и И.Я. Павлинов (2008).

Ю.В. Чайковский (2008) предложил рассматривать «морфониши» и «функциониши» видов: «Если в экосистеме вид занимает экологическую нишу, то в системе возможных форм, заданных рефренами своих меронов, он занимает морфологическую нишу, а в системе возможных потребностей — функциональную нишу» и далее уточнил: «... морфониша — это совокупность сходных черт строения» (с. 372). Я не буду комментировать эти

определения, поскольку позиция Ю.В. Чайковского хорошо понятна и соответствует распространенным ошибочным на мой взгляд, представлениям о заранее предсуществующей «пустой нише», которую может произвольно занять тот или иной вид (см. концепцию экологической лицензии — ЭЛ (Левченко, 1993)).

П.В. Озерский (2015) тоже использовал термин «морфониша», ассоциируя его с экологической субнишей определенной морфы в популяции. Другое упоминание термина морфологическая ниша встречено нами в материалах доклада Ю.Г. Пузаченко и А.В. Абрамова (2011) о таксономическом краниометрическом сравнении особей нескольких видов кунных в Барабинской лесостепи. Авторы провели многомерную ординацию особей разных видов в общем морфопространстве, употребив термин морфологическая ниша, которую определили как область общего морфологического пространства, занятого представителями того или иного вида и пола. Последняя модель построения морфологических ниш наиболее согласуется с морфонишей в нашем понимании, хотя и не в полном объеме, но ее можно использовать для оценки степени перекрывания или специализации экологических ниш видов на территории их совместного обитания.

Дополню, что А. Барноски (Barnosky, 1994), а вслед за ним Д. Фонтането с соавт. (Fontaneto et al., 2017) использовали термин морфоскейп (morphoscape) для обозначения полигона и/или эллипсоида изменчивости ординат (2D, 3D convex hull) локального сообщества в морфопространстве при характеристике обобщенной морфологической компоненты биоразнообразия (вероятно, морфоскейп на русском языке правильнее называть морфоскаф). Морфоскаф характеризует размах морфоразнообразия (magnitude of morphological disparity) сообществ при характеристике обобщенной морфологической компоненты биоразнообразия. Ранее в работе С. Лежандр (Legendre, 1986) для анализа индивидуальной изменчивости морфологических параметров и их распределения на уровне сообщества без учета принадлежности к таксонам (taxon-free method) предложен другой термин — ценограмма (cenogram).

В конце XX в. и в начале XXI в. появились новые подходы к многомерной характеристике ЭН в виде гиперобъемов (hypervolume) (Barber et al., 1996; Cornwell et al., 2006; Barros et al., 2016; Blonder, 2019), которые не только продолжили линию Дж. Риклефса и его коллег (Ricklefs, Travis, 1980; Ricklefs, Miles, 1994; Ricklefs, 2010, 2012), но и развивают принципиально новые методы оценки их объемов в пределах выпуклой оболочки (convex hull) и мер их перекрывания в гиперпространстве с учетом щелей и пустот между ординатами (Blonder, 2018). Все это указывает на необходимость

терминологически обозначить морфологический аспект ЭН в морфопространстве от индивидуума до сообщества в режиме taxon-free (Damuth et al., 1992; Violle et al., 2012).

Поэтому термин *морфониша* нельзя считать только нашим изобретением. Однако для нас важна содержательная, концептуальная сторона этого понятия, опирающегося на эпигенетические и морфогенетические представления о формировании морфологического разнообразия в индивидуальном развитии с одной стороны, и предложенную нами модель Риклефсианской ниши (см. выше), являющуюся связующей между Гринеллианской и Элтонианской нишами в понимании А.Т. Петерсона с соавт. (Peterson et al., 2011), с другой.

Поскольку теория конструирования ниши — ТКН (Odling-Smee et al., 1996, 2003, 2013; Laland et al., 1999, 2016; Erwin, 2008; Odling-Smee, 2009; Kylafis, Loreau, 2011; Flynn et al., 2013; Callahan et al., 2014) предполагает активную роль особей в формировании и совершенствовании ЭН и среды обитания, крайне важным представляется изменение и морфогенетическое «конструирование» необходимых для выживания морфофункциональных возможностей особей за счет реализации спектра возможных адаптивных модификаций в процессе развития. Пул потенциально доступных модификаций исторически накапливается в эпигенетической системе популяции за счет трансгенерационного эпигенетического наследования и тиражирования измененных профилей ДНК, задающих определенные морфогенетические траектории как адаптивные реакции на трансформации среды (Jablonka, Raz, 2009; Paszkowski, Grossniklaus, 2011; Schmitz et al., 2011, 2013; Becker, Weigel, 2012; Burggren, 2016; Boskovi, Rando, 2018).

В чем состоит специфика нашего представления о морфонише? Подчеркну, что морфониша представляет собой самостоятельную часть ЭН — особую ее компоненту, которую формально можно противопоставить другим компонентам, характеризующим совокупную ресурсную ЭН: пространственную, временную, трофическую, биотическую, а в последние годы средообразующую: функциональную и поведенческую ЭН. Напомню, что многие авторы полагают, что эти компоненты ниши относительно независимы (Hutchinson, 1965b, 1978; Wiens, 1982; Роговин, 1986; Patten et al., 2011).

Фактически морфониша (Риклефсианская ниша) — это первичная, базовая часть ЭН. Все прочие компоненты экологической ниши (необходимые ресурсы, включая пригодные региональные условия, т.е. как биомические, так и сценпоэтические переменные) следует отнести к категории вторичной ЭН. Я полагаю, что ресурсами особей конкретного вида в многомерной модели ниши являются не только все ресурсы и условия обитания,

но и в качестве особого ресурса сам видовой феном на разных этапах его развития.

Совокупность свойств первичной и вторичной ниш (Реклифсианской, а также Гриннеллианской и Элтонианской ниш) формирует обобщенную ЭН. В этом отношении морфониша (МН) не только не равна обобщенной эконише (ОЭН), но всегда образует только часть ее гиперобъема. Другой важный аспект МН состоит в том, что ее фенотипическая пластичность потенциально ограничена возможностями эпигенетической и морфогенетической систем, исторически и филогенетически сформированных в единой по происхождению природной популяции/ценопопуляции.

В нашем понимании, которое опирается на многолетние популяционные феногенетические исследования (Васильев, 2005, 2009; Васильев, Васильева, 2009; Васильев и др., 2018б), каждая особь способна реализовать определенный инвариантный для представителей данной локальной популяции диапазон (веер) онтогенетических (Alberch, 1980; Mina et al., 1996а; Мина, 2010) и на пре- и постнатальном этапах онтогенеза — морфогенетических (Васильев и др., 2018б, 2020б) траекторий развития. Ранее мы определили (Васильев, 2005, 2009) изменчивость как реализацию обусловленных популяционной эпигенетической системой допустимых пределов преобразования морфоструктур. Поэтому в онтогенезе осуществляется процесс индивидуального воплощения популяционного генома и эпигенома в феномах особей в соответствии с исторически накопленным спектром генетически и эпигенетически заданных вероятностей осуществления имеющегося пула модификаций, т.е. креода и субкреодов. Выбор их реализации зависит от системы эпигенетических порогов и складывающейся констелляции актуальных экологических условий (рис. 18).

Хорошо известно (Zuckerkindl, 2002), что не сами гены взаимодействуют друг с другом, а их продукты. Эти «надгенетические» взаимодействия продуктов работы генов собственно и называются эпигенетическими и обеспечивают весь сложнейший процесс самосборки организма, т.е. «развитие с новообразованием», или эпигенез, как его определил еще Каспар Фридрих Вольф в 1764 г. Эпигенетика, созданная в середине прошлого века К.Х. Уоддингтоном, хорошо согласуется с «эпигенезом» К.Ф. Вольфа и связана с современной молекулярной эпигенетикой (Васильев, 2005, 2009; Эллис и др., 2010). Подчеркну еще раз, что феномы особей в популяции реализуются с заданной вероятностью, которая определена системой эпигенетических порогов и исторически формируется у данного вида в конкретном регионе. Эпигенетическая система на всех этапах развития регулирует функционирование генома, запуская одни процессы и блокируя другие. Эпигенез — это

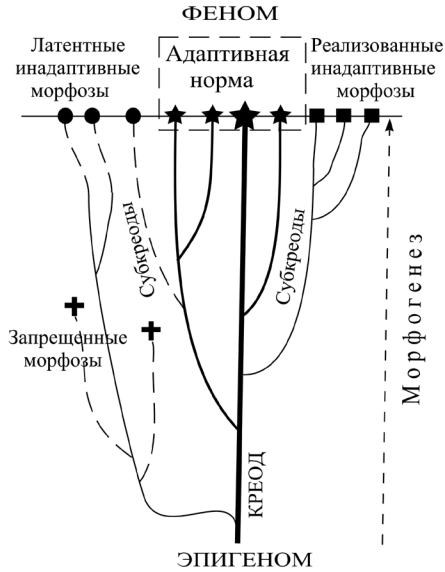


Рис. 18. Эпигенетическая регуляция морфогенеза при развитии в фиксированных средовых условиях допустимых феномов популяции. Показаны «морфогенетические траектории» формирования основного – наиболее вероятного пути развития (креода) и веера потенциальных инвариантных для всех особей путей – модификаций (субкреодов), чьи траектории ведут к нормальным (в пределах адаптивной нормы), а также инадаптивным (реализуемым) и латентным (скрытым) морфозам. Указаны также «запрещенные» (летальные) траектории развития, нереализуемые ни при каких условиях.

программированный рекуррентный процесс, когда достигнутые в определенные моменты результаты развития служат пороговыми условиями для эпигенетического запуска или блокировки дальнейших морфогенетических подпрограмм, регулируемых эпигеномом (Васильев, 2005). Поэтому геном используется «эпигенетической машиной» (термин «epigenetic machine» предложил Э. Цукеркэндл – Zuckerkandl, 2002) как потенциальный информационный склад функций и рецептов для синтеза необходимых для самосборки организма молекулярных соединений (Boussau, Daubin, 2009).

Благодаря собственной «активности» феномы способны изменить выбор морфогенетической траектории и модифицировать путь развития, что соответствует представлениям о ТКН – теории конструирования ниши (см. выше) применительно к процессу развития самого фенома – индиви-

дуальной адаптивной морфофункциональной оболочки особи. Нет смысла напоминать о том, как может модифицироваться и измениться фенотип взрослого человека, активно и интенсивно занимающегося спортом или «бодибилдингом».

Морфониша, как мне представляется, — это часть ресурсной экологической ниши в ее многомерной модели, характеризующая допустимые и реализованные пределы фенотипической пластичности синтопных биологических объектов. С одной стороны, морфониша — многомерная характеристика морфологического облика (структуры, формы и размеров) отдельных особей, ценопопуляций или сообществ (таксоценов), с другой — область занятого их ординатами морфопространства (морфологический гиперобъем). В последнем случае она прямо ассоциируется с нишей (см. Ricklefs, Travis, 1980; Павлинов, 2008; Ricklefs, 2012). Ниша — некое пространство (вместилище), поэтому морфониша это часть многомерного морфопространства, ограниченного пределами допустимой фенотипической пластичности рассматриваемых морфоструктур для данной особи или группы особей.

Я во многом согласен с Г. И. Шенбротом (1986), считавшим, что «При помощи морфологических индикаторов, вероятно, можно достаточно адекватно отразить взаимное расположение центров экологических ниш в пространстве ресурсов, так как связь между экологическими особенностями животных и обеспечивающими эти особенности морфологическими структурами является общим правилом (хотя из него и возможны исключения, связанные с полифункциональностью морфологических структур)» (с. 14). Высказанная Ван Валеном (Van Valen, 1965) нишевая вариационная гипотеза — НВГ (niche variation hypothesis — NVH) — предполагает, что увеличение ширины популяционной ниши связано с более высокой степенью индивидуальной специализации. Вероятно, именно на основании этой гипотезы Г. И. Шенброт далее пришел к заключению, что «Применение морфологических индикаторов для определения ширины и перекрытия ниш представляется весьма сомнительным, поскольку гипотеза связи амплитуды морфологической изменчивости с шириной ниши предполагает, что популяции состоят из наборов узкоспециализированных фенотипов, причем диапазоны этих наборов тем больше, чем шире ниша» (с. 14). Однако Дж. Роугарден (Roughgarden, 1974) на примере ящериц рода *Anolis* показал, что индивидуальные различия между величиной ЭН могут быть крайне малы. Другие исследователи пришли к заключению, что индивидуальная специализация может варьировать от вида к виду и от популяции к популяции и зависит от физиологических, поведенческих и экологических механизмов,

способствующих внутривидовой изменчивости (Bolnick et al., 2003). Тем не менее в экологических исследованиях индивидуальных трофических ниш недавних лет, основанных на применении стабильных изотопов азота и углерода, в популяциях разных видов (в том числе представителей рыб и птиц) выявлена высокая индивидуальная трофическая специализация (Maldonado et al., 2017). Это согласуется с гипотезой вариации ниш (NVH) на функциональном уровне, позволяя согласиться, что увеличение ширины популяционной ниши связано с более высокими показателями индивидуальной функциональной специализации.

Следует также отметить исследование Р. Риклефса (Ricklefs, 2012), выполненное на примере многомерного морфометрического сравнения представителей отряда воробьиных умеренных широт и тропиков. Он обнаружил, что, вопреки необходимости соблюдения правила равномерного рассеивания центроидов видов в общем морфопространстве, обеспечивающего снижение конкуренции, более плотное распределение ординаты видов имеют в центре 3D сферы — общего морфопространства, построенного вдоль первых трех главных компонент. Р. Риклефс пришел к заключению, что это явление, означающее возможность значительного перекрытия трофических ниш (особенно в тропиках), должно быть связано с мультифункциональностью морфоструктур и избытком объектов питания. Последнее не опровергает НВГ, но частично ей противоречит и указывает на то, что действительно нельзя прямолинейно переносить диапазон морфологических различий на различия между другими компонентами экологической ниши. В то же время А. Сампайо с соавт. (Sampaio et al., 2013) на примере таксономически близких цихлидовых рыб выявлена прямая взаимосвязь между морфологией рыб и использованием пространственных и кормовых ресурсов как на межвидовом, так и на внутривидовом уровнях. Это, напротив, указывает на возможность оценивать структуру сообществ и особенности пространственной и трофической ниш по изменчивости морфофункциональных признаков. Причем при учете внутривидовой морфологической изменчивости точность косвенных оценок ЭН возрастает (Violle et al., 2012; Sampaio et al., 2013).

Таким образом, не следует придерживаться упрощенной трактовки прямой связи между морфологической изменчивостью и ресурсно-факторными компонентами ЭН, но опосредованная связь между ними, несомненно, существует (см. Ricklefs, Miles, 1994; Sampaio et al., 2013). Поэтому я полагаю, что морфологический аспект сравнения ниши — морфониша — характеризует самостоятельную морфофункциональную компоненту — Риклефсианскую нишу, занимающую промежуточное положение между

Гриннеллианской и Элтонианской нишами (Soberón, 2007; Peterson et al., 2011).

При первоначальной характеристике сущности понятия морфониши мы используем понятие феном (phenome), введенное Бернардом Дэвисом в 1949 г. (B.D. Davis). Концептуально фено́м (**Ф**), в моем понимании, представляет собой всю совокупность свойств особи, динамически преобразующихся в онтогенезе от зиготы до сенильного состояния, включая все субклеточные, клеточные, тканевые, органные, морфофизиологические и этологические черты, которые служат необходимыми ресурсами для поддержания ее жизни и участия в размножении. Мне представляется, что исходя из модели многомерной экологической ниши можно рассматривать **Ф** как первичную экологическую нишу особи, ее ресурсную оболочку, позволяющую обеспечивать автономность, целостность, обмен веществ как внутри нее, так и с окружающей средой, поддерживая ее в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии, присущем Жизни (Бауэр, 1935; Пригожин, Стенгерс, 1986). Феном особи любого вида — это исторически длительно формируемый многофункциональный «биоинструмент», выполняющий в популяции и сообществе необходимые экологические функции, главным образом трофические, репродуктивные и средообразующие.

Феном — важнейший средообразующий ресурс для существования и поддержания собственного генома и эпигенома особи. Пределы варьирования фенома — «адаптивная норма» (ширина «нормы реакции» — NoR) — системно ограничены и сбалансированы эпигенетическими и морфогенетическими процессами, уникальными для особей данного вида и различающимися у разных видов. Видовой **Ф** представляет собой компромиссное системное решение как для самого носителя — особи данного вида, так и биотического сообщества, членом которого вид является. Поэтому **Ф** особи любого вида в структурно-функциональном отношении на всех этапах онтогенеза «стремится» соответствовать «требованиям» не только своего вида, но и всего локального биотического сообщества.

В этом смысле **Ф** действительно функционирует как первичная экологическая ниша и обеспечивает доступность вторичной экологической ниши — окружающих особь физических, химических и биологических условий и ресурсов, включая все доступные компоненты биоты и представителей своего вида. Необходимо подчеркнуть, что внутренние биотические включения в феном (микробиом, паразитические, симбиотические и другие организмы), которые имеют иные собственные геном и феном, также следует рассматривать как внешние биотические ресурсы, которые влияют на функционирование первичной экологической ниши — фенома особи данного вида.

Следовательно, как биотические взаимодействия феномов разных видов, так и потенциал эпигенетических и морфогенетических перестроек конкретных видов диктуют необходимые контуры первичной экологической ниши — структуру и функции фенома уже существующего или нового вида. Системные ценотические отношения обеспечивают сложнейший иерархически многоярусный и многовидовой баланс между требованиями к устойчивому сохранению и воспроизводству биологических сообществ, с одной стороны, и структурой и функцией феномов их видовых представителей, с другой. Этот исторически длительный итеративный процесс взаимной подгонки направляется в первую очередь биоценотическими отношениями и климатическими флуктуациями. В то же время каждый вид «стремится» добывать ресурсы более эффективно, что выражается в изменении его строения и функционирования и векторизует дальнейшие направления исторических изменений его фенома. Другими словами, вид «стремится», изменяя свою первичную экологическую нишу — феном, выйти из-под жесткого ценотического контроля. Если виду такое «удается», то он может очень быстро (иногда инадаптивно, в понимании А.П. Расницына (1986) измениться, а в иных случаях даже стать новым видом с высоким макроэволюционным потенциалом (Mayr, 1982; McPeck, 2007; Renaud, Auffray, 2013; Minelli, 2015). Высокая скорость преобразований его фенома потенциально вероятна при отсутствии или ослаблении нивелирующего ценотического давления (Жерихин, 2003).

Поскольку **Ф** в первую очередь воспринимается как морфологический или морфофизиологический облик особи на всех этапах ее развития, он на макроуровне может рассматриваться как индивидуальная морфологическая или морфофизиологическая ниша — *индивидуальная морфониша* (ИМ), *i*-морфониша. В самом общем виде *i*-морфонишу можно определить как совокупность всех морфофизиологических и экологических, включая этологические, в том числе средообразующих, проявлений фенома, отражающих его ресурсную динамическую оболочку, обеспечивающую автономность, целостность, обмен веществ как внутри нее, так и с окружающей средой.

Хорошим примером *i*-морфониши является разнообразие размеров, формы и структуры листьев, взятых с определенной части побегов разных частей кроны взрослого дерева как модулярного организма. Поскольку априори есть внутрииндивидуальная изменчивость листьев как метамеров, обусловленная разными функциями и условиями развития (например, теневые и световые листья), то их морфология отражает особенности экологической ниши конкретного дерева. При многомерном анализе по

комплексу морфологических признаков (например, методом главных компонент — Principal components) ординаты отдельных листьев образуют в общем морфопространстве некий гиперобъем. Данную модель индивидуальной морфониши (ИМ) и ее связь с другими иерархически более высокими морфонишами популяции и таксоцена можно представить в виде общей схемы (рис. 19а).

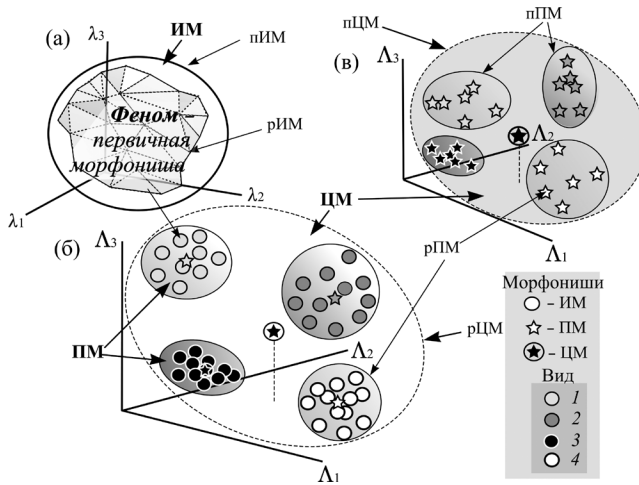


Рис. 19. Концептуальная схема иерархии морфониш на уровне особи (а), ценопопуляции/популяции (б) и таксоцена/сообщества (в) с учетом взаимосвязей между ними. Обозначения морфониш: ИМ — индивидуальная, ПМ — ценопопуляционная /популяционная, ЦМ — ценоотическая / таксоценоотическая; р — реализованная, п — потенциальная; Λ_1 – Λ_3 — оси 3D-морфопространства, в котором размещены ординаты и центроиды ценопопуляций, формирующих таксоцен (ценоз); штриховой линией оконтурены ценоотические морфониши. Принятые символы: кружки — ординаты особей, звезды — центроиды реализованных ПМ, звезды в кружках — центроиды реализованной (рЦМ) и потенциальной (пЦМ) ценоотических морфониш. Модель в виде полиэдра (а) означает реализованную индивидуальную морфонишу фенома (рИМ), которая помещена внутри сферы, соответствующей потенциальной индивидуальной морфонише (пИМ) в морфопространстве особи, образованном осями λ_1 – λ_3 .

В пространстве первых трех главных компонент, на долю которых обычно приходится наибольшая изменчивость, полученную конфигурацию ординат в морфопространстве можно представить как эллипсоид их рассеивания. Если соединить все крайевые (граничные) ординаты линиями,

используя метод триангуляции Делоне, то эллипсоид будет оконтурен в морфопространстве как полиэдр с поверхностью в виде фасет-треугольников (рис. 19а). Его границы характеризуют реализованную *i*-морфонишу (рИМ) — *ri*-морфонишу данного модельного дерева. В разные годы такие же по объему выборки листьев с этого дерева сформируют несколько другие конфигурации ординат, имеющие неодинаковые гиперобъемы из-за определенных модификаций размеров, формы и структуры (определенной изменчивости по Дарвину), вызванных различиями экологических условий разных лет. В отдельные неблагоприятные годы конфигурация гиперобъема может существенно смещаться в морфопространстве относительно средней многолетней конфигурации ординат.

Онтогенетическая составляющая в межгодовой морфологической изменчивости листьев у одного и того же взрослого дерева будет, вероятно, относительно невелика и ее можно учесть. Ожидаемый индивидуальный эффект закона Заленского можно исключить, ограничив высоту (ярус) взятия листьев.

В дальнейшем по полноте реализации морфониш мы по аналогии с реализованной экологической нишей (РН) и фундаментальной (ФН) или = потенциальной экологической нишей подразделим морфониши групп разных уровней биологической организации на два типа: реализованная (рМН) — *r*-морфониша и потенциальная (пМН) — *x*-морфониша (мы не используем ее допустимый эквивалент — фундаментальная (фМН), *f*-морфониша, поскольку в строгом смысле эту характеристику морфониши нереально оценить). Если рассматривать конфигурацию ординат, полученную из смешанных выборок разных лет, характеризующих реализованные ИМ каждого конкретного года (рИМ), то они приблизятся к гиперобъему, соответствующему потенциальной *i*-морфонише (пИМ) — *xi*-морфонише. Если применить методы геометрической морфометрии и описать изменчивость формы листьев, то последняя ситуация фактически будет характеризовать веер основных допустимых морфогенетических траекторий особи в морфопространстве, а гиперобъем приблизится к пределам ее нормы реакции (NoR). При этом в морфопространстве будет отражена реализация максимально возможного набора модификаций морфогенеза (подпрограмм развития) листьев данной особи во взрослом состоянии, т.е. ее почти максимальная индивидуальная фенотипическая пластичность. У разных особей в градиенте воздействия какого-либо экологического фактора, например техногенного загрязнения, будут проявляться определенные модификации развития, которые отразят их толерантность к данному фактору по структуре, форме и размерам взятых для анализа морфоструктур.

Рассмотрим конкретный пример изменчивости размеров и формы листьев выборок деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth.), взятых на трех участках с различной степенью загрязнения тяжелыми металлами на разном удалении от Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) в Свердловской области. Материал представлен июльскими сборами листьев на побегах модельных деревьев, произрастающих на трех участках: импактный (0,5–1 км от завода), буферный (3–5 км) и контрольный (30 км). Данные участки соответствуют локализации трех «одноименных» ценопопуляций березы.

Оценки общей токсической нагрузки техногенных поллютантов на участках и их обозначения основаны на ранее опубликованных материалах (Воробейчик, 2004; Безель, 2006). Следует отметить, что сбор листьев для данного исследования был проведен в 2007 г., когда на СУМЗе еще не установили качественные фильтры, многократно усилившие улавливание техногенных поллютантов (в настоящее время загрязнение среды тяжелыми металлами снизилось приблизительно в 40 раз).

Исследовали листья только с укороченных побегов — брахибласты (ауксибласты не использовали). Пробы на каждом участке (в каждой ценопопуляции) исходно брали с 5 деревьев по 5 побегов. На каждом побеге использовали все листья (от 2 до 4) со второго от его основания укороченного элементарного побега, поврежденные листья не учитывали. Соотношение числа изученных листьев в выборках было следующим: контрольный участок — 71, буферный — 80, импактный — 77 экз. Листья каждого побега гербаризировали отдельно, а затем сканировали с помощью планшетного сканера с разрешением 1200 dpi. При сканировании каждый лист березы помещали верхней стороной к источнику света в специальное окно над центральной областью стекла сканера. На изображении листа с помощью программы экранного дигитайзера tpsDig2 Ф.Дж. Рольфа (Rohlf, 2017a) на концах зубчиков, в которых заканчиваются жилки второго порядка, и структурных узлах жилок первого и второго порядка размещали 18 ландмарк (рис. 20а), конфигурация которых характеризует изменчивость формы и отчасти расположения жилок листьев.

Размеры листа березы косвенно оценивали по его центроидному размеру (CS — centroid size), а также по площади в пределах полигона, оконтурированного по наружным меткам (ландмаркам) листа. Наибольшие центроидные размеры листьев березы обнаружены на контрольном участке, наименьшие — на импактном, а промежуточные — на буферном (рис. 21).

Установлено, что и площадь листа березы, и ее вариабельность в направлении снижения техногенного воздействия от контрольного к импактному

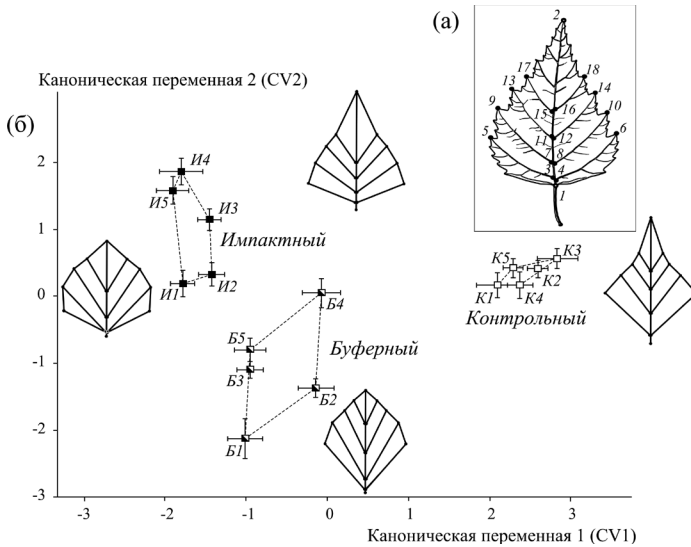


Рис. 20. Размещение (а) меток-ландмарков (1–18) на верхней стороне листа березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и (б) результаты ординации средних значений канонических переменных с учетом их стандартных ошибок ($\pm SE$) для отдельных деревьев березы (1–5), произрастающих на трех участках: К – контрольном, Б – буферном, И – импактном. Схематичные конфигурации листьев отражают направления изменчивости их формы и соответствуют экстремальным (минимальным и максимальным) значениям ординат вдоль канонических осей CV1 и CV2.

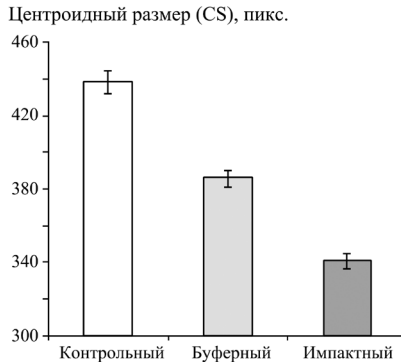


Рис. 21. Сравнение центроидных размеров ($CS \pm SE$) листьев березы повислой в выборках из контрольной, буферной и импактной ценопопуляций в зоне техногенного загрязнения Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ).

участку значимо уменьшалась: наибольшая площадь листьев обнаружена на контрольном участке, наименьшая — на импактном, а промежуточная — на буферном, что подтверждено результатами однофакторного дисперсионного анализа ($F = 66.51$; $d.f. = 284$; $p < 0.0001$) и апостериорного парного Q-теста Тьюки. Другими словами, на импактном участке формировались стабильно мелкие листья, а ростовые процессы были угнетены. Таким образом, на импактном участке наблюдалось подавление роста листьев по сравнению с контрольным.

Интересно было сравнить изменчивость усредненной формы листьев для отдельных деревьев в пределах участков. Результаты сравнения средних значений канонических переменных с учетом стандартных ошибок для деревьев, произрастающих на трех участках (см. рис. 20б), свидетельствуют о том, что разброс центроидов выборочных серий листьев отдельных особей тесно связан с конкретными ценопопуляциями. Ординаты деревьев каждой ценопопуляции оказались строго локализованы в своей области общего морфопространства. В контрольной группе межиндивидуальные различия формы листьев минимальны, наибольший разброс проявляется в группе деревьев буферного участка и достаточно высокий уровень рассеивания центроидов деревьев характерен для импактной группы. Таким образом, модификационное переключение морфогенеза листьев на разных по степени экотоксического воздействия участках происходит на уровне локальных групп (ценопопуляций) деревьев, что привело к определенной (в понимании Ч. Дарвина) биотопической изменчивости формы их листьев. Следовательно внутриндивидуальная изменчивость формы объектов существенно уступила межгрупповой — биотопической, которую в данном случае следует отнести к категории техногенной изменчивости (Васильев и др., 2013).

7.3. ПОПУЛЯЦИОННАЯ, ВИДОВАЯ И ЦЕНОТИЧЕСКАЯ МОРФОНИШИ

Анализ множества особей одной и той же генерации позволяет статистически рассмотреть (визуализировать) групповую морфонишу в общем морфопространстве. Существование инвариантной для каждой особи данной популяции и в то же время поливариантной системы морфогенеза, формируемой на основе эпигенетического ландшафта популяции (Васильев, 1988, 2005, 2009а), обеспечивает образование характерного потенциального морфологического пространства траекторий развития в популяции. Популяционное морфопространство исторически сформировано как возможность реализации типовых модификаций развития, т.е. морфогенетических реакций на широкий диапазон флуктуаций локальных аут- и синэкологических условий. Это позволяет выделить популяционную морфонишу (ПМ)

— *p*-морфонишу. Множество *i*-морфониш в локальной группировке, синхронно изученных на определенной стадии онтогенеза вида, соответствуют реализованной популяционной морфонише ПМ (рПМ) — *rp*-морфонише (см. рис. 19б). В составе таксоценов это будут ценопопуляции и их ПМ.

Реализованные объемы частных морфониш, например полученные в отдельные годы для соответствующего уровня биологической организации, могут усредняться и позволяют получить среднее значение объема реализованной морфониши. С другой стороны, многолетнее слежение за популяцией дает возможность приблизиться к оценке потенциальной ПМ (пПМ) — *xp*-морфонише — 3D объему или гиперобъему, характеризующему проявление ее хронографического морфоразнообразия, которое близко к максимально возможному (см. рис. 19в). Поясню, что на схематических рисунках 19б и 19в звездочками помечены центроиды ценопопуляций четырех условных симпатрических видов, но ординаты особей для конкретных ценопопуляций в виде кружков соответствующей окраски нанесены лишь на рис. 19б. На рис. 19в в областях размещения эллипсоидов ценопопуляций приведены только центроиды выборок разных лет (звездочки), а ординаты объектов (особей) не указаны, но подразумеваются, обеспечивая возможность построения эллипсоидов морфониш ценопопуляций симпатрических видов.

В пределах вида хроно-географический анализ внутривидовой изменчивости теоретически позволяет оценить и структурировать его морфопространство — видовую морфонишу (ВМ) — *s*-морфонишу. Можно, например, оценить и сравнить реализованные ниши тех или иных внутривидовых форм (рВМ) — *rs*-морфониши, а также соотнести их с потенциальной (фундаментальной) нишей вида (пВМ) — *xs*-морфонишей. На практике в пределах ареала вида это крайне затруднительно и сегодня осуществимо лишь как самое грубое приближение на основе имеющегося в музеях и гербариях массового коллекционного материала (Васильев, Васильева, 2018).

Другой, более реалистический аспект может быть представлен в виде сопряженного анализа морфоразнообразия симпатрических видов таксоцена (гильдии) во времени и пространстве. Ценопопуляции таксономически близких симпатрических видов, формирующих фрагмент локального сообщества (таксоцен), образуют ценогическую морфонишу (ЦМ) — *s*-морфонишу (см. рис 19б, в). На рисунках штриховой линией показаны границы эллипсоидов реализованной и потенциальной ценогических морфониш (в данном случае на примере модели таксоцена). Сравнение материала, включающего сходных по возрасту особей, по одновременно полученным выборкам из ценопопуляций симпатрических видов в единой

их совокупности позволяет получить морфопространство, характеризующее реализованную ЦМ (рЦМ) — *rc*-морфонишу (см. рис. 19б). Параллельное получение таких данных по тому же набору видов за ряд лет позволяет оценить потенциальную ЦМ (пЦМ) — *xc*-морфонишу (см. рис. 19в). Разнообразие потенциальной ценотической ниши пЦМ исторически длительно формируется и шлифуется естественным отбором.

В случаях, когда климатические режимы начинают воспроизводить ситуации, наблюдавшиеся в далеком прошлом, на основе эпигенетического ландшафта популяции (Васильев, 2005, 2009) при поддержке отбора вновь синтезируются аналоги тех морфогенетических траекторий, которые реализовывались у видов ранее, т.е. модификации. При этом, безусловно, не возникает полной тождественности программам морфогенеза прошлого времени и создается только их новый современный аналог, что обеспечивает поступательный коэволюционный процесс в сообществе, определяемый с недавнего времени как диффузная коэволюция (Janzen, 1980; Thompson, 1994, 1998, 2006). Новые конstellации природных условий, с которыми виды в своей истории еще не сталкивались (в частности, за счет антропогенного воздействия или его сочетания с изменениями климата), должны приводить к быстрому исчерпанию нормальных регуляторных возможностей морфогенеза и реализации веера aberrаций и морфозов, а также к появлению новых морфоструктур на основе комбинаций ранее существовавших (Alberch, 1989; Ostachuk, 2016).

Резкое изменение типичных условий среды обитания вызывает стресс развития и, как показывают многочисленные исследования недавних лет, усиливает стресс-индуцированную эпигенетическую изменчивость у импактных популяций (Jablonka, Raz, 2009; Dunkan et al., 2014; Burggren, 2016; Donelan et al., 2020). Как уже отмечалось, эпигенетические изменения (метилирование ДНК, транспозиции мобильных элементов генома и др.) часто связаны с морфогенетическими эффектами и способны трансгенерационно наследоваться. Поскольку стрессовым воздействиям при этом подвергается большинство особей популяции, следует ожидать, что обусловленные эпигенетическими изменениями морфогенетические перестройки, т.е. модификации, могут возникать как массовое явление. Соответственно они могут быть дифференциально подхвачены или отброшены естественным отбором в чреде последующих ближайших поколений. Подобная ситуация создает эволюционно-экологический механизм быстрых адаптивных морфогенетических изменений в ценопопуляциях (Васильев, Васильева, 2005), который обеспечивает и процесс диффузной коэволюции сообществ в изменившейся среде. В результате этих процессов область морфопространства, занима-

емая потенциальной ценотической морфонишей (пЦМ), тоже изменится. Причем, *разные* виды могут проявить *разную* морфогенетическую реакцию и в *разной* степени изменить морфооблик и вектор морфогенетических траекторий в морфопространстве. Используя данные о еще не занятом эллипсоидами рассеивания ординат видов — свободном морфопространстве, теоретически можно подойти к предварительной оценке такого сложного явления, как эволюабильность (evolvability), т.е. потенциальная способность к эволюционным изменениям (Kirschner, Gerhart, 1998; Sterelny, 2007; Wagner, Draghi, 2010). В главе 8 мы вернемся к обсуждению возможных путей оценки эволюабильности видов, входящих в таксоцен.

Глава 8

Соотношение морфониш в морфопространстве и оценка эволюционности

Прежде всего напомним, что понятие «морфопространство» (morphospace) было наиболее полно представлено Дж. Макги (McGhee, 1991, 1999) как элемент концепции теоретической морфологии. В его трактовке при многомерном анализе изменчивости ордината каждой особи — точка в общем морфопространстве. В нашем понимании взаимное размещение и агрегация ординат феномов, представителей разных фенотипов, будет характеризовать не только их морфогенетические особенности, но и отражать специфику их индивидуальных и групповых морфониш. Очевидно, что для проведения такого исследования условия морфогенеза сравниваемых особей должны быть сходными или сопоставимыми. Например, это должны быть выборки, полученные в один и тот же месяц сбора для животных и растений с коротким циклом развития (эфемеров, однолетников и проч.) или в один сезон для животных одного года рождения с продолжительным (многолетним) онтогенезом.

При решении конкретных задач групповые выборки, характеризующие частные реализованные морфониши, необходимо предварительно привести к равному (или близкому) числу наблюдений. В процессе выравнивания числа наблюдений при уменьшении объема выборок (случайного прореживания — rarefaction) следует использовать процедуры случайного отбора объектов с выбыванием, затем выборки объединяются в общий массив. В дальнейшем при многомерном анализе массив должен иметь соответствующие группирующие переменные, маркирующие принадлежность особей к той или иной группе (виду, ценопопуляции, году и др.).

Вычисление объемов морфопространств, занимаемых морфонишами особи, экона (СФГ), ценопопуляции, вида и таксоцена, а также иных интересующих исследователя групп объектов осуществляется сходным образом. По итогам геометрической морфометрии для всех объектов вычисляются прокрустовы координаты, характеризующие изменчивость их формы. Следующий этап представлен многомерным статистическим анализом и ординацией выборок по выбранному числу и набору переменных. Далее с использованием методов многомерного анализа (PCA, PCo, RW, CVA, RDA и др.) проводят ординацию объектов в соответствующем морфопространстве. Расчет объема (или площади) морфониш, т.е. морфопространства, заключенного внутри выпуклой оболочки — convex hull (Barber

et al., 1996; Cornwell et al., 2006), построенной по множеству наружных краевых координат групп объектов, проводится по заранее вычисленным значениям ординат вдоль двух (2D) или трех (3D) переменных, например используя три первые главные компоненты (PC1–PC3) или первые три канонические переменные (CV1–CV3). При оценке площадей и/или объёмов соответствующих морфониш нами применена программа CV (convex hull volume), реализованная в среде программирования MatLab. Для вычисления 3D convex hull можно также использовать R-программы geometry (Sterratt, 2019) или hypervolume (Blonder, 2018, 2019), а в случае 2D — программу PAST 4.04 (Hammer et al., 2001).

Важно подчеркнуть, что объем Vch (convex hull) реализованной морфониши для группы иерархически более высокого уровня, например ценопопуляции (рПМ), будет всегда больше, чем сумма реализованных индивидуальных объемов в этой выборке за счет свободных пространств между особями. Например, в выборке деревьев по всей совокупности ординат листьев контрольной ценопопуляции березы повислой (см. выше) первый показатель Vch_p составил 76.11, а второй, вычисленный для суммы объемов ИМ деревьев, — 45.83. В первом случае отражается уровень межиндивидуальной изменчивости (ее принято называть индивидуальной, если каждая особь совмещена с одним объектом исследования), а во втором внутрииндивидуальной. Доля незаполненного ординатами листьев отдельных деревьев морфопространства контрольной ценопопуляции в данном случае составила около 40%, а в импактной эта доля была несколько выше — 52%, косвенно указывая на небольшое увеличение взаимного расхождения частных эллипсоидов ординат деревьев в импактной среде (эффект провокационного фона по Н.В. Готову (1983)).

При неравных числах наблюдений в сравниваемых выборках для нормировки получаемых суммарных групповых объемов морфониш (convex hull) — Vch мы предлагаем вычислять приведенные объемы на особь, т.е. индивидуальные объемы морфопространства (IVM — individual volume of morphospace) для всех уровней рассмотрения морфониш: от особи до таксоцена. Идя таким путем, можно соотнести размеры условного индивидуального (точнее, индивидуализированного) морфопространства у особей, популяций и таксоценов. Например, индивидуальный (индивидуализированный) объем морфопространства данной реализованной морфониши ценопопуляции можно вычислить по простой формуле:

$$IVM_p = Vch_p / n,$$

где Vch_p — суммарный объем морфопространства реализованной морфониши ценопопуляции, а n — общее число ординат объектов в выборке/суб-

выборке. Тем не менее показатель IVM сильно зависит от объема выборки, особенно при относительно небольшом числе наблюдений, поскольку влияние краевых точек на объем $convex\ hull$ при этом велико. Другая проблема — сравнение IVM сильно различающихся по числу наблюдений выборок — связана с тем, что значительное увеличение числа объектов в выборке может не приводить к изменению Vch , поскольку краевые ординаты при этом могут оставаться неизменными. Поэтому предпочтительнее все же использовать объемы Vch морфониш, а также индивидуальные объемы морфониш — IVM , вычисленные для заранее случайно выравненных выборок с фиксированным числом объектов (при n не менее 20 экз.), где смещения оценок выражены в меньшей степени.

По аналогии с предложенной К. Виолле с соавт. (Violle et al., 2012) оценкой влияния внешнего и внутреннего фильтров на сборку сообществ по величинам соотношения дисперсий выборок разных надорганизменных уровней иерархии: ценопопуляций, локальных сообществ, региональных сообществ, мы предлагаем для этой цели использовать соотношения соответствующих индивидуальных объемов IVM , которые пропорциональны величинам дисперсий. Для этой цели необходимо получить выборки из ценопопуляций локальных сообществ двух или более регионов (например, выборки из ценопопуляций землероек рода *Sorex* Южного, Среднего и Северного Урала).

Для оценки доли влияния внешнего фильтра ($ExFltr$) на асемблирование предлагаю вычислять отношение индивидуального объема морфониши локального сообщества IVM_{rc} к общему для сравниваемых регионов индивидуальному объему морфопространства IVM_{rp} :

$$ExFltr = IVM_{rc} / IVM_{rp}$$

Оценку доли влияния внутреннего фильтра ($InFltr$) можно получить, используя величину отношения индивидуального объема морфониши ценопопуляции IVM_{rp} к общему объему индивидуальной морфониши локального сообщества IVM_{rc} :

$$InFltr = IVM_{rp} / IVM_{rc}$$

Еще раз напомним, что ранее С.С. Шварц (1968) высказал идею «оптимального фенотипа», суть которой сводится к тому, что оптимален фенотип, обладающий в данных условиях избытком энергии за счет своих тканевых и морфофизиологических конструктивных особенностей, благодаря чему имеет селективные преимущества. Он устроен так, что затрачивает на поддержание жизнедеятельности значительно меньшую долю от собственных возможностей бюджета времени-энергии, чем другие. При способности особи нормально регулировать развитие, ее реализованная индивидуальная морфониша (рИМ) будет занимать по сравнению с другими, у которых ре-

гуляция нарушена, относительно небольшой гиперобъем морфопространства, поэтому можно полагать, что для данных условий развития фенотип такой особи будет близок к оптимальному. Поэтому по объемам реализованных морфониш для каждого отдельного объекта (группы), входящего в объединяющую общую группу, можно рассчитать еще один показатель — индекс оптимальности реализованной морфониши, RMO (index of realized morphoniche optimality), который предлагается вычислять по формуле:

$$RMO = 2 - (Vch_i / \bar{V}ch_i),$$

где Vch_i — объем (3D convex hull) частной реализованной морфониши, а $\bar{V}ch_i$ — средний объем частных реализованных морфониш. Поскольку при одинаковых значениях измерений даже только вдоль одной оси из двух или трех вычисление 2D или 3D convex hull становится невозможным, Vch_i не может быть равен нулю. Однако чем в большей мере будет зарегулировано развитие в пределах нормы, приводящее к меньшей величине объема частной реализованной морфониши, тем ближе данный фенотип/феномы к оптимальному фенотипу. Величина RMO у фенотипов, близких к оптимальным, всегда будет больше, чем 1.0, но меньше 2.0 (при $RMO = 2$ результат некорректен). При неблагоприятных условиях среда дестабилизирует процесс развития, поэтому изменчивость и внутригрупповое морфодиверсификация возрастают, поскольку большинство особей при таком режиме не способны осуществлять нормальное регулирование развития (Глотов, 1983; Васильев и др., 2018б), что неизбежно приводит к возрастанию объема соответствующей морфониши в морфопространстве. При кратном превышении Vch_i значения среднего объема $\bar{V}ch_i$, указывающем на существенную дестабилизацию развития частной особи или группы, величина RMO может получить отрицательное значение. Поэтому, используя характеристики групповых объемов морфониши при разных условиях существования ценопопуляции, можно по формуле RMO ориентировочно оценить, какие из них для нее оптимальные ($RMO > 1.5$), нормальные ($1 = RMO < 1.5$), пессимальные ($0.5 < RMO < 1$), экстремальные ($0 = RMO < 0.5$), а какие критические ($RMO < 0$) (рис. 22).

В благоприятных (оптимальных и нормальных) условиях, при которых численность вида обычно большая, а среда обитания не приводит к стрессированию процесса развития, изменчивость будет невелика, поскольку почти все особи способны регулировать развитие в пределах нормы. При неблагоприятных условиях, когда происходит резкое уменьшение численности, а среда дестабилизирует процесс развития, напротив, изменчивость и внутригрупповое морфодиверсификация значительно возрастают, поскольку большинство особей при таком режиме не способны осуществлять нормальное регулирование развития (Шмальгаузен, 1969; Глотов, 1983; Васильев и др.,

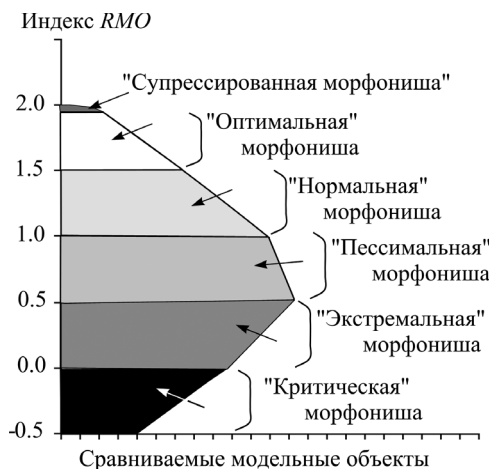


Рис. 22. Градации значений индекса оптимальности реализованной морфониши RMO , характеризующие степень толерантности особей (групп) к развитию в разных условиях существования.

2017а, 2018б). В таких условиях проявляются aberrации развития, включая инадаптивные (=абаптивные, см. Бигон с соавт. (1989а)) морфозы, что приводит к возрастанию гиперобъема морфониши в морфопространстве. Поэтому, используя характеристики групповых объемов морфониши при разных условиях обитания ценопопуляции /популяции, можно по формуле RMO также оценить, какие из них являются для нее неблагоприятными (пессимальными, экстремальными и критическими). При неблагоприятных условиях развития значение индекса будет всегда ниже 1.0. Такие же подходы, вероятно, можно использовать и при выявлении благоприятных (в том числе близких к оптимальным) или неблагоприятных (в том числе экстремальных и критических) пространственных зон или годовых условий для вида при изучении его частных реализованных морфониш в пространстве и во времени.

Для животных, которые, как правило, являются не модулярными, а унитарными организмами, такая оценка сложнее. Мы предлагаем проводить подобный предварительный поиск наиболее близких к оптимальному фенотипу особей животных по уровню индивидуальных индексов стабильности развития и степени асимметричного проявления отдельных метрических и неметрических признаков (Захаров, 1987; Zakharov, 1992; Palmer, 1994; Шадрин и др., 2003; Гелашвили и др., 2004; Васильев и др., 2007; Зорина, 2012), гомодинамных антимерных элементов формы с использова-

нием методов геометрической морфометрии (Klingenberg, McIntyre, 1998; Васильев и др., 2018б) или иных индексов флуктуирующей асимметрии для антимерных структурных aberrаций — фенотипов билатеральных неметрических признаков (Захаров, Кларк, 1993; Васильев, 2005; Васильев и др., 2007, 2018б). Самые простые способы оценки средней рассогласованности индивидуального проявления фенотипов билатеральных неметрических признаков — подсчет общей доли асимметрично выраженных признаков у особи — FAnm (Васильев, 1992, 2005; Васильев и др., 2007) или их числа — ЧАПО (Захаров и др., 2000). Дальнейший шаг — многомерное морфометрическое сравнение групп особей с высокими и низкими значениями индексов асимметричности по комплексу переменных, характеризующих структуру, форму и размеры объектов, в том числе и с применением методов геометрической морфометрии.

В последнем случае изменчивость размеров оценивается по величинам центроидных размеров (CS), формы — стандартными методами ГМ, а структурных вариаций на основе предложенных нами методов фенограмметрии — геометрической фенетики (Васильев и др., 2018б; Ослина и др., 2018в). Следует, однако, отметить, что проблема поиска оптимальных фенотипов в популяции еще далека от окончательного решения.

Групповой анализ выборок внутри ценопопуляции/популяции позволяет выявлять сходные между собой феномы, относящиеся к разным эконам (СФГ), биотипам, экотипам. В ценопопуляции в большинстве ситуаций присутствуют особи разных полов, возрастных групп (или стадий развития), а также морф, контрастных и скрытых биотипов. Все эти структурно-функциональные группы (СФГ) фактически являются эконами (см. Heatwole, 1989; Озерский, 2010а) и имеют морфофизиологические и иные (например, этологические) особенности, обеспечивающие сходство их феномов и выполнение ими специфических ценотических функций. Поэтому представители каждого экона не только имеют специфичную ЭН, но также занимают в морфопространстве определенную морфонишу.

Представители скрытых (криптических) биотипов проявляют сходство феномов по сходной морфогенетической и/или морфофизиологической реакции на один и тот же фактор. Поэтому теоретически возможен динамический анализ морфониш одних и тех же групп во времени, который позволит выявить подобные криптические биотипы (скрытые эконы) по смещению их исходных (до начала действия стрессорирующего фактора) морфониш в морфопространстве.

Оценивая отношения объемов реализованных и потенциальных морфопространств для каждой морфониши, можно рассчитать адаптивный

модификационный потенциал *AMP* (adaptive modification potential) морфониш соответствующих групп:

$$AMP = [1 - (Vch_r / (Vch_x / N))],$$

где нижние индексы *r* и *x* означают соответственно принадлежность к реализованной (или частной) и потенциальной (или обобщенной) морфонишам, а *N* — число изученных географически удаленных популяций вида или симпатрических видов в сообществе (таксоцене). В типичной ситуации *N* = 1. «Частная» морфониша отражает рассеивание ординат одной из сравниваемых локальных популяций, а «обобщенная» — объединенных выборок сравниваемых локальных популяций вида. При сравнении выборок, относительно синхронно взятых в разных локалитетах (например, в один сезон одного и того же года), каждая такая выборка будет иметь частную реализованную морфонишу, а объединенные выборки — обобщенную реализованную нишу. При сравнении несинхронно полученных (например, в разные годы) локальных выборок вида и совокупной обобщенной видовой выборки речь будет идти только о частных и обобщенной выборках вида, а не об их реализованных морфонишах.

Подобные соотношения морфониш могут быть оценены для биосистем разных уровней иерархии. Мы выделяем следующие уровни сравнения: внутрииндивидуальный (как правило, для модулярных организмов), межиндивидуальный, или внутриэконный (индивидуальный), внутрипопуляционный, или межэконный (например, при анализе взрослых самцов и самок или особей разных биотопов), межпопуляционный, внутриценотический, межценотический. В последних двух случаях речь идет об анализе изменчивости на уровне таксоценов в режиме taxon-free (Damuth et al., 1992; Violle et al., 2012), т.е. без учета принадлежности особей к видам.

Соответственно объемы реализованных (или локальных) морфониш можно оценивать как отдельно (например, у каждой элементарной выборки), а также за один или разные отдельные периоды времени, так и в среднем (например, среднее за ряд лет). Потенциальная (обобщенная) морфониша соответствующего уровня иерархии биосистем представляет собой не сумму, а полный объем морфопространства, занятого всеми реализованными (или локальными) морфонишами. Поясним, что при сравнении нескольких ценопопуляций (=видов) объемы их частных морфониш для каждого вида относятся не к объему обобщенной морфониши, а к нормированному на число видов объему усредненной обобщенной морфониши (см. формулу вычисления индекса *AMP*).

При равном числе наблюдений в сравниваемых выборках меньший объем морфопространства, занятый одной из них, косвенно указывает на

относительно большую устойчивость (толерантность) морфогенеза этой группы к данным условиям среды, а больший объем — на меньшую степень регуляции развития и большее рассеивание морфогенетических траекторий (векторов) в морфопространстве. Поэтому при расчете индекса *AMP*, его наибольшая величина будет наблюдаться у групп с наименьшим объемом морфониш в морфопространстве.

На основе ряда проведенных ранее исследований (Васильев и др., 2010а; Vasil'ev et al., 2015) мы установили некое эмпирическое правило: у видов-субдоминантов объем морфониш в общем морфопространстве сообщества больше, чем у толерантных к данной среде и менее изменчивых видов-доминантов. Поэтому у видов-доминантов величина индекса *AMP* обычно должна быть больше, чем у видов-субдоминантов.

Для симпатрических видов, формирующих таксоцен, с целью получения косвенной оценки меры потенциальной способности к эволюционным перестройкам морфогенеза можно рассчитать индекс эволвабильности (*evolvability*) — *Evb* ценопопуляций и таксоцена в целом. Для отдельных ценопопуляций симпатрических видов он рассчитывается по следующей формуле с учетом не только объема реализованной или потенциальной *x*-морфониши таксоцена Vch_{xc} , но и добавленного к нему полуобъема свободного морфопространства Vch_{out} , не заполненного ординатами ценопопуляций симпатрических видов:

$$Evb_1 = 1 - \left[\left((Vch_{rp} / (Vch_{xc} + 0.5 \cdot Vch_{out})) / N \right) \right],$$

где

$$Vch_{out} = \left(Vch_{xc} - \sum_{i=1}^N Vch_{rp} \right),$$

а N — число изученных географически удаленных популяций вида или ценопопуляций симпатрических видов в сообществе.

Для всего таксоцена показатель общей эволвабильности можно вычислить по сходной формуле:

$$Evb_2 = 1 - \left[\left(\left(\sum_{i=1}^N Vch_{rp} \right) / N \right) / \left((Vch_{xc} + 0.5 \cdot Vch_{out}) / N \right) \right].$$

Добавление полуобъема свободного морфопространства к общему его объему учитывает условную теоретическую возможность потенциального сдвига эллипсоидов рассеивания ординат не только во внутреннюю область в пределах оконтуренного общего морфопространства, но и за его установленные пределы.

Для оценки степени перекрытия морфониши данной группы объектов с другими аналогичными группами я предлагаю использовать коэффициент перекрытия морфониш – *МОС* (morphoniche overlapping coefficient). Сначала по значениям треугольной матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2) для каждой группы объектов рассчитываются средние дистанции со всеми остальными группами – *ММУ* (mean measure uniqueness), средняя мера уникальности выборки (Berry, 1964; Васильев, 2005; Васильев и др., 2007), затем вычисляются значения коэффициента перекрытия морфониш:

$$МОС = \left(1 / \left(ММУ_i / \left(\left(\sum_i^N ММУ_i \right) / N \right) \right) \right).$$

где i – ячейка треугольной матрицы дистанций D^2 , а N – число сравниваемых групп объектов (например, число изученных географически удаленных популяций вида или ценопопуляций симпатрических видов в сообществе). Число пар групп вычисляется по известной формуле $N_p = N(N-1)/2$.

Применяя один из методов ресэмплинга, в частности бутстреп (bootstrap) с получением несмещенных оценок (Efron, Tibshirani, 1986; Chernick, LaBudde, 2003), например технику бутстреп со случайным замещением (Bootstrap with replacement), можно вычислить средние объемы соответствующих морфониш (mean morphoniche volumes), а также величины стандартных ошибок (standard errors $\pm SE$) и доверительных интервалов (confident intervals – *CI*). Специально можно получить листинг значений переменных для каждой реплики бутстреп. По этим повторяющимся сериям данных можно провести повторные многомерные статистические расчеты, в том числе канонический анализ и вычисление обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2), что позволит оценить стандартные ошибки ($\pm SE$) для коэффициента *МОС*. Существует большая литература с описанием данного метода и доступные пакеты R-программ (R_Development_Core Team R, 2017), поэтому я не буду здесь их обсуждать.

Для расчетов с применением методов геометрической морфометрии и других многомерных методов ординации и классификации рекомендую использовать сочетание пакетов программ TPS (Rohlf, 2017a,b), MorphoJ 1.6d (Klingenberg, 2011), PAST 4.04 (Hammer et al., 2001) и R-программ: geomorph (Adams et al., 2013, 2017); geometry (Sterratt, 2019) и hypervolume (Blonder, 2019), а также для целей применения методов традиционной многомерной морфометрии и других методов статистики рекомендую использовать новый пакет прикладных программ Jacobi 4 (www.jakobi3.ru; Ефимов, 2015).

Глава 9

Примеры сравнения морфониш на разных уровнях биологической иерархии

Продолжим рассмотрение конкретного примера ординации формы листьев двух ценопопуляций березы повислой, произраставших на контрольном (Сп) и импактном (Im) участках в зоне влияния выбросов тяжелых металлов СУМЗа (см. выше, глава 7). После Генерализованного Прокрустова анализа (GPA) была проведена ординация формы листьев методом главных компонент (ГК) по прокрустовым координатам объектов, а затем по ординатам ГК выполнен канонический анализ по 10 выборкам, представляющим листья 10 деревьев: пять из них принадлежали ценопопуляции Сп, а пять — Im. По первым двум каноническим переменным (CV1, CV2), на которые пришлось 91.4% межгрупповой дисперсии, была проведена процедура 2D-картирования плотностей ординат (точек) методом функционального сглаживания (Kernel density estimate), реализованным в программе PAST (Hammer et al., 2001). Примененное при этом масштабирование дает оценку числа точек на площади, околнуренной изолинией, а не вероятность их локальной плотности. Оценка плотностей точек основана на использовании величины Гауссовой функции (Gaussian kernel function) с заданной величиной радиуса r (в данном случае $r = 0.52$) и вычислением евклидовых дистанций между всеми парами точек.

В итоге картирования морфопространства, исходно образованного вдоль осей CV1 и CV2, контурные изолинии плотностей ординат обеих ценопопуляций оказались разобщены друг от друга (рис. 23): слева располагаются ординаты импактной (Im) выборки, а справа — контрольной (Сп). Разделяющая выборки условная граница представлена на рисунке вертикальной штриховой линией.

В некотором смысле результаты картирования плотностей числа ординат листьев деревьев двух ценопопуляций моделируют в морфопространстве два разных креода (в понимании К.Х. Уоддингтона) — Сп и Im, которые определяют особенности морфогенеза листьев. В контрольной ценопопуляции в отличие от импактной наблюдаются два участка повышенной плотности числа ординат — Сп-1 и Сп-2, поэтому формально можно выделить два субкреода (Сп-1 и Сп-2). Для получения надежных выводов, безусловно, требуется использовать не пять, а на порядок большее число особей (деревьев).

Можно также отметить, что в подпространстве импактной ценопопуляции сосредоточены несколько уклоняющихся ординат листьев, которые можно рассматривать в качестве морфозов (Mph) — отклоняющихся морфогенетических траекторий. Все парные обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между 10 деревьями по форме их листьев оказались статистически значимыми.

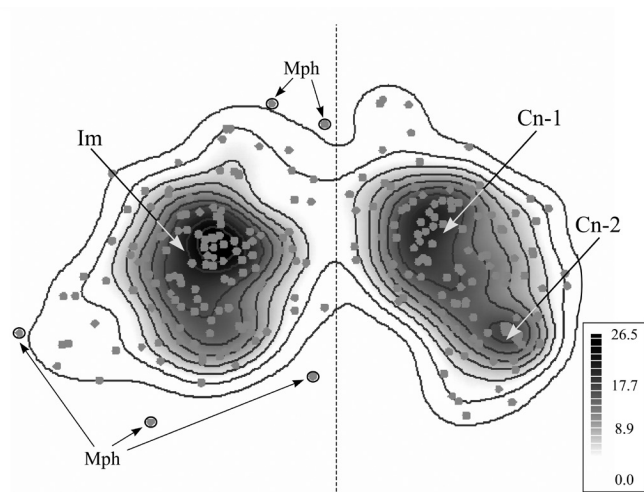


Рис. 23. Результаты 2D-картирования с построением изолиний плотностей ординат листьев контрольной (Cn) и импактной (Im) ценопопуляций *B. pendula* в зоне техногенного влияния СУМЗа методом функционального сглаживания (Kernel density estimate) значений первых двух канонических осей (CV1, CV2). Ординаты листьев контрольной ценопопуляции локализованы правее вертикальной штриховой линии, разделяющих обе выборки. Обозначения: Im — область реализации листьев в русле креода импактной популяции; Cn-1 и Cn-2 — то же для двух субкреодов в морфопространстве контрольной ценопопуляции; Mph — уклоняющиеся формы листьев, морфозы; справа внизу указана шкала плотности числа ординат.

Для деревьев внутри каждой ценопопуляции уровень индивидуальных различий был близким по величине и в среднем составил $D^2 = 6.1$, а между ценопопуляциями — $D^2 = 29.1$, т.е. был почти в 5 раз выше. Дискриминантный анализ прокрустовых координат двух ценопопуляций показал, что корректность классификации формы листьев по принадлежности к собственным выборкам составила 98.7%. После перекрестного провероч-

ного теста (cross-validation test) она сохранилась почти на том же высоком уровне (90.2%). Необходимо отметить, что такой уровень различий нетипичен для сравнения двух смежных ценопопуляций (это характерно для дифференцированных внутривидовых групп, например подвидов) и отражает очень высокий уровень проявления особой формы определенной биотопической изменчивости, которую мы ранее определили как техногенная изменчивость (Большаков и др., 2011; Васильев и др., 2013). Рассмотрим теперь соотношение объемов морфониш (Vch) по величинам эллипсоидов рассеивания ординат (3D convex hull) в морфопространстве для соответствующих групп: рИМ отдельных особей и рПМ двух ценопопуляций березы повислой (табл. 1).

Таблица 1. Сравнение индивидуальных и групповых индексов морфониш с учетом стандартных ошибок ($\pm SE$) в контрольной и импактной ценопопуляциях березы повислой вблизи Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ).

Код и номер дерева	Объем морфониши (Vch) 3D convex hull	Индивидуальный объем морфониши (IVM)	Адаптивный модификационный потенциал (AMP)	Среднее значение AMP ценопопуляции	Индекс оптимальности реализованной морфониши (RMO)
Контрольная ценопопуляция (Cn)					
Cn_1	5.797 ± 0.124	0.362 ± 0.008	0.905 ± 0.002	0.887 ± 0.013 ($n = 80$)	1.159 ± 0.018
Cn_2	8.882 ± 0.099	0.555 ± 0.006	0.854 ± 0.002		0.711 ± 0.015
Cn_3	4.459 ± 0.273	0.279 ± 0.017	0.927 ± 0.004		* 1.353 ± 0.040
Cn_4	8.345 ± 0.309	0.522 ± 0.019	0.863 ± 0.005		0.789 ± 0.045
Cn_5	6.950 ± 0.095	0.434 ± 0.006	0.886 ± 0.002		0.991 ± 0.014
Импактная ценопопуляция (Im)					
Im_1	7.080 ± 0.154	0.442 ± 0.010	0.902 ± 0.002	0.910 ± 0.006 ($n = 80$)	0.917 ± 0.024
Im_2	8.119 ± 0.191	0.507 ± 0.012	0.888 ± 0.003		0.759 ± 0.029
Im_3	5.792 ± 0.139	0.362 ± 0.009	0.920 ± 0.002		1.114 ± 0.021
Im_4	5.842 ± 0.076	0.365 ± 0.005	0.919 ± 0.001		1.107 ± 0.011
Im_5	5.873 ± 0.182	0.367 ± 0.011	0.919 ± 0.003		1.102 ± 0.028

Примечание: После процедуры рарефакции число листьев в выборках для каждого дерева фиксировано ($n = 16$); * — фенотип особи близок к оптимальному (по значению RMO).

В общем 3D морфопространстве эллипсоиды рассеивания особей двух ценопопуляций формируют две относительно удаленные друг от дру-

га совокупности реализованных индивидуальных морфониш, однако и в пределах своих ценопопуляций многие из них занимают собственные индивидуальные неперекрывающиеся области (рис. 24).

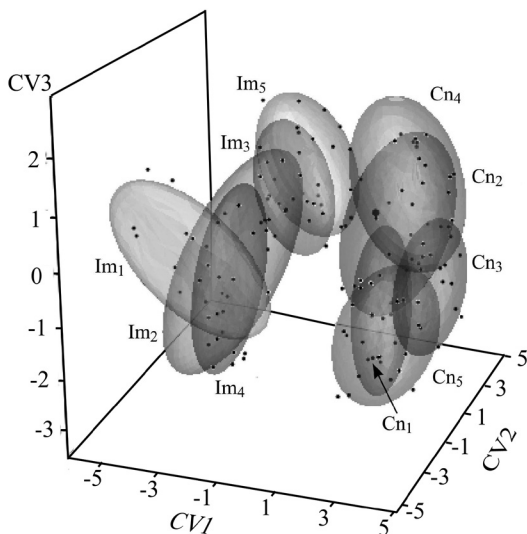


Рис. 24. Размещение эллипсоидов рассеивания ординат листьев, характеризующих реализованные индивидуальные морфониши деревьев березы повислой в контрольной (Cn_1 – Cn_5) и импактной (Im_1 – Im_5) ценопопуляциях в общем морфопространстве, образованном тремя каноническими переменными (CV_1 – CV_3). Каждый эллипсоид характеризует 95% дисперсии объектов (конфигураций листьев дерева).

В контрольной ценопопуляции объемы морфопространства, занятые реализованными индивидуальными морфонишами (рИМ) колебались от 4.459 до 8.882, а в импактной — от 5.792 до 8.119, т.е. в более узком диапазоне значений. В контрольной ценопопуляции только между объемами морфониш деревьев Cn_2 и Cn_4 различия были статистически незначимы ($p > 0.05$), а между всеми остальными проявились достоверные различия по Vch . В импактной ценопопуляции три особи (Im_3 , Im_4 и Im_5) сходны по объемам рИМ, а остальные значимо различаются.

В табл. 2 приведены результаты множественного сравнения значений случайных бутстреп-реплик Vch отдельных деревьев двух ценопопуляций на основе двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way ANOVA) с

учетом влияния факторов: индивидуум — Ind, ценопопуляция — Cp и их взаимодействия (Ind x Cp).

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way ANOVA) значений случайных бутстреп-реплик объемов (*Vch*) реализованных индивидуальных морфониш (рИМ) по форме листьев у деревьев контрольной и импактной ценопопуляций березы повислой в зоне влияния СУМЗа на Среднем Урале.

Источник изменчивости	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости
Индивидуум (Ind)	192.850	4	48.213	93.24	$p < 0.0001$
Ценопопуляция (Cp)	4.776	1	4.777	9.24	$p = 0.0028$
Взаимодействие (Ind x Cp)	86.647	4	21.662	41.89	$p < 0.0001$
Внутригрупповая (Within)	77.562	150	0.517		
Общая (Total)	361.835	159			

Выявлены значимые различия по обоим факторам, а также их взаимодействию, причем доля межгрупповой изменчивости от общей между ценопопуляциями составила 1.32%, межиндивидуальной — 53.3%, а взаимодействия — 23.95%. Доля суммарной факториальной дисперсии (Ind + Cp + Ind x Cp) составила 78.56% от общей и оказалась в 3.67 раза больше общей внутригрупповой (внутрииндивидуальной). Таким образом, межиндивидуальные различия по объему рИМ выражены существенно больше, чем межценопопуляционные — рПМ, однако, поскольку взаимодействие факторов также вносит существенный вклад в межгрупповые различия, можно заключить, что в разных по уровню загрязнения среды условиях особи проявили разную изменчивость объемов индивидуальных морфониш *Vch*.

Для контрольной ценопопуляции адаптивный модификационный потенциал АМР составил 0.887 ± 0.013 , а для импактной — 0.910 ± 0.006 , т.е. различия между обеими ценопопуляциями оказались невелики (см. табл. 1) и статистически незначимы ($t = 1.61$; $p > 0.05$). Поскольку в импактной ценопопуляции резкого увеличения морфозов по конфигурации листьев не наблюдается, можно заключить, что здесь регулирование развития почти не нарушено, несмотря на высокий уровень загрязнения среды. Тем не менее в импактной ценопопуляции произошло резкое переключение программы морфогенеза. Поскольку размеры листьев в импактной ценопопуляции значимо меньше, т.е. рост листьев угнетен, можно полагать, что в данном

случае замедление ростовых процессов и переключение программы морфогенеза отражают общую (нормальную) морфогенетическую и морфофизиологическую реакцию импактных деревьев на фактор загрязнения.

Таким образом, в условиях техногенного загрязнения проявилась определенная модификация развития, формирующая характерную конфигурацию листьев в пределах нормы другого фенотипа, отличного от фенотипа контрольной ценопопуляции. После переключения программы развития в импактной ценопопуляции морфогенез листьев протекает в пределах нормы для новой подпрограммы морфогенеза, лишь изредка реализуя морфозы. Показательно и то, что индекс *АМР* не различается между ценопопуляциями, несмотря на видимый эффект, связанный с высоким загрязнением среды в одной из них.

Сравнивая среднее значение *АМР* реализованной ниши в каждой ценопопуляции березы повислой с индивидуальными *АМР*, можно отметить, что в контрольной по крайней мере, у двух особей (Cn_1 и Cn_3) индивидуальный показатель выше, чем средний ценопопуляционный. В импактной группировке таких особей три (Im_1 , Im_4 и Im_5). Поскольку у этих особей объем реализованных морфониш в общем морфопространстве меньше, чем у других, можно предполагать, что у них толерантность морфогенеза к условиям среды относительно выше, чем у особей, проявивших более широкий веер изменчивости по форме листьев.

Сравнение индивидуальных значений индекса *RMO* в обеих ценопопуляциях выявило наибольшее значение данного индекса у дерева Cn_3 — 1.353 ± 0.040 , которое достоверно выше ($p < 0.0001$), чем у всех остальных изученных деревьев в обеих ценопопуляциях. Поэтому можно предполагать, что, вероятно, именно особь Cn_3 приближается по сравнению со всеми другими к фенотипу, который наиболее соответствует в данных условиях оптимальному состоянию (в понимании С.С. Шварца (1968)). Для более определенных суждений, безусловно, требуется значительно больший материал, чем был использован в данной модельной ситуации.

В итоге можно заключить, что длительное произрастание берез на импактном участке привело к переключению программы развития листьев всех деревьев и направленному изменению их морфогенеза, а следовательно, и изменению реализованных индивидуальных морфониш по сравнению с деревьями контрольной ценопопуляции.

Рассмотрим еще один пример анализа морфониш на внутривидовом уровне. Групповой анализ выборок внутри ценопопуляции позволяет выявлять сходные между собой феномы, относящиеся к разным структурно-функциональным группам (СФГ). Все эти группы могут иметь

морфофизиологические и иные (например, этологические) особенности, обеспечивающие сходство их феномов и выполнение ими сходных специфических ценотических функций. Поэтому представители каждой СФГ не только должны иметь специфичную ЭН, но также должны занимать в морфопространстве определенную морфонишу. Фактически СФГ, как уже отмечалось в главе 4, являются эконами, поэтому в данном случае предполагается сравнение морфониш разных эконов в общем морфопространстве.

Интересный результат был получен нами на примере сравнения изменчивости формы и размеров верхнего третьего щёчного зуба (МЗ) у представителей двух эконов — взрослых сеголеток самцов и самок красно-серой полевки (*Craxomys rufocanus*), входящих как внутрипопуляционные группы (СФГ) в состав географически удаленных популяций вида на Южном, Среднем и Полярном Урале (Васильев и др., 2020а). Изменчивость конфигурации рисунка жевательной поверхности зуба, оцененная методами геометрической морфометрии, позволяет сравнить в популяциях разных природных зон объемы морфониш в общем морфопространстве.

Вначале кратко рассмотрим полученные результаты, характеризующие хронографическую изменчивость формы МЗ в популяции красно-серой полевки, населяющей низкогорья в Висимском природном биосферном государственном заповеднике (Средний Урал: 57°28' с.ш., 60°00' в.д.). Нами использованы музейные краниологические серии (95 экз.), собранные в летний период (июль–август) 1975 и 1977 г. Материал в 1975 г. был собран при высокой относительной численности популяции — 22.8 особей на 100 лов.-сут (благоприятные условия): самцы — 22 экз., самки — 17 экз., а в 1977 г. при низкой — 3.2 особей на 100 лов.-сут (неблагоприятные условия): самцы — 26 экз., самки — 30 экз. Изученные выборки представлены сеголетками обоих полов (ювенильные особи исключены). Фотографии МЗ выполнили с помощью фотоаппарата Canon Eos 450, установленного на микроскопе МБС-10 с разрешением 2400 dpi. На изображениях зубов с помощью программ tpsUtil и tpsDig2 (Rohlf, 2017a,b) разместили конфигурации 30 меток-ландмарков (landmarks), позволяющие характеризовать изменчивость формы жевательной поверхности зуба (рис. 25).

Суперимпозицию (superimposition) конфигураций ландмарков осуществили методом генерализованного Прокрустова анализа — GPA (Rohlf, Slice, 1990) с применением метода наименьших квадратов и вычислением прокрустовых координат (Procrustes coordinates) и относительных деформаций (Relative warps — RW), характеризующих изменчивость формы (shape) рисунка жевательной поверхности зубов. Межгрупповые различия конфигурации зубов оценивали с помощью методов дискриминантного

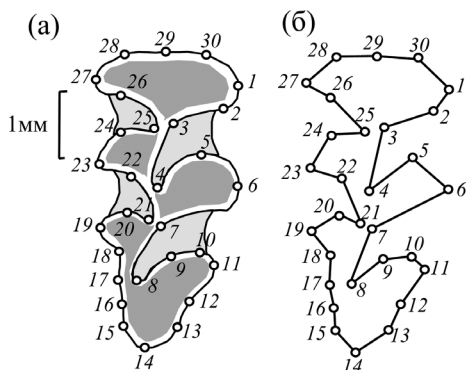


Рис. 25. Размещение меток-ландмарок (а), характеризующих изменчивость формы жевательной поверхности третьего верхнего щёчного зуба (МЗ) красно-серой полевки и каркасная (wireframe) схема (б) конфигурации ландмарок (1–30).

анализа прокрустовых координат и канонического анализа относительных деформаций. Косвенную оценку общих размеров жевательной поверхности зубов выполнили на основе использования центроидного размера (CS — centroid size), который вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра конфигурации изображения до каждой из меток (Rohlf, Slice, 1990).

Степень проявления полового диморфизма для разных показателей рассчитывали по формуле $SDM = [(Xf/Xm) - 1]100$, где Xf — среднее значение показателя у самок, а Xm — у самцов (Lovich, Gibbons, 1992). При многомерном анализе для этой цели использовали квадратируемые обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) с учетом уровней их значимости.

Для оценки внутригруппового морфоразнообразия (morphological disparity) использовали метод анализа паттерна ближайших соседних ординат (nearest neighbour point pattern analysis) в пределах групповых полигонов изменчивости (Дэвис, 1990; Hammer, 2009), построенных по значениям первых двух канонических переменных. Величина средней дистанции между ближайшими соседними ординатами $MNND$ (mean nearest neighbor distance) и ее дисперсия $VarNND$ характеризуют уровень внутригруппового морфоразнообразия, а в случае применения методов геометрической морфометрии возрастание этих показателей трактуется нами как увеличение веера морфогенетических траекторий (Васильев и др., 2018б).

Центроидные размеры зубов (CS) в объединенных выборках самцов и самок висимской популяции на Среднем Урале (табл. 3) достоверно разли-

чались ($t = 2.59; p < 0.01$). При более детальном сравнении выборок разных полов в висимской популяции (см. табл. 3) установлено, что значения CS как у самок, так и у самцов при высокой численности в 1975 г. имели тенденцию быть больше, чем в 1977 г. при низкой численности. Значимое различие при этом проявилось только у самцов ($p = 0.012$), отражая некоторое угнетение роста зверьков и соответственно их зубов в менее благоприятных условиях 1977 г. При этом как в 1975 г., так и в 1977 г. средний центроидный размер зубов самок имел тенденцию превышать таковой у самцов. Значимо этот эффект превышения CS у самок проявился в 1977 г. ($p = 0.029$). Наибольшая степень полового диморфизма по центроидным размерам (CS) наблюдалась в популяции в 1977 г. ($SDM = 4.18$).

Рассмотрим хронографическую изменчивость формы МЗ на примере самцов и самок висимской популяции на Среднем Урале. Дискриминантный анализ прокрустовых координат выборок в годы высокой и низкой численности выявил значимые (Лямбда Уилка (Wilk's Λ) = 0.233; $D^2 = 13.31$; T^2 Хотеллинга (Hotelling's T^2) = 305.82; d.f. 1,2 = 4, 90; $F = 74.02; p < 0.0001$) межгрупповые различия (рис. 26).

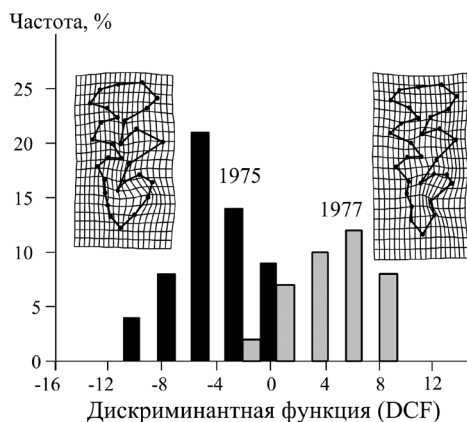


Рис. 26. Результаты дискриминантного канонического анализа прокрустовых координат формы щёчного зуба МЗ в висимской популяции красно-серой полевки в 1975 г. (высокая численность) и 1977 г. (низкая численность). Изображены каркасные сплайны (wireframe splines) конфигураций лан্ডмарков (landmarks) для минимального и максимального значений дискриминантной канонической функции (DCF).

На деформационных решётках, соответствующих наименьшему и наибольшему значениям дискриминантной функции, представлены различия

Таблица 3. Сравнение центроидных размеров *CS* (с учетом стандартных ошибок, $\pm SE$) жевательной поверхности третьего верхнего щёчного зуба (*M3*) самцов и самок в висимской популяции красно-серой полевки на Среднем Урале.

Выборки (пол, год)	Центроидный размер $\pm SE$ (число экз.)
Самцы, 1975 и 1977	857.16 \pm 6.96 (48)
Самки, 1975 и 1977	883.98 \pm 7.67 (47)
Самцы, 1975	874.76 \pm 5.27 (22)
Самки, 1975	895.46 \pm 10.07 (17)
Самцы, 1977	842.27 \pm 11.35 (26)
Самки, 1977	877.48 \pm 10.50 (30)

в конфигурациях ландмарков, характеризующих форму *M3* в разные годы. Наибольшие различия проявились в строении талона, сложность которого возросла при низкой численности (намечается четвертый выступающий угол с лингвальной стороны). Доля относительно простых морфотипов зубов *M3* формы *simplex* (два входящих и три выступающих угла с лингвальной стороны и три входящих и три выступающих угла с буккальной) значительно различается в разные годы. В 1975 г. она составила $78.95 \pm 5.40\%$, а в 1977 — $33.33 \pm 12.10\%$ ($t = 3.44$; $p < 0.001$), что хорошо согласуется с результатами дискриминантного анализа.

Существенные различия выявлены и при дискриминантном анализе формы зубов самцов и самок висимской популяции без учета года сравнения (Лямбда Уилка ($Wilk's \Lambda$) = 0.354; $D^2 = 7.12$; T^2 Хотеллинга ($Hotelling's T^2$) = 169.18; $d.f.1,2 = 4, 90$; $F = 40.92$; $p < 0.0001$). В данном случае талон *M3* самцов, как правило, имеет отчетливый третий входящий угол с лингвальной стороны зуба в отличие от большинства самок.

Наиболее интересен результат канонического анализа относительных деформаций (*RW*), характеризующих изменчивость формы рисунка щёчного зуба *M3* в аллохронных выборках экононов самцов и самок взрослых сеголеток висимской популяции (рис. 27). Значимые межгрупповые различия проявились вдоль всех трех канонических переменных. Межгрупповая дисперсия вдоль первых двух канонических осей составила 81.8%. Эллипсоиды характеризуют 95% внутригрупповой дисперсии и показывают взаимное расположение морфониш соответствующих экононов в морфопространстве в разные годы.

Из рис. 27 следует, что наиболее различны по форме *M3* экононы самцов разных лет, морфониши которых сильнее разобщены вдоль первой

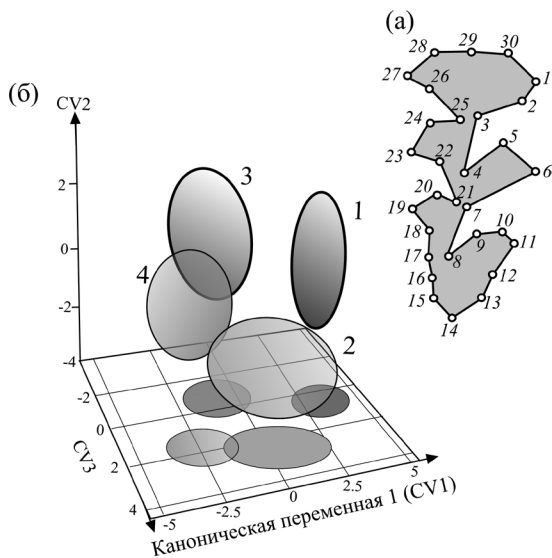


Рис. 27. Результаты канонического анализа относительных деформаций (RW) МЗ аллохронных эконтов самцов (нечетные номера выборок) и самок (четные номера) взрослых сеголотов висимской популяции *C. rufocatus* в годы высокой (1975 г. — 1, 2) и низкой (1977 г. — 3, 4) численности и соотношение их морфониш (эллипсоидов рассеивания) в 3D-морфопространстве, образованном тремя каноническими переменными (CV1–CV3).

канонической оси. На долю данной оси приходится 61.4% межгрупповой дисперсии. Морфониши аллохронных эконтов самок тоже существенно различаются по форме МЗ, но в меньшей степени, чем у самцов, поскольку их эллипсоиды изменчивости отчасти трангрессируют. Примечательно, что на разных уровнях численности в висимской популяции проявились значимые половые различия по форме МЗ: морфониши самок смещены по отношению к таковым у синхронных выборок самцов и занимают специфическую область морфопространства (см. рис. 27).

Таким образом, выявлено резкое переключение морфогенеза зуба у обоих полов при разных уровнях численности популяции, что сопровождается расхождением аллохронных морфониш одноименных эконтов. Половой диморфизм МЗ при разной численности полевков имеет разную фенотипическую выраженность. Если в 1975 г., при высокой численности, половые различия проявляются и вдоль первой канонической оси, совпадая с направлением различий в форме МЗ между годами, то в 1977 г. при

низкой численности они четко выражены вдоль второй и третьей канонической осей.

Особый интерес представляло сравнение показателей среднего внутригруппового морфологического разнообразия (*MNND*) формы МЗ самцов и самок висимской популяции в разные годы на разных уровнях численности (рис. 28).

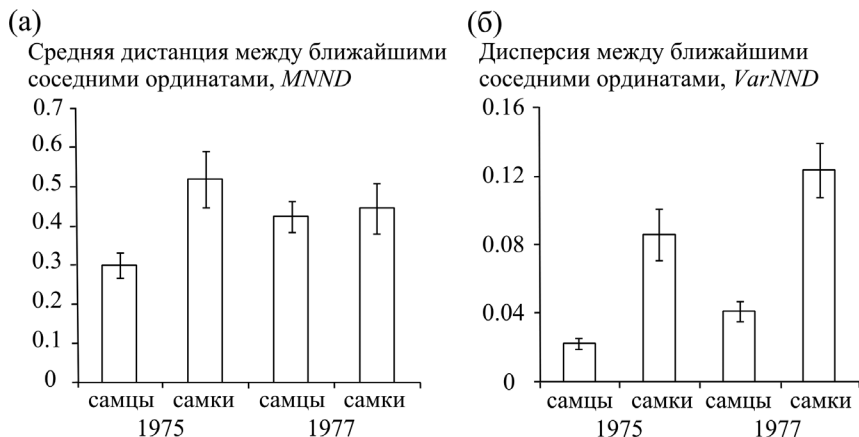


Рис. 28. Сравнение показателя среднего внутригруппового морфоразнообразия (*MNND*) и его дисперсии (*VarNND*) с учетом их стандартных ошибок ($\pm SE$) в выборках самцов и самок взрослых сеголеток висимской популяции красно-серой полевки в 1975 и 1977 гг. в морфопространстве CV1 и CV2.

Из рис. 28 следует, что в 1975 г. среднее морфоразнообразие МЗ у самцов было значимо меньше, чем у самок, и достоверно ниже по величине, чем у самцов в 1977 г. Напротив, у самок в эти годы наблюдался высокий уровень морфоразнообразия. При этом дисперсия величин ближайших дистанций между соседними ординатами (*VarNND*) у самок в оба года сравнения значимо выше, чем у самцов (1975 г.: $F = 3.84$; $d.f.1,2 = 17, 22$; $p < 0.01$; 1977 г.: $F = 3.00$, $d.f.1,2 = 30, 26$, $p < 0.01$). В итоге можно заключить, что у самцов в относительно благоприятных (судя по численности вида) условиях 1975 г. низкий уровень внутригруппового разнообразия МЗ сопровождается низкой величиной его дисперсии (*VarNND*), т.е. морфогенез зуба протекает относительно стабильно. В 1977 г. на фоне низкой численности у самцов величина *MNND* и дисперсия *VarNND* значимо возросли. Последнее косвенно свидетельствует об усилении дестабилизации морфогенеза зуба в

относительно неблагоприятных условиях развития. У самок, судя по обоим показателям, дестабилизация морфогенеза наблюдается как в 1975, так и в 1977 году.

Таким образом, судя по величинам показателя внутригруппового морфоразнообразия и его дисперсии, у представителей данного вида, биотопически приуроченного на Урале к вершинам гор и каменистым россыпям (курумам) на уровне верхней границы леса, самки по сравнению с самцами в меньшей степени адаптированы к локальным условиям таежного низкогорья (см. Васильев и др., 2020а).

Наряду с популяцией красно-серой полевки Висимского заповедника, локализованной в низкогорных таежных ландшафтах Среднего Урала мы изучали географически удаленные горные популяции на Полярном Урале (гора Красный Камень, 1975–1977 гг.) и Южном Урале (гора Ирмель, 1978–1979 гг.). Результаты сравнения были опубликованы ранее (Васильев и др., 2020а), и я не буду на них останавливаться. Однако часть информации, связанная с анализом соотношения их морфониш, была получена нами позднее при подготовке данной книги. В этой связи рассмотрим изменение значений индекса адаптивного модификационного потенциала *AMP* в трех географически удаленных популяциях красно-серой полевки на Урале (рис. 29).

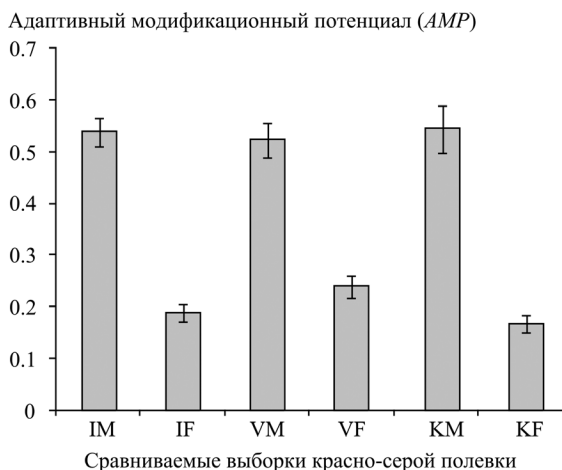


Рис. 29. Изменчивость значений индекса адаптивного модификационного потенциала *AMP* с учетом его стандартных ошибок ($\pm SE$) у самцов (М) и самок (F) трех географически удаленных популяций красно-серой полевки на Южном (I – г. Ирмель), Среднем (V – Висимский заповедник) и Полярном (К – г. Красный Камень) Урале.

На рис. 29 видно, что во всех трех популяциях величина индекса адаптивного модификационного потенциала, вычисленного для морфониш самок, значительно меньше, чем для самцов, у которых данный индекс приблизительно в 2 раза больше, чем у самок. Судя по молекулярно-генетическим оценкам (Abramson et al., 2012), этот вид, расселился из Приморья и появился на Урале сравнительно недавно (от 10 до 30 тыс. лет), причем на территории региона и дальше в европейскую часть России проникли представители лишь одной гаплогруппы С-1 гена цитохрома *b* мтДНК. Вид занял на Урале обедненные другими видами грызунов (олиговидовые) горные сообщества, где стал петрофилом, тогда как исходно обитал в равнинных заболоченных биотопах. Поэтому можно предположить, что самки могли еще не выработать за прошедшее время необходимый комплекс приспособлений к данным условиям в отличие от самцов. С этим согласуется и полученный ранее материал (Васильев и др., 2020а) по оценке стабильности развития конфигурации МЗ на основе показателя внутригруппового морфоразнообразия (*MNND*). Расхождение морфониш, характеризующих изменчивость формы зуба МЗ у представителей разных эконо в разные годы, указывает на снижение уровня трофической конкуренции самцов и самок и изменение их трофических предпочтений в годы высокой и низкой численности.

Таким образом, представители разных эконо (СФГ), которыми являются взрослые сеголетки разного пола, судя по особенностям строения зубов и проявлению полового диморфизма в их строении, а также по неодинаковой приспособленности к новой среде обитания имеют разные морфониши, а следовательно выполняют в популяции и ценозе разные экологические функции и поэтому должны иметь различающиеся экологические ниши. Быстрая перестройка морфогенеза МЗ в контрастных условиях отражает у особей обоих полов, но особенно у экона взрослых самцов, способность своевременно реализовать необходимую для данных экологических условий морфогенетическую модификацию.

По нашим представлениям, резкий переход частоты встречаемости формы зуба МЗ в популяции красно-серой полевки — от доминировавшей в 1975 г. конфигурации *simplex* к доминированию в 1977 г. вариации *typica* (по классификации, предложенной Рёригом и Бёрнером (Rörig, Börner, 1905)) соответствует модели эпигенетического переключения морфогенетической программы, ведущей к конкретной модификации строения зуба. Традиционно изменение частоты встречаемости данной конфигурации зуба у полевок многие годы рассматривалось как результат действия ведущего естественного отбора в отношении рецессивной «мутации» *simplex* зуба МЗ на примере обыкновенной полевки *Microtus arvalis* по К. Циммерману

(Zimmerman, 1935). Данный факт важен для палеонтологов и стратиграфов, поскольку исследователи ориентируются на анализ формы жевательной поверхности щёчных зубов грызунов (Агаджанян, 1972) и не предполагают возможности ежегодных модификационных перестроек формы их жевательной поверхности в разных экологических условиях.

Далее рассмотрим ценотическую модель морфониши на примере четырех видов таксоцена землероек-бурозубок рода *Sorex*: *isodon* – равнозубая, *araneus* – обыкновенная, *caecutiens* – средняя и *minutus* – малая. Сравнивали выборки близких по возрасту сеголеток. Сравнивали изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти (как органа, связанного с трофическими предпочтениями и возможностями землероек) у представителей трех географически удаленных локальных таксоценов: 1 – иремельский (гора Иремель, Республика Башкортостан, Южный Урал); 2 – висимский (Висимский заповедник, Свердловская область, Средний Урал); 3 – сосьвинский (заповедник «Малая Сосьва», Ханты-Мансийский автономный округ (ХМАО), Северное Зауралье). Соотношение относительного обилия ценопопуляций четырех сравниваемых видов по трем регионам Урала представлено на рис. 30.

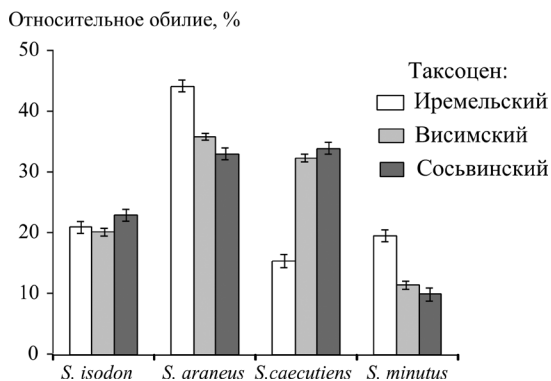


Рис. 30. Соотношение относительного обилия (%) с учетом стандартных ошибок ($\pm SE$) в локальных синтопных ценопопуляциях землероек-бурозубок рода *Sorex* (*araneus*, *caecutiens*, *isodon*, *minutus*) в трех региональных таксоценозах: иремельском (г. Иремель, Южный Урал); висимском (Висимский заповедник, Средний Урал) и сосьвинском (заповедник «Малая Сосьва», Северное Зауралье).

Видно, что на Южном Урале в горах Башкортостана численно преобладает обыкновенная бурозубка (*S. araneus*), но на Среднем Урале и в Северном Зауралье этот вид становится кодоминантом средней бурозубки

(*S. caecutiens*). Относительно невысокая численность в таксоцене бурозубок наблюдалась во всех трех регионах у малой (*S. minutus*) и равнозубой (*S. isodon*) бурозубок.

По нашей просьбе цифровые фотографии нижнечелюстных ветвей землероек при фиксированном стандартном разрешении (Vasil'ev et al., 2015) выполнены на планшетном сканере Т.П. Коуровой. Для описания изменчивости формы мандибул использовали 20 ландмарков (рис. 31а), размещенных на лингвальной стороне нижнечелюстной ветви. Половые различия по форме и размерам мандибул не были выявлены, поэтому выборки были объединены по полу. В отличие от предыдущего сравнения, проведенного на красно-серой полевке, в данном случае анализировали не эконы, а ценопопуляции. По значениям прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти, затем был выполнен канонический анализ.

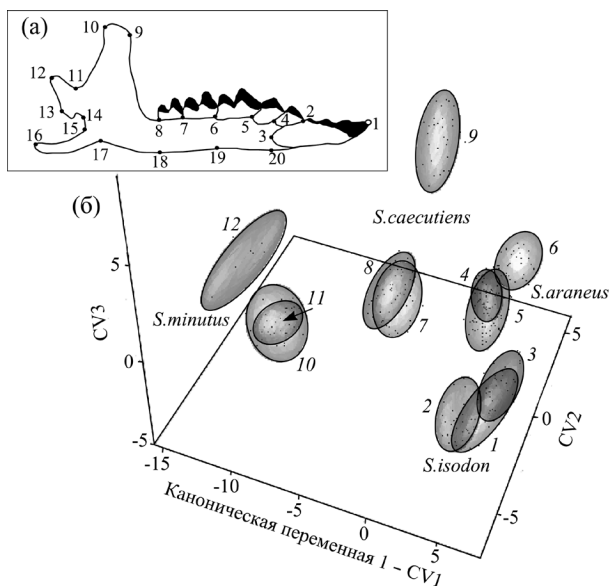


Рис. 31. Размещение меток-ландмарков (1–20) на лингвальной стороне нижней челюсти обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (а) и результаты канонического анализа прокрустовых координат (б), характеризующие эллипсоиды изменчивости формы нижней челюсти и соотношение морфониш ценопопуляций симпатрических видов землероек рода *Sorex*: *isodon* (1–3), *araneus* (4–6), *caecutiens* (7–9) и *minutus* (10–12) трех локальных географически удаленных таксоценов: иремельского, Южный Урал (1, 4, 7, 10), висимского, Средний Урал (2, 5, 8, 11) и сосвинского, Северное Зауралье (3, 6, 9, 12).

На основе процедуры случайного выбора объектов с выбыванием для дальнейшего анализа использованы фиксированные по числу наблюдений выборки (по 15 экз.) оцифрованных изображений нижнечелюстных ветвей каждого вида. На рис. 316 видно, что эллипсоиды рассеивания ординат, представляющие 95% изменчивости и характеризующие морфониши соответствующих ценопопуляций землероек разных видов, расположены на некотором удалении друг от друга, тогда как большинство географически разобщенных выборок каждого вида группируются в одной определенной области морфопространства. Морфониши северных выборок каждого вида смещены в морфопространстве в несколько большей степени, чем южно- и среднеуральские. Наиболее удален по сравнению с другими видами эллипсоид северной выборки средней бурозубки (*S. caecutiens*). Последнее означает, что потребовалось существенно изменить морфогенез вида, а соответственно и его ЭН для возможности обитать в Северном Зауралье.

Расчет объемов реализованных морфониш Vch позволил оценить их как у отдельных ценопопуляций — рПМ, так и у каждого из трех таксоценов — рЦМ: общий объем морфопространства равен $Vch_{rr} = 1240.61 \pm 12.89$; наименьший объем ЦМ имеет висимский таксоцен, локализованный на Среднем Урале ($Vch_{rc} = 332.27 \pm 4.71$), а наибольший — северный сосьвинский ($Vch_{rc} = 810.84 \pm 10.27$). Морфониша южного иремельского таксоцена, обитающего в горном ландшафте Южного Урала, занимает промежуточный по величине объем ($Vch_{rc} = 423.71 \pm 6.08$). Значимость различий между объемами морфониш всех сравниваемых таксоценов подтверждена результатами однофакторного дисперсионного анализа ($p < 0.0001$) и апостериорного парного Q-теста Тьюки. Размер эффекта (effect size) по Коэну при этом соответствует очень высокому уровню ($\omega^2 = 0.993$), что указывает на значительные различия в объемах морфониш между таксоценами. Исходя из величины rc -морфониш можно заключить, что наиболее благоприятными для морфогенеза видовых компонентов являются экологические условия висимского таксоцена, а неблагоприятными — сосьвинского.

Тем не менее морфогенетическая реакция разных видов локальных таксоценов на местные экологические условия неодинакова (табл. 4). У малой бурозубки *S. minutus* объем rp -морфониши (Vch_{rp}) в южном иремельском и северном сосьвинском таксоценах больше по сравнению с другими видами, но в висимском таксоцене наименьший. Следовательно, наиболее благоприятными для данного вида являются условия таежных низкогорий Среднего Урала. Об этом также свидетельствуют и величины индексов AMP и RMO (см. табл. 4). В южном и северном таксоценах RMO принимает даже отрицательные значения, а в среднеуральском максимален по сравнению с

другими видами ($RMO = 1.530 \pm 0.021$). При этом следует обратить внимание на то, что коэффициент перекрыwania ниши MOC у этого вида здесь минимален, как и в других таксоценах, т.е. малая бурозубка, по-видимому, не испытывает давления конкуренции (главным образом трофической) со стороны других синтопных видов.

Таблица 4. Индексы соотношения морфониши (с учетом стандартных ошибок $\pm SE$) ценопопуляций четырех видов землероек рода *Sorex* в южно-уральском (иремельском), среднеуральском (висимском) и североуральском (сосьвинском) таксоценах.

Таксоцен: вид	Vch	IVM	AMP	RMO	MOC
Иремельский:	423.71 \pm 6.08	8.484 \pm 0.127	0.661 \pm 0.005	1.191 \pm 0.011	1.091 \pm 0.071
<i>S. isodon</i>	6.02 \pm 0.17	0.502 \pm 0.014	0.875 \pm 0.004	1.154 \pm 0.030	1.006 \pm 0.008
<i>S. araneus</i>	2.04 \pm 0.08	0.170 \pm 0.006	0.957 \pm 0.002	1.713 \pm 0.013	1.225 \pm 0.003
<i>S. caecutiens</i>	3.20 \pm 0.11	0.267 \pm 0.009	0.933 \pm 0.002	1.552 \pm 0.015	1.470 \pm 0.001
<i>S. minutus</i>	16.62 \pm 0.65	1.385 \pm 0.055	0.654 \pm 0.014	-0.317 \pm 0.061	0.596 \pm 0.009
Висимский:	332.27 \pm 4.71	6.669 \pm 0.098	0.734 \pm 0.005	1.364 \pm 0.009	1.378 \pm 0.075
<i>S. isodon</i>	5.52 \pm 0.16	0.460 \pm 0.013	0.853 \pm 0.004	1.227 \pm 0.022	0.886 \pm 0.010
<i>S. araneus</i>	4.37 \pm 0.17	0.364 \pm 0.014	0.883 \pm 0.004	1.387 \pm 0.026	1.251 \pm 0.040
<i>S. caecutiens</i>	4.51 \pm 0.14	0.376 \pm 0.012	0.880 \pm 0.004	1.369 \pm 0.020	1.483 \pm 0.001
<i>S. minutus</i>	3.34 \pm 0.13	0.279 \pm 0.011	0.911 \pm 0.004	1.530 \pm 0.021	0.796 \pm 0.005
Сосьвинский:	810.84 \pm 10.27	16.325 \pm 0.214	0.349 \pm 0.005	0.444 \pm 0.013	0.532 \pm 0.091
<i>S. isodon</i>	5.38 \pm 0.27	0.448 \pm 0.023	0.923 \pm 0.004	1.244 \pm 0.044	0.872 \pm 0.006
<i>S. araneus</i>	6.76 \pm 0.13	0.563 \pm 0.011	0.903 \pm 0.002	1.051 \pm 0.027	1.092 \pm 0.008
<i>S. caecutiens</i>	13.26 \pm 0.90	1.105 \pm 0.075	0.810 \pm 0.013	0.160 \pm 0.105	1.128 \pm 0.007
<i>S. minutus</i>	14.81 \pm 0.63	1.234 \pm 0.052	0.787 \pm 0.009	-0.068 \pm 0.072	0.194 \pm 0.011

Равнозубая бурозубка *S. isodon* в южно-уральском и среднеуральском таксоценах, по-видимому, в большей степени, чем обыкновенная и средняя, испытывает морфогенетический стресс, поскольку объем rp -морфониш у нее больше, чем в ценопопуляциях этих видов. Судя по величине MOC (см. табл. 4), вид, вероятно, не испытывает сильного влияния конкуренции со стороны других видов ни в одном таксоцене. Наиболее благоприятными условиями для его развития, судя по величинам Vch_{rp} и индекса RMO , являются увлажненные ландшафты, в которых обитает северный сосьвинский таксоцен землероек (см. табл. 4).

Обыкновенная бурозубка *S. araneus* в южном иремельском таксоцене по классификации В. Тишлера (Tischler, 1949) – вид-доминант, но на Сред-

нем Урале и в Северном Зауралье вид по доле присутствия в сообществе сближается со средней бурозубкой, становясь с ней видом-кододоминантом в висимском и сосьвинском таксоценах. Поэтому можно предположить, что эти виды должны в той или иной степени конкурировать друг с другом. Однако, судя по величине *МОС*, некоторая конкуренция между видами возможна только в иремельском таксоцене, где у обоих видов этот коэффициент относительно высок. В двух других таксоценах значение *МОС* у обыкновенной бурозубки снижается, но остается высоким у средней бурозубки (см. табл. 4). По величинам индекса *РМО* можно заключить, что этот показатель выше у обыкновенной бурозубки в южно-уральском и средне-уральском таксоценах, а на севере уступает по величине только равнозубой бурозубке. Сходная картина проявляется и по индексу адаптивного модификационного потенциала (*АМР*). Следовательно обыкновенная бурозубка толерантна ко всем трем вариантам экологических условий, а ее ценопопуляции не испытывают существенного стресса в процессе развития во всех трех локалитетах. Тем не менее условия обитания в южном (иремельском) таксоцене наиболее благоприятны именно для *S. araneus* (см. табл. 4).

Средняя бурозубка *S. caecutiens*, судя по величине *МОС*, испытывает влияние конкуренции со стороны других видов во всех трех таксоценах. Ее доля в сообществе увеличивается к северу, но в условиях Северного Зауралья стресс морфогенеза у вида при этом резко возрастает, о чем в условиях севера свидетельствуют значительное увеличение объема *np*-морфониши вида и уменьшение индекса оптимальности реализованной морфониши (*РМО*). Если судить по величинам индекса *РМО*, на Среднем Урале условия были наиболее благоприятными ($РМО > 1.0$) для развития всех четырех видов землероек. При сравнении данного индекса между таксоценами в целом именно висимский таксоцен в условиях Среднего Урала характеризуется его самым высоким значением (1.364 ± 0.009). Здесь же в целом для таксоцена характерна и самая высокая величина индекса адаптивного модификационного потенциала ($АМР = 0.734 \pm 0.005$). Напротив, в условиях Северного Зауралья виды таксоцена несомненно испытывают морфогенетический стресс, и сосьвинский таксоцен имеет очень низкие значения индексов *РМО* (0.444 ± 0.013) и *АМР* (0.349 ± 0.005). К наиболее экологически уязвимым видам в этом таксоцене следует отнести малую и среднюю бурозубок (см. табл. 4).

В заключение оценим те же данные, но уже в целом для отдельных видов, используя их обобщенные *s*-морфониши и объединяя выборки разных локалитетов в единые совокупности (табл. 5, рис. 32). При этом появляется возможность оценить индекс эволюбельности видов — *Еvb_r*.

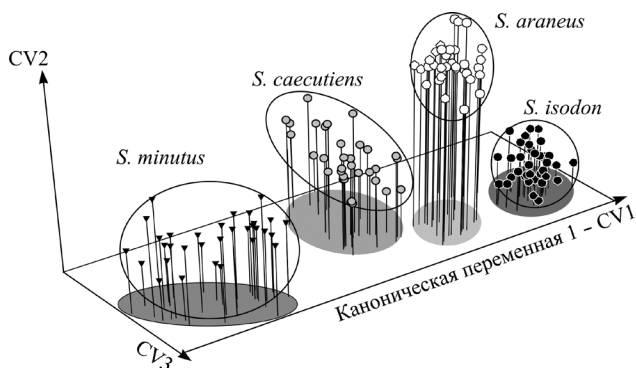


Рис. 32. Соотношение эллипсоидов рассеивания, характеризующих морфониши по форме нижней челюсти представителей четырех видов землероек рода *Sorex* в общем морфопространстве, образованном первыми тремя каноническими переменными (CV1–CV3).

Таблица 5. Индексы соотношения s-морфониши (с учетом стандартных ошибок $\pm SE$) четырех видов землероек рода *Sorex* по объединенным выборкам Урала и Зауралья.

Вид	<i>Vch</i>	<i>AMP</i>	<i>Evb₁</i>	<i>RMO</i>	<i>MOC</i>
<i>S. isodon</i>	25.18 \pm 0.35	0.922 \pm 0.001	0.945 \pm 0.001	1.510 \pm 0.007	0.846 \pm 0.003
<i>S. araneus</i>	35.94 \pm 0.53	0.887 \pm 0.002	0.920 \pm 0.001	1.288 \pm 0.010	1.159 \pm 0.006
<i>S. caecutiens</i>	66.50 \pm 0.68	0.791 \pm 0.002	0.852 \pm 0.002	0.678 \pm 0.014	1.847 \pm 0.002
<i>S. minutus</i>	75.40 \pm 0.89	0.766 \pm 0.003	0.835 \pm 0.002	0.524 \pm 0.015	0.707 \pm 0.002

Из табл. 5 следует, что наименьшие объемы s-морфониш, характеризующие нормальное протекание морфогенеза, характерна для двух видов землероек — равнозубой и обыкновенной бурозубок. Их морфониши приблизительно в 2 раза меньше, чем у двух других видов — средней и малой бурозубок. Устойчивость развития обусловлена возможностью осуществления нормальной регуляции в пределах адаптивной нормы (по И.И. Шмальгаузену). Поэтому неудивительно, что у равнозубой и обыкновенной бурозубок средние значения индексов адаптивного модификационного потенциала (*AMP*) и оптимальности реализованной морфониши (*RMO*) высокие. Формально наибольшие значения этих индексов имеет равнозубая бурозубка. На Урале и в Северном Зауралье у нее наблюдается наибольший индекс эволвабилности, т.е. потенциальной способности к эволюционным перестройкам морфогенеза. Поскольку близкие значения индексов по отно-

шению к равнозубой бурозубке имеет обыкновенная, можно полагать, что оба вида в целом хорошо адаптированы к комплексу локальных природных условий. Тем не менее величина коэффициента перекрывания морфониши (*МОС*) у равнозубой бурозубки значительно меньше, чем у обыкновенной (см. табл. 5), т.е. она не испытывает сильной конкуренции со стороны других видов. Поэтому следует осторожно полагать, что у равнозубой бурозубки при изменении климатических условий в регионе в направлении усиления уровня влажности и понижения годовой температуры будет значительно больше шансов осуществить адаптивную перестройку морфогенеза, чем у обыкновенной.

В свою очередь *S. araneus* при общем повышении годовых температур и умеренной влажности, учитывая высокие для вида средние значения индексов *AMP*, *РМО* и *Еvb_p*, также будет, по-видимому, способна к быстрым эволюционным перестройкам развития при изменении условий среды. Коэффициент перекрывания морфониши (*МОС*) у этого вида близок к 1.0, т.е. он также не испытывает влияния сильной конкуренции со стороны других видовых компонентов таксоцена. Поэтому жесткая регуляция со стороны ближайшего его окружения в сообществе, а это средняя и в меньшей мере малая бурозубки (Шварц и др., 1992), ему не грозит (если опираться на следствия, вытекающие из правила Хатчинсона о соотношении размеров близких симпатрических видов, см. выше).

Наиболее сложная ситуация наблюдается в регионе у средней бурозубки, которая подвержена самому высокому потенциальному давлению конкуренции со стороны комплекса других видов таксоцена (см. значения *МОС* в табл. 5). Общий средний объем морфониши у вида значительно больше, чем у равнозубой и обыкновенной бурозубок, что указывает на общее стрессирование процесса развития и нестабильность протекания морфогенеза средней бурозубки в регионе. Это не удивительно, поскольку средняя бурозубка заселила районы Северной Европы, Западную и Восточную Сибирь, тогда как ни обыкновенная, ни малая бурозубки не продвинулись далеко на восток и на большей части ареалов являются симпатрическими (рис. 33).

Вероятно, в целом *S. caecutiens* как вид адаптирована к несколько иным условиям, чем те, в которых она обитает на Урале. Поскольку индексы *AMP*, *РМО* и *Еvb_p* у нее невысоки, а *МОС* указывает на сильную потенциальную конкуренцию со стороны других видов таксоцена, нельзя ожидать, что вид будет способен устойчиво существовать во всех частях региона при резком изменении условий среды. Интересно отметить, что северная выборка средней бурозубки значительно отличается от обеих более южных по форме

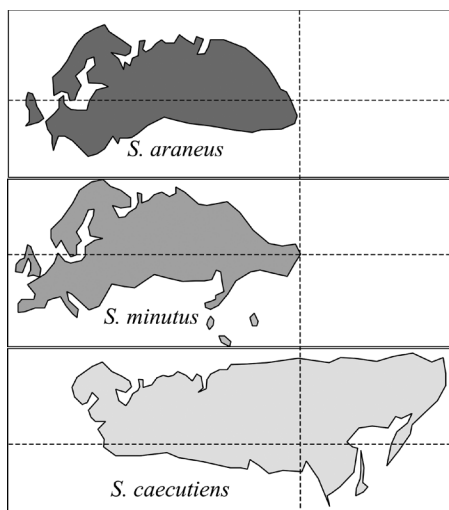


Рис. 33. Сравнение взаимного расположения ареалов трех видов рода *Sorex*: *araneus*, *minutus* и *caecutiens* (горизонтальная и вертикальная сопровождающие штриховые линии позволяют географически совместить ареалы).

нижней челюсти. Северные популяции вида вынуждены были значительно изменить морфогенез мандибул, что позволило изменить трофическую нишу и сохраниться в составе сосвинского таксоцена. Вероятно, поэтому и ее численность в Северном Зауралье существенно не уменьшилась. В современных условиях адаптивный потенциал вида на Урале, и особенно в Северном Зауралье, невысок по сравнению с другими видами.

Как следует из полученных величин индексов (см. табл. 5) и «правила Хатчинсона», малая бурозубка практически не подвержена давлению конкуренции со стороны других видов таксоцена. В то же время во многих частях региона она испытывает стрессирование процесса развития, и в большинстве горных ландшафтов Урала, за исключением низкогорий Среднего Урала, условия для вида малоблагоприятны. Вероятно, это в основном и обуславливает его относительно низкую численность в большинстве локалитетов. К умеренным и семиаридным условиям западных равнинных ландшафтов скорее всего тяготеет *S. minutus*, где встречается чаще с обыкновенной и реже с равнозубой бурозубками (Шварц и др., 1992). При резком изменении климатических условий в направлении общего похолодания вид может сократить численность и исчезнуть во многих частях Уральского региона, особенно в горных районах. Напротив, при повышении температуры,

благодаря комплементарности симпатрическому виду — обыкновенной бурозубке (см. рис. 33), малая бурозубка может повысить численность и расширить присутствие в горных и северных частях региона.

Таким образом, анализ морфониш землероек от уровня локальных ценопопуляций и таксоценов до отдельно взятых видов позволяет оценить степень их экологической уязвимости в разных ландшафтах региона и в целом очертить вероятные сценарии изменения состава сообществ, опираясь на протекание морфогенетических процессов в разных экологических условиях. Данный подход напоминает ранее предложенный С.В. Мейеном (1984, 1988) способ процессуальной реконструкции и позволяет сформулировать гипотезы о возможности дальнейшего устойчивого функционирования и сохранения данного таксоцена землероек рода *Sorex* на Урале и в Северном Зауралье.

В заключение рассмотрим еще одну ценогическую модель морфониши на примере ценопопуляций пяти видов белянок (Lepidoptera: Pieridae), отловленных в агроценозе в течение двух летних сезонов (2010–2011 гг.) на севере Южного Урала (пос. Метлино, Челябинская обл.). Напомним, что 2010 г. на Южном Урале был засушливым с высокими среднемесячными температурами в летние месяцы и низким уровнем осадков, а 2011 г. был близок к климатической норме. Оцифрованный материал по передним крыльям видов любезно предоставлен для дополнительного исследования к.б.н. А.О. Шкурихиным и к.б.н. Т.С. Ослиной. Заметим, что элементарные выборки самцов и самок разных лет (у поливольгинных видов принадлежащие еще и к разным сезонным генерациям) соответствуют эконам в составе ценопопуляций симпатрических видов белянок. Детальный анализ материала на уровне эконов весьма трудоемок, но вполне реален. При этом видовые морфологические различия по конфигурации крыльев у белянок существенно превышают половые, сезонные (межгенерационные) и межгодовые (Шкурихин, 2012; Шкурихин, Ослина, 2015). Поскольку для нас важно было установить, возможно ли при ценогическом анализе видов пренебречь половыми и межгодовыми различиями, представляло интерес получить предварительную оценку соотношения компонент межгрупповой изменчивости, обусловленной видом, полом и годом.

Изменчивость формы передних крыльев оценивали по конфигурации 19 ланцетов, расставленных в гомологичных узлах крыловых жилок (Шкурихин, 2012; Ослина, 2014, 2015; Шкурихин, Ослина, 2015). Первоначально были произвольно сформированы равные по объему выборки по 50 экз. для каждой СФГ — выборки конкретного вида определенного пола и года сравнения. Затем для оценки возможности объединения выборок самцов и самок разных лет в ценопопуляционные выборки каждого вида

выполнили канонический анализ по прокрустовым координатам, характеризующим форму переднего крыла.

Далее по значениям 9 первых канонических переменных (CV1–CV9) выполнили непараметрический многомерный двухфакторный дисперсионный анализ (Two-Way NPMANOVA) по факторам «Вид – S», «Пол – X» (с учетом их взаимодействия «(S x X)») на основе применения перестановочного ресэмплингового тестирования (табл. 6).

Таблица 6. Двухфакторный непараметрический многомерный дисперсионный анализ (Two-Way NPMANOVA) значений канонических переменных, характеризующих межгрупповые видовые (S) и половые (X) различия формы переднего крыла в ценопопуляциях пяти симпатрических видов бабочек (Lepidoptera: Pieridae).

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат	F	Уровень значимости (p)
Вид (S)	69401.0	4	17350.0	1927,8	0.0001
Пол (X)	2261,9	1	2261,9	251,32	0.0001
Взаимодействие (S x X)	1251,8	4	313,0	34,78	0.0001
Остаточная	8910.0	990	9		
Общая	81824,7	999			

В результате двухфакторного NPMANOVA установлено, что влияние факторов «вид» и «пол», а также их взаимодействия по совокупности канонических переменных оказывается статистически высоко значимым (см. табл. 6). Однако судя по соотношению сумм квадратов, величина межгрупповых различий, связанных с фактором «вид», составила 84.8% от общей дисперсии, доля различий, обусловленных полом – 2.8%, а за счет взаимодействия этих факторов – 1.5%. При этом остаточная дисперсия характеризовала 10.9%. Таким образом, несмотря на высокую устойчивость и значимость половых различий, абсолютная величина этой компоненты межгрупповой дисперсии крайне мала по сравнению с межвидовой компонентой. Еще меньше компонента дисперсии, обусловленной взаимодействием факторов. Аналогичные результаты были получены в результате такого же анализа данных по факторам «вид» и «год» (с учетом взаимодействия факторов). По всем факторам и их взаимодействию выявлены значимые вклады, однако доли компоненты межгодовых различий и взаимодействия факторов были меньше и составили соответственно 0.25% и 0.35% от общей дисперсии. В свою очередь доля видовых различий составила 88.21%,

а остаточной дисперсии — 11.19%. Поэтому возможность объединения выборок самцов и самок, добытых в разные годы, в общие ценопопуляционные выборки является вполне обоснованной при дальнейшем таксоценологическом сравнении видовых выборок.

Для дальнейшего ценологического анализа материал был реорганизован: выборки самцов и самок разных лет были объединены в общие массивы по каждому виду. Затем на основе процедуры случайного выбора объектов с выбыванием для дальнейшего анализа использованы фиксированные по числу наблюдений выборки (по 150 экз.) оцифрованных изображений передних крыльев имаго каждого вида. Далее провели канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы передних крыльев, для объединенных массивов данных всех пяти видов. На рис. 34 видно, что эллипсоиды рассеивания ординат, представляющие 95% изменчивости и характеризующие морфониши соответствующих ценопопуляций бабочек, расположены на разном удалении друг от друга.

Для определения устойчивости оценок степени взаимной удаленности видовых морфониш в морфопространстве между видовыми выборками чешуекрылых были многократно ($n = 149$) вычислены квадратированные обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) по бутстрепированным сери-

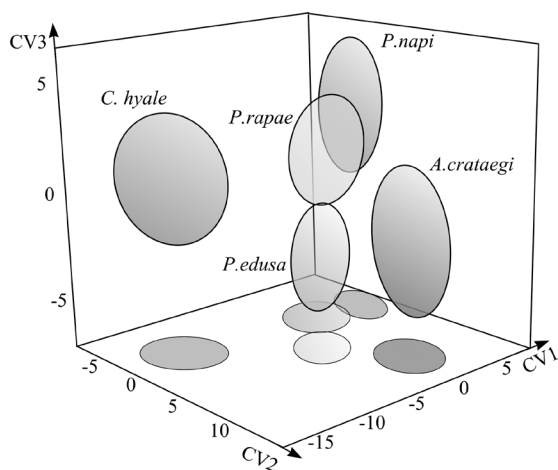


Рис. 34 Размещение морфониш в виде эллипсоидов рассеивания ординат, характеризующих изменчивость формы передних крыльев имаго ценопопуляций пяти симпатрических видов бабочек (Lepidoptera: Pieridae) в общем ценологическом морфопространстве вдоль первых трех канонических переменных (CV1–CV3).

ям выборок, затем все полученные результирующие матрицы дистанций были усреднены, а для значений D^2 в каждой ячейке усредненной матрицы вычислены стандартные ошибки ($\pm SE$). Параллельно по многократно вычисленным значениям усредненной меры уникальности (MMU – mean measure of uniqueness) выборок также были вычислены их средние величины и стандартные ошибки (табл. 7). Из приведенных в таблице значений D^2 видно, что центроид *Pontia edusa* устойчиво занимает в данном морфопространстве центральное положение и, поэтому, имеет наименьшую величину меры средней уникальности по сравнению с другими видами ($MMU = 122.12 \pm 0.25$), приближаясь к центроидам *Pieris rapae* и *P. napi* (см. рис. 36). Последнее косвенно указывает на то, что *Pontia edusa* при отсутствии у нее жесткой трофической специализации имаго может проявлять себя потенциальным конкурентом относительно ближайших к нему видов *Pieris*. В дальнейшем эти данные были использованы для вычисления коэффициентов перекрытия морфониш ($МОС$) сравниваемых видов (табл. 7).

Таблица 7. Средние обобщенные расстояния Махаланобиса D^2 (с учетом стандартных ошибок $\pm SE$), полученные в серии 149 повторных реплик процедуры бутстреп-анализа между выборками из ценопопуляций пяти симпатрических видов бабочек (*Lepidoptera: Pieridae*) Южного Урала и усредненная мера их уникальности ($MMU \pm SE$)

Вид	<i>C. hyale</i>	<i>P. rapae</i>	<i>P. napi</i>	<i>P. edusa</i>	MMU
<i>Aporia crataegi</i>	291.19 \pm 0.74	177.04 \pm 0.47	157.16 \pm 0.55	170.19 \pm 0.52	198.89 \pm 0.47
<i>Colias hyale</i>	–	250.81 \pm 0.87	284.79 \pm 0.53	243.58 \pm 0.66	267.59 \pm 0.59
<i>Pieris rapae</i>		–	63.42 \pm 0.15	49.97 \pm 0.13	135.31 \pm 0.29
<i>Pieris napi</i>			–	24.73 \pm 0.07	132.52 \pm 0.24
<i>Pontia edusa</i>				–	122.12 \pm 0.25
Среднее					171.29 \pm 0.34

Морфониши *Colias hyale* и *Aporia crataegi* смещены в морфопространстве (см. рис. 36) относительно морфониш трех других более близких в таксономическом и экологическом отношениях видов: *Pieris napi*, *P. rapae* и *Pontia edusa*. Поскольку материал был собран за летние периоды двух смежных лет и общий объем выборок передних крыльев бабочек велик, можно полагать, что каждый эллипсоид отражает изменчивость формы объектов, близкую к максимально возможной. Видно, что морфониши ценопопуляций всех видов практически не перекрываются в общем морфопространстве (см. рис. 34).

Косвенно это обстоятельство может указывать также на различие их топических и трофических ниш. Как уже отмечалось выше, наиболее близки в морфопространстве морфониши представителей двух родов *Pieris* и *Pontia*, что, очевидно, отражает и определенное сходство их экологических ниш. В последнем трудно сомневаться, поскольку жизненные циклы, время вылета сезонных генераций, кормовые растения гусениц и биотопическая приуроченность этих поливольбтинных видов во многом сходны (Шкурихин, 2012). Отметим, что кормовые растения имаго сходны у всех этих видов.

Расчет объемов реализованных морфониш Vch выполнен как для отдельных ценопопуляций — рПМ, так и для всего данного фрагмента сообщества — рЦМ из пяти видов. Наибольшие объемы морфониш ценопопуляций ($Vch_{рп}$) выявлены у *C. hyale* и *A. crataegi* (соответственно 81.41 ± 0.58 и 74.66 ± 0.77), а наименьшие — у *P. rapae* и *P. edusa* (40.34 ± 0.48 и 38.45 ± 0.50). Промежуточное положение по этому показателю занимает *P. napi* (54.34 ± 0.60). Поэтому предварительно можно заключить, что наименее стабильно в годы сбора коллекционного материала протекало развитие имаго *C. hyale* и *A. crataegi*.

Значение показателя *AMP* было самым низким у *C. hyale* и наиболее высоким у *P. edusa* (табл. 8). Примечательно, что объем незанятого ординатами морфопространства сообщества составил в данном случае около 75% от общего. Индекс эволюбельности *Evb* наиболее высок у представителей родов *Pontia* и *Pieris*.

Судя по величинам индекса оптимальности реализованных морфониш *RMO*, сезонные условия в годы сбора материала на Южном Урале (2010–2011) были наиболее благоприятными ($RMO > 1$) для индивидуального развития имаго двух видов — *P. edusa* и *P. rapae*, а также пригодными ($RMO = 1$) для нормального развития *P. napi*, но для *C. hyale* и *A. crataegi* они оказались неблагоприятными ($RMO < 1$). В данной группе видов, как и ожидалось, коэффициент перекрытия морфониш (*MOC*) имеет низкое значение у *A. crataegi* и минимален у *C. hyale*. Оба этих вида имеют иную экологическую специализацию, чем представители *Pieris* и *Pontia*, и не испытывают с их стороны давления конкуренции за топическую и трофическую ниши. Наибольшее значение *MOC* выявлено у *P. edusa*, что косвенно указывает на наибольший уровень конкуренции ценопопуляций данного вида с представителями рода *Pieris*. По данным П.Ю. Горбунова и О.Э. Костерина (Gorbunov, Kosterin, 2003), основной ареал *Pontia edusa* расположен южнее, поэтому вид не является постоянным компонентом локального сообщества и, по-видимому, лишь формирует северные форпостные популяции, которые могут быть временными, т.е. их население может возобновляться

Таблица 8. Сравнение объемов и индексов морфониши с учетом величин стандартных ошибок ($\pm SE$) у ценопопуляций пяти симпатрических видов дневных чешуекрылых на севере Южного Урала.

Вид	Объем морфониши (Vch)	Адаптивный модификационный потенциал (AMP)	Индекс оптимальности реализованной морфониши (RMO)	Индекс эволабильности (Evb_1)	Коэффициент перекрытия морфониши (MOC)
<i>A. crataegi</i>	74.66 \pm 0.77	0.773 \pm 0.002	0.650 \pm 0.013	0.818 \pm 0.002	0.861 \pm 0.011
<i>C. hyale</i>	81.41 \pm 0.58	0.767 \pm 0.002	0.615 \pm 0.010	0.813 \pm 0.002	0.640 \pm 0.014
<i>P. napi</i>	54.34 \pm 0.60	0.848 \pm 0.002	1.098 \pm 0.010	0.878 \pm 0.002	1.293 \pm 0.012
<i>P. rapae</i>	40.34 \pm 0.48	0.887 \pm 0.001	*1.327 \pm 0.008	0.909 \pm 0.001	1.266 \pm 0.011
<i>P. edusa</i>	38.45 \pm 0.50	0.892 \pm 0.001	*1.360 \pm 0.009	0.914 \pm 0.001	1.403 \pm 0.009

Примечание: После процедуры рарефикации число объектов в выборках для каждого вида фиксировано ($n = 150$); * — локальные условия наиболее благоприятны для развития данного вида (по значению RMO).

за счет повторных прилетов и расселения имаго с юга. Иногда вид, вероятно, способен переносить условия местной зимовки, сохраняя аборигенную часть населения форпостных популяций. Поэтому предположительно *Pontia edusa* является относительно недавним для изучаемой территории Зауралья видом, пытающимся встроиться в локальное сообщество дневных чешуекрылых за пределами северной границы своего ареала. Я не считаю эту версию окончательной, поскольку исследования популяционной экологии и распространения *Pontia edusa* в Южном Зауралье продолжают и позволят прояснить вопрос о том, считать ли вид постоянным или только факультативным членом данного сообщества дневных чешуекрылых. Судя по соотношению морфониш видов в морфопространстве, весьма вероятно потенциально высокая степень эксплуатационной (на стадии гусеницы) или интерференционной (при территориальном распределении имаго) конкуренции *Pontia edusa* с обоими представителями рода *Pieris*, что может быть связано с его вероятно недавним проникновением в данное сообщество чешуекрылых.

Таким образом, используя концепцию морфониши применительно к разным модельным ситуациям, можно получить возможность количественно оценить и проверить как популяционно-экологические, так и эволюционно-экологические гипотезы, исходя из соотношения реализованных и потенциальных пределов фенотипической пластичности особей, эонов, ценопопуляций и таксоценов в морфопространстве.

Глава 10

Микро-, мезо- и макроэволюционные процессы и роль в них эконев как популяционно- ценотических структурно-функциональных групп

Как уже отмечалось выше (см. глава 4), экон, предложенный Г. Хитуолом (Heatwole, 1989), представляет собой элементарную популяционно-ценотическую структуру — часть особей ценопопуляции, характеризующихся специфичным фенотипом (Озерский, 2010б, 2015). Представители эконев выполняют бинарную функцию: с одной стороны являются определенной структурно-функциональной группой (СФГ) в составе ценопопуляции, а с другой, выполняют специфичную ценотическую функцию данного вида, входя как его структурно-функциональный элемент в состав локального многовидового сообщества. Другими словами, экон одновременно, причем в реальном масштабе времени, является и частью ценопопуляции, и частью сообщества. Поэтому представляет интерес теоретически рассмотреть его роль в микро-, мезо- и макроэволюционных процессах, которые касаются внутривидового и надвидового масштабов эволюционных явлений.

Хорошо понятно, что проблема соотношения микро- и макроэволюции далека от своего решения и широко обсуждается с начала появления этих представлений. В той или иной степени их обсуждение длится уже целый век и зависит от эволюционной платформы — теоретической основы эволюционных представлений, на которой стоят стороны многолетней дискуссии. С этими понятиями связаны практически все аспекты эволюционики — междисциплинарной области, изучающей проблемы эволюции Жизни на Земле и за ее пределами. Поэтому для полноценного обсуждения данной проблематики необходим значительно больший объем материала, чем запланирован мной в книге для данной главы. Хорошо осознавая это, я все же решаюсь здесь ее затронуть и попытаться рассмотреть только ту часть, которая касается роли эконев в эволюционных процессах на уровне популяций (микроэволюция) и сообществ (макроэволюция). Существует и промежуточный уровень параллельной надвидовой эволюции, в частности, вероятно, проявляющийся при образовании таксонов — мезоэволюция (Abouheif, 2008), о чем будет сказано ниже.

Вероятно, наиболее раннее упоминание терминов микро- и макроэволюция принадлежит Ю.А. Филипченко (Philipchenko, 1927; цит. по Наза-

ров, 2005): первое упоминание было сделано в книге на немецком языке, а затем на русском языке в третьем издании книги (Филипченко, 1927; цит. по Назаров, 2005), посвященной изменчивости и методам ее изучения. Тем не менее по мнению Э.Н. Мирзояна (1998) общая постановка проблемы изучения макроэволюции без употребления самого термина была до этого сформулирована в книге А.Н. Северцова «Этюды по теории эволюции» (1912; цит. по Филипченко, 1978) и далее развивалась в его учении о формах биологического прогресса. Позднее в мировой научный обиход оба эти понятия: микро- и макроэволюция, вновь ввел в 1937 г. Н.В. Тимофеев-Ресовский (Timofeeff-Ressovsky, 1937), с именем которого они чаще всего и ассоциируются в мировой литературе.

Многие эволюционисты микроэволюционные процессы традиционно относят исключительно к внутривидовым изменениям (в основном генетическим) на уровне популяций и более крупных внутривидовых группировок (Philipschenko, 1927; Филипченко, 1927, 1929, 1978; Dobzhansky, 1951, 1954; Майр, 1968; Шварц, 1969, 1980; Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Макроэволюционные процессы имеют значительно большую продолжительность во времени и связаны с эволюцией сообществ и надвидовых таксонов (Шварц, 1969, 1980; Lande, 1980; Maynard Smith, 1981; Mayr, 1982; Иорданский, 2001; Cavender-Bares, Wilczek, 2003; Северцов, 2005; Butterfield, 2007; McPeck, 2007; Haloin, Strauss, 2008; Stigall, 2015; Miller, 2016). Как полагают многие (Иорданский, 2001; Жерихин, 2003; Северцов, 2013; Futuyma, 2015), макроэволюция не может быть сведена к простому пролонгированию процесса микроэволюции и ее механизмам и должна иметь свои собственные законы и проявления.

Подчеркну, что Е. Абухейф (Abouheif, 2008) считал необходимым выделить промежуточный уровень — мезоэволюционный процесс (мезоэволюцию), т.е. параллелизм эволюционных изменений у близких видов. Термин мезоэволюция предлагался ранее и другими авторами (Dobzhansky, 1954; Wray, 2000; Moore, Woods, 2006), но Е. Абухейф понимает под ним особую ситуацию, связанную с развитием, генетическими и эпигенетическими механизмами, позволяющими близким по происхождению видам, измениться сходным образом, т.е. параллельно, используя те же развитийные механизмы и те же самые гены с главным эффектом (a single gene of «major» effect) в ответ на действие определенных изменений среды (Abouheif, 2008). Считается, что характерные времена подобных параллельных эволюционных изменений у близких видов колеблются от 10^3 – 10^6 лет и затрагивают виды, являющиеся не непосредственными потомками конкретных предковых форм, а более отдаленными. Проблему параллелизмов в эволюции и их

возможные механизмы обсуждали также Г.Ф. Осборн (Osborn, 1933, 1934) и О. Шиндевольф (Schindewolf, 1950).

О. Шиндевольф исходил из сальтационистских представлений и предполагал возможность параллелизмов за счет системных макромутаций. Г.Ф. Осборн подходил к проблеме иначе. Известно, что он описал теоретическую возможность параллельных независимых перестроек у близких по происхождению таксонов, которую он назвал правилом аристокенеза (Раутиан, 1988). Согласно Г.Ф. Осборну (Osborn, 1933, 1934) в системе родственных филетических линий может наблюдаться процесс параллельного, ограниченного и направленного творчества — аристокенеза. Он рассматривал глубокое структурное единство независимо и параллельно формирующихся гомопластических свойств как отражение ограничений, вызванных наследственными свойствами организма. Сходные экологические требования среды приводят к эволюционному формированию аристокенетических (в смысле Осборна) структурных перестроек исходно гомологичных морфологических признаков, что может приводить к массовому появлению гомоплазий, т.е. параллельной и отчасти направленной эволюции близких по происхождению таксонов при их дальнейшей одинаковой (сходно направленной) экологической специализации.

Исследования в рамках исторической экологии показывают, что и в динамике видов и их комплексов на больших временных отрезках отчасти присутствуют параллелизмы (Татаринов, 1987; Смирнов, 2006). При эволюционном изменении сообществ — филоценогенезе по представлениям В.В. Жерихина (2003), возможны пять элементарных актов, связанных с изменением экологических ниш (ЭН) видов, входящих в сообщество. Частично используя геоботаническую терминологию Б.А. Быкова (1978), он выделил следующие акты филоценогенеза: 1 — эзогенез (перегруппировка соотношений видов, влияющая на изменение реализованной ЭН); 2 — специогенез (реализованная ЭН изменяется за счет формообразования/видообразования, приводящего к изменению фундаментальной ниши); 3 — элизия (исчезновение вида из-за его ухода или из-за вымирания); 4 — инвазия (встраивание ниши чужеродного инвазионного вида) и 5 — субституция (замещение ниши одного вида (лучше говорить — экологической функции) нишей другого, вытеснившего местный вид в процессе конкурентного давления).

Как мне представляется, параллельные процессы филогенеза и филоценогенеза в сообществе близких видов возможны при эзогенезе, специогенезе, инвазии и субституции. Эзогенетические параллельные изменения, скорее всего, могут слабо проявляться лишь при начальных микроэволю-

ционных процессах, но филогенез затрагивать не должны (см. Жерихин, 2003). Параллельный специогенез непосредственно связан с филогенезом, но уже на уровне мезо- и макроэволюционных процессов. Параллельная субституция возможна в сочетании с инвазией при быстрых микроэволюционных явлениях. Например, при освоении европейскими видами-инвайдерами биоты Австралии происходило сначала расширение ниш сообществ за счет инвазии пришельцев, а затем во многих ситуациях происходила субституция нишевого пространства аборигенных форм с их последующей элизией. В Австралии процесс преобразования и «эволюции» сообществ, формально соответствующий по содержанию филогенезу, произошел в кратчайшие исторические сроки и был эквивалентен макроэволюционным масштабам изменений, но механизмами преобразований были микроэволюционные явления и филогенез, вероятно, не происходил. При этом возможный микрофилогенез аборигенной биоты сопровождался вымиранием значительной части этой биоты. Параллельные эффекты филогенеза местных австралийских сообществ в этих случаях были связаны с конкуренцией со стороны представителей европейского биотического комплекса. Возникшие на континенте Австралия региональные биоценотические кризисные явления (РБК), начавшиеся при антропогенной интродукции и дальнейшей инвазии европейской биоты в австралийскую биоту, продолжаются и в наши дни.

По представлениям В.А. Красилова (1986), в норме при постепенном изменении среды происходит когерентная (сопряженная и согласованная) эволюция (коэволюция) членов сообщества, но при резких изменениях абиотических и биотических условий может наступить период некогерентной (хаотической, рассогласованной) эволюционной перестройки. Поэтому при возникновении биоценотических кризисных явлений крайне сложно (сегодня, по-видимому, невозможно) предсказать направления и скорость изменений видовых компонентов сообществ и их самих (Красилов, 1986; Haloin, Strauss, 2008). Возникновение фазы некогерентной эволюции сообщества сопровождается потерей биоценотического контроля за входящими в него видовыми компонентами. При этом жесткость обязательного предоставления сообществом экологической лицензии — потенциальных ресурсов — на право видообразования (Левченко, 1993; Старобогатов, Левченко, 1993) резко ослабевает. На фазе подобной ценотической дисфункции ценопопуляции симпатрических видов, частично освободившись от жесткого контроля со стороны сообщества, по аналогии с тем, как протекает морфологическая «эволюция» пород domestikированных видов (Drake, Klingenberg, 2010; Young et al., 2017), способны быстро и «эгоистично» пре-

образовывать морфогенез в нужном направлении на основе эпигенетических механизмов (Jablonka, Raz, 2009; Duncan et al., 2014; Burggren, 2016), обеспечивая для себя возможность извлечения иного набора ресурсов и расширяя ЭН. Последнее, однако, может как влиять, так и не влиять на процесс филоценогенеза.

Филоценогенез и филогенез происходят как параллельные и сходно направленные процессы освоения новых ресурсов и условий, но, как справедливо указывал В.В. Жерихин (1994, 2003), могут осуществляться независимо: филогенез возможен и при отсутствии филоценогенеза, а также наоборот, возможна ситуация, когда филоценогенез происходит за счет эзогенеза сообществ, но не затрагивает филогенез входящих видов. В случае специогенеза оба процесса — и филоценогенез, и филогенез — осуществляются одновременно и параллельно.

Проследить эти параллельные процессы в филогенезе теоретически возможно разными путями. Можно, например, непосредственно использовать палеонтологические и археологические материалы (Jablonski, 2000, 2007; Butterfield, 2007; Stigall, 2008). Применимы также морфологические методы сравнения, например геометрическая морфометрия при сравнении аллохронных синтопных выборок симпатрических видов, отслеженных за продолжительный исторический отрезок времени в локальном сообществе (Polly et al., 2016; Васильев и др., 2016б, 2020б). Перспективно также использование массовых микрофоссильных материалов в русле исторической экологии (Смирнов, 2006).

Изучение данной проблематики, связанной с мезоэволюционными (параллельными) перестройками, можно осуществить на основе многомерного анализа изменений индивидуальной встречаемости вариаций гомологичных морфоструктур у надвидовых и близких видовых таксонов. По мнению Е. Абухейфа, это осуществимо при использовании так называемых «мерцающих» («flickering» по его терминологии) признаков, т.е., например, гомологичных дискретных вариаций морфоструктур — фенотипических пороговых признаков, которые могут проявляться или не проявляться в фенотипе и способны проявлять флуктуирующую асимметрию (Grüneberg, 1952; Berry, 1963; Захаров, 1987; Васильев, 2005).

Ранее мы совместно с И.А. Васильевой (Васильев, Васильева, 2009а,б) показали возможность такого аристокенетического механизма формирования параллельных перестроек комплекса гомологичных неметрических пороговых признаков черепа у синтопных географически удаленных северных и южных подвидов двух видов полевок, принадлежащих двум разным родам — *Alexandromys* и *Lasiopodomys* — на основе многомерного

сравнения их индивидуальной встречаемости (данный материал частично рассмотрен выше в главе 2). Поскольку при изучении встречаемости фенотипов билатеральных структур черепа у внутривидовых форм разных видов были обнаружены параллельные однонаправленные изменения, связанные со сходными адаптивными преобразованиями эпигенетической системы, следовало ожидать, что такие же параллельные явления должны наблюдаться и при сравнении экологических рядов видов, имеющих разную экологическую специализацию. В качестве таких общих черт экологической специализации мы выбрали три аспекта: гигрофильность видов, освоение северных широт (холодостойкость) и специализация к обитанию в горах.

Вначале рассмотрим результаты сравнения 46 видов и внутривидовых форм, разбив их по влаголюбивости. Все таксоны заранее были условно разделены на три совокупности: гигрофильные виды (например, водяная полевка, ондатра, полевка-экономка и др.), мезофильные (большая часть видов) и ксерофильные (например, полевка Брандта, степная пеструшка, серый хомячок и др.). Матрица видовых частот встречаемости произвольно взятых фенотипов (для этого в произвольном месте общей матрицы частот 107 фенотипов были выбраны четные номера 43 признаков) была обработана методом главных компонент. Затем в соответствии с критерием Джолиффа при дальнейшем анализе были учтены координаты таксонов для 27 первых главных компонент. Канонический анализ этой матрицы для сравниваемых экологических групп таксонов выявил между ними значимые различия вдоль двух первых канонических переменных. Вдоль первой канонической переменной (CV1), на которую приходится 52.04% дисперсии, проявились межгрупповые различия в направлении от ксерофильных к гигрофильным видам, а вдоль второй (47.96%) наблюдалось своеобразие доминирующей группы мезофильных видов относительно специализированных ксерофильных и гигрофильных (рис. 35).

Другой экологический ряд видов для аналогичного сравнения был сформирован по рангам значений градусов северной широты, до которой распространяется северный предел ареала изученных таксонов. Выделили три класса рангов: 1 — южные виды (до 50° с.ш.); 2 — виды умеренных широт (от 50 до 65° с.ш.); 3 — северные виды (выше 65° с.ш.). Данный экологический ряд, вероятно, следует условно рассматривать как отражающий исторически возникшую степень общей холодостойкости. Результаты канонического анализа показали значимые различия вдоль обеих канонических переменных (рис. 36). Изменчивость вдоль первой оси характеризует 79.94% межгрупповых различий.

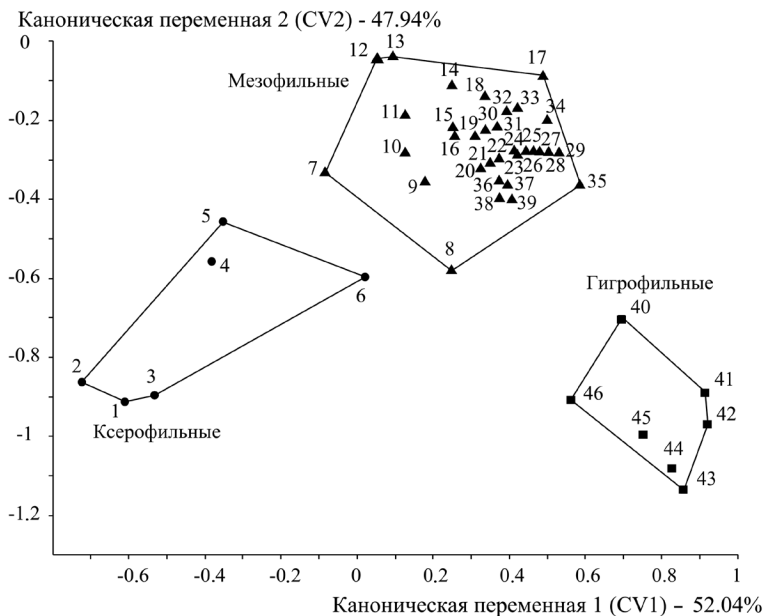


Рис. 35. Результаты канонического анализа главных компонент частот встречаемости фенотипических признаков черепа у гигрофильных, мезо- и ксерофильных видов грызунов. Ксерофильные виды: 1 – *Cricetulus migratorius*, 2 – *Mesocricetus auratus*, 3 – *Ellobius talpinus*, 4 – *Lagurus lagurus*, 5 – *Lasiopodomys brandti*, 6 – *Microtus socialis*; мезофильные: 7 – *Cricetus cricetus*, 8 – *Lasiopodomys gregalis-1**, 9 – *Prometheomys schaposchnikovi*, 10 – *Microtus carruthersi-1*, 11 – *Myopus schisticolor*, 12 – *Microtus transcaspicus-1*, 13 – *Microtus majori*, 14 – *Clethrionomys gapperi*, 15 – *Alticola macrotis-1*, 16 – *Clethrionomys rutilus-1*, 17 – *Alticola strelzowi*, 18 – *Microtus carruthersi-2*, 19 – *Alticola lemminus-1*, 20 – *Microtus juldaschi*, 21 – *Dicrostonyx torquatus*, 22 – *Microtus ilaeus-1*, 23 – *Microtus pennsylvanicus*, 24 – *Chionomys gud*, 25 – *Alticola argentatus*, 26 – *Microtus arvalis*, 27 – *Microtus rossia-meridionalis*, 28 – *Lasiopodomys gregalis-2*, 29 – *Microtus ilaeus-2*, 30 – *Alticola lemminus-2*, 31 – *Alticola fetisovi*, 32 – *Craseomys rufocanus*, 33 – *Chionomys roberti*, 34 – *Clethrionomys glareolus*, 35 – *Clethrionomys rutilus-2*, 36 – *Lemmus lemmus*, 37 – *Agricola agrestis*, 38 – *Microtus transcaspicus-2*, 39 – *Alticola macrotis-2*; гигрофильные: 40 – *Alexandromys middendorffi*, 41–43 – *Alexandromys oeconomus*, 44 – *Alexandromys maximowiczii*, 45 – *Ondatra zibethicus*, 46 – *Arvicola amphibius* (* – цифрами в конце бинарного латинского названия таксона обозначены внутривидовые формы; ** – в настоящее время родовое название *Clethrionomys* предлагают заменить на *Myodes*, см. Лисовский и др., 2019).

Видно, что группы, объединяющие таксоны разных «широтных рангов», формируют вдоль этой оси отчетливый экологический ряд по «холо-

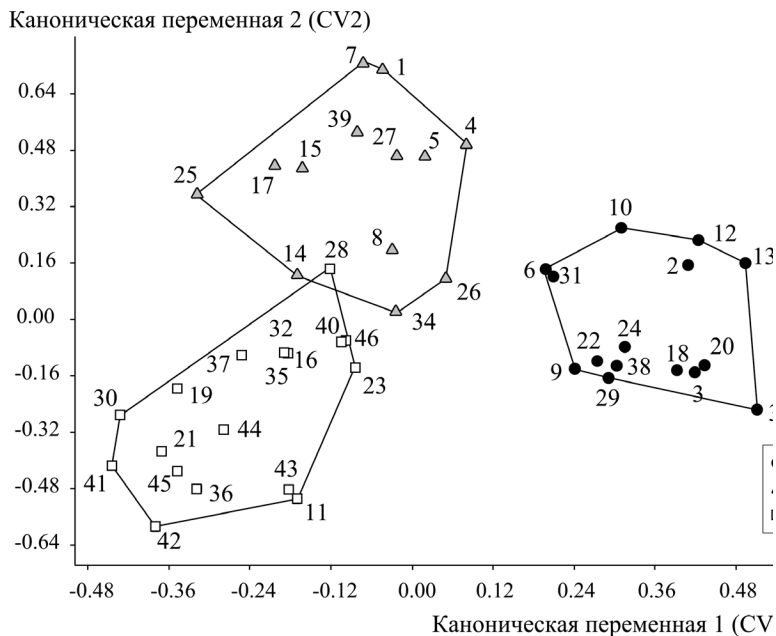


Рис. 36. Результаты канонического анализа главных компонент частот встречаемости фенотипических признаков черепа у видов грызунов южных (1), умеренных (2) и северных (3) широт. 1–46 — номера таксонов (соответствуют таковым на рис. 35)

достоинства» видов. В области отрицательных значений CVA1 расположена группа северных видов, далее — видов умеренных широт, а в области наибольших положительных значений — южных видов. Вдоль второй оси (CVA2) межгрупповая дисперсия соответственно составила 20.06%. В этом направлении проявилось некоторое своеобразие видов умеренных широт в отношении северных видов. Примечательно, что ордината северного подвида узкочерепной полевки (№ 28 на рисунке), несмотря на его длительное изолированное обитание на севере, по-видимому, с позднего плейстоцена (Фадеева, Смирнов, 2008), тяготеет к группе таксонов умеренных широт, приближаясь к ординате номинативного подвида (№ 8). Данное обстоятельство косвенно указывает на незавершенность адаптивной генетической и эпигенетической перестройки данной формы и сохранение у нее черт южной формы и, следовательно, возможность отнесения северного подвида еще к таксонам умеренных, а не высоких широт.

Результаты двух этих сравнений показывают, что у видов, относящихся к разным надвидовым таксонам, но имеющих сходную специализацию в отношении водного или околоводного образа жизни или группируемых по рангу холодостойкости, наблюдаются сходные паттерны частот фенотипов, которые отражают однонаправленные адаптивные и параллельные фенотипические преобразования таксонов. В настоящий момент трудно понять, чем конкретно обусловлено такое сходство паттерна частот фенотипов этих видов полевок, однако сам факт такой агрегации указывает на ее неслучайный, возможно, функциональный характер и может быть истолкован как сходная перестройка эпигенетической системы в каждом экологическом ряду видов.

Установлено также (Васильев и др., 2017б), что специализация к горным условиям обитания у разных видов грызунов также связана с формированием сходного однонаправленного паттерна частот фенотипов некоторых признаков, который можно рассматривать как отражение адаптивной природы эпигенетической дивергенции горных форм и проявлении высотной (элевационной) межгрупповой изменчивости.

При рассмотрении изменчивости проявления фенотипов у 46 таксонов семейства *Crictidae* для указанных выше рядов с разной экологической специализацией выявились параллельные и, по-видимому, адаптивные изменения частот фенотипов и их индивидуальных композиций (сочетаний фенотипов), вызванные сходными однонаправленными перестройками анцестральной эпигенетической системы, характерной для представителей хомяковых (Васильев и др., 2010б). Можно предполагать, что эти параллельные микро- и макроэволюционные изменения в проявлении паттерна гомологичных фенотипов связаны с эпигенетически обусловленным и транслирующимся в ряду филогенетических линий транзитивным полиморфизмом (термин предложен С.В. Мейеном) как фактором, ограничивающим и направляющим дальнейшую морфологическую эволюцию на уровне видов и надвидовых таксонов. Сходные экологические требования среды приводят к эволюционному формированию аристокенетических (в смысле Осборна) структурных перестроек исходно гомологичных морфологических признаков, что может вызывать массовое появление гомоплазий, т. е. параллельную и отчасти направленную мезо- и макроэволюцию близких таксонов при их одинаковой экологической специализации.

Таким образом, наряду с микроэволюционными и макроэволюционными процессами можно четко выявить и последствия мезоэволюционных процессов, базирующихся на параллелизме эволюционных изменений морфоструктур (например, за счет транзитивного полиморфизма «мерца-

ющих» (flickering) неметрических пороговых признаков) у близких таксонов в сходных экологических условиях. Если рассматривать роль эконо в микроэволюционных перестройках популяций и ценопопуляций, то она главным образом сведется к изменению выполнения структурно-функциональной роли данной группы особей по поддержанию устойчивости их популяционной группировки в изменяющихся условиях. Каждый экон выполняет в популяции определенную роль по обеспечению ее существования и функционирования. Изменения, происходящие в эконах при микроэволюционных перестройках в ценопопуляции и/или популяции, могут в первую очередь затрагивать протекание их морфогенеза, включая изменения размеров, формы и структуры меронов (морфоструктур) в данной группе.

Изменение морфогенеза в первую очередь вызывается изменением традиционных «нормальных» условий обитания, включая изменение климатогенных, трофических и топических факторов (ресурсов). В последнем случае к топическим факторам следует отнести свойства и размеры традиционно пригодных для обитания вида мест (биотопов), а также разнообразие микробиотопов (микросред) — *microhabitats* (Ricklefs, 2010).

После природных катастрофических воздействий (засуха, наводнение, пожар, ураган, ветровал, землетрясение, вулканические процессы и проч.) может исчезнуть значительная часть пригодных для обитания вида биотопов, а на их месте появятся непригодные для жизни участки. В этом случае у представителей данного вида существует пять основных сценариев реагирования: 1 — ничего не изменять, продолжать некоторое время жить в изменившейся неблагоприятной среде, испытывая сильный стресс, и постепенно вымереть; 2 — уйти на поиск новых пригодных территорий; 3 — снизив численность, занять и использовать по мере возможности оставшиеся пригодные участки (микрорефугии); 4 — освоить за счет изменения поведения новые ранее недоступные ресурсы, но испытывать стресс и существовать в неблагоприятных условиях, 5 — перестроить морфогенез в направлении, позволяющем сформировать морфоструктуры, дающие возможность использовать иные природные ресурсы, например удлинить клюв, увеличить размеры тела, изменить пропорции тела и проч., что позволит снизить стресс и адекватно приспособиться к новой среде.

Экон конкретного вида может на первом этапе при хроническом климатогенном процессе, например общем потеплении климата, изменить морфогенез благодаря исторически сложившемуся пулу модификаций («извлечь» в процессе развития у большинства особей необходимый в данных условиях вариант модификации). По мере дальнейшего изменения климата на основе данной модификации при творческой поддержке отбора

будет постепенно формироваться последовательная серия промежуточных вариантов модификаций морфогенеза, которые будут параметризоваться стресс-индуцированными эпигенетическими перестройками. В определенный момент при длительном направленном изменении среды нормальная регуляция развития может быть существенно нарушена (исчерпаются все основные субкреоды), и в ответ на это резко возрастет хаотический поиск организмами подходящего пути развития, что приведет к множественным aberrациям, морфозам и крупным уродствам. Вполне вероятно, что те или иные aberrантные пути развития окажутся более адекватными к новой среде и при содействии отбора произойдет процесс изменения прежней нормы развития и синтезирования («накатывания») новой нормы (рис. 37) по ключевой модели М.А. Шишкина (1988) в рамках теории эпигенетической эволюции (ЭТЭ).

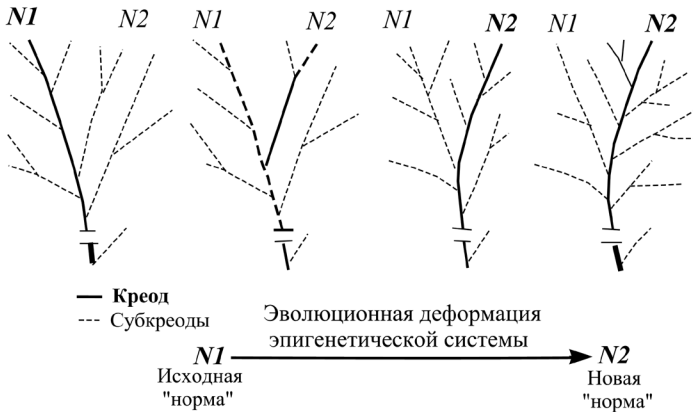


Рис. 37. Эволюционная перестройка эпигенетической регуляторной системы морфогенеза (по М.А. Шишкину, 1988 с изменениями и дополнениями).

В соответствии с концепцией М.А. Шишкина необратимость эпигенетических изменений будет обусловлена тем, что преобразование конкретного пути — траектории развития (в нашем понимании — субкреода) — неизбежно повлияет на другие пути (деформирует их в той или иной степени), что не позволит в дальнейшем в точности вернуться к исходному состоянию эпигенетической системы. Поэтому эпигенетические перестройки в дальнейшем не смогут стать полностью обратимыми из-за множественности произошедших в системе изменений. Возврат возможен лишь в приблизительном виде и бу-

дет достигаться несколько иными путями. Поэтому я полагаю, что конкретные потенциально доступные модификации развития, т.е. уже имеющиеся в их пуле, исторически сложившемся у популяции/вида, при наступлении провоцирующих их экологических условий не смогут в точности воспроизвестись в феноме, как это было при их исходном становлении. В этом смысле модификационный ответ может быть только приблизительным, однако будет способен проявиться не единично, а массово у многих представителей данной популяции/вида, что позволит обеспечить его быструю селективную «доводку» до требуемого адаптивного состояния, если это изменение будет полезным для популяции и подхвачено отбором.

Если воспользоваться приведенной на рис. 37 моделью эволюционной перестройки эпигенетической системы по отношению к экону, можно заключить, что микроэволюционный процесс при изменении условий обитания ценопопуляции может заключаться в быстрых изменениях системы расстановки эпигенетических порогов, регулирующих морфогенез в целом и развитие отдельных морфоструктур. Исходная основная эпигенетическая траектория — креод (по К.Х. Уоддингтону), обеспечивающий нормальное протекание морфогенеза (N1), в данной модели постепенно через фазу дестабилизации (неопределенности) изменяется на другой путь развития (N2). Примечательно, что по мере укрепления («накатывания» отбором) новой развитийной нормы вся система возможных дополнительных вариантов развития (по нашей терминологии субкреодов) деформируется (см. Шишкин, 1988, 2006), а следовательно, по сравнению с исходным вариантом эпигенетической системы может обеспечить иной набор вероятных модификаций. Все субкреоды реализуются с меньшей вероятностью, чем основной креод (Васильев, 2005).

Каждая траектория развития в конечном итоге приводит к определенному фенотипическому состоянию — серии близких по размерам, форме, структуре и функциям феномов. Как уже отмечалось мной ранее, каждая особь в данной популяции может реализовать почти любую траекторию развития, но с определенной вероятностью, заданной эпигенетическим ландшафтом популяции. Эпигенетический ландшафт популяции определяет основной набор инвариантных траекторий развития. В то же время могут реализоваться новшества и редкие различия между феномами в пределах одного и того же фенотипа, обусловленные соматическими эффектами и стресс-индуцированными эпигенетическими перестройками структуры генома, влияющими на морфогенез, а также жесткими мутационными явлениями.

Необходимо отметить, что фенотипически определенные отклонения абберации развития в популяции — обусловлены единой системой популя-

ционного онтогенеза (см. глава 5). Большинство характерных aberrантных фенотипов, ранее относимых генетиками XX в. к категории мутаций и воспроизводимых с определенной, но обычно невысокой частотой встречаемости у потомков, на самом деле являются типичными «нормальными» aberrациями. Фактически это финальные (терминальные) результаты определенных онтогенетических траекторий, регулярно реализующихся с низкой вероятностью (см. Шишкин, 1988, 2010). Подобные идентичные фенотипические эффекты, как хорошо стало известно, после экспериментальных работ Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1938, 1940, 1955) и К. Уоддингтона (Waddington, 1942a, 1957a,b), могут быть и фенокопиями, и генокопиями, а развитийные процессы у них при этом являются во многом сходными и имеют общую морфогенетическую основу.

Микроэволюционная перестройка на уровне экона должна затронуть не только сам экон и ценопопуляцию, в которой он реализуется, но и всю популяцию (обычно серию ценопопуляций одного вида). Развительная система популяции в итоге микроэволюционной перестройки морфогенеза будет содержать потенциальную возможность в условиях определенного биоценоза, т.е. в ценопопуляции, населяющей конкретный биотоп, реализовать в форме определенной изменчивости (в понимании Ч. Дарвина) *определенную* модификацию как фенотип или набор фенотипов, соответствующих новому экону. Несмотря на то, что представители данного экона в первую очередь приобретут новые свойства в локальных биотопических условиях, эти свойства (черты фенотипа) только тогда станут микроэволюционным событием, когда их смогут произвольно воспроизводить в феноме при определенных условиях все особи данной популяции с высокой вероятностью. Другими словами, пока единая эпигенетическая система популяции не построит новую модификацию развития в общий пул потенциальных модификаций так, чтобы любая особь, онтогенез которой осуществляется в данном биоценозе (биотопе), с высокой вероятностью реализовала новую основную траекторию развития (креод), микроэволюционный процесс еще не завершен.

Экон, являясь одновременно ценогенетической структурно-функциональной единицей (Озерский, 2014) — ценоэкóном, конкретного локального сообщества, занимающего определенный биотоп (фацию), прямо или косвенно воспринимает со стороны сообщества регуляторный сигнал о необходимости переключения на использование того или иного избыточного для него ресурса. После успешных перестроек морфогенеза и поведения (последнее возможно у животных), позволяющих частично использовать новый для ценопопуляции ресурс, экон тем самым «посылает» сообществу запрос на получение экологической лицензии — потенциального «права» в

дальнейшем выполнять в сообществе новую функцию, расширив свою ЭН. Приобретенная таким образом новая модификация фенома будет постепенно накапливаться в ценопопуляциях, занимающих данный биотоп (обитающих в этом типе биоценозов), распространяясь в популяции как инвариант возможности переключить развитие у любой ее особи, онтогенез которой протекает в конкретном типе биоценоза. После встраивания этой морфогенетической траектории в систему «популяционного онтогенеза» (Васильев, 2005, 2009) при творческой поддержке отбора она фиксируется в модификационном пуле популяции.

Подобные морфогенетические изменения могут сравнительно быстро возникнуть при эпигенетической перестройке и дальнейшем трансгенерационном их наследовании. Таким путем (пока гипотетическим) на основе экона могут формироваться новые морфогенетические особенности популяции в ответ на первоначальный ценотический сигнал. Окончательная фиксация стимулированных ценозом морфогенетических изменений в развитой системе особей всей популяции будет означать осуществление микроэволюционных изменений — изменение отношения популяции к новому набору средовых ресурсов и условий (по С.С. Шварцу). Очевидно, что данная перестройка морфониши неизбежно определенным образом расширит и изменит фундаментальную и реализованную экологические ниши всех особей популяции. В свою очередь это может обеспечить изменение численности преобразованной популяции и роли вида в сообществе. Последнее потенциально способно привести к экзогенетическим (в понимании В.В. Жерихина (2003)) филоценогенетическим изменениям. Перестройка морфогенеза ценопопуляции одного вида может затем стимулировать ответные изменения у другого (или других), т.е. их взаимным микроэволюционным и одновременно диффузным коэволюционным изменениям.

Описанный выше гипотетический случай адаптивного изменения морфогенеза и/или поведения, дающего в качестве особой модификации преимущество особям конкретного биоценоза по сравнению с особями, развивавшимися в другом типе биоценоза, может оказаться преадаптивным при освоении популяцией иных условий обитания во времени и/или в пространстве. В дальнейшем в новых аналогичных условиях данная модификация может стать основой для дальнейших адаптивных морфогенетических преобразований в определенном направлении, параллельно канализируя микроэволюционный процесс и начальные этапы филоценогенеза.

Микроэволюционные события могут осуществляться сравнительно быстро в течение нескольких десятилетий (Thompson, 1998; Васильев и др., 1999, 2016б). Тем не менее быстрые микроэволюционные изменения могут

происходить при начальном освоении видом новых условий, когда таргетное сообщество, в которое проникла форпостная популяция, еще не успело зарегулировать динамику численности вида и его ценотическое функционирование. В условиях жесткой регуляции быстрые изменения, вероятно, невозможны или затруднены. Например, при отсутствии регуляции со стороны биотического сообщества domesticiрованные виды, как уже отмечалось, могут быстро изменять свои морфофизиологические особенности и формировать множество пород, диапазон разнообразия которых иногда значительно превосходит диапазон межвидовых и даже межродовых различий (Drake, Klingenberg, 2008, 2010; Young et al., 2017).

Подобные быстрые микроэволюционные изменения произошли с форпостными популяциями ондатры при ее интродукции на территории бывшего СССР в 30–60-е годы XX в. (Смирнов, Шварц, 1959; Васильев и др., 1999, 2016б). Огромная первоначальная численность ондатры на первом этапе интродукции сменилась ее резким повсеместным снижением и усилением регуляции со стороны аборигенных сообществ. Снижение численности не связано с высокой первоначальной добычей ондатры человеком. Вид освоили как новый ресурс главным образом местные болезнетворные микроорганизмы, паразитарные животные, патогенные грибы и хищники, а также отдельные представители локальных биоценозов. Благодаря этому численность вида на огромных территориях через два десятилетия зарегулировалась на относительно низком уровне. При этом, как уже отмечалось ранее, значительные морфологические различия между северными и южными популяциями ондатры возникли через одно-два десятилетия, а за полувековой период времени, прошедший после интродукции, произошли параллельные и однонаправленные морфофункциональные изменения и у южных, и у северных ондатр (см. рис. 5). Если первые изменения были связаны, скорее всего, с модификационными перестройками морфогенеза в условиях южного и северного регионов Западной Сибири и их дальнейшей подгонкой и фиксацией, в том числе за счет отбора, то вторые указывают, как отмечалось в главе 2, на постепенное встраивание вида в новую для него ценотическую обстановку и сопровождаются параллельными микроэволюционными изменениями морфогенеза.

Следовательно, одни и те же эконы в ценопопуляциях ондатры на севере и юге на первом этапе интродукции при ослабленном контроле со стороны местных сообществ почти одновременно приобрели разные морфогенетические особенности, влияющие на строение нижней челюсти и изменившие функциональные трофические возможности животных при первичной обработке кормовых объектов. Фактически произошло разнонаправленное

быстрое изменение морфониш в южных и северных популяциях на основе имевшегося в «исторической памяти» вида пула потенциальных модификаций. Эти изменения отражали популяционный аспект изменения эконо в их пойменных интразональных группировках. Дальнейший многолетний процесс параллельных изменений мандибул на севере и юге уже отражает ценотический аспект морфологического преобразования эконо. Речь идет о том, что сначала произошли популяционные, а затем и ценотически значимые микроэволюционные изменения морфогенеза.

При дальнейшей диверсификации вида на юге и севере и выработке необратимых морфогенетических изменений, т.е. таких, которые потенциально способны обеспечить разную морфогенетическую реакцию у представителей северных и южных зверьков на одинаковые условия развития, можно будет говорить о формировании дифференцированных географических популяций или подвидов. Это можно будет тестировать в случае их, например, параллельного лабораторного выращивания в сходных условиях вивария. Разные морфогенетические реакции на одни и те же условия содержания укажут на это.

По мнению С.С. Шварца (1969, 1973, 1980), предствители разных подвидов обычно различаются необратимыми морфофизиологическими особенностями, в том числе особенностями протекания морфогенеза. В этой связи он критиковал известный афоризм Ф.Г. Добжанского (Dobzhansky, 1954) о том, что в отличие от макроэволюции процесс микроэволюции обратим, предсказуем и повторяем. С.С. Шварц не был согласен с тем, что любое изменение генетической структуры популяции — микроэволюция, и, главное, он полагал, что микроэволюционные преобразования тоже принципиально необратимы. При микроэволюции происходит изменение нормы реакции вида на изменение условий среды, т.е. изменяется характер связи организма со средой (Шварц, 1969). При этом он подчеркнул: «Микроэволюционный процесс начинается с возникновения экологически необратимых преобразований популяций, заканчивается видообразованием» (с. 129). Такая позиция по отношению к микроэволюции и видообразованию является типичной для многих эволюционистов (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977; Иорданский, 2001), в отличие от мнения В.И. Назарова (2005), который считал, что «видообразование — начальный этап и основная единица макроэволюции» (с. 133), опираясь на сальгационные представления при обсуждении видообразования как эволюционного явления. Я не только не разделяю взгляды В.И. Назарова на процесс видообразования и макроэволюции, но и считаю, что они ошибочны и категоричны без всяких на то оснований.

По мнению С.С. Шварца (1969), видообразованию должно предшествовать формирование преадаптации к новым условиям среды. Под прикрытием преадаптации новый вид сможет накапливать тканевые приспособления, которые затем как более эффективные заменят необходимость использования прямых морфофизиологических, менее совершенных приспособлений. Он считал, что «Когда прогрессирующее приспособление дифференцированной популяции приводит к изменению энергетики организма — это влечет за собой возникновение нового вида» (Там же, с.149). В то же время С.С. Шварц придерживался представлений о том, что основной путь видообразования — географический, а механизм симпатрического формообразования он не оспаривал, но считал относительно редким. В книге «Эволюционная экология животных» он предложил последовательность этапов видообразования, которые начинаются с развития популяции в новой своеобразной среде, затем следует возникновение необратимых морфофизиологических особенностей, изменяющих отношение популяции к среде. Завершает этот процесс прогрессирующее приспособление, связанное с развитием тканевых адаптаций, что и приводит к биологической изоляции на основе тканевой несовместимости. По его мнению, при видообразовании репродуктивная изоляция не первична, а вторична и на первое место выступают экологические факторы и механизмы.

С.С. Шварц был убежден в том, что макроэволюция тоже определяется и регулируется экологическими причинами, как и микроэволюция. Он считал также, что для противопоставления микро- и макроэволюции нет оснований, поскольку «Эволюция — единый процесс прогрессирующего освоения организмами арены жизни» (Там же, с. 168). Далее он уточнил, что «эволюция — это единый процесс прогрессивного приспособления организмов к среде, заключающийся в совершенствовании использования жизненных ресурсов с наименьшими затратами энергии и в прогрессивной экспансии Жизни по территории и акватории Земли» (Там же, с. 169). Тем самым речь идет об эволюционной перестройке экологических ниш, которые являются атрибутами особей, популяций и видов, а следовательно, преобразуются и при микроэволюционном процессе, и при мезо- и макроэволюционных изменениях. Существенное значение при этом имеют морфогенетические изменения и соответственно дифференциация (при микроэволюции) и дивергенция (при макроэволюции) морфоних.

Как мне представляется, эти обстоятельства не исключают разные масштабы времени и особые экологические законы при осуществлении двух этих эволюционных процессов — микро- и макроэволюции, которые во многом диктуются сообществами при формировании видов и таксоценов,

в случаях адаптивной радиации и арогенеза. Похожие выводы, хотя и на основе несколько отличных исходных представлений, ранее получил Д. Эрвин (Erwin, 2000, 2010). Сложность проблемы, кроме сказанного выше, состоит еще и в том, что микроэволюционные процессы в первую очередь затрагивают быстрые популяционные изменения в индивидуальном развитии конкретных видов, а мезо- и макроэволюционные осуществляются в процессе длительных коэволюционных взаимодействий между видовыми компонентами.

О том, что новый потенциальный вид должен получить «экологическую лицензию» от сообщества на возможность видообразования (Левченко, 1993, 2004; Старобогатов, Левченко, 1993), мы уже упоминали ранее в главе 3. В то же время возникает вопрос: как сообщество определяет, какому из возможных претендентов на статус нового вида нужно выдать экологическую лицензию? Таких претендентов может быть несколько на базе нескольких морф, а при особой необходимости сообщество может выдать и несколько лицензий.

Может ли экон стать основой для формирования нового вида? На этот вопрос, на мой взгляд, существует положительный ответ, о чем свидетельствуют результаты изучения быстрого симпатрического формообразования флотов карповых и цихлидовых рыб в Африканских озерах (Golubtsov, Krysanov, 1993; Mina et al., 1996a,b, 1998; Sibbing, 1998; de Graaf et al., 2010; Мина и др., 2016). В следующей главе мы постараемся на этом подробно остановиться, а здесь достаточно пока подчеркнуть, что отдельные экоформы, например представители флота («пучка» видов) *Labeobarbus* оз. Тана, по своему происхождению являются эконами — сначала экоморфами, а затем эковидами в пределах одного вида — нильского усача *Labeobarbus intermedius*.

В данном случае из разных экон нильского усача симпатрически сформировалось подобие сообщества, объединяющего два таксоцена хищных рыбаобразных и нерыбаобразных эковидов. Поэтому экон может стать основой для осуществления также макроэволюционных событий на базе микроэволюционных механизмов внутри генетически единого вида. Процессы симпатрической микроэволюции, затем коэволюции и одновременно макроэволюции осуществлялись почти параллельно, причем общая их продолжительность составила всего 15 000–17 000 лет (см. ниже в главе 11). За это время еще не успели накопиться мелкие ошибки и сбои в нуклеотидных последовательностях ДНК, по которым обычно оценивают молекулярные дистанции между сформировавшимися видами, и формально все эковиды флота относятся к одному предковому виду (de Graaf, 2010), со-

существующему наряду с ними в настоящее время. При естественном процессе диверсификации флора *Labeobarbus* в оз. Тана минимум за 300–500 тыс. последующих лет могли бы сформироваться подобия двух родов (возможно, подсемейств) усачей, иерархический таксономический уровень которых уже можно было бы подтвердить молекулярно-генетическими методами. Соответственно в оз. Тана через указанный протяженный период времени могло бы быть обнаружено полноценное сообщество хищных и нерыбоядных эвовидов усачей. Под эвовидом я понимаю полноценный с точки зрения эволюционной филогенетики и таксономии вид, накопивший за время эволюционного становления множество мелких ошибок и изменений в нуклеотидных последовательностях ДНК, позволяющих «измерить» молекулярную дивергенцию, а также свойство биологической изоляции (неспособность скрещиваться с другими видами). Примечательно, что С.С. Шварц, как уже отмечалось, считал биологическую изоляцию видов вторичной, а первичными для него были экологические механизмы видообразования.

На основании сказанного выше в самом первом приближении можно полагать, что экон, будучи элементарной популяционно-ценотической структурно-функциональной группой в составе форпостной ценопопуляции, является основным драйвером быстрых микроэволюционных изменений. В то же время даже при отсутствии эффективной пространственной изоляции он вполне способен затем стать основой формирования экоморф и в дальнейшем эковидов, поскольку одновременно выполняет ценотические функции (является ценоэконом по П.В. Озерскому) и регулируется существующим и формирующимся сообществом. Поэтому одновременно с микроэволюционными изменениями на уровне популяции и ценопопуляции экон, ставший экоморфой (или потенциальной биоморфой — жизненной формой), может стать в дальнейшем и элементом мезоэволюционного процесса — параллельного становления видовых компонентов не только надвидового таксона, но и макроэволюционной перестройки надвидовых агрегаций видов — таксоценов на уровне сообщества.

Появление новых биоморф, способных освоить принципиально новые для исходных близких видов и надвидовых таксонов экологические условия: переход от наземной жизни к древесной, последующее освоение пассивного парящего, а затем и активного полета в воздушной среде, — все это осуществлялось по лицензии сообщества, сначала «обещанной», а затем и «выданной» преобразованному экону конкретного вида. При резком изменении условий обитания, приводящем к обеднению видового состава сообщества, у всех оставшихся видов, с одной стороны, возникает стресс, ко-

торый индуцирует всплеск эпигенетической и сопряженной с этим морфогенетической изменчивости, а, с другой, ослабление регуляции и контроля со стороны сообщества позволяет отбору творчески быстро «синтезировать» на основе возросшей биотопической и хронографической изменчивости новые экоморфы с иными возможностями извлечения ресурсов.

По мнению Д.Л. Гродницкого (2002): «Эволюция оппортунистична: если популяция сталкивается с новым ресурсом, который она может освоить, то она осваивает этот ресурс, быстро адаптируясь к более экономичному его потреблению и изменяясь тем значительнее, чем необычнее новая ниша. ... пустая ниша, подобно вакууму, всасывает и быстро преобразует таксон.» (с. 124). Я согласен с автором цитаты во всем, кроме наличия «пустой ниши». Есть, безусловно, не пустая ниша, а неосвоенный вид ресурс (в этом смысле он пока недоступен, но может потенциально быть использован видом) и в случае его дальнейшего освоения действительно может ускорить эволюционную перестройку таксона. Сначала на уровне специфических экононов, населяющих форпостный измененный биотоп, могут при отсутствии других видов-конкурентов формироваться компенсаторные фенотипические эффекты в соответствии с принципом компенсации Ю.И. Чернова (2005).

Мы неоднократно отмечали на практике подобные ситуации компенсаторных изменений морфогенеза, обеспечивающих всей ценопопуляции или отдельным ее морфам (эконам) формирование измененных морфоструктур, позволяющих компенсировать в сообществе временное отсутствие близких видов, выполняя за них определенные функции (Васильев и др., 2016в, 2017, 2019, 2020б). Такая возможность временной компенсации и замены одного вида-биоинструмента другим исторически отлажена в сообществах и «запрограммирована» в модификационном пуле потенциальных морфогенетических траекторий популяций на фоне постоянных и разнонаправленных колебаний численности видов в составе таксоценов и всего биотического сообщества. Если негативные изменения среды длительно сохраняются и регулярно повторяются, то внутри популяции (ценопопуляции) у представителей отдельных экононов могут массово возникнуть и быстро зафиксироваться стресс-индуцированные изменения эпигенетических профилей, коррелирующие с определенной перестройкой морфогенеза за счет возможности их трансгенерационного наследования (Jablónka, Raz, 2009; Burggren, 2016; Boskovi, Rando, 2018). На их основе и формируются биоморфы, позволяющие дополнительно снизить и без того ослабленный контроль и регуляцию со стороны сообщества. Последнее позволяет поддержать и даже повысить численность популяции в сло-

жившихся пессимальных условиях, а также освоить за счет биоморф новые ресурсы, недоступные другим видам. В следующей главе мы предметно остановимся на этой проблеме симпатрического формообразования и образования экоморф и биоморф на основе эконо.

В заключение отметим, что экон следует рассматривать в качестве элементарной единицы надиндивидуальной биологической организации как в популяции, так и сообществе, способной обеспечить начальные этапы и микро- и макроэволюционных изменений. Благодаря своей бинарной роли, выполняемой в ценопопуляции и сообществе, экон обладает потенциальной возможностью, с одной стороны, быстрых изменений развитийной системы ценопопуляции, а с другой, получает сигнал (лицензию) со стороны сообщества о наличии нового потенциально доступного набора ресурсов и возможности его освоения. Наличие преадаптивных свойств позволяет экону активно воспользоваться этим сигналом в виде нового ресурса и изменить морфофункциональные возможности метафенома для его эффективного освоения.

Напомним, что по С.С. Шварцу (1969) «Предшествующая история таксона канализирует его будущее развитие в определенных рамках. В этом процессе большую роль играет феномен преадаптации: приспособления полезные (но не необходимые) в данных условиях существования открывают путь в новую среду» (с. 173–174).

Резкое ускорение адаптивного процесса, связанного с необходимостью определенной перестройки морфогенеза, может произойти при значительном изменении условий обитания (климатогенной и антропогенной природы), которые могут стать угрожающими для дальнейшего существования популяции. В этих случаях один или несколько эконо могут обеспечить необходимую быструю перестройку морфогенеза популяции в направлении необходимого расширения и/или изменения морфониши, компенсируя возникший недостаток ресурсов. В результате новые приобретенные морфофункциональные особенности могут стать первым шагом к микроэволюционному изменению и одновременно к предваряющим дальнейшим макроэволюционным перестройкам морфогенеза (рис. 38), обеспечивая направление специогенеза в процессе филоценогенеза.

Обратные связи между всеми блоками на рис. 38 обеспечивают целостность и единство эволюционно-экологического процесса, который параллельно влияет как на экологические, так и на эволюционные процессы, проявляясь и на микро- и на макроэволюционном уровнях, т.е. фактически задает параллелизм движущих механизмов микро-, и макроэволюционных перестроек, которые осуществляются одновременно, но с разной интенсив-

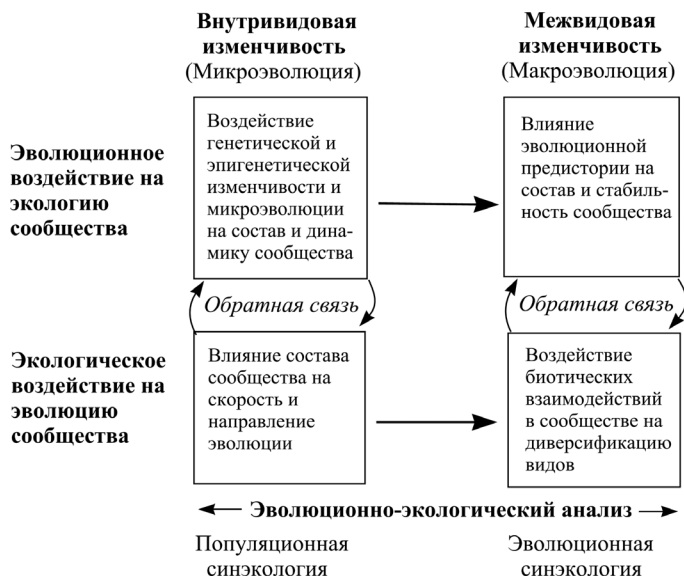


Рис. 38. Эволюционно-экологический анализ внутри- и межвидовой изменчивости и схема соотношения микро- и макроэволюционных явлений, обусловленных экологическим влиянием на эволюцию сообщества и эволюционным влиянием на его экологию, на основе обратных связей между объектами исследований (по: Johnson, Stinchcombe, 2007 и Haloin, Strauss, 2008: с изменениями и дополнениями).

ностью и на разных временных масштабах. Вероятно, и мезоэволюционные процессы, протекающие с промежуточной интенсивностью, также встроены в эти обратные связи — разные эволюционно-экологические механизмы взаимодействий между эконами, ценопопуляциями и сообществами.

Таким образом, некоторые теоретические основания позволяют предполагать, что микро-, мезо- и макроэволюционные изменения могут начинаться параллельно как популяционно-ценотическое приспособительное изменение морфониши экона в ценопопуляции (см. рис. 38). Поэтому, возможно, прав именно С.С. Шварц (1969), который настаивал на том, что «Микроэволюция и макроэволюция — единый процесс. Макроэволюционные преобразования совершаются на основе тех же механизмов и закономерностей, что и видообразование: виды, особенности которых открывают путь новой адаптивной радиации, — потенциальные родоначальники, основоположники макроэволюционного процесса» (Там же, с. 173). Ключевым

моментом рассуждений С.С. Шварца является стремление опираться на постулат о том, что эволюционные изменения формируются под воздействием изменений условий обитания, т.е. в первую очередь под влиянием экологических факторов на развитие и функционирование популяций и сообществ. Поскольку при географическом сравнении различий в экологических условиях обитания популяций конкретного вида они выражены сильнее, чем хронологические (хронографические) различия в одной и той же популяции в разные годы, С.С. Шварц предпочитал опираться в основном на механизм географического (аллопатрического) формообразования и видообразования.

Ортогенез на основе одной фратрии тоже связан с влиянием изменений условий среды, но во времени. В обоих случаях в модели видообразования С.С. Шварца этот процесс сопровождается преобразованием одного вида в другой при попадании его популяций в резко отличающиеся и в целом неблагоприятные условия, т.е. в ней аллогенез и ортогенез совмещены. Симпатрический механизм формообразования и видообразования он принимал во внимание, но, как уже отмечалось, не считал его распространенным явлением и практически не рассматривал.

Теория географического видообразования (ТГВ) и его эволюционно-экологический механизм, предложенные С.С. Шварцем (1969, 1980), несколько отличаются от линии СТЭ, поскольку репродуктивную изоляцию ТГВ рассматривает как вторичное явление, но при этом они, как мне представляется, не могут объяснить случаи симпатрического видообразования. Тем не менее в последние годы примеры симпатрического видообразования умножились в мировой литературе и в связи с пониманием реальности эпигенетических механизмов первоначальных эволюционных изменений широко обсуждаются (Jablonka, Lamb, 1996, 2005; Bolnick, Fitzpatrick, 2007; Pigliucci, 2007; de Graaf et al., 2010; Duncan et al., 2014; Laland et al., 2015; Burggren, 2016; Boskovi, Rando, 2018). Особое внимание сегодня привлекают взаимосвязанные механизмы эволюционно-экологических (Evo-Eco) и эволюционно-развитийных (Evo-Devo) макроэволюционных переходов (Evolutionary Transitions), обеспечивающих резкое изменение всех составляющих эволюционных, экологических, развития и других биологических организационных единиц (Post, Palkovacs, 2009; Schoener, 2011; Watson et al., 2016; Donelan et al., 2020). Многие проблемы в этих направлениях еще только осознаются мировой наукой и намечаются самые первые концептуальные подходы к их решению.

Симпатрическое видообразование представлялось с точки зрения теоретиков СТЭ крайне маловероятным и трудно осуществимым явле-

нием (Huxley, 1945; Maynard Smith, 1966; Майр, 1968). В то же время, исходя из эволюционных теорий последнего времени — эпигенетической теории эволюции — ЭТЭ (Шишкин, 1988, 2006, 2010, 2012; Гродницкий, 2001, 2002; Васильев, 2005, 2009) и расширенного эволюционного синтеза — РЭС (Pigliucci, 2007; Laland et al., 2015), опирающихся на быстрое стресс-индуцированное и трансгенерационно наследуемое преобразование эпигенетической системы, параметризующей процессы индивидуального развития, роль симпатрического видообразования в эволюции начали постепенно пересматривать (Schliewen et al., 2001; Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Особенно это важно в свете назревающей опасности быстрых эволюционных изменений популяций и сообществ в условиях усиления сочетанных климатогенных и антропогенных воздействий на биоту и высокой вероятности возникновения региональных и глобального биоценологических кризисных явлений — РБК и ГБК. В этой связи постараемся продолжить обсуждение сложной проблемы симпатрического видообразования на конкретных примерах в следующей главе.

Глава 11

Симпатрическое формообразование, «экоморфы» и флоры «эковидов»

Рассмотрим модель симпатрического формообразования на примере флоры карповых рыб — усачей *Labeobarbus intermedius* из оз. Тана в Эфиопии (Mina et al., 1996a,b, 1998, 2001; de Graaf, 2003; de Graaf et al., 2010; Мина и др., 2016). Существование флоры цихлидовых и карповых рыб известно с конца прошлого века (Golubtsov, Krysanov, 1993; Mina et al., 1996a,b, 1998; Sibbing, 1998). Флора, или, как его еще называют, пучок видов, представляет собой подобие сообщества морфологически различающихся и экологически специализированных симпатрических эковидов (термин принадлежит Г. Турессону (Turesson, 1922)), которые в генетическом отношении почти однородны, т.е. в понимании традиционного генетика, вероятно, не являются классическими видами. Однако они по тем или иным причинам ассортативно скрещиваются и устойчиво сохраняют особенности морфогенеза и экологической специализации в чреде поколений, будучи видами с точки зрения морфолога и эколога. Один из таких африканских флор усачей (*Labeobarbus*), включающий 15 условных видов, был обнаружен в горном оз. Тана в Эфиопии (Mina et al., 1996a,b; Reig et al., 1998; de Graaf, 2003; de Graaf et al., 2007, 2008; Мина и др., 2016).

Озеро Тана возникло либо раньше, либо после блокирования притока Нила лавовым потоком, который создал стену высотой до 40 м и изолировал озеро от речной сети нижнего Нила (Lamb et al., 2007). Средние глубины озера невелики — в среднем 8 м, но могут достигать 14 м, поэтому частичные его пересыхания с уменьшением глубин вполне вероятные события. Согласно предложенному Де Граафом с соавт. (de Graaf et al., 2007, 2008, 2010) эволюционному сценарию, флора видов *Labeobarbus* очень молод (не старше 15 000 лет), имеет монофилетическое происхождение от рыб бассейна р. Нил, а его диверсификация обусловлена неоднократными процессами трофической специализации форм в разных биотопах, причем выбор новых биотопов сопровождался изменениями морфологии, связанными с новыми трофическими требованиями. В озеро впадают несколько рек и ручьев, но адаптивная радиация форм данной флоры происходила лишь в озере последние 15 000 лет. Она последовала вслед за резким иссушением озера 17 000 лет назад, что наблюдалось и в оз. Виктория у цихлидовых видов рыб (de Graaf et al., 2010). Часть форм *Labeobarbus* размножается в реках и ручьях, впадающих

в озеро Тана, но примерно половина форм нерестится в самом озере, причем по тем или иным причинам размножение, как уже отмечалось, осуществляется ассортативно и наблюдается четкая репродуктивная сегрегация форм (Nagelkerke, Sibbing, 1996; de Graaf, 2003; Мина и др., 2016).

Для карповых рыб в мировой фауне не характерны хищные формы из-за особого строения челюсти и зубных элементов, но среди усачей флора *Labeobarbus* из о. Тана отмечено много хищных рыбоядных «видов», а также специализированных к питанию макрофитами, зоо- и фитопланктоном, моллюсками и детритом нерыбоядных форм. Морфологически эти морфотипы рыб резко дифференцированы и издавна принимались ихтиологами за обычные виды. Однако в результате молекулярно-генетических исследований было установлено, что они, по крайней мере по сиквенсам гена цитохрома *b* мтДНК, почти не различаются, формируя единый комплекс, который в генетическом отношении соответствует обычному политипическому виду (de Graaf et al., 2010). Вероятно, по мнению тех же авторов, исходной при адаптивной радиации флора формой является прибрежный *Labeobarbus intermedius*, который известен как наиболее типичный вид для высокогорных озер и рек Эфиопии (Banister, 1973).

Фенотипические черты рыб разных полувидов (*semispecies*), или, как мы готовы их определить вслед за Г. Турессоном, «эковидов» (*ecospecies*), входящих в состав данного флора, устойчиво сохраняются и из поколения в поколение передаются потомкам. Поэтому мы естественно предположили, что ведущим механизмом наследственной передачи в данном случае можно считать так называемое мягкое наследование за счет трансгенерационной передачи измененных эпигенетических профилей. Как уже отмечалось в предыдущих главах, подобный вариант мягкого эпигенетического наследования обнаружен и у растений, и у животных (см. Bonduriansky et al., 2012; Ledón-Rettig, 2013; Bilichak, Kovalchuk, 2016 и др.), поэтому он вполне вероятен как некий универсальный эпигенетический механизм быстрых микроэволюционных перестроек морфогенеза (Васильев, Васильева, 2005; Васильев, 2009а, б). Таким образом, усачи оз. Тана представляют собой почти идеальную модель для изучения быстрого симпатрического формообразования в биотическом сообществе, которое фактически является локальным флором и одновременно прообразом таксоцена, т.е. состоит из близкородственных «эковидов».

Мы изучили морфологическое разнообразие формы тела, а также головы симпатрических представителей флора *Labeobarbus* и провели морфологическое картирование их молекулярной филогении с помощью методов геометрической морфометрии. Наибольший интерес при этом представляли поиск и оценка филогенетического сигнала и проявлений гомоплазии,

содержащихся в формах тела и головы рыб. Другой аспект касался проведения эволюционно-экологического анализа морфологического разнообразия и дифференциации представителей флота с учетом их экологической специализации в связи с проблемой быстрого симпатрического формообразования (Kondrashov, Mina, 1986; Bolnick, Fitzpatrick, 2007).

Материалом послужили ранее опубликованные в статьях де Граафа фотографии рыб, относящихся к 15 известным формам данного флота, а также их частные кодовые последовательности (partial cds) митохондриального гена цитохрома *b*, хранящиеся в Генбанке (GenBank «NCBI», USA). Дополнительно в качестве внешней группы использовали сиквенс представителя близкого вида — эфиопского усача (*Labeobarbus ethiopicus*). Приводим список номеров 16 сиквенсов представителей *Labeobarbus* из Генбанка: GQ853203.1, GQ853205.1, GQ853208.1, GQ853210.1, GQ853213.1, GQ853214.1, GQ853269.1, GQ853216.1, GQ853219.1, GQ853220.1, GQ853227.1, GQ853229.1, GQ853230.1, GQ853235.1, GQ853225.1, AF180828.1.

Основой для дальнейшего построения филогений послужила матрица *p*-дистанций, вычисленная в программе Mega 5.1 (табл. 9) на основании данных Генбанка (см. выше) по числу различий в последовательности оснований на сайт нуклеотидных сиквенсов гена цитохрома *b* мтДНК.

В составе морфологических видов флота на взятом нами для анализа материале из Генбанка выделяется восемь различающихся «гаплотипов» (в целом для оз. Тана известно около 11 гаплотипов), которым соответствуют от одного до четырех морфотипов. Например, морфотипы *crassibarbis*, *gorgorensis*, *macrophthalmus* и *surkis*, вероятно, почти идентичны по сиквенсам гена цитохрома *b*, т.е. имеют относительно недавнее происхождение. Сходными в молекулярном отношении являются и морфотипы *megastoma*, *longissimus* и *tsanensis*.

Для изучения формы тела и головы усачей оз. Тана мы использовали фотографии, опубликованные в диссертации де Граафа (de Graaf, 2003) и его работах с соавторами (de Graaf et al., 2008, 2010). Изображения тела рыб на исходных фотографиях сопровождалась мерными отрезками, которые мы использовали для учета реального центроидного размера (CS — centroid size). Однако на опубликованных фотографиях голов представителей флота усачей мерные отрезки, маркирующие размеры рыб, были приведены не у всех видов, поэтому различия в центроидном размере в данном случае у них не анализировали.

Расположение 20 ландмарок, использованных для характеристики формы тела у «эковидов», показаны на примере *Labeobarbus intermedius* (рис. 39а). При выборе способа расстановки ландмарок на теле усачей мы во многом опирались на одну из пионерных работ в области геометриче-

Таблица 9. Генетические р-дистанции между 16 таксонами эфиопских усачей (*Labeobarbus*) по числу различий в последовательности оснований на сайт по нуклеотидным последовательностям цитохрома b мтДНК (расчет по данным Генбанка)

№	Вид	Порядковый номер вида							
		1	2	3	4	5	6	7	8
1	<i>L. acutirostris</i>		0.0020	0.0016	0.0013	0.0016	0.0018	0.0010	0.0016
2	<i>L. brevicephalus</i>	0.0039		0.0017	0.0019	0.0017	0.002	0.0017	0.0017
3	<i>L. crassibarbis</i>	0.0029	0.0029		0.0021	0	0.0009	0.0019	0
4	<i>L. dainellii</i>	0.0019	0.0039	0.0048		0.0021	0.0023	0.0009	0.0021
5	<i>L. gorgorensis</i>	0.0029	0.0029	0	0.0048		0.0009	0.0019	0
6	<i>L. gorguari</i>	0.0039	0.0039	0.0010	0.0058	0.001		0.0021	0.0009
7	<i>L. longissimus</i>	0.0010	0.0029	0.0039	0.001	0.0039	0.0048		0.0019
8	<i>L. macrophthalmus</i>	0.0029	0.0029	0	0.0048	0	0.0010	0.0039	
9	<i>L. megastoma</i>	0.0010	0.0029	0.0039	0.001	0.0039	0.0048	0	0.0039
10	<i>L. nedgia</i>	0.0029	0.0029	0	0.0048	0	0.0010	0.0039	0
11	<i>L. platydorsus</i>	0.0039	0	0.0029	0.0039	0.0029	0.0039	0.0029	0.0029
12	<i>L. surkis</i>	0.0029	0.0029	0	0.0048	0	0.0010	0.0039	0
13	<i>L. truttiformis</i>	0.0019	0.0039	0.0048	0.0019	0.0048	0.0058	0.0010	0.0048
14	<i>L. tsanensis</i>	0.001	0.0029	0.0039	0.0010	0.0039	0.0048	0	0.0039
15	<i>L. intermedius</i>	0.0039	0.0039	0.0048	0.0039	0.0048	0.0058	0.0016	0.0021
16	<i>L. ethiopicus</i>	0.0424	0.0443	0.0414	0.0443	0.0414	0.0424	0.0434	0.0414
№	Вид	9	10	11	12	13	14	15	16
1	<i>L. acutirostris</i>	0.0010	0.0016	0.0020	0.0016	0.0013	0.0010	0.0019	0.0077
2	<i>L. brevicephalus</i>	0.0017	0.0017	0	0.0017	0.0019	0.0017	0.0019	0.0078
3	<i>L. crassibarbis</i>	0.0019	0	0.0017	0	0.0021	0.0019	0.0021	0.0076
4	<i>L. dainellii</i>	0.0009	0.0021	0.0019	0.0021	0.0013	0.0009	0.0019	0.0078
5	<i>L. gorgorensis</i>	0.0019	0	0.0017	0	0.0021	0.0019	0.0021	0.0076
6	<i>L. gorguari</i>	0.0021	0.0009	0.0020	0.0009	0.0023	0.0021	0.0023	0.0076
7	<i>L. longissimus</i>	0	0.0019	0.0017	0.0019	0.0009	0	0.0029	0.0078
8	<i>L. macrophthalmus</i>	0.0019	0	0.0017	0	0.0021	0.0019	0.0048	0.0076
9	<i>L. megastoma</i>		0.0019	0.0017	0.0019	0.0009	0	0.0029	0.0078
10	<i>L. nedgia</i>	0.0039		0.0029	0	0.0048	0.0039	0.0048	0.0076
11	<i>L. platydorsus</i>	0.0029	0.0017		0.0017	0.0019	0.0017	0.0039	0.0078
12	<i>L. surkis</i>	0.0039	0	0.0029		0.0021	0.0019	0.0048	0.0076
13	<i>L. truttiformis</i>	0.0010	0.0021	0.0039	0.0048		0.0009	0.0039	0.0079
14	<i>L. tsanensis</i>	0	0.0019	0.0029	0.0039	0.0010		0.0029	0.0078
15	<i>L. intermedius</i>	0.0016	0.0021	0.0019	0.0021	0.0019	0.0016		0.0077
16	<i>L. ethiopicus</i>	0.0434	0.0414	0.0443	0.0414	0.0443	0.0434	0.0424	

ской морфометрии, посвященную изучению изменчивости представителей данного флота (Reig et al., 1998).

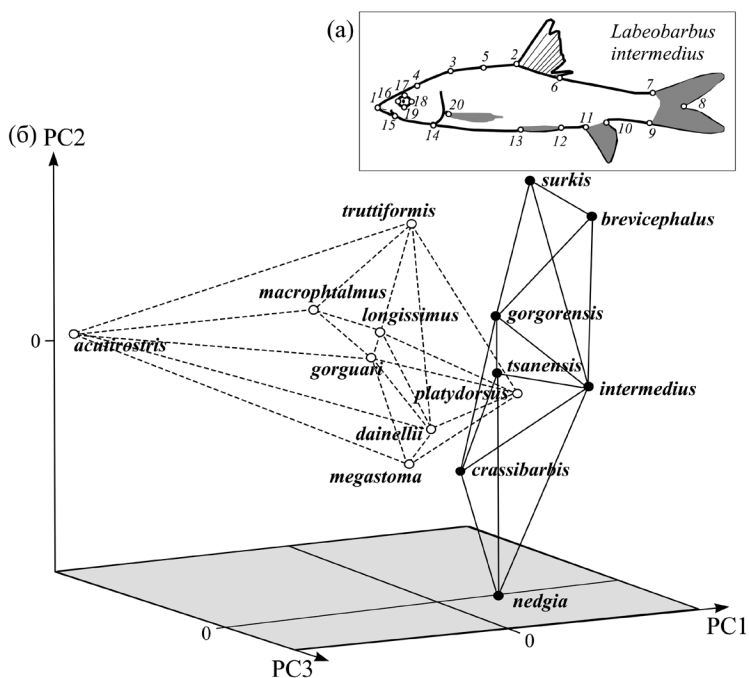


Рис. 39. Расположение 20 лан্দмарок на теле нильского усача *Labeobarbus intermedius* (а) и разнообразие формы тела нерыбоядных (черные кружки, сплошная линия) и рыбающихся (белые кружки, штриховая линия) усачей *Labeobarbus* оз. Тана в морфопространстве (б), образованном размещением ординат «эковидов» вдоль первых трех главных компонент (PC1–PC3).

Для характеристики изменчивости формы головы усачей были взяты 18 лан্দмарок (рис. 40). Выбор для анализа формы головы в качестве объекта наблюдений обусловлен тем, что она крайне изменчива и тесно связана с экологической специализацией представителей флота усачей оз. Тана.

По прокрустовым координатам выполнили анализ главных компонент формы тела рыб. Ординаты эквидов в морфопространстве первых трех главных компонент представлены на рис. 39б. Разными типами соединяющих ближайшие ординаты линий обозначены экологические группы ры-

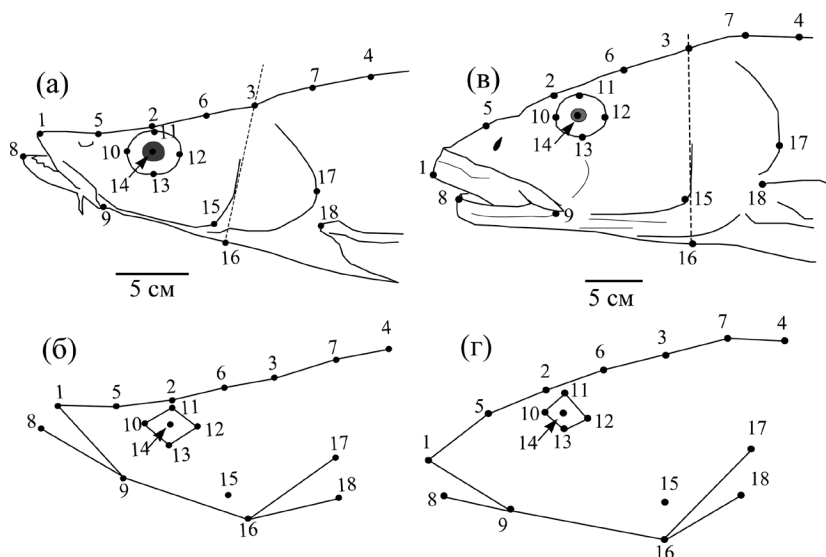


Рис. 40. Изображения головы рыбоядных усачей *Labeobarbus acutirostris* (а) и *L. dainellii* (в) со схемами расстановки 18 лан্দмарок, а также их схематические каркасные конфигурации (соответственно (б) и (г)).

боядных и нерыбоядных эковидов усачей. Маркировка принадлежности эковидов к двум группам позволила обнаружить, что они занимают два разных подпространства в общем морфопространстве. Фактически выделились две *c*-морфониши — рыбоядных и нерыбоядных усачей. Наибольшая степень сегрегации групп наблюдается вдоль первой и третьей главных компонент, причем вдоль первой компоненты дифференциация максимально проявилась и внутри группы рыбоядных видов. Вдоль третьей оси различия между рыбоядными усачами также выражены больше, чем между нерыбоядными. Напротив, вдоль второй главной компоненты в наибольшей степени выражена дифференциация между видами в группе нерыбоядных усачей. Расхождение морфониш рыбоядных и нерыбоядных усачей отражает и различия их экологических ниш.

Уровень внутригруппового морфоразнообразия (MD — morphological disparity) обеих групп по форме тела, вычисленный на основе гауссовской модели средних ближайших соседних дистанций (mean nearest neighbor distance — MNND) в программе IMP DisparityBox6i (Zelditch et al., 2004),

значимо отличается ($t = 2.48$; $p < 0.01$): для нерыбоядных эковидов показатель *MNND* составил 0.054 ± 0.002 , а для рыбадных — 0.061 ± 0.002 , т.е. последний значимо превысил таковой у нерыбоядных. Полученные величины в целом соотносятся с итогами визуализации рассеивания ординат внутри каждой из этих двух групп в пространстве трех первых главных компонент (см. рис. 39б).

Результаты сравнения внутригруппового морфоразнообразия нерыбоядных и рыбадных эковидов позволяют заключить, что у рыбадных видов морфологическая дифференциация выражена сильнее, чем у нерыбоядных. Наибольшие различия между эковидами хищных усачей по форме тела сопровождались несколько большими перестройками морфогенеза, чем в группе нерыбоядных. Тем не менее величина наблюдаемых межгрупповых различий относительно мала (формальные оценки разнообразия MD по М. Футу (Foote, 1993, 1994) близки — здесь мы не приводим эти данные), поэтому, несмотря на полученные формальные оценки, следует признать, что уровни морфоразнообразия у этих групп рыб в целом сопоставимы по величине, но явно имеют разную направленность в морфопространстве. В целом количественный уровень морфоразнообразия (MD — morphological disparity) обеих групп по форме тела, несмотря на разную конфигурацию их ординат, оказался приблизительно равным. Подразделение сравниваемых форм по предпочитаемым глубинам или удаленности от берега, как и по местам нереста: речным или озерным, не выявило каких-либо видовых агрегаций и иных подпространств в общем морфопространстве.

Сравнение рыбадных и нерыбоядных видов по значениям видовых ординат вдоль первых трех главных компонент с применением метода многомерного непараметрического однофакторного дисперсионного анализа (NPMANOVA) подтвердило значимость многомерных различий по форме тела между рыбадными и нерыбоядными усачами ($F = 2.939$; $p = 0.0202$ для 10 000 повторных перестановок).

Аналогично на основе многомерного непараметрического двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way NPMANOVA) главных компонент формы тела выявлена значимая ($p = 0.0053$) связь формы тела с рыбадностью, но не подтверждена связь с глубоководностью ($p = 0.5561$). Таким образом, рыбадность как общий групповой фактор проявляется в общих чертах строения тела, что выражается в специфическом смещении спинного плавника, меньшей высоте тела, особом положении и вытянутости рыла у группы рыбадных рыб по сравнению с нерыбоядными.

По данным о трофических предпочтениях каждого из 15 эковидов, имеющимся в докторской диссертации М. де Граафа (2003), мы провели их

ординацию методом главных компонент. В качестве исходных переменных были взяты данные о долях (%) в общем среднем рационе питания таких трофических компонент, как рыбы, насекомые (имаго), личинки насекомых, двусторчатые и отдельно брюхоногие моллюски, зоопланктон, фитопланктон, детрит, макрофиты. В плоскости, образованной первыми двумя главными компонентами (около 88% общей дисперсии) в трофическом «экопространстве» выделились две большие агрегации ординат, принадлежащие рыбадным и нерыбадным видам. Фактически речь идет о двух их обобщенных экологических нишах. На основе проведенной ординации по значениям главных компонент была получена симметричная матрица евклидовых «трофических» дистанций между эковидами. После удаления диагонали с нулевыми значениями данные частных трофических дистанций для каждого эковида были использованы при расчете показателя трофического разнообразия (ND) у групп нерыбадных и рыбадных форм (рис. 41). Дополнительно оценили различия по величине внутригрупповых дисперсий трофических дистанций между эковидами.

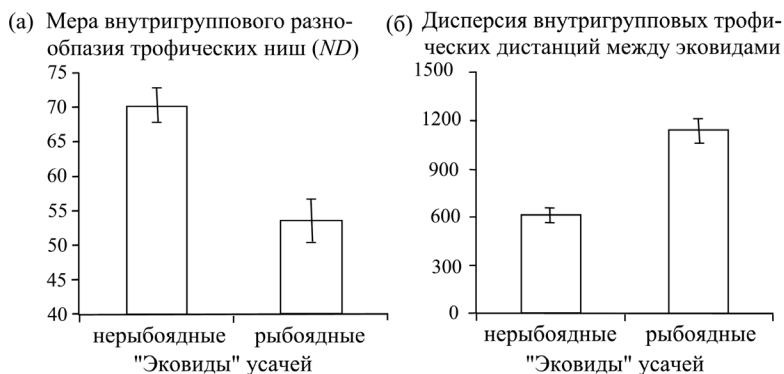


Рис. 41. Средние внутригрупповые оценки разнообразия трофических ниш — ND (а) и внутригрупповые дисперсии дистанций между трофическими нишами (б) у нерыбадных и рыбадных эковидов усачей оз. Тана в Эфиопии (с учетом стандартных ошибок $\pm SE$).

Величина ND в группе нерыбадных эковидов оказалась значимо больше, чем у рыбадных ($t = 4.1$; $d.f. = 208$; $p < 0.0001$). Заметим, что оценка t-критерия выполнена по формуле для неравных дисперсий выборок. Полученные результаты указывают на то, что в данном экопространстве

среднее расстояние между трофическими нишами нерыбоядных эковидов усачей значимо больше, чем это наблюдается между рыбающими. Ординаты последних агрегированы в экопространстве в большей степени, т.е. хищничество определяет большее сходство их трофических ниш.

Дисперсия внутригрупповых дистанций между трофическими нишами нерыбоядных и рыбающих усачей тоже значимо различается ($F = 1.85$; $d.f.1,2 = 112, 98$; $p = 0.002$), но в этом случае полярность различий изменяется на противоположную, т.е. у рыбающих дисперсия значимо больше, чем у нерыбоядных. Аналогично различаются и величины коэффициентов вариации внутригрупповых дистанций между трофическими нишами: для нерыбоядных — $CV = 35.28 \pm 2.52$, а для рыбающих — $CV = 62.90 \pm 4.20$ (T -тест Флигнера-Киллина = 43.26; ожидаемое значение $E(T) = 94.82$; $z = -5.42$; $p < 0.0001$), т.е. у нерыбоядных коэффициент вариации существенно меньше, чем у рыбающих. Другими словами, в группе нерыбоядных наблюдается стабильно больший разброс ординат эковидов: большинство дистанций между трофическими нишами стабильно велико. У рыбающих форм ординаты локализованы в целом ближе друг к другу (более компактно), но тем не менее расположены в экопространстве нестабильно — то на относительно большом удалении, то на малом, т.е. ниши рыбающих могут быть и близкими по трофическому спектру, и различными.

Таким образом, большие различия по трофическим нишам сопровождаются относительно небольшими различиями в форме тела нерыбоядных эковидов, но существенно меньшие различия в спектрах кормов у рыбающих сопровождаются относительно большими различиями в форме их тела. Вероятно, специализация рыбающих эковидов к хищному образу жизни потребовала относительно большей морфологической диверсификации.

Обращает на себя внимание еще один аспект. В работах М. Фэрре с соавт. (Farré et al., 2015; Farré, 2016) была продемонстрирована связь обилия (abundance) видов рыб с размещением их в морфопространстве. Мы провели аналогичное сравнение. Если разместить ординаты эковидов не в экопространстве, а в морфопространстве, используя главные компоненты формы тела, как это было выполнено нами ранее (см. рис. 396), но дополнить эту информацию данными об их относительном обилии (abundance), то ординаты, расположенные по краям морфопространства, во всех случаях будут принадлежать наиболее обильным в сообществе эковидам. Соответственно, ординаты, относящиеся к наименее обильным видам, будут размещены ближе к центру общего морфопространства. Это явление наглядно представлено в морфопространстве, образованном ординатами эковидов в

плоскости первых двух главных компонент — PC1 и PC2 (рис. 42). Ординаты в данном случае объединены в сеть наиболее морфологически близких эквидов, построенную методом дерева минимальных связей — MST (minimum spanning tree). Для каждой ординаты приводятся относительное обилие эквида пропорционально размеру радиусов кружков разного размера.

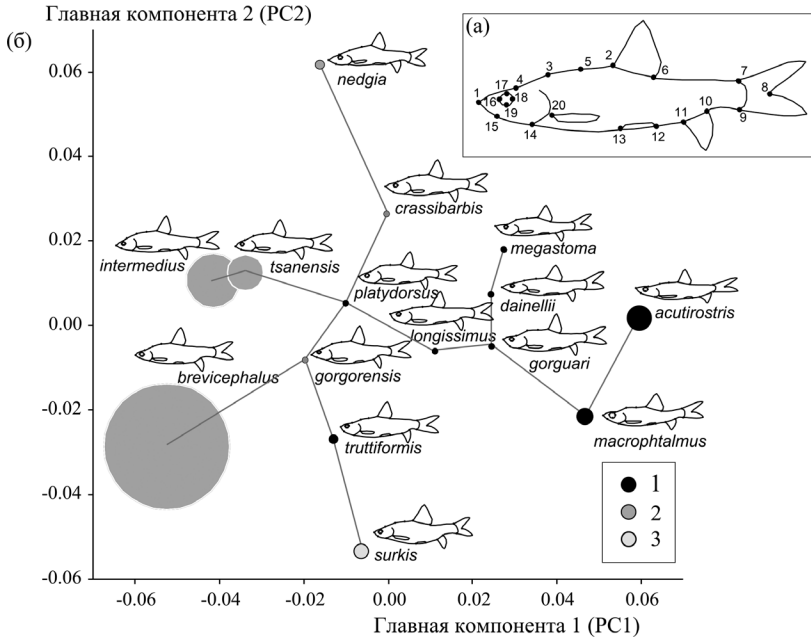


Рис. 42. Размещение ландмарков (1–20) на теле *Labeobarbus intermedius* (а) и ординация эквидов усачей (форма тела рыб представлена в виде контурных рисунков — аутлайнов) в морфопространстве первых двух главных компонент (б) с учётом их относительного обилия в сообществе, отображенного кружками разного диаметра (ординаты морфологически наиболее близких видов соединены с помощью дерева минимальных связей — MST): 1 — рыбаобядные, 2 — нерыбаобядные, 3 — растительнаяобядные.

Следует отметить, что тот же эффект наблюдается и в трехмерном морфопространстве, образованном первыми тремя главными компонентами. Краевые эквиды более обильны, чем близкие к центральной части морфопространства (данные мы здесь не приводим). Поскольку М. Фэрре (Farré, 2016) выявил данный феномен в морских сообществах рыб, причем

на разных глубинах, а нам удалось это обнаружить в пресноводном оз. Тана, можно полагать, что мы имеем дело с эволюционно-экологической и экоморфологической закономерностью общего характера.

Важнейшие для сообщества виды-доминанты, обилие которых наиболее велико, занимают в морфопространстве краевое положение, т.е. существенно дифференцированы друг от друга. Второстепенные и относительно малозначимые для сообщества виды-субдоминанты и редкие виды, имеющие низкое обилие, тяготеют к центральной части общего морфопространства сообщества и морфологически дифференцированы друг от друга в меньшей степени, чем основные виды-доминанты. Именно так обстоит дело и с симпатрическими эковидами усачей оз. Тана, большинство которых относительно слабо морфологически дифференцированы, но разделение их на группы нерыбоядных и рыбоядных по трофическим нишам сопровождается явной морфологической сегрегацией в соответствии с экологической специализацией, достигающей максимума у доминирующих по численности видов. Выявленную закономерность можно определить как *правило максимального расхождения морфонии видов-доминантов в общем морфопространстве сообщества*. Данное явление, по-видимому, отражает эффект морфофункциональной специализации и способствует уменьшению конкуренции (в данном случае между эковидами).

Мы также оценили возможное влияние на изменчивость формы тела рыб таких факторов, как место их нереста в условиях озера или реки, степень удаленности основных мест обитания от берега (1 — мелководные прибрежные, 2 — со средними глубинами, 3 — глубоководные биотопы). Экологическую классификацию видов провели по данным, взятым из публикаций де Граафа с соавт. (de Graaf, 2003; de Graaf et al., 2008, 2010). С помощью двухфакторной модели многомерного непараметрического дисперсионного анализа (NPMANOVA) оценили влияние рыбоядности с указанными выше дополнительными факторами. В результате было установлено, что оба дополнительно учтенных фактора: глубоководность основного биотопа и место нереста в реках или озере — не являются значимыми при межвидовом сравнении и не могут рассматриваться как общая причина групповой изменчивости формы тела, тогда как фактор рыбоядности проявляет достоверное влияние в обоих случаях сравнения.

Таким образом, рыбоядность как групповой фактор проявляется в общих чертах строения тела, что выражается в специфическом смещении спинного плавника, меньшей высоте тела, особом положении и вытянутости рыла у группы рыбоядных рыб по сравнению с нерыбоядными. Поскольку данный фактор оказался ведущим при морфологической и экологической

диверсификации усачей в оз. Тана, мы учли его в дальнейшем при построении гипотетических моделей параллельной морфогенетической эволюции представителей данного флота.

Аналогичный анализ главных компонент по значениям прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы головы рыб, показал, что в этом случае морфологическое разнообразие оказалась больше в группе рыбадных рыб (рис. 43). Последнее обстоятельство указывает на то, что ведущим фактором нетипичного для карповых рыб эволюционного становления рыбадных хищников среди видов флота *Labeobarbus* оз. Тана стала возможность быстрых перестроек не столько в развитии конфигурации тела, а, скорее, морфогенеза черепа и головы. Причем как у нерыбадных, так и у рыбадных представителей флота подобная быстрая дифференциация с эволюционно-экологической точки зрения может быть обусловлена длительным отсутствием в сообществе рыб оз. Тана других типичных рыбадных хищников. Кроме веера гексаплоидных форм флота *Labeobarbus*, в оз. Тана присутствуют еще три близких диплоидных вида: *Barbus humilis*, *B. tanapelagijs* и *B. pleurogramma*, а также виды рода *Garra*: *G. dembecha*, *G. microstoma*, *G. tana* и *Oreochromis niloticus*, которые выступают в том числе в качестве основного или потенциального трофического ресурса для больших рыбадных усачей (de Graaf et al., 2007, 2008, 2010).

Мы попытались по нуклеотидным сиквенсам митохондриального гена цитохрома *b* соотнести молекулярно-генетическое разнообразие морфотипов данного флота рыб с уровнем своеобразия ближайшего к ним типичного вида *Labeobarbus ethiopicus* (рис. 44).

Если оценить уровни молекулярного разнообразия сравниваемых экзотических в общем молекулярно-генетическом пространстве (как аналоге морфопространства) с помощью показателя межгруппового разнообразия MD (Foote, 1993, 1994; Zelditch et al., 2004), то практически все представители флота имеют почти на порядок величин меньшее значение MD, чем ближайший типичный вид *L. ethiopicus*. Таким образом, действительно следует говорить о крайне низком генетическом разнообразии (genetical disparity) представителей флота *Labeobarbus* оз. Тана.

Интересно было сопоставить морфологическое и генетическое разнообразие видов флота *Labeobarbus* оз. Тана. Для этой цели мы использовали значения главных компонент (PC), характеризующих изменчивость формы головы рыб, по которым вычислили обобщенную матрицу межвидовых дистанций в евклидовой метрике между 15 представителями флота. Аналогичную матрицу дистанций получили по значениям ординат видов на основе трех осей измерений (Dim1–Dim3) при многомерном неметрическом

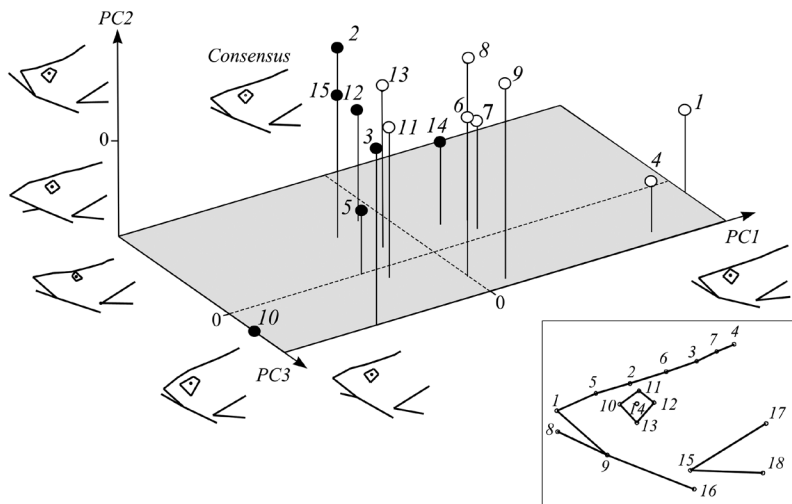


Рис. 43. Межвидовая изменчивость формы головы нерыбоядных (черные кружки) и рыбоядных (белые кружки) усачей оз. Тана в морфопространстве, образованном ординатами «эковидов» вдоль первых трех главных компонент (PC1–PC3). Показаны каркасные конфигурации голов, соответствующие крайним значениям вдоль всех трех главных компонент (внизу справа приведена схема расстановки ландмарков). Нумерация видов соответствует табл. 9.

шкалировании нуклеотидных сиквенсов гена цитохрома *b* мтДНК. Корреляционное сравнение обеих матриц дистанций провели методом Мантеля. Оказалось, что при любых используемых метриках коэффициент корреляции R между матрицами морфологических и молекулярно-генетических дистанций был статистически незначим и близок к нулю (например, в евклидовой метрике $R = -0.016$; $p = 0.5137$).

Таким образом, генетическое разнообразие по нуклеотидным сиквенсам гена цитохрома *b* и морфологическое разнообразие по главным компонентам формы головы рыб практически не проявили какой-либо корреляционной связи. Поэтому можно было ожидать, что при морфологическом картировании тех или иных версий молекулярных филогений обнаружение филогенетического сигнала должно быть затруднено или невозможно, однако по этой же причине вполне можно было выявить параллелизмы морфологических эволюционных изменений, т.е. проявление гомоплазии. Следовательно, основной интерес при дальнейшем анализе материала со-

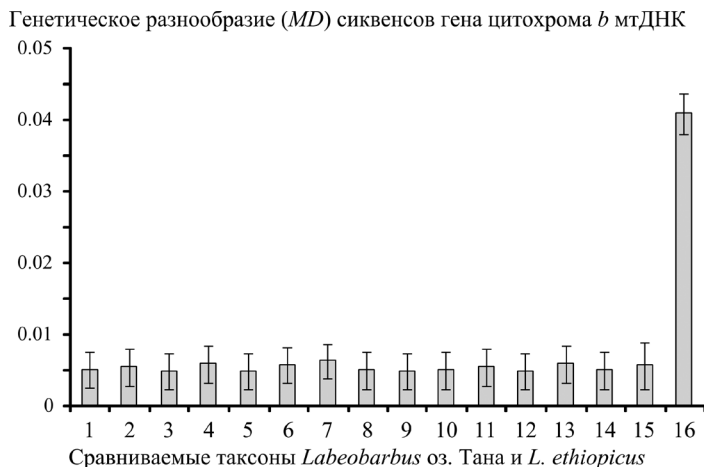


Рис. 44. Оценка генетического разнообразия нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* мтДНК 15 эквидов флота *Labeobarbus* оз. Тана и типичного близкого вида *L. ethiopicus* (16) по MD-показателю разнообразия Фута (Foote, 1993, 1994), вычисленному для каждого вида на основе матрицы генетических *p*-расстояний.

стоит, скорее, даже не в поиске филогенетического сигнала, основанного на «молекулярно-генетической филогении», а в оценке минимального и максимального уровней гомоплазии и параллелизмов морфологической эволюции при симпатрическом формообразовании усачей в пределах оз. Тана, осуществившемся всего за 15 000–17 000 лет.

Тем не менее мы попытались выявить филогенетический сигнал у представителей флота усачей оз. Тана в изменчивости формы их тела и отдельно в изменчивости формы головы. Результаты вычислений длин деревьев, уровней значимости филогенетического сигнала и величин филогенетических индексов в процессе морфологического картирования гипотетических филогений в пространстве главных компонент приведены в табл. 10.

В верхней половине таблицы представлены соответствующие значения филогенетических индексов при морфокартировании деревьев, построенных для морфопространства, характеризующего разнообразие формы тела сравниваемых видов. Две верхние строки являются вспомогательными, поскольку в них приведены минимальная *m* и максимальная *g* длины деревьев (TL), необходимые для расчетов. Из таблицы видно, что для трех вариантов молекулярных филогений ни в одном случае филогенетический сигнал не

Таблица 10. Длины деревьев (TL) для гипотетических филогений, оценка значимости филогенетического сигнала для формы тела и формы головы усачей оз. Тана на основе перестановочного (permutation) теста и сравнение деревьев по величине индексов

Вариант реконструкции филогенетического дерева по нуклеотидным последовательностям гена цитохрома <i>b</i> мтДНК	Длина дерева (TL)	<i>p</i> – уровень значимости филогенетического сигнала	Филогенетические индексы			
			<i>CI</i>	<i>RI</i>	<i>RC</i>	<i>H</i>
Форма тела						
Минимальное дерево, построенное методом ME	0.0195	< 0.0001	-	-	-	-
Максимальное (звездное) дерево	0.0465	0.642	-	-	-	-
ML – реконструкция методом максимального правдоподобия	0.0287	0.7471	0.670	0.635	0.425	0.330
NJ – реконструкция методом ближайшего соседа	0.0340	0.9746	0.574	0.465	0.267	0.426
ME – реконструкция методом минимальной эволюции	0.0361	0.9781	0.540	0.385	0.209	0.460
Экологическая сегрегация рыбоядных и нерыбоядных усачей	0.0217	0.0003	0.899	0.919	0.827	0.101
Дерево связей эквидов по их местообитаниям	0.0292	0.3958	0.667	0.640	0.427	0.333
Форма головы						
Минимальное дерево, построенное методом ME	0.0845	< 0.0001	-	-	-	-
Максимальное (звездное) дерево	0.1871	0.5636	-	-	-	-
ML – реконструкция методом максимального правдоподобия	0.1151	0.3838	0.734	0.702	0.515	0.266
NJ – реконструкция методом ближайшего соседа	0.1258	0.5289	0.672	0.597	0.401	0.328
ME – реконструкция методом минимальной эволюции	0.1414	0.9243	0.598	0.445	0.266	0.402
Экологическая сегрегация рыбоядных и нерыбоядных усачей	0.1004	0.0485	0.842	0.845	0.711	0.158
Дерево связей эквидов по их местообитаниям	0.1154	0.2421	0.732	0.699	0.512	0.268

является статистически значимым, а величина гомоплазии, как и ожидалось, во всех вариантах сравнения велика и указывает на наличие параллелизмов в эволюции формы тела.

Гипотетические филогенетические деревья, построенные методами ML, NJ и ME по нуклеотидным сиквенсам гена цитохрома *b* мтДНК, сходны по значениям филогенетических индексов, показывая высокий уровень гомоплазии (*H*) и низкий — синапоморфии (по индексам *RI* и *RC*). Мы также построили два варианта деревьев, характеризующих заведомо экологическую иерархию групп: 1 — дерево, учитывающее только экологическую сегрегацию рыбадных и нерыбадных усачей, т.е. различающихся по трофическим нишам (см. выше); 2 — дерево, построенное по матрице экологических дистанций в метрике расстояний Дж. Гауэра (Gower J.C.) по нескольким важным экологическим характеристикам, взятым из работ де Граафа с соавт. (de Graaf et al., 2007, 2008, 2010), отражающим главным образом особенности местообитаний эквидов. Напомним, что метрика расстояний Дж. Гауэра (Gower J.C.) позволяет нормировать переменные относительно максимальных значений ряда и делает их сопоставимыми по размерности. Оба экологических дерева получены с помощью алгоритма минимальной эволюции (ME) в программе Mega 5.1 на основе симметричных матриц экологических дистанций, построенных по значениям главных компонент.

Отметим, что деревья, основанные на экологических дистанциях между видами, являются своеобразными «филоэкологическими» деревьями. Поскольку эквиды флота формируют подобие таксоцена, то условно варианты экологических деревьев можно назвать также филоценогенетическими. Необходимость построения подобных деревьев вызвана тем, что если морфологическая дивергенция при симпатрическом формообразовании будет строго соответствовать становлению иерархической структуры связей в экологическом пространстве видовых ниш, то при картировании этого дерева в морфопространстве будет получен отклик в виде значимого «филогенетического сигнала». Другими словами, эволюция сообщества по формированию и освоению экологических ниш может быть отражена в морфологических особенностях симпатрических видов. Если наше условное дерево, отражающее принадлежность к группам рыбадных и нерыбадных усачей, получит в морфопространстве отклик в виде значимого «филогенетического сигнала», то эволюционное становление рыбадности и соответствующее ей изменение морфогенеза, приводящее к параллельной адаптивной радиации морфотипов флота, можно связать с экологическим давлением сообщества и ценотическим контролем.

Как видно из табл. 10, у первого «экологического» дерева, основанного на различиях трофических ниш эквидов (см. выше), наблюдается самая короткая длина ($TL = 0.0217$) и статистически значимый ($p = 0.0003$) сигнал о хорошем соответствии морфологических различий в форме тела

усачей структуре иерархического ветвления этого дерева. Все филогенетические индексы при этом имеют максимальные значения (для данной части таблицы), причем величина индекса гомоплазии (H) самая низкая и составляет 0.101 (10.1%). Следовательно, наша гипотеза о ведущем экологическом факторе формообразования эквидов усачей, связанном с трофической специализацией, во многом подтвердилась. Сравнительно невысокая величина гомоплазии при этом указывает на то, что параллелизм при экологическом формообразовании проявился лишь отчасти и имеет место высокий уровень экоморфологической специализации. Проявление гомоплазии, вероятно, в основном обусловлено общим разделением усачей оз. Тана на группы рыбающих и нерыбающих эквидов.

Во втором варианте при оценке экологических дистанций по особенностям местообитаний учитывали озерный или речной тип нереста, удаленность основного биотопа от берега, предпочитаемую глубину, рыбадность и обилие в уловах. Затем матрицу экологических дистанций использовали для построения иерархического дерева экологических связей между видами флоры, как уже было отмечено выше. Итоговое дерево является отражением наиболее вероятной иерархической упорядоченности экологических ниш эквидов данного таксоцена, обусловленных распределением по предпочитаемым местообитаниям. Потенциально можно было ожидать, что в ходе эволюционного процесса, связанного с адаптивной радиацией усачей по разным местообитаниям и глубинам озера и впадающих в него рек, проявится такой же высокий экологический (филоценогенетический) сигнал.

Однако, как видно из таблицы, эта гипотеза не подтверждается. Для дерева, построенного по особенностям местообитаний усачей, сигнал, содержащийся в морфологических особенностях формы тела, статистически незначим ($p = 0.3958$), а уровень гомоплазии оказался достаточно высок ($H = 0.333$). Следовательно многие местообитания параллельно или попеременно могут служить разным эквидам, т.е. проявляется некий экологический параллелизм у обитателей больших глубин, прибрежной зоны озера или поверхностного слоя воды и т.д. М. де Грааф (2003) отмечал, что некоторые эквиды попеременно нерестятся в одном и том же месте, но со сдвигом во времени, при этом такого сильного экологического давления со стороны сообщества рыб, как в случае влияния трофического фактора, в отношении разнокачественности местообитаний не наблюдается.

В данном случае наиболее интересно то, что филогенетический сигнал при морфокартировании молекулярных вариантов филогений практически отсутствует, т.е. молекулярно-генетической фиксации морфологической и экологической диверсификации предкового вида на 15 эквидов

за 15 000–17 000 лет с момента образования оз. Тана еще не произошло. Хорошо известно, что рано или поздно мелкие ошибки в нуклеотидных последовательностях накапливаются и позволяют судить о степени эволюционной дивергенции и времени биологической изоляции. По-видимому, это осуществляется на значительно больших отрезках времени, чем было отведено на диверсификацию усачей в оз. Тана.

Таким образом, полученные результаты косвенно указывают на большее соответствие экодерева трофических ниш морфологической диверсификации, а значит, и иерархической структуры связей между экологическими нишами, размещению видов в морфопространстве, чем это обеспечивают молекулярные филогении. Более короткое экологическое дерево формально соответствует принципу наибольшей экономии (парсимонии), т.е. по правилам кладистики может считаться более правдоподобным. По сравнению с молекулярными деревьями для экологического дерева более высокими оказываются и значения филогенетических индексов CI , RI и RC . Последнее также указывает на то, что филогения усачей оз. Тана, отраженная в форме их тела, обусловлена в первую очередь общими трофическими и лишь затем специфическими эколого-ценотическими факторами.

Формально более устойчивым является и условное дерево, характеризующее экологическую сегрегацию видов по трофическим нишам. Структура этого дерева экологической сегрегации по рыбадности (s') в сравнении со структурой минимального (m), максимального (g) и относительно короткого оригинального (s) — ML-молекулярного дерева, представлена на рис. 45 в плоскости первых двух главных компонент формы тела рыб.

Несмотря на большую величину дерева экологической сегрегации по рыбадности за счет двух областей, содержащих два веера ветвей, исходящих от группового центра к видовым ординатам своей группы, у данного дерева при перестановках ветвей возникает устойчивость. Это происходит потому, что ординаты рыбадных и нерыбадных видов тяготеют к разным подпространствам общего морфопространства и при повторных случайных перестановках ветвей общая структура дерева и его длина почти не меняются. Поэтому оба дерева, характеризующие иерархию связей экологических ниш видов, косвенно указывают на то, что ведущим эволюционным фактором при симпатрическом формообразовании является эколого-ценотический фактор, т.е. взаимное экологическое давление членов сообщества, вызывающее как параллельные, так и специфические морфологические изменения у видов соответственно их экологическим нишам и морфонишам.

Дальнейший анализ данных табл. 10 для тех же вариантов молекулярных и экологических деревьев, но картированных в морфопространство

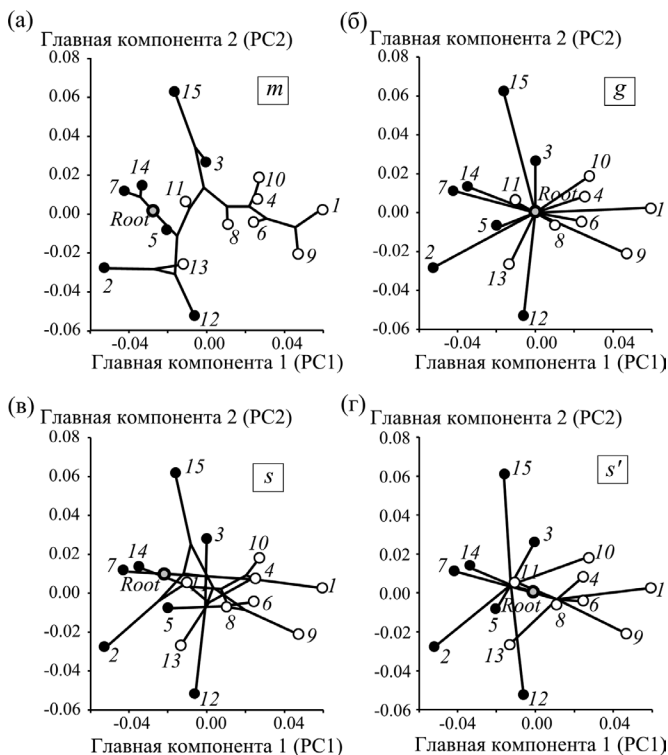


Рис. 45. Результаты морфокартирования разных вариантов филогенетических деревьев: (а) — минимальное дерево (*m*); (б) — максимальное дерево (*g*); (в) — оригинальное дерево (*s*), полученное по матрице молекулярных р-дистанций методом наибольшего правдоподобия (ML); (г) — дерево экологической сегрегации по рыбоядности (*s'*) в пространстве первых двух главных компонент формы тела, образованном видовыми ординатами флора усачей оз. Тана (рыбоядные помечены белыми кружками).

главных компонент формы головы усачей, показывает сходную картину. И в этом случае экологическое дерево, отражающее иерархию связей экологических ниш видов, является минимальным по сравнению с молекулярными деревьями. Минимальна у него и длина ($TL = 0.1004$), а вероятность обнаружения более короткого дерева в целом существенно меньше, чем для молекулярных деревьев, и формально соответствует первому уровню значимости ($p = 0.0485$). Величина индекса гомоплазии в этом случае, как и для формы тела, минимальна ($H = 0.158$) среди всех вариантов формальных

филогений (значения H варьируют от 0.266 до 0.402). Второе экологическое дерево, построенное по особенностям предпочитаемых местообитаний, не выявило значимого сигнала по форме головы усачей, как это наблюдалось по форме их тела. Интересно, что в этом случае для формы головы, как и для формы тела при всех версиях молекулярных филогений характерен наибольший уровень гомоплазии, т.е. формально, в соответствии с традиционными генетическими представлениями, наблюдается параллелизм эволюционных морфогенетических изменений у определенной группы видов.

Таким образом, при симпатрическом формообразовании усачей оз. Тана именно трофический фактор, связанный с необходимостью возникновения в сообществе собственных рыбадных хищных видов, был основным движущим эволюционно-экологическим фактором, который привел к быстрой взаимной диверсификации биоморфотипов (биоморф) усачей. Симпатрически возникшие за сравнительно короткое время рыбадные и нерыбадные усачи при выборе трофической стратегии в сообществе приобрели морфогенетические изменения формы головы и тела, что позволило разным морфотипам специализироваться в питании всеми основными ресурсами. Вслед за доступными разным морфотипам ресурсами усачи оз. Тана пространственно распределились по предпочитаемым биотопам, формируя разные экологические ниши. Точнее выражаясь, они создали пространство своих экологических ниш за счет направленных изменений морфогенеза. Среди них, как уже отмечалось, встречаются виды со сходными требованиями к среде, но, как показали исследования М. де Граафа с соавт. (de Graaf et al., 2008, 2010), в разные сезоны и в разном возрасте они могут расходиться по биотопам, т.е. их сходные топические и трофические ниши разобщены во времени.

В заключение рассмотрим пример реконструкции морфогенетических изменений на последовательных этапах эволюционных преобразований формы головы усачей, которые сопряжены с узлами (nodes) и терминальными ветвями филогенетического дерева. В качестве такого дерева используем молекулярное филогенетическое дерево флота усачей, построенное по матрице генетических p -дистанций методом NJ (рис. 46).

Выше мы уже отмечали, что ни одна из версий молекулярных филогений усачей до настоящего времени не выявила надежные маркеры, позволяющие получить летопись их быстрых эволюционных изменений и филетических связей. Тем не менее постараемся использовать данное дерево для целей реконструкции последовательных этапов морфологических изменений, опираясь на программный комплекс MorphoJ. На рис. 47 приведена схема изменений каркасных конфигураций головы усачей, постро-

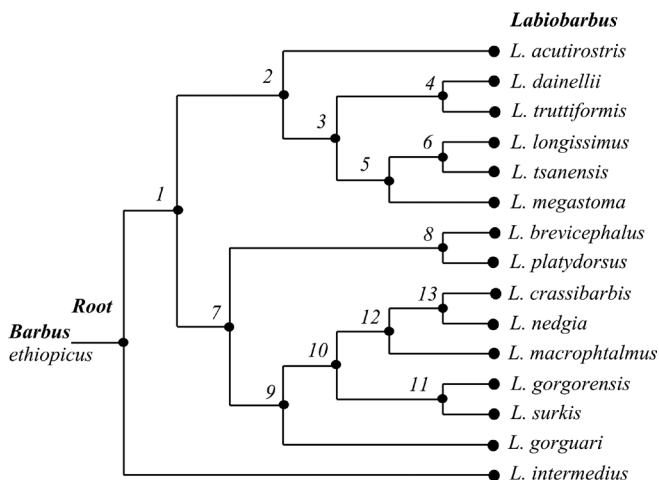


Рис. 46. Молекулярное филогенетическое дерево флота усачей, построенное по матрице генетических p -дистанций методом NJ.

енных с помощью линий, соединяющих между собой отдельные ландмарки. Внизу рисунка в соответствии со структурой NJ-дерева размещена реконструированная конфигурация головы условной предковой формы, совмещенной с корнем (Root) данного дерева. Далее приведены реконструкции таких конфигураций для последовательной череды узлов дерева (nodes), ведущих к терминальной ветви рецентного морфотипа *L. acutirostris*. Хорошо видно, что от предковой стадии к терминальной фазе эволюционных морфогенетических преобразований происходит постепенное сужение головы и вытягивание рыла данного рыбающего морфотипа. Другой путь морфогенетических перестроек идет от предковой формы к терминальной ветви рецентного морфотипа *L. intermedius*. Видно, что в этом случае перестройки конфигурации невелики, т.е. этот морфотип близок к фенотипу предковой исходной формы усачей оз. Тана. Действительно, судя по структуре дерева, ветвь данного морфотипа является базальной. Известно также, что в другом близком горном озере Эфиопии встречается только *L. intermedius*. Другие морфотипы флота являются строгими эндемиками оз. Тана.

Используя метод геометрической морфометрии для целей реконструкции узловых состояний филогенетического дерева, а также в случае проявления значимого филогенетического сигнала у тех или иных морфоструктур, можно визуализировать пути эволюционных морфогенетических

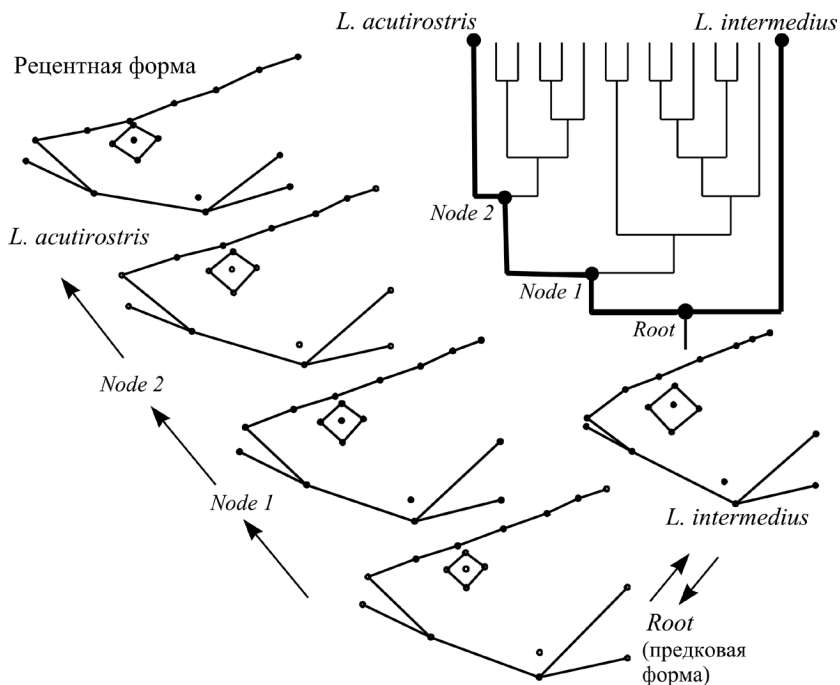


Рис. 47. Реконструкция последовательных морфологических изменений конфигурации головы усачей от предкового вида (Root) через этапы, привязанные к узлам (Nodes) филогенетического дерева, к терминальным рецентным формам: рыбадыному виду *L. acutirostris* и нерыбадыному *L. intermedius*, считающемуся наиболее близким к предковой форме.

перестроек, отражающих последовательные этапы их морфологической эволюции. В русле геометрической морфометрии он может быть полезен палеонтологам для реконструкции предковых и узловых (nodes) стадий филогенетического дерева. Сравнение геометрических конфигураций морфологических объектов, принадлежащих соответствующим таксонам, позволяет оценить масштаб морфогенетических изменений, связанных с тем или иным фрагментом филогенетического дерева.

В настоящее время, вероятно, самыми быстрыми процессами формообразования у высших животных можно считать явления перестройки морфогенеза при их доместикации. Напомним, что в итоге исторического процесса доместикации собак и выведении человеком сотен их пород раз-

мах морфологических различий между породами по форме осевого черепа оказался сопоставимым с размахом различий между представителями всего отряда хищных млекопитающих (Drake, Klingenberg, 2010). Исследования Абби Дрейк и Кристиана Клингенберга показали, что потенциал быстрых морфогенетических перестроек животных очень высок. Поэтому при снятии контроля со стороны биотического сообщества и искусственной селективной сегрегации процесса размножения за сравнительно короткие исторические характерные времена можно существенно перестроить морфогенез животных. Аналогичные эффекты недавно обнаружили у пород скалистого голубя и видов диких голубей на основе сочетания методов геометрической морфометрии и оценки молекулярных филогений (Young et al., 2017).

В нашем случае при сравнении усачей оз. Тана ситуация противоположна по механизму, но во многом аналогична по результату. При симпатрическом формообразовании усачей в оз. Тана происходит дифференциация морфогенетических траекторий, приводящих к появлению новых морфотипов, выполняющих необходимые экологические функции в изначально обедненном по видовому составу и лишённом хищных рыбадных форм сообществе рыб. Биотическое сообщество в данном случае контролирует возникновение группы хищных рыбадных усачей, обеспечивает их разнообразие и возможность с их помощью утилизации тех или иных возобновляемых биотических ресурсов. Морфотипы усачей выступают в роли неких разнообразных и «специально создаваемых» биотическим сообществом «биоинструментов», используемых для добывания и переработки тех или иных его биоресурсов.

На протекание этого эволюционного процесса сообщество рыб оз. Тана «потратило» не более 15 000–17 000 лет, а скорее всего, значительно меньше (по аналогии со скоростями изменения морфогенеза при доместикации и породообразовании собак (Drake, Klingenberg, 2010), аналогичных процессах у голубей (Young et al., 2017) или при интродукции ондатры (Васильев и др., 2014, 2016б)). Невероятно высокая скорость изменений морфогенеза у усачей при формировании флота в оз. Тана, еще более крупного флота цихлидовых рыб в оз. Виктория (Verheyen et al., 2003), а также у ряда других аналогичных озерных флотов (Rüber et al., 1999; Seegers et al., 1999; Schliewen et al., 2001; Danley, Kocher, 2001) показывает, что симпатрическое формообразование не только имеет место, но и одновременно является своеобразным аварийным способом ускоренной комплектации сообщества необходимыми функциональными «видовыми» компонентами.

Наличие параллелизма морфологических изменений эндемичных флотов цихлидовых рыб в африканских озерах Танганьика и Малави и

возникновение в этих изолированных озерах морфотипов-двойников продемонстрировали Р. Альбертсон и Т. Кочер (Albertson, Kocher, 2006). Мы использовали приведенные этими авторами изображения 12 видов рыб: 6 из них — представители оз. Танганьика, 6 — оз. Малави, которые считаются парами сходных морфотипов (сходство между ними больше, чем между всеми видами данной трибы в исходных озерах). Оцифровку и расстановку 37 ландмарков, характеризующих изменчивость формы тела и головы рыб (рис. 48а), выполняли также и с помощью тех же программ, как и в случае с усачами. Результаты сравнения, проведенного методом главных компонент формы, представлены на рис. 48б.

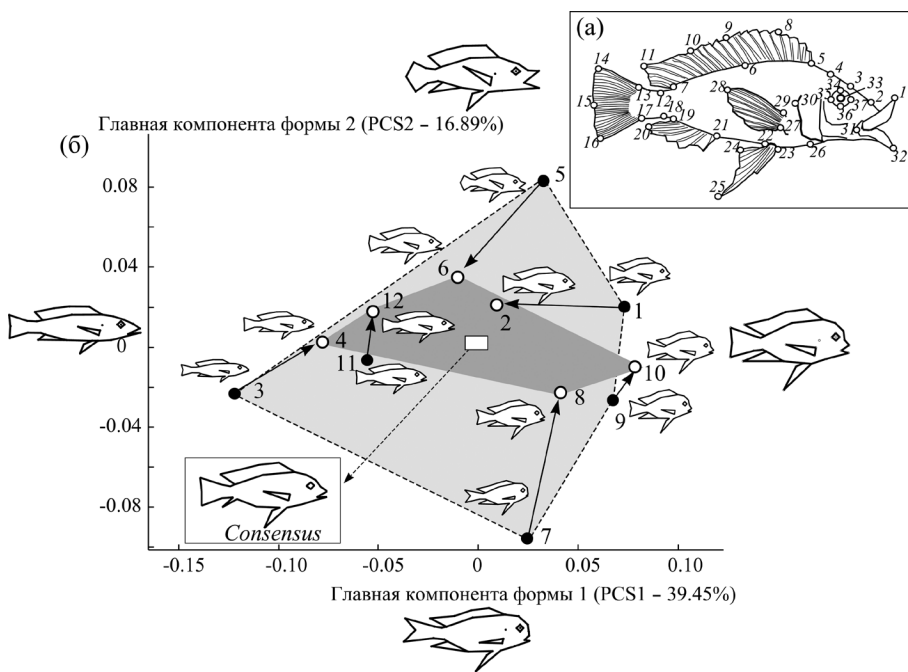


Рис. 48. Расстановка 37 меток-ландмарков боковой поверхности головы и тела цихлидовой рыбы (а) и результаты ординации формы тела цихлидовых рыб трибы *Napochromine* (б) из фlocks видов двух Великих Африканских озер — Танганьика (черные кружки) и Малави (белые кружки), вдоль первых двух главных компонент (PC1 и PC2). Ординату каждого вида на графике сопровождается каркасная (wireframe) конфигурация, построенная на основе 37 ландмарков. Краевые увеличенные конфигурации ландмарков рыб соответствуют максимальным и минимальным значениям главных компонент формы. Консенсусная (усреднённая) конфигурация изображена в нижней левой части графика.

Полигоны изменчивости, оконтуривающие в общем морфопространстве ординаты соответствующих видов из разных озёр, различаются по величине: морфоразнообразие представителей цихлидовых рыб оз. Малави (полигон темно-серого цвета) существенно меньше, чем у группы видов из оз. Танганьика (полигон светло-серого цвета). В оз. Малави встречается меньше видов цихлидовых и возраст этого озера меньше, чем оз. Танганьика. Возможно, относительно большая диверсификация формы тела и головы цихлидовых в оз. Танганьика обусловлена более длительной историей локального сообщества рыб.

Расчет симметричной матрицы всех парных прокрустовых дистанций между видами позволил выполнить ещё один вариант подобной ординации методом многомерного неметрического шкалирования (рис. 49). Размещение видовых ординат в морфопространстве первых двух неметрических измерений (Dim1, Dim2) во многом совпадает с результатом предыдущей ординации морфотипов рыб методом главных компонент, но проекция всех ординат эквивидов повернута слева-направо и сверху-вниз.

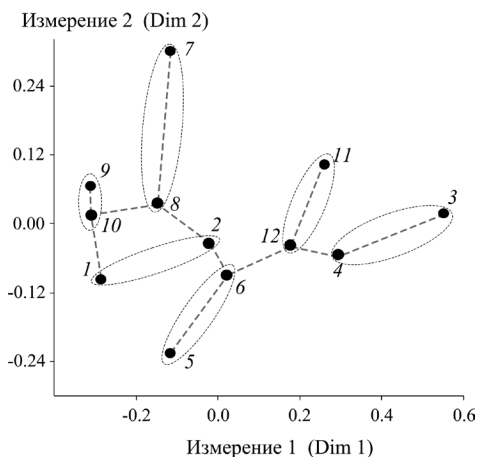


Рис. 49. Результаты ординации матрицы парных прокрустовых дистанций между 12 видами цихлидовых рыб из флоры озёр Танганьика и Малави. Ординаты видов соединены дендритом, построенным с использованием метода дерева минимальных связей (MST). Эллипсы объединяют номера морфотипически сходных видов из разных озёр (нечетные номера — виды оз. Танганьика, четные — оз. Малави).

Использование минимального дендрита, полученного с применением метода дерева минимальных связей Рольфа — MST (minimum spanning tree),

позволило выявить минимальные связи именно между теми парами видов, которые имеют морфотипическое сходство в разных озерах. Нечетные номера на рисунке означают последовательность видов оз. Танганьика, а четные — оз. Малави, соответственно номера 1 и 2 — сходные морфотипы рыб из разных озер. Сходные морфотипы из разных озер объединены эллипсами (штриховая линия). Хорошо видно, что эллипсы объединяют именно те виды, которые уже были соединены как наиболее морфологически близкие методом MST, но имеется лишь одно исключение для пары видов с номерами 1 и 2. Тем не менее ординаты и этих видов достаточно близки в морфопространстве. Поэтому можно заключить, что визуальное выделение пар морфологически сходных видов, выполненное Р. Альбертсоном и Т. Кочер (Albertson, Kocher, 2006), которое указывает на параллелизм морфологической эволюции в изолированных озерах, наблюдается и при использовании формальных методов ординации на основе геометрической морфометрии. Следовательно, параллелизм морфологических изменений видов в составах флор цихлидовых рыб при эволюции в разных Великих Африканских озерах прямо указывает на то, что существуют общие требования со стороны локальных сообществ, которые задают сходные направления быстрой морфологической диверсификации формирующихся новых видов.

При этом существует точка зрения П. Брэкфилда (Brakefield, 2006) о том, что в данном случае морфологического параллелизма у флор цихлидовых рыб из озёр Танганьика и Малави проявляется система общих развитийных ограничений, понимаемых им в русле *Evo-Devo*, которая направляет эволюцию видов. Мы в целом согласны с данной версией как базовой причиной почти равного потенциала видовой дивергенции. Однако ведущей причиной параллельной морфологической диверсификации цихлидовых в этом примере считаем возникающие в сообществе (таксоцене) рыб трофические, территориальные и иные взаимодействия, закономерно приводящие к появлению тех, а не иных морфотипов рыб, т.е. направленной симпатрической морфологической эволюции под давлением самоорганизующегося сообщества, т.е. проявляется эффект своеобразного ценотического номогенеза.

Реальным механизмом быстрых эволюционных перестроек морфогенеза при симпатрическом формообразовании могут быть вызванные средовыми стрессами эпигенетические изменения. Для мелководного оз. Тана характерны резкие колебания водности вплоть до пересыхания значительной части водоема. После одного из таких пересыханий приблизительно 15 000 лет назад и началось формирование флор усачей (de Graaf et al., 2010). При резких изменениях условий обитания могут происходить стресс-индуцированные перестройки эпигенетических профилей метилирования ДНК, влияющие на

активность тех или иных генов. Подобные эпигенетические перестройки способны трансгенерационно наследоваться (Richards, 2006; Jablonka, Raz, 2009; Bonduriansky et al., 2012). Могут наблюдаться и транспозиции мобильных элементов, изменяющие функционирование генов или вызывающие реакцию псевдогенов (Kidwell, Lisch, 1997; Slotkin, Martienssen, 2007). Быстрые эпигенетические изменения, которые в той или иной мере корректируют процесс морфогенеза, теоретически могут подхватываться направленным отбором и впоследствии фиксироваться в геноме стабилизирующим отбором (Васильев, Васильева, 2005; Васильев, 2009б).

Можно предполагать, что ведущими эволюционными факторами являются не столько конкурентные отношения, сколько селективные ценотические требования к созданию новых видовых компонентов сообщества. Направленные морфологические изменения формы головы и зубных элементов у представителей флота усачей позволили в изолированных экосистемах создать подобие набора специализированных эковидов-«инструментов», способных добывать, перерабатывать и утилизировать те или иные биотические ресурсы. Формообразование начиналось с одного предкового вида, который был способен в контрастных биотопах сначала создавать и поддерживать подобие внутривидовых морф или морфотипов. Веер этих морфотипов (экоморф), вероятно, сначала эпигенетически наследовался как веер дискретных морфогенетических траекторий, возникновение и поддержание которых обусловлено эпигенетическими пороговыми явлениями аналогично появлению тех или иных дискретных морфозов. Дальнейшая шлифовка и геномная фиксация отбором эпигенетических по своей природе морфологических изменений могла привести к диверсификации морфогенеза в соответствии с «требованиями» других членов эковидового сообщества (таксоцена). Преимущество таких эпигенетических перестроек в том, что они основаны на возможности их массовых пороговых проявлений в ответ на определенный стрессорирующий фактор среды у всех или большинства особей популяции/вида.

Симпатрическое формообразование приводит к существенной экологической и морфофизиологической специализации новых эковидов, но у усачей молекулярно-генетические различия почти не выражены. Фактически усачи флота *Labeobarbus* по существующим в настоящее время формальным молекулярно-генетическим критериям не вышли за пределы одного вида. В то же время в оз. Тана на основе этого одного вида сформировалось сообщество специализированных эковидов, которые морфологически дифференцированы друг от друга. Если бы не было информации о том, что это генетически один вид, сообщество усачей формально можно было

бы подразделить на подобие двух «подсемейств» — нерыбоядных и рыбаоядных эковидов, каждое из которых содержит несколько «родов», представители которых крайне специализированы в трофическом отношении, имеют разные экологические ниши и различающиеся морфониши. Следовательно, при симпатрическом формообразовании флота усачей оз. Тана именно трофический фактор, связанный с необходимостью возникновения в сообществе собственных рыбаоядных хищных видов, был основным движущим эволюционно-экологическим фактором, который привел к быстрой взаимной диверсификации морфотипов рыб.

Сравнивая примеры быстрого симпатрического формирования разных флотов рыб, образования эндемичных родов Дарвиновых вьюрков на Галапагосских островах, а также domestikации пород собак и голубей, можно с определенной осторожностью заключить, что симпатрическое формообразование, приводящее к формированию таксоцена — сообщества близкородственных видов, скорее, норма, чем исключение. На основе одного вида по законам самосборки вновь возникающих сообществ (которые пока нам не известны) при быстрых стрессирующих изменениях ландшафтно-климатических и иных условий среды, вызывающих эпигенетическую перестройку генома, начинают формироваться и апробироваться морфозы как морфотипы или биоморфы, инструментально выполняющие роль эковидов.

Подчеркну, что в основе процесса первоначальной диверсификации усачей в оз. Тана было становление дифференцированных экон — специализированных СФГ в составе ценопопуляции *Labeobarbus intermedius*. Каждый этап закрепления той или иной биоморфы-эковиды приводит к ее экологическому взаимодействию с другими уже имеющимися эковидами по известному принципу диффузной коэволюции (Thompson, 1998, 2006). В результате в новом сообществе может возникать необходимость потенциального формирования еще одного или нескольких эковидов, позволяющих возникающему таксоцену поддерживать численность и присутствие своих компонентов — эковидов, и обеспечивать их устойчивый баланс в постоянно изменяющейся и усложняющейся экосистеме. На этом уровне диверсификации начинают действовать мезо- и макроэволюционные закономерности, направляющие дальнейший процесс эволюции сообщества. Механизмы эволюционных перестроек морфогенеза, идущие по типам микро-, мезо- и макроэволюционных изменений, во многом должны совпадать, различаясь лишь во временных масштабах, причем исходными объектами для осуществления морфологической трансформации и «синтезирования» новых эковидов являются экон, которые одновременно обеспечивают устойчивость новых ценопопуляций и функционирования возникшего сообщества эковидов. Как отмечалось ранее

в главах 3 и 10, это обусловлено тем, что эконы одновременно являются частями ценопопуляций и сообществ в одном «лице».

Эпигенетическая система (эпигенетический ландшафт популяции) является общей для всех особей популяции и во многом уже преадаптированной к большинству потенциальных экологических пертурбаций среды обитания (Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2009б). Дополнительные экологические и функциональные возможности, возникающие за счет небольших морфологических или поведенческих изменений у симпатрически формирующихся видов, позволяют ускорять и усиливать дальнейшие процессы перестройки морфогенеза. Напомню, что ранее подобную мысль о возможности прикрытия адаптивных тканевых преобразований существующими преадаптациями при видообразовании высказал С.С. Шварц (1969, 1980). С современных позиций тканевые перестройки могут быть обусловлены эпигенетическими процессами, причем скорость изменений и их фиксации может быть достаточно высокой. Тем не менее при доместикации, моделирующей микрорезволюционный процесс, происходящие крупные морфогенетические перестройки, вероятно, не сопровождаются тканевыми изменениями, обеспечивающими снижение энергозатрат у новых пород, сортов и линий. Появление новых видов и их экологические взаимодействия при симпатрическом видообразовании и дальнейшая поступательная симпатрическая эволюция сообщества требуют новых морфологических изменений для снижения пресса конкурентных отношений, доступа к новым ресурсам и снижения индивидуальных энергозатрат за счет тканевых изменений.

Таким образом, механизм быстрого симпатрического формообразования за счёт эпигенетических перестроек и их дальнейшей фиксации (Васильев, Васильева, 2005; Васильев, 2009б; Bonduriansky, 2013; Duncan et al., 2014; Burggren, 2016) вполне реалистичен, обусловлен двухуровневыми популяционно-ценотическими взаимодействиями (Букварёва, Алещенко, 2013; Васильев и др., 2016а,б) и является основой процессов дальнейшей диффузной коэволюции (Janzen, 1980; Thompson, 1994, 1998, 2006) биотических сообществ. Представляется, что при изучении симпатрического формообразования и явлений диффузной коэволюции сообществ именно геометрическая морфометрия позволяет обеспечить новые инструментальные возможности исследований сопряженных морфогенетических перестроек не только близкородственных, но и таксономически разобщенных видов и их ценопопуляций в общем морфопространстве.

Симпатрически возникшие за сравнительно короткое время рыбаодные и нерыбаодные эковиды, благодаря выбору трофической стратегии в сообществе приобрели морфогенетические изменения формы головы и тела, что позволило разным морфотипам специализироваться в питании всеми ос-

новными ресурсами. Усачи создали пространство своих экологических ниш за счет направленных изменений морфогенеза, т.е. изменяя морфониши. В результате всего за 15 000 лет в оз. Тана возникло подобие двух таксоценов рыб. Если у исходного вида в олиговидовом и изолированном сообществе появится несколько экологических лицензий (по Левченко), т.е. сообществу срочно потребуются новые виды — потребители ресурсов, то на его основе может возникнуть сначала несколько экоморф, выполняющих свойства разных симпатрических видов, а затем произойдет симпатрическое формообразование с возникновением нового флота или пучка эковидов. Из этой модели следует, что *вид потенциально представляет собой таксоцен*, который может быстро сформироваться в обедненном видами изолированном биоценозе в результате аварийного симпатрического формообразования, вызванного быстрыми катастрофическими изменениями условий обитания.

С позиций *эволюционной синэкологии* можно заключить, что при симпатрическом формообразовании *не таксоцен формируется из видов, а вид сам из себя способен формировать сообщество*. Вид может выступить в роли потенциального сообщества, представленного несколькими близкими видами (таксоцена). Можно предполагать, что симпатрическое формо- и видообразование не является редким и экзотическим эволюционным механизмом, который приурочен к изолированным островам (Дарвиновы выюрки на Га- лапагосских островах или островные формы Гавайских цветочниц) и большим озерам (флоры карповых и цихлидовых Великих Африканских озер). Есть основания ожидать, что этот эволюционный механизм может быть распространен и на материках, где тоже часто встречаются таксоцены и наблюдаются примеры мезоэволюционных параллельных изменений.

Массовое видообразование представителей арвиколин за относительно короткий период времени в последние 1–2 млн лет тоже может быть связано с резким изменением аут- и синэкологических условий (Lv et al., 2016) и отчасти базироваться на механизмах симпатрического видообразования. Нет сомнения, что макроэволюционные явления, происходящие при эволюции надвидовых таксонов и сообществ, имеют большую протяженность во времени, чем микроэволюционные, ограниченные обычно форпостными популяциями одного вида, но разрыв между ними по времени их реализации может быть и сравнительно невелик именно при симпатрическом видообразовании и одновременной симпатрической эволюции сообществ. Высокая скорость симпатрического формообразования на основе быстрых стресс-индуцированных эпигенетических перестроек морфогенеза и трансгенерационного наследования новых экоморф и эковидов указывают на высокую вероятность возникновения РБК и ГБК.

Глава 12

Морфониши форпостных популяций и сообществ: на пути к системе популяционно-ценотического мониторинга

Долговременный экологический мониторинг устойчивости популяций и сообществ животных и растений в постоянно изменяемых человеком природных ландшафтах представляет особую важность ввиду возможного наступления регионального и глобального биоценотических кризисов по мере усиления негативного техногенного или климатического воздействия на биоту (Раутиан, Жерихин, 1997; Жерихин, 2003; Чернов, 2005, 2008; Moyné, Neige, 2007; Павлов, Букварёва, 2007; Salamin et al., 2010; Sutherland et al., 2013). Ситуация осложняется еще и расширением проникновения в аборигенные биотические сообщества чужеродных инвазионных видов, связанным с изменением климата и усилением транспортных коммуникаций во всём мире (Saul, Jeschke, 2010). Опасность быстрой качественной перестройки видовых компонент сообществ обусловлена, как уже неоднократно отмечалось, открытием в последние годы трансгенерационной наследуемой передачи измененных вследствие экологического стресса эпигенетических профилей, обуславливающих определённые морфогенетические изменения (Jablonka, Raz, 2009; Bonduriansky, 2013; Burggren, 2016; Boskovi, Rando, 2108; Donelan et al., 2020). Поэтому актуальной экологической задачей является разработка новых принципов и методов долговременного экологического мониторинга, нацеленных на оценку морфогенетической устойчивости форпостных (краевых) популяций и сообществ и выявления признаков наступления регионального биоценотического кризиса (Васильев и др., 2010а; Васильев, 2012). Важнейшей задачей ближайшего будущего следует считать внедрение популяционных представлений и методов исследований в синэкологию, обеспечивающих переход к популяционной и эволюционной синэкологии (Васильев и др., 2010а,б, 2013, 2017а, 2019).

Обратим внимание на то, что наиболее перспективным подходом к решению данной фундаментальной и одновременно прикладной задачи является двухуровневый популяционно-ценотический анализ проявлений сопряженной морфологической изменчивости симпатрических видов, образующих таксономически близкородственные группы в составе сообществ — таксоцены (Чернов, 2008; Букварёва, Алещенко, 2013; Vasil'ev et al., 2015).

Как уже отмечалось выше, в качестве наиболее адекватных моделей могут быть проанализированы многолетние изменения морфологического разнообразия и объемов морфониш, происходящие в локальных ценопопуляциях симпатрических (=синтопических) видов растений, беспозвоночных и позвоночных животных, обитающих в естественных ненарушенных и антропогенно трансформированных ландшафтах. Особое значение такой подход имеет при оценке экологического состояния биотических сообществ наиболее подверженных техногенному и другим формам антропогенного воздействия регионов Урала и Западной Сибири (нефтегазовая, угледобывающая, лесоперерабатывающая, сельскохозяйственная, горно-рудная, металлургическая, гидроэнергетическая, атомная и др. производственная деятельность).

В этой связи основное внимание должно быть уделено разработке новых принципов и методов экологического мониторинга, основанного на двухуровневом популяционно-ценотическом подходе к оценке устойчивости форпостных популяций и сообществ (таксоценов), как естественной, так и техногенной природы, с опорой на проявления внутри- и межгрупповой фенотипической пластичности, феногенетической изменчивости и морфологического разнообразия симпатрических видов. В основе создаваемой популяционно-ценотической технологии экологического мониторинга могут лежать методы традиционной и геометрической морфометрии, а также феногенетики.

Параллельный анализ изменчивости разных симпатрических видов в едином морфопространстве возможен с помощью геометрической морфометрии. Поэтому, при оценке морфогенетических реакций на изменение абиотической и биотической среды приоритет принадлежит геометрической морфометрии. Ростовые процессы могут оцениваться как прямыми традиционными методами измерений, так и косвенными — на основе использования центроидного размера (CS — centroid size). Новый метод геометрической фенетики — фенограмметрия, предложенный нами ранее (Васильев, и др., 2018б; Ослина и др., 2018), позволяет применять методы геометрической морфометрии и к структурным дискретным вариациям, описывая как индивидуальную, так и межгрупповую изменчивость композиций фенов, морфотипов и морф.

Принципиальное значение имеет применение развиваемых в книге эволюционно-экологических представлений и концепции морфониши к решению задач так называемого морфоценотического мониторинга, т.е. рассмотрения морфогенетических реакций не только отдельных симпатрических видов, но и таксоценов в целом на быстрые изменения естественной

среды обитания. Описанная в главе 2 возможность решения задач экспериментальной эволюционной экологии намечает путь к осуществлению морфоценотических исследований.

Синхронный внутри- и межгрупповой анализ синтопных ценопопуляций и эконтов симпатрических видов, входящих в состав таксоцена, позволяет в русле популяционной синэкологии сопоставить их реакции в виде усиления изменчивости неметрических, морфометрических, морфофизиологических и/или этологических признаков в ответ на неблагоприятные природные ситуации и оценить параллелизм или независимость проявления внутри- и межгрупповой сопряженной изменчивости морфогенетических, физиологических и поведенческих реакций, т.е. коэволюционный потенциал симпатрических видов (Vasil'ev et al., 2015; Большаков и др., 2015). Противоположные реакции могут указать на антагонизм экологических требований видов, параллелизм ответов у разных видов будет отражать их высокий коадаптивный потенциал, т.е. исторически выработанную видами общую адаптивную морфогенетическую реакцию на одинаковые изменения условий обитания.

Анализ внутригруппового разнообразия позволяет оценить устойчивость ценопопуляции конкретного вида к тем или иным констелляциям условий среды в разные сезоны и годы, возникающим в результате природных и техногенных воздействий. Для нескольких синтопных и синхронно оцениваемых ценопопуляций симпатрических видов локального таксоцена тем же способом можно оценить изменение общего таксоценотического разнообразия во времени. В случае параллельного сравнения нескольких таксоценов, включающих ценопопуляции тех же симпатрических видов в географически удаленных локалитетах, т.е. экологически различных условиях, проводится аналогичное сравнение, но в этом случае уже не аллохронных, а аллотопных выборок из ценопопуляций нескольких видов. Наконец, совмещение этих задач, т.е. параллельное сравнение географически удаленных, но синтопных ценопопуляций нескольких симпатрических видов во времени и в пространстве относится уже к проблематике эволюционной синэкологии и/или эволюционной экологии. При таком комплексном сопряженном анализе изменчивости свойств фенома в его самом широком толковании (от морфологических признаков до особенностей поведения особи на разных этапах онтогенеза) появляется возможность оценить, какой из видов-симпатриантов лучше адаптирован к условиям локального биотопа по проявлению изменчивости и разнообразия изученных признаков. Действительно, в неблагоприятных для вида условиях его изменчивость по отдельным признакам, или внутригрупповое разнообразие, оцененное

по их совокупности, будут возрастать, а в благоприятных, напротив, уменьшаться. Данный феномен увеличения веера изменчивости признаков в неблагоприятной среде, который мы предложили назвать «принцип провокационного фона» или «принцип Н.В. Глотова», как уже отмечалось выше, был экспериментально установлен и описан Николаем Васильевичем в его докторской диссертации (Глотов, 1983). На основе этого принципа, по морфогенетической реакции повышения уровня рассеивания ординат в многомерном морфопространстве, например применив методы геометрической морфометрии, можно определить после процедуры рарификации (случайного выравнивания выборок по объему) у ценопопуляции какого из симпатрических видов локального таксоцена в большей степени проявилось морфоразнообразие (*morphological disparity*). Соответственно, меньший уровень взаимного рассеивания (дисперсии) ординат и меньший объем морфопространства, занятого морфонишей, будут указывать на большую степень морфогенетической устойчивости и экологической толерантности вида (см. главы 8, 9).

Изучение сопряженной изменчивости и/или морфоразнообразия ценопопуляций симпатрических видов, формирующих локальные таксоцены, позволяет, с одной стороны, оценить устойчивость их морфогенеза в разных ландшафтно-экологических и климатических условиях, а с другой, по их морфогенетическим реакциям приблизиться к пониманию организации и функционирования локального сообщества как двухуровневой иерархической системы (Алещенко, Букварёва, 2010). В условиях дополнительных экологических нагрузок, например при резких эколого-климатических изменениях и/или сильном техногенном загрязнении среды, двухуровневая популяционно-ценотическая система межвидовых отношений должна проявляться более отчетливо.

Форпостные группировки, испытывающие предельные для вида экологические нагрузки, являются в этом отношении наилучшими моделями. Организация системы двухуровневого иерархического популяционно-ценотического мониторинга форпостных группировок предполагает введение особых методологических принципов. Нами предложены три общих принципа осуществления экологического мониторинга состояния локальных и региональных биотических сообществ/таксоценов: 1 — необходимость осуществления синтопного и синхронного анализа форпостных ценопопуляций и сообществ (таксоценов); 2 — обязательность применения популяционно-ценотического подхода, включающего сопряженный анализ изменчивости симпатрических видов; 3 — учет соотношения внутри- и межгрупповой фенотипической пластичности и морфологического разнообра-

зия (morphological disparity) модельных симпатрических видов. Сочетание этих принципов позволяет количественно оценить степень морфогенетической реакции локальных и региональных ценопопуляций и таксоценов на негативные экологические воздействия, т.е. меру их морфогенетической устойчивости.

Ранее мы определили (Васильев, 2012), что форпостными считаются как периферические (краевые) группировки, так и те, которые формируются и длительно существуют в техногенно нарушенных (загрязненных, поврежденных и измененных) природных ландшафтах. Поэтому форпостные группировки (ФГ) следует разделить на три группы: естественные (маргинальные), техногенные (импактные) и смешанные (маргинально-импактные), населяющие граничные для жизни экологические условия, отягченные влиянием сочетанного антропогенного фактора. Среди них следует выделить факультативные (временные, сезонные) и облигатные (присутствующие постоянно) форпостные группировки (Васильев, 2012; Васильев и др., 2018б).

Особый интерес представляют периодически формирующиеся сезонные форпостные группировки — генерации (когорты) у видов-эфемеров. Форпостными они могут быть названы как представители наиболее ранних и самых поздних сезонных когорт (генераций, поколений), которые сталкиваются с отклоняющимися от нормы экологическими условиями. К такой же категории относятся и «хронопопуляции» (например, генерации ряда насекомых или рыб), представители которых созревают в разные смежные годы и, несмотря на конспецифичность, в значительной мере генеративно изолированы. Сезонные и периодические массовые мигранты (массовые миграции леммингов, сезонная «фаза расселения» водяной полевки, оседлая и перелетная фазы у азиатской саранчи и др.), сталкивающиеся с новыми биотопами, также могут быть условно причислены к факультативным форпостным группам. Часть таких сезонных и периодически возникающих форпостных групп являются эконами (см. выше, глава 4).

Если рассматривать структуру ареала видов и ее динамику, связанную с комплексом природно-климатических и антропогенных воздействий на биоту, то можно предложить более детальную систему классификации форпостных ценопопуляций. Мы предлагаем форпостные фрагменты ареала вида подразделить на естественные и антропогенные. Естественные фрагменты населения вида в свою очередь подразделяются на маргинальные, пионерные и реликтовые. Маргинальные популяции занимают пригодные для жизни вида краевые участки на пределах его распространения. Пионерные могут возникать как временные или постоянные новые популяции

за пределами обычного ареала вида (в эксклавах), возникшие относительно недавно благодаря небольшим или существенным изменениям климатической или биотической обстановки. Условный пример формирования естественных форпостных ценопопуляций, обитающих в высокогорьях, предствлен на рис. 50. Например, при длительных трендах изменения климатических условий может возникнуть возможность расширения ареала или отдельных выходов за его пределы, в частности продвижение границы леса в высокогорье (см. рис. 50) и на север при длительном потеплении и увлажнении климата. В такой ситуации ниже по склону горы симпатрические виды сообщества формируют сначала пограничные, а затем габитуальные ценопопуляции, т.е. характерные для данного местообитания.



Рис. 50. Гипотетический пример формирования естественных форпостных, а также пограничных с ними и основных габитуальных ценопопуляций в высотном градиенте условий (штриховая линия разделяет форпостные и пограничные ценопопуляции).

Реликтовые форпостные популяции, обитают в реликтовых биотических условиях и ландшафтах (анклавах), сохранившихся от прошедших эпох по тем или иным обстоятельствам (высота: гравитация, парциальное содержание кислорода, инсоляция, низкие температуры и др.; особенности экспозиции; крутизна склонов гор и др.). Обычно реликтовые ландшафты сохраняются на небольших территориях после смещения границ природных зон на юг, реже на север.

Антропогенные форпостные фрагменты ареала возникают как реакция вида на ту или иную деятельность человека, главным образом техногенное загрязнение среды. В результате человеческой деятельности могут возникать

каты техногенные пустыни, приводящие к резкому изменению качества условий жизни локальной биоты: далеко не все исходно существовавшие на этих территориях виды способны по-прежнему жить в таких условиях, но некоторые из них все же способны адаптивно измениться за короткое время и выжить. Поэтому антропогенные форпостные популяции можно подразделить на импактные, инвазионные и интродукционные. Импактными (рис. 51) являются популяции, которые ранее существовали на данной территории, но испытали, например, техногенное воздействие — техногенный удар — *technogenic impact* (от этого и происходит название импактный — см. Воробейчик, 2004).



Рис. 51. Виртуальный пример формирования форпостных антропогенных (импактных), а также пограничных (буферных) и габитуальных (фоновых) ценопопуляций в составе соответствующих таксоценов в градиенте техногенного загрязнения среды (стрелка — направление от источника техногенного загрязнения среды обитания).

На рис. 51 представлен пример формирования антропогенных форпостных, пограничных и габитуальных ценопопуляций симпатрических близкородственных видов и объединяющих их таксоценов, которые также можно назвать импактными, буферными и фоновыми, как это обычно принято в экотоксикологии (Воробейчик и др., 1994; Воробейчик, 2004; Безель, 2006). Габитуальные, или регулярные, ценопопуляции в данном случае расположены на территориях, которые часто называют контрольными по отношению к импактным в отношении степени техногенного загрязнения тем или иным токсичным поллютантом.

Многие импактные популяции способны обитать в измененной техногенной среде, но попадают в новые негативные экологические условия, которые вид в своей истории еще не испытывал. Фактически они попа-

дают в положение группировок, вышедших за пределы видовой нормы условий обитания, т.е. являются вынужденным аналогом естественных пионерных популяций (рис. 52). Среди антропогенных фрагментов ареала можно рассматривать территории, занятые новыми для них чужеродными видами. Популяции, внедрившиеся на антропогенно измененную территорию, следует называть инвазионными форпостными. Часто возникновение форпостных популяции сопряжено с первоначальной человеческой деятельностью по интродукции растений и животных, но затем они самостоятельно и даже агрессивно занимают подходящие для них импактные территории, преодолевая сопротивление ослабленных естественных сообществ, и даже вытесняют популяции многих местных видов. Характерны случаи проникновения и расселения отдельных инвазионных видов с помощью транспортных средств, железных и автомобильных дорог, благодаря случайному переносу вегетативных фрагментов — черенков, спор, семян, отдельных животных и т.д.

Анализ гипотетической схемы (см. рис. 52) неоднородности (фрагментации) пригодных условий обитания в пределах естественных и антропогенных частей ареалов видов, формирующих биоценозы, показывает, что значительные пространства в пределах ареала любого вида могут заполняться спорадически, т.е. без формирования постоянных поселений и ценопопуляций. Такое явление принято называть кружевом ареала видов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977). Однако в отдельные годы с различными климатическими ситуациями и при разном антропогенном воздействии полнота воспроизведения этого «кружева» может отличаться. Поэтому периодически в благоприятных условиях временно возникают новые форпостные поселения, которые могут сохраняться длительное время. Территории временно возникающих спорадических форпостных популяций могут рассматриваться как малопригодные (тентативные), но имеются также незаселенные (уэстрландные) участки ареалов, которые могут быть стабильно непригодными (см. рис. 52). Встречаются также островные анклавные (реликтовые) и эксклавные (за пределами видového ареала) популяции вида.

Третьей категорией антропогенных форпостных групп следует считать интродукционные (см. рис. 52). Такие форпостные популяции связаны с деятельностью человека и формируются при попытках «улучшить» природные или хозяйственные свойства местной биоты за счёт искусственного внедрения привлекательных для человека чужеродных видов. К числу видов-интродуцентов, образовавших многочисленные интродукционные популяции, которые успешно внедрились в естественные сообщества, часто

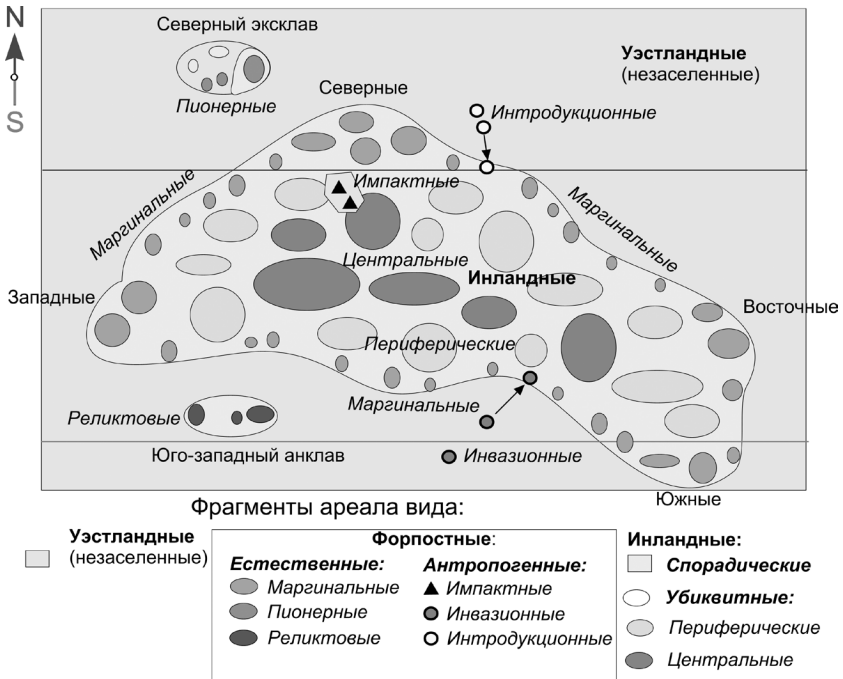


Рис. 52. Гипотетическая схема пространственной структуры и фрагментации ареалов с учетом разных типов естественных и антропогенных форпостных ценопопуляций видов, населяющих естественные и нарушенные биотопы (и биоценозы) разного происхождения (пояснения в тексте).

вытесняя из них аборигенных конкурентов, можно отнести: для млекопитающих — ондатру, енотовидную собаку, американскую норку; для рыб — леща, сазана, ротана; для растений — элодею, борщевик и др.

Все три категории форпостных группировок за счет массового отбора наиболее адекватных для данных условий онтогенетических вариантов, возникающих благодаря проявлению фенотипической пластичности, могут обеспечить постепенное расширение и изменение эволюционно-экологического потенциала не только географических видовых форм, но и ценопопуляций разных видов, формирующих экологически «краевые» сообщества естественной и техногенной природы.

Техногенное воздействие на природные биоценозы приводит к формированию ландшафтно-территориальных локалитетов, уникальных для

эволюционной истории биоты. Возникают не только демутационные сукцессионные сдвиги, носящие временный «раневой» характер, но и образуются новые существенно измененные техногенные ландшафты, например зоны «техногенных пустынь» (окрестности г. Карабаш в Челябинской обл. или г. Мончегорск в Карелии, зоны утечек нефти по трассам нефтепроводов в Западной Сибири и др.). С подобными масштабами загрязнения обширных территорий необычными и часто токсичными техногенными поллютантами в больших концентрациях локальные биотические сообщества никогда не встречались и, как правило, в таких новых условиях сохраняются лишь их наиболее устойчивые форпостные фрагменты или отдельные толерантные виды.

Скорость внутривидовых фенотипических изменений при отсутствии естественного контроля со стороны природных сообществ может быть очень высокой, что наблюдается при формировании пород домашних животных и сортов культивируемых человеком растений за счет бессознательного или направленного искусственного отбора (Drake, Klingenberg, 2010; Young et al., 2017). Поэтому в техногенно измененной среде быстрые направленные морфогенетические перестройки импактных форпостных ценопопуляций считаются в наши дни вполне реальным явлением (Васильев, Васильева, 2005; Васильев, 2009б). Следовательно, при усилении техногенного воздействия изменяется не только видовой состав импактных форпостных сообществ, но, что более существенно, и их качественный состав, представленный быстро изменяющимися импактными форпостными ценопопуляциями видов-компонентов. В этом случае происходят быстрые эогенетические, элизионные и инвазионные перестройки, связанные с изменением структуры сообществ и экологических ниш (ЭН) видов, входящих в сообщество, что влияет на протекание филогенетического процесса (Жерихин, 2003). Такие перестройки неизбежно изменяют структуру и функционирование сообществ и стимулируют в ценопопуляциях видов-компонентов процессы морфогенетических преобразований, которые связаны с освоением новых экологических лицензий (свободных ресурсов).

Происходящий в условиях измененных форпостных сообществ сдвиг ЭН ценопопуляций и формирование у них новых морфофункциональных возможностей могут на фоне постоянных селективных процессов диффузной коэволюции способствовать специогенетическим перестройкам в первую очередь экологических ниш (Жерихин, 2003). Специогенез в режиме симпатрического формообразования может затрагивать все аспекты общей ЭН, влияя на преобразование трех ее основных компонент: Гриннеллианской, Элтонианской и Риклефсианской ниш (рис. 53). При дестабилизации

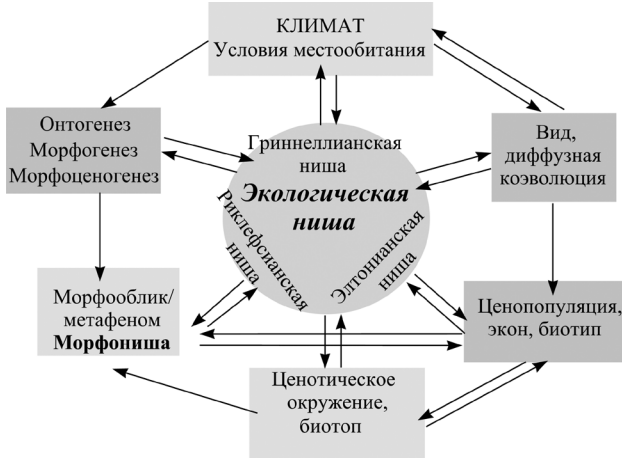


Рис. 53. Структура экологической ниши (ЭН) и взаимосвязи ее основных компонент: Гринеллианской, Элтонской и Риклефсианской ниш, эволюционно-экологические преобразования которых обусловлены потенциальными селективными перестройками морфогенеза, обеспечивающими биогеографические, морфоструктурные, функциональные и популяционно-ценоотические адаптации.

условий обитания форпостных сообществ и ослаблении контроля со стороны сообщества процессы некогерентного специогенеза в ценопопуляциях симпатрических видов могут ускориться (Красилов, 1986; Васильев, Большаков, 1996; Thompson, 1998; Жерихин, 2003; Васильев, Васильева, 2005). Эволюционно-экологические преобразования указанных трех компонент ЭН обусловлены потенциальными селективными перестройками морфогенеза, которые в свою очередь обеспечивают формирование биогеографических, морфоструктурных, функциональных и популяционно-ценоотических адаптаций.

Основным подходом к выявлению степени устойчивости таких форпостных популяций и сообществ может быть длительный феногенетический и морфогенетический мониторинг, включающий использование методов популяционной феногенетики и фенетики, а также геометрической морфометрии (Васильев и др., 20186). В последнем случае речь действительно идет об изучении проявлений морфогенетической изменчивости, поскольку применение методов геометрической морфометрии, описывающей варьирование формы объектов, исключая влияние их размеров, допускает прямую морфогенетическую интерпретацию выявляемых различий

(Sheets, Zelditch, 2013). Сравнение формы объектов, приведенных к одним и тем же размерам, дает возможность совмещать изображения морфоструктур разных видов по гомологичным меткам (landmarks) и изучать их изменчивость и морфоразнообразие в общем морфопространстве.

Закономерности сопряженной изменчивости одних и тех же гомологичных морфологических структур у разных симпатрических видов, формирующих ценозы, изучены пока еще недостаточно (Васильев и др., 2010а). Данный аспект крайне важен при решении ряда проблем экологии, поскольку позволяет подняться с популяционного уровня изучения на ценогический, т.е. рассматривать популяционно-ценогические проявления изменчивости (Violle et al., 2012; Букварёва, Алещенко, 2013; Vasil'ev et al., 2015). Система организации популяционно-ценогического мониторинга для оценки состояния ценопопуляций симпатрических видов и локального таксоцена в целом представлена на рис. 54.



Рис. 54. Система популяционно-ценогического мониторинга.

Объектами при этом являются эконы и ценопопуляции, входящие в состав локального таксоцена. Более широкий анализ, включающий компоненты всего биотического сообщества, чрезвычайно затруднен, требует привлечения большого числа специалистов и в настоящее время практически неосуществим. Поэтому изучение феногенетической реакции фрагмента сообщества — таксоцена (являющегося его моделью) на длительное обитание в роли форпостной группы, представляет собой эффективный и операциональный подход.

Феногенетическая реакция может быть оценена по различным проявлениям фенотипической пластичности (Schlichting, 1993; Pigliucci, 2001; West-Eberhard, 2003, 2005) — разной морфогенетической реакции одного и того же генома на разные условия, т.е. проявление индивидуальной модификационной изменчивости. Такой анализ осуществим, например, на листьях древесных растений, которые являются метамерными проявлениями индивидуальной фенотипической пластичности (Корона, Васильев, 2007). Для животных, скорее, подходят методы изучения флуктуирующей асимметрии, поскольку проявление тех или иных билатеральных признаков размеров, формы и структуры для левой и правой сторон тела также характеризует индивидуальную фенотипическую пластичность (Васильев и др., 2007), а также внутригрупповое морфоразнообразие (Васильев и др., 2018a). Поскольку анализ фенотипической пластичности осуществляется на групповом уровне, требуется получить выборки для каждого симпатрического вида, входящего в таксоцен.

Важным условием получения строгой количественной оценки фенотипической пластичности для ценопопуляций симпатрических видов является проведение синхронных и синтопных (в пределах одного биотопа, фации) сборов объектов для дальнейшего морфологического анализа. Как уже отмечалось ранее, полученные выборки должны быть статистически репрезентативными. Поскольку предполагается многолетнее (не менее 3 лет) слежение за феногенетической и морфогенетической реакциями компонентов таксоцена, необходимо ежегодное получение данных в тот же сезон (месяц) в череду лет наблюдений. Если важен сезонный аспект сбора данных, то он должен соблюдаться и в разные годы. Прослеживание сезонной и межгодовой феногенетических реакций даст возможность оценить степень относительной устойчивости ценопопуляций разных видов в составе таксоцена, выявить толерантные (феногенетически устойчивые) и наиболее нестабильные в данных условиях обитания форпостные группировки. Чтобы оценить, в какой мере форпостные ценопопуляции и таксоцены уклоняются от тех, которые обитают в нормальных (не экстремальных)

экологических условиях, необходимо дополнительно и также синхронно (в тот же месяц сезона) получить соответствующие выборки из контрольных ценопопуляций и таксоценов. При этом существуют риски неудачи проведения долговременных исследований, поскольку вид, долгие годы доминировавший в сообществе на данной территории, может на следующий год внезапно исчезнуть и вновь появиться здесь лишь через десятилетия.

Изучение морфологической изменчивости при сопоставлении эконо и ценопопуляций разных симпатрических видов следует проводить по гомологичным структурам, элементам формы и промерам. Поскольку обычно эти виды относятся к одному и тому же таксоценоу, то гомологизация признаков облегчается.

Сравнение видов по одним и тем же гомологичным признакам лучше всего осуществлять с помощью методов фенетики, используя гомологичные фены неметрических пороговых признаков (см. Васильев, Васильева, 2009а), а также применяя методы геометрической морфометрии с использованием одной и той же системы гомологичных меток-ландмарок (Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011, 2013а, b; Васильев и др., 2018б). Гомологичные фены, а также гомологичные ландмарки дают возможность проведения как прямого сравнения представителей разных видов, так и получения интегральной оценки таксоцена в целом (Vasil'ev et al., 2015) в режиме taxon-free исследования (Damuth et al., 1992; Violle et al., 2012).

Особое место в таких сравнениях на популяционном, видовом и ценоотическом уровнях организации занимают также и методы оценки морфологического разнообразия (morphological disparity), которые позволяют выявить степень морфогенетической реакции как ценопопуляций, так и таксоценов на те или иные условия обитания (Васильев и др., 2004, 2010а, 2013; Павлинов, 2008; Павлинов, Нанова, 2009; Vasil'ev et al., 2015). При благоприятных условиях возрастает таксоценоотическое (видовое) разнообразие, но снижается морфологическое, и напротив, в неблагоприятных условиях это соотношение изменяется на противоположное. Прослеживая в черед сменных лет тенденции изменений этих двух показателей, можно оценить феногенетическую реакцию ценопопуляций и таксоценов на влияние условий среды. Возрастание морфоразнообразия отдельной ценопопуляции или входящего в нее конкретного экона может указывать как на неблагоприятный характер экологических условий, так и на проявление дестабилизации морфогенетических процессов.

В случае форпостных ценопопуляций и таксоценов, которые в значительно большей степени подвержены длительным экстремальным эколо-

гическим воздействиям, чем контрольные, можно изучать механизмы и относительную скорость вероятных феногенетических перестроек, степень их обратимости и общую направленность. Особо следует подчеркнуть, что изучение морфогенетической реакции представителей конкретных эконопов позволит более глубоко понять и оценить пределы толерантности ценопопуляций симпатрических видов в разных экологических условиях и действующих экологических факторах. Синхронно сравнивая проявления феногенетической изменчивости, фенотипической пластичности и морфо-разнообразия гомологичных признаков в контрольных и форпостных ценопопуляциях (и эконах) и таксоценах, можно приблизиться к пониманию механизмов их устойчивости. В то же время можно оценить и процессы быстрой морфогенетической перестройки при хроническом воздействии естественных и техногенных средовых факторов, а также их сочетаний (см. примеры: Васильев и др., 2004, 2006, 2014, 2016а, 2017а).

Таким образом, используя предложенные нами принципы и методы популяционно-ценотического мониторинга морфониш близкородственных симпатрических видов как растений, так и животных, можно получить новую важную информацию об экологическом состоянии сравниваемых представителей таксоцена, которую нельзя было бы установить при изучении их в отдельности. Появляется также возможность получения с помощью методов геометрической морфометрии интегральной оценки экологического состояния сравниваемых локальных таксоценов — морфоценотической оценки. Очевидно, что в зависимости от поставленной задачи, при этом можно оценивать и состояние локальных ценопопуляций и их эконопов.

В заключение следует обратить внимание на сравнение морфогенетических реакций одноименных и разных эконопов на определенные условия обитания как во времени (при сравнении синтопных выборок разных сезонов, лет, десятилетий, отдаленных исторических периодов), так и в пространстве (в разных биотопах, ландшафтах, природных зонах). Такое сравнение предполагает как моновидовой, так и би- и поливидовой планы анализов морфониш. Подобные исследования можно определить как **сравнительная эконика ценопопуляций и сообществ** (таксоценов). В первую очередь при моновидовом синхронном анализе одноименных эконопов (например, взрослые самцы сеголетки или взрослые самки сеголетки бурой морфы) в разных ценопопуляциях, населяющих разные биотопы (биоценозы) мы имеем возможность оценить какой из биотопов более благоприятен для вида. Судить об этом можно по морфогенетической реакции — внутригрупповой изменчивости и разнообразию морфониш эконопов в общем морфопространстве. Увеличение объемов морфониш указывает на

нестабильность развития и относительную неблагоприятность условий, в которых формируются эконы, а их расхождение в морфопространстве — на модификационные морфогенетические смещения в ответ на различия в условиях развития. Сравнение может проводиться по трем основным аспектам морфогенеза, касающимся изменений структуры (по проявлению фенотипических признаков), формы (по итогам геометрической морфометрии), а также размеров (по общим размерам, центроидным размерам и др.). По результатам сравнения можно будет заключить какие биотопы для представителей данного экона более благоприятны. Другой аспект касается оценки морфогенетических реакций представителей разных эконов (например, самцов сеголеток бурой и черной морф в полиморфной ценопопуляции) на одни и те же, или разные условия развития. Это позволит определить какой из эконов (например, представители какой морфы) лучше адаптирован к данной констелляции условий. Интересна также возможность сравнения стабильности развития эконов, различающихся по возрасту (например, ювенильные, неполовозрелые и половозрелые самцы сеголетки). При поливидовом плане сравнения выбираются сопоставимые (одноименные) эконы в ценопопуляциях каждого вида. Такой анализ позволяет выявить различия в степени адаптации определенных эконов из ценопопуляций разных видов к условиям конкретного биотопа, года (сезона, десятилетия, отдаленного исторического периода). Предложенные выше аспекты сравнения усиливают точность и надежность анализа адаптивности эконов и ценопопуляций таксоцена.

Заключение

Академик С.С. Шварц (1969, 1973, 1980), развивая полвека назад представления об эволюционной экологии, наметил широкий круг задач и общий путь исследований, который во многом актуален и сегодня. Несмотря на то, что теоретические представления о механизме видообразования, выдвинутые С.С. Шварцем (1969, 1980), сегодня должны быть откорректированы с учетом новых научных открытий XXI в., его эволюционно-экологическая основа остается неизменной. Мне представляется, что этапы видообразования по С.С. Шварцу, основанные на возникновении необратимых морфофизиологических особенностей, изменяющих отношение популяций к среде, а также включающие тканевые адаптации, напрямую связаны с эволюционно-экологическими и эпигенетическими механизмами, широко обсуждаемыми в русле РЭС (Pigliucci, 2007; Schoener, 2011; Dickins, Rahman, 2012; Duncan et al., 2014; Laland et al., 2015; Burggren, 2016). Идею С.С. Шварца о регулярных гомеостатических колебаниях генетической структуры, объясняющих регулярные сезонные фенотипические перестройки, необходимо заменить представлениями об известных теперь гомеостатических перестройках эпигенетической системы, фенотипической пластичности и пороговых переключениях морфогенетических программ (Jablonka, Lamb, 1996, 2005; West-Eberhard, 2003, 2005; Васильев и др., 2017а).

Роль экологических механизмов в эволюционных изменениях, связанных с перестройками экологической структуры популяций, еще только начинает осознаваться и привлекать внимание исследователей (Schoener, 2011; Ledón-Rettig, 2013; Laland et al., 2015). Полагаю, что в связи с концепцией расширенного эволюционного синтеза (РЭС) экологические механизмы эволюции, намеченные С.С. Шварцем, следует дополнить. Необходимо изучение как эпигенетических последствий изменений соотношения всех структурно-функциональных групп в популяции, так и изменений соотношения видов в сообществе (таксоцене), а также обратных связей (feedbacks) между экологическими и эволюционными процессами в популяциях и сообществах, которые в последние годы начали активно изучать (Haloin, Strauss, 2008; Post, Palkovacs, 2009; Alberti, 2015). Рассмотренная С.С. Шварцем (1969, 1980) связь между микро- и макроэволюционными процессами до сих пор широко обсуждается, но еще не нашла своего решения (Иорданский, 1994), тем не менее с позиций ЭТЭ и РЭС ее дальнейшее решение представляется вполне реалистичным (Haloin, Strauss, 2008).

Приведенные нами материалы по анализу симпатрического формообразования флота африканских усачей *Labeobarbus intermedius* позволяют предполагать, что микро-, мезо- и макроэволюционные процессы опираются на общие механизмы, хотя и имеют разные временные масштабы и эволюционно-экологическую роль, как ранее предполагал С.С. Шварц (1969, 1980). Симпатрическое видообразование может оказаться более распространенным эволюционным механизмом, чем это ранее предполагалось, поскольку подобные изменения на первых этапах формообразования базируются на быстрых эпигенетических преобразованиях, сопряженных с изменениями морфогенеза, и на возможности длительного трансгенерационного наследования этих «приобретенных» эпигенетических и связанных с ними морфогенетических изменений (см. Jablonka, Lamb, 1994, 2010; Васильев, Васильева, 2005). Высказано предположение, что центры регуляции (ЦР) генных сетей, способные одновременно активировать множество (кассет) генов, могут контролироваться эпигенетическими факторами, обеспечивая возможность запуска или подавления соответствующих морфогенетических процессов, стрессовых ответов, гомеостатических и циклических процессов (Колчанов и др., 2000; Kolchanov et al., 2002; Колчанов и др., 2003).

Можно полагать, что в самом недалеком будущем среди прочих направлений ЭЭ ведущее место будет принадлежать эволюционной синэкологии (ЭС), контуры которой сегодня еще только намечаются. Именно это направление исследований будет нацелено на изучение и моделирование сложнейших аспектов коэволюции сообществ, выяснение механизмов симпатрического видообразования и прогнозирование быстрых перестроек популяций и сообществ, выявление РБК и ГБК. Основной чертой и преимуществом ЭС является двухуровневый популяционно-ценотический подход (Чернов, 2008; Букварёва, Алещенко, 2013) к проявлениям сопряженной изменчивости и морфоразнообразия ценопопуляций в локальных таксоценах (Васильев и др., 2010а; Vasil'ev et al., 2015). Развиваемые в книге представления об экспериментальной эволюционной экологии, хорошо согласуются с подходами ЭС и эпигенетической концепцией быстрых морфогенетических перестроек с позиций РЭС (Васильев, Васильева, 2005; Skinner, 2015), а также представлениями о механизмах диффузной коэволюции (Thompson, 1998, 2006) и могут быть рассмотрены как особое методологическое направление ЭЭ.

Предложенные подходы к двухуровневому популяционно-ценотическому анализу симпатрических видов в русле эволюционной экологии, в том числе на основе популяционной и эволюционной синэкологии, моле-

кулярной генетики и геометрической морфометрии, представляются перспективными для оценки экологического состояния и морфогенетических перестроек отдельных эконо, ценопопуляций и локальных таксоценов. Дальнейшее развитие эволюционно-экологических представлений о новых путях и методах прогноза региональных кризисных биоценологических явлений и экологических эпигенетических механизмах популяционно-ценологических перестроек позволит приблизиться к практическому решению задач управления начальными процессами эволюции, а также направленного изменения структуры и функциональных свойств ценозов (Rosenzweig, 2003). Во многом это согласуется с высказанными С.С. Шварцем (1969, 1980) ожиданиями и даже отчасти их превосходит в отношении возможного конструирования гибридных (рекомбинантных) ценозов (Rotherham, 2017), включающих чужеродные инвазионные виды (Facon et al., 2008).

Есть основания считать, что с некоторым опозданием начинает сбываться прогноз развития экологии, сделанный С.С. Шварцем (1973): «Анализ состояния экологии позволяет предвидеть, что следующее двадцатилетие будет периодом создания развернутой экологической теории, основным содержанием которой явится синтез идей популяционной экологии и биогеоценологии. Это позволит разработать экологические основы природопользования и общей стратегии поведения человека эпохи всеобщей индустриализации. Этой главной задаче должны быть подчинены все частные экологические исследования современного периода.» (с. 31).

Предложенная нами концепция морфониши может быть использована как в исследованиях, связанных с популяционной экологией и морфологией отдельных видов, так и с эволюционной экологией и синэкологией ценопопуляций симпатрических видов, входящих в состав таксоценов. На основе данной концепции появляется теоретическая перспектива косвенно оценивать по проявлению морфониш тех или иных групп в общем морфопространстве соотношение и степень перекрывания их экологических ниш.

Предложенный подход лежит в русле быстро развивающихся в последние годы функциональной и «признаковой экологии» — «trait-ecology» (Violle et al., 2007, 2012; Pla et al., 2012; Swanson et al., 2015; Junker et al., 2016; Fontaneto et al., 2017; Blonder, 2018; Blonder et al., 2014, 2017, 2018; Jarvis et al., 2019; Schleuning et al., 2020), изучения фенотипической и развитийной (developmental) пластичности (Pigliucci, 2001, 2005, 2007; West-Eberhard, 2003, 2005; Schlichting, Wund, 2014) и проблематики, связанной с быстрыми эпигенетическими и эволюционными изменениями в историческое время (Thompson, 1994, 1998; Jablonka, Raz, 2009; Salamin et al., 2010; Johnson, Tricker, 2010; Duncan et al., 2014; Skinner et al., 2014; Alberti, 2015; Burggren, 2016).

Представляется перспективным использовать при анализе соотношения реализованной и потенциальной морфониш оценки пределов их фенотипической пластичности для решения различных задач экологии, связанных с выявлением уровня толерантности к изменениям среды на разных уровнях биологической организации: особь, ценопопуляция (=популяция), вид, таксоцел (=биоценоз). Основная направленность исследований при использовании концепции морфониши — изучение устойчивости развития объектов при изменении условий среды в пространстве и во времени.

Поскольку для модульных организмов применим анализ морфониш отдельных особей, появляется возможность использования данного подхода в селекции, лесоводстве и растениеводстве для выявления наиболее толерантных к влиянию средовых факторов особей. Более того, данный подход и дальнейшее его развитие позволят выявить в составе выборки особей, феномы которых наиболее близки к оптимальному фенотипическому состоянию для данных условий. Для групп особей, в том числе, экононов и ценопопуляций, по их морфогенетической реакции (изменчивости формы объектов) возможно оценить степень благоприятности условий в конкретный год или для тех или иных сред, расположенных в градиенте воздействия стрессовых факторов, влияющих на процесс развития. При географическом сравнении популяций вида можно оценить регионы, где условия наиболее благоприятны и оптимальны. Наконец, при изучении таксоценозов можно обнаружить ценопопуляции экологически уязвимых видов, а также оценить устойчивость и толерантность самих сообществ в изменяющейся среде. Последний аспект связан с разработкой методов морфоценотического мониторинга. Данный подход в русле геометрической морфометрии может быть также полезен палеонтологам для выявления филогенетического сигнала тех или иных морфоструктур, реконструкции формы предковых феномов и их элементов, а также для проверки гипотез об эволюционности тех или иных видов сообщества.

Представители разных скрытых (криптических) СФГ — экононов — в благоприятных условиях проявляют сходство феномов, но могут возникнуть и различия в виде разной морфогенетической и/или морфофизиологической реакции на один и тот же стрессирующий фактор среды. Поэтому возможен динамический анализ морфониш одних и тех же групп во времени, который позволит выявить подобные криптические СФГ по смещению их исходных (до начала действия стрессирующего фактора) морфониш в морфопространстве. Все это позволяет выявить также степень фенотипической пластичности групп и их эволюционно-экологическую значимость для каждого иерархического уровня биотической организации (от экона и ценопопуляции до таксоцелена).

Если объем морфопространств, занятых реализованными и потенциальными морфонишами объектов сравнения, сближается по величине, то это указывает на снижение или исчерпание их адаптивного модификационного потенциала. Такая или близкая к ней ситуации являются признаками возникновения риска эволюционно-экологического кризиса (например, регионального биоценологического кризиса — РБК) и неспособности данной ценопопуляции/популяций вида реализовать адаптивные для данных новых условий модификации морфогенеза.

Особый интерес представляет изучение популяционно-ценотических регуляций, взаимодействий, а также возможных механизмов диффузных коэволюционных перестроек при изучении сопряженных морфогенетических реакций эконо в ценопопуляциях симпатрических видов на основе сопоставления их морфониш в общем морфопространстве. Сопряженный анализ морфогенетических изменений разных эконо (например, молодые и взрослые самцы и самки) или одноименных эконо разных симпатрических видов (взрослые самцы двух видов) позволяет оценить, являются ли сложившиеся экологические условия благоприятными для них. Если внутригрупповое разнообразие (*MNND*) или объем морфопространства (*Vch*) представителей конкретного экона у одного вида будут значимо меньше, чем у другого, можно полагать, что условия развития для его особей более благоприятны и не приводят к морфогенетическому стрессу. Дополнительно в выборках сравниваемых эконо можно оценить уровни дисперсий общей, направленной и флуктуирующей асимметрии размеров, формы и структуры объектов (Васильев и др., 2018б), что позволит уточнить морфогенетическую интерпретацию выявляемых различий. Это направление исследований предлагаю назвать *сравнительной эконоикой*.

Таким образом, методы традиционной и геометрической морфометрии, а также фенограмметрии (Васильев и др., 2018б) предоставляют новые возможности для сопряженного анализа изменчивости размеров, формы и структуры, характеризующих основные направления морфогенетических перестроек особей, эконо, ценопопуляций и таксоценов в трансформирующихся условиях среды, а также по соотношению их реализованных и потенциальных морфониш позволяют косвенно сопоставить сходство их эконош.

Список литературы

- Абросов Н.С., Боголюбов А.Г.* 1988. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 333 с.
- Агаджанян К.Г.* 1972. Лемминговые фауны среднего и позднего плейстоцена // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 9. С.67–81.
- Айяла Ф.* 1984. Введение в популяционную и молекулярную генетику: Пер. с англ. М.: Мир. 232 с.
- Алеев Ю.Г.* 1980. Жизненная форма как система адаптаций // Успехи совр. биол. Т.90. № 3. С.462–477.
- Алеев Ю.Г.* 1986. Экоморфология. Киев: Наукова думка. 424 с.
- Алещенко Г.М., Букварёва Е.Н.* 2010. Теоретическая биология: двухуровневая иерархическая модель оптимизации биологического разнообразия // Известия РАН. Сер. Биол. №1. С.5–15.
- Арнольди К.В., Арнольди Л.В.* 1962. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол. журн. Т.42. Вып.2. С.161–183.
- Астауров Б.Л.* 1974. Наследственность и развитие. М.: Наука. 359 с.
- Бауэр Э.С.* 1935. Теоретическая биология. М.: ВИЭМ. 206 с.
- Безель В.С.* 2006. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий». 280 с.
- Беклемишев В.Н.* 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим // Мед. паразитол. и паразитар. болезни. Т.14. Вып.1. С.3–11.
- Беклемишев В.Н.* 1994. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd. 250 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т.1. 667 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т.2. 477 с.
- Большаков В.Н.* 1972. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука. 200 с.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А.* [и др.] 2011. Морфологическая изменчивость малой лесной мыши (*Sylvaeus uralensis*) на Южном Урале: техногенный аспект // Вестник Оренбургского госуд. университета. №12 (131). С.37–39.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Гордилова Ю.В.* 2013. Эволюционно-экологический анализ сопряженной географической изменчивости двух симпатрических видов грызунов на Южном Урале // Экология. №6. С.446–453.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А.* [и др.] 2015. Сопряженная биотопическая изменчивость ценопопуляций симпатрических видов грызунов на Южном Урале // Экология. №4. С.265–271.

- Букварёва Е.Н., Алещенко Г.М.* 2013. Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Тов-во научных изданий КМК. 522 с.
- Быков Б.А.* 1978. Геоботаника. Издание 3-е перераб. и исправл. Алма-Ата: «Наука» КазССР. 288 с.
- Вавилов Н.И.* 1965. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные труды. Т.5. М.,Л.: Наука. С.179–222.
- Васильев А.Г.* 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С.158–169.
- Васильев А.Г.* 1992. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих. Киев: Ин-т зоологии АН Украины. 46 с.
- Васильев А.Г.* 1996. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург. 47 с.
- Васильев А.Г.* 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига». 640 с.
- Васильев А.Г.* 2009а. Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // Журн. общ. биол. Т.70. №3. С.195–209.
- Васильев А.Г.* 2009б. Быстрые эпигенетические перестройки популяций как один из вероятных механизмов глобального биоценотического кризиса // Биосфера. Т.1. №2. С.166–177.
- Васильев А.Г.* 2012. Проблема устойчивости форпостных популяций и сообществ: от теории к методам оценки // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: мат-лы IV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. [Нижний Тагил], 26–29 марта 2012 г. Нижний Тагил: НТГСПА. Ч.1. С.76–80.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н.* 1994. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. №3. С.4–15.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Малафеев Ю.М., Валяева Е.А.* 1999. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // Экология. №6. С. 433–441.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Синева Н.В.* 2014. Отдаленные морфогенетические последствия акклиматизации ондатры в Западной Сибири // Докл. РАН. Т.455. №4. С.478–480.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А.* [и др.] 2016а. Оценка эффектов избирательной элиминации в сообществе грызунов методами геометрической морфометрии // Экология. №4. С.290–299.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В.* 2016б. Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект // Российский журнал биологических инвазий. №4. С.2–13.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Синева Н.В.* 2016в. Морфоразнообразие моно- и полиморфных популяций обыкновенной слепушонки: реализуется

- ли «принцип компенсации» Ю.И. Чернова внутри популяции? // Докл. РАН. Т.468. №1. С.118–121.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А. [и др.] 2018а. Морфогенетические эффекты переселения представителей южной популяции обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) на северную границу ареала // Докл. РАН. Т.478. №5. С.604–607.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А. 2020а. Внутри- и межпопуляционная одонтологическая изменчивость красно-серой полёвки (*Craseomys rufocanus*) и «принцип компенсации» Ю. И. Чернова // Экология. №1. С.5–15.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В. 2020б. Анализ географической изменчивости морфогенетических траекторий на примере обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Докл. РАН. Науки о жизни. Т.493. С.413–416.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2005. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценологического кризиса // Вестн. Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биол. Вып.1(9). С.27–38.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2009а. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Тов-во научных изданий КМК. 511 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2009б. Феногенетический мониторинг импактных популяций растений и животных в условиях антропогенного пресса // Науч. ведомости Белгородского гос. ун-та. Естественные науки. Вып.8. №3(58). С.5–12.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2018. Популяционная мерономия, фенотипирование и популяционные музейные коллекции // Биологические коллекции сегодня и завтра: [материалы Рос. конф. с междунар. участием «Передовые практики и перспективы использования зоологических коллекций»] / ред. вып. М.В. Калыкин и др. М. С.31–35. (Зоологические исследования; 2018. №20).
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2007. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 279 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2010б. Эволюционно-экологический анализ закономерностей феногенетической изменчивости гомологичных морфоструктур: от популяций до экологических рядов видов // Экология. №5. С.323–329.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Гордилова Ю.В., Добринский Н.Л. 2017а. Принцип компенсации Ю.И. Чернова и влияние полноты состава сообщества грызунов на изменчивость популяции рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*) на Среднем Урале // Экология. №2. С.116–125.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Гордилова Ю.В. [и др.] 2017б. Сопряженная высотная изменчивость кавказской и малой лесной мышей на Западном Кавказе: многомерный морфометрический и неметрический анализ // Горные экосистемы и их компоненты: Мат-лы 6 Всерос. конфер. с междунар. участием, посвящ. Году экологии в России и 100-летию заповедного дела в России [Нальчик, 11–16 сентября 2017 г.]. Махачкала. С.133–134.

- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. 2010а. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. №2. С.119–125.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. 2013. Сопряженная техногенная морфологическая изменчивость двух симпатрических видов грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопросы радиационной безопасности: науч.-практ. журн. / ПО «Маяк». Спец. вып.: 2013 год — год охраны окружающей среды. С.4–13.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. 2020в. Сопряженная хронографическая изменчивость морфофункциональных признаков в популяциях двух симпатрических видов грызунов // Экология. №4. С.284–297.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурин А.О. 2018б. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Тов-во научных изданий КМК. 471 с.
- Васильев А.Г., Марин Ю.Ф., Васильева И.А. 2006. Феногенетический мониторинг березы повислой (*Betula pendula*): оценка качества среды в Висимском заповеднике и в зоне влияния техногенных поллютантов от предприятий цветной металлургии // Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике. Мат-лы науч. конф. Екатеринбург: Новое время. С.85–93.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. [и др.]. 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.
- Васильева Л.А., Выхристок О.В., Антоненко О.В., Захаров И.К. 2007. Индукция транспозиций мобильных генетических элементов (МГЭ) в геноме различными стрессовыми факторами // Информ. Вестник ВОГиС. Т.11. №3/4. С.662–671.
- Васильева Л.А., Юнакович Н., Ратнер В.А., Забанов С.А. 1995. Анализ изменений локализации МГЭ дрозофилы после селекции и температурного воздействия методом блот-гибридизации по Саузерну // Генетика. Т.31. №3. С.333–341.
- Воробейчик Е.Л. 1993. О некоторых индексах ширины и перекрытия экологических ниш // Журн. общ. биол. Т.54. №6. С.706–712.
- Воробейчик Е.Л. 2004. Экологическое нормирование токсических нагрузок на наземные экосистемы. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 48 с.
- Воробейчик Е.Л., Садьков О.Ф., Фарафонов М.Г. 1994. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука. 280 с.
- Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Буеракова Н.М. 1985. Изменчивость морфофизиологических индикаторов и показателей билатеральной асимметрии в связи с фазой динамики численности водяной полевки // Интегрированная защита растений от болезней и вредителей в Сибири. Новосибирск: СО ВАСХНИЛ. С.94–107.

- Гаузе Г.Ф. 1934. Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Styloynchia mytilus* // Зоол. журн. Т.13. №1. С.1–16.
- Гаузе Г.Ф. 1984. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, Ленинградское отделение. С.5–105.
- Гаузе Г.Ф. 2002. Борьба за существование. Москва–Ижевск: Институт компьютерных исследований. 160 с.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. 2004. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. Тольятти. Вып.7. С.45–59.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэфф Р.А. 1997. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. Т.28. №5. С.325–343.
- Гилева Э.А. 1990. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука. 141 с.
- Гиляров А.М. 1990. Популяционная экология. Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ. 192 с.
- Глотов Н.В. 1983. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Л.: АН СССР. ЛГУ. 33 с.
- Головатин М.Г. 1992. Трофические отношения воробьиных птиц на северной границе распространения лесов. Екатеринбург. 103 с.
- Гродницкий Д.Л. 2001. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового синтеза // Журн. общ. биол. Т.62. №2. С.99–109.
- Гродницкий Д.Л. 2002. Две теории биологической эволюции. 2-е изд. переработ. и дополн. Саратов: Изд-во «Научная книга». 160 с.
- Дарвин Ч. 1937. Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз. 608 с.
- Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.
- Добринский Л.Н., Давыдов В.А., Кряжмский Ф.В., Малафеев Ю.М. 1983. Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. М.: Наука. 161 с.
- Добринский Н.Л. 2010. Элементарная хронологическая структура видового населения на примере полевок // Экология. №3. С.212–218.
- Долгов В.А. 1985. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во Московского ун-та. 221 с.
- Дольник В.Р. 1982. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л. С.3–37. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 113).
- Дэвис Д.С. 1990. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра. 427 с.
- Евдокимов Н.Г. 1979. Исследования механизмов восстановления численности искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР. С.84–95.

- Ефимов В.М. 2015. Пакет прикладных программ JACOBI 4. Документация к программе. Новосибирск. 105 с.
- Ефимов В. М., Галактионов Ю.К., Шушпанова Н.Ф. 1988. Анализ и прогноз временных рядов методом главных компонент. М.: Наука. 70 с.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю. 2008. Многомерный анализ биологических данных. Уч. пособ. 2-е изд. Санкт-Петербург: Инновационный центр защиты растений (ВИЗР). 86 с.
- Жерихин В.В. 1994. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Эко-системные перестройки и эволюция биосферы / А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Вып. 1. М.: Недра. С.13–20.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во научных изданий КМК. 542 с.
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука. 213 с.
- Захаров В.М., Кларк Д.М. 1993. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отд. Международного фонда «Биотест». 68 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г., Баранов А.С. [и др.]. 2000. Здоровье среды: практика оценки. М.: Изд. Центра экол. политики России. 318 с.
- Зорина А.А. 2012. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии // Принципы экологии. №3. С.24–47.
- Иорданский Н.Н. 1994. Макроэволюция. Системная теория. М.: Наука. 112 с.
- Иорданский Н.Н. 2001. Эволюция жизни: Учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений. М.: Изд. центр «Академия». 432 с.
- Кендалл М., Стьюарт А. 1976. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука. 736 с.
- Кашкаров Д.Н. 1933. Среда и сообщество (основы синэкологии). М.: Гос. мед. изд. 244 с.
- Ким Дж. О., Мюллер Ч.У., Клекка У.Р. [и др.]. 1989. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. 215 с.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М. 2002. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоол. журн. Т.81. № 1. С.111–117.
- Колесова Д.А., Кузнецова В.Г., Шапошников Г.Х. 1980. Клональная изменчивость у персиковой тли *Muzus persicae* // Энтомол. обозрение. Т.59. Вып.3. С.514–521.
- Колчанов Н.А., Ананько Е.А., Колтаков Ф.А. [и др.]. 2000. Генные сети // Мол. биология. Т.34. №4. С.533–544.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В., Шумный В.К. 2003. Молекулярная эволюция генетических систем // Палеонтол. журн. №6. С.58–71.
- Корона В.В., Васильев А.Г. 2000. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург». 224 с.
- Корона В.В., Васильев А.Г. 2007. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории. 2-е изд., испр. и доп. Екатеринбург: УрО РАН. 280 с.

- Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 138 с.
- Кренке Н.Н. 1933–1935. Феногенетическая изменчивость. Т.1. М.: Изд-во Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. 368 с.
- Кряжимский Ф.В. 1988. Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомойотермных животных // Экологическая энергетика животных. Свердловск. С.5–33.
- Кряжимский Ф.В. 1998. Эколого-генетическая концепция адаптивных реакций гомойотермных животных: Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 48 с.
- Левченко В.Ф. 1993. Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука. 383 с.
- Левченко В.Ф. 2004. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб.: Наука. 166 с.
- Лисовский А.А., Павлинов И.Я. 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 2. Скалярные и векторные характеристики форм групповой изменчивости // Журн. общ. биол. Т. 69. № 6. С.428–433.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П. [и др.]. 2019. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты // Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т. 56. М.: Тов-во научных изданий КМК. 191 с.
- Лэк Д. 1949. Дарвиновы выюрки. М.: Изд-во иностранной литературы. 200 с.
- Любарский Е.Л. 1976. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 157 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Мамаев С.А. 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (На примере семейства Pinasea на Урале). М.: Наука. 283 с.
- Медников Б.М. 1981. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л.: Наука. Ленингр. отд. С.127–135.
- Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция / Под ред. Ю.А. Шрейдера. М.: Наука. С.7–32
- Мейен С.В. 1988. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение. Т.2. Спр. пособ. В 2 т. М.: Недра. С.497–511.
- Мина М.В. 2001. Морфологическая диверсификация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий // Онтогенез. Т.32. №6. С.471–476.
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. 2011. Фенетические отношения и вероятные пути морфологической диверсификации африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* из озера Тана (Эфиопия) // Вопросы ихтиологии. Т.51. №2. С.149–163.
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Дзгбуадзе Ю.Ю. 2016. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius sensu Vanister* (Су-

- grinidae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая Долина, Эфиопия) // Вопросы ихтиологии. Т.56. №4. С.403–409.
- Мирзоян Э.Н. 1998. Теория макроэволюции и экология // Журн. общ. биол. Т.49. С.18–26.
- Мирзоян Э.Н. 2007. К истории глобальной экологии. Концепция Геомериды В.Н. Беклемишева. М.: Экологический центр ИИЭТ РАН. Вып.1. 128 с.
- Назаров В.И. 2005. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. Учебное пособие. М.: КомКнига. 520 с.
- Наумов Н.П. 1963. Экология животных. М.: Высшая школа. 618 с.
- Нестеренко В.А. 2000. Землеройки юга Дальнего Востока России и организация их таксоценов: Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Владивосток. 46 с.
- Николаев И.И. 1977. Таксоцен как экологическая категория // Экология. №5. С.50–55.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т.2. М.: Мир. 376 с.
- Озерский П.В. 2006. О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии. Вып. 5. СПб: ТЕССА. С.137–146.
- Озерский П.В. 2010а. Опыт классификации сред жизни как основы стаций и адаптивных зон // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии. Вып.5. СПб. С.29–58.
- Озерский П.В. 2010б. 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. 2014. К формализации концепции экологической ниши Элтона-Одума. Векторно-объемная модель ниши и жизненные циклы животных. // Функциональная морфология, экология. Т.14. №1. С.4–19.
- Озерский П.В. 2015. К формализации концепции экологической ниши Элтона-Одума. Ниши сложно организованных популяций // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т.15. №1. С.4–73
- Оленев Г.В. 2002. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. №5. С.341–350.
- Оленев Г.В. 2004. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих: Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 40 с.
- Ослина Т.С. 2014. Изменчивость площади крыла *Pieris napi* L. (Lepidoptera:Pieridae) в широтном градиенте Урала // Известия Самарского НЦ РАН. Т.16. №1(4). С.1169–1172.
- Ослина Т.С. 2015. Анализ закономерностей морфологической изменчивости крыльев белянок (Lepidoptera:Pieridae: Pierini) Уральского региона: Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 20 с.

- Ослина Т.С., Васильев А.Г., Васильева И.А. 2018. TpsCreator — программа конвертации индивидуальной и групповой встречаемости фенотипов в формат файла tps для Microsoft® Office Excel. [URL: <http://www.ipae.uran.ru/lab106/TpsCreator.zip>]
- Павлинов И.Я. 2005. Введение в современную филогенетику. М.: Тов-во научных изданий КМК. 391 с.
- Павлинов И.Я. 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологические исследования. Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т.49. / И.Я. Павлинов, М.В. Калякин (ред.). М.: Изд-во Московского университета. С. 343–388.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. Т.63. №6. С.473–493.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г. 2009. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 3. Дистантный анализ объема и заполнения морфопространства // Журн. общ. биол. Т. 70. №1. С.35–45.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости // Журн. общ. биол. Т. 69. №5. С.344–354.
- Павлов Д.С., Букварёва Е.Н. 2007. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // Вестник РАН. Т.77. №11. С.974–986.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 399 с. [Pianka E.R. 1978 Evolutionary ecology. Sec. ed. New-York, Hagerstown, San Francisco, London: Harpe and Row, Publishers.].
- Плотников В.В. 1979. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 276 с.
- Покровский А.В., Большаков В.Н. 1979. Экспериментальная экология полевков. М.: Наука. 147 с.
- Поптер К.Р. 2009. Объективное знание: Эволюционный подход. Изд. 2-е. М.: Эдиториал УРСС. 384 с.
- Пригожин И., Стенгерс И. 1986. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. М.: Прогресс. 431 с.
- Пузаченко Ю.Г., Абрамов А.В. 2011. Морфологические ниши мелких кунных (Mustelidae) Барабинской лесостепи // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат-лы Международного совещания (IX Съезд Териологического общества при РАН. 1–4 февраля 2011 г., Москва). М.: Тов-во научных изданий КМК. С.385.
- Работнов Т.А. 1969. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.74. Вып.1. С.41–149.
- Расницын А.П. 1986. Инадаптация и эвадаптация // Палеонтол. журн. №1. С.3–7.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. об-ва. Т.73. СПб. 108 с.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. / В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Т.2. М.: Недра. С.76–118.

- Раутиан А.С., Жерихин В.В.* 1997. Модели филогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журн. общ. биол. Т.58. №4. С.20–47.
- Роговин К.А.* 1986. Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Сер. «Зоология позвоночных». Т. 14. Экологические, этологические и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ позвоночных. М.: ВИНТИ. С.71–126.
- Северцов А.Н.* 1921. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Берлин: Государственное изд-во РСФСР. 312 с.
- Северцов А.С.* 2005. Теория эволюции: учеб. для студентов вузов, обучающихся по направлению 5100600 «Биология». М.: Гуманитар. изд. центр. ВЛАДОС. 380 с.
- Северцов А.С.* 2013. Эволюционная экология позвоночных животных. М.: Тов-во научных изданий КМК. 347 с.
- Северцов С.А.* 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М., Л.: Изд-во АН СССР. 316 с.
- Северцов С.А.* 1951. Проблемы экологии животных. Т.1. М.: Изд-во АН СССР. 171 с.
- Сергеев В.Е.* 2003. Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии: Автореф. дис. на соиск. уч. степ докт. биол. наук. Ин-т систематики и экологии животных СО РАН. Новосибирск. 33 с.
- Серебровский А.С.* 1970. Генетический анализ. М.: Наука. 338 с.
- Симпсон Дж.* 1948. Темпы и формы эволюции. Л.: Изд-во иностр. лит. 358 с.
- Смирнов В.С., Шварц С.С.* 1959. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. Свердловск. С. 91–137. (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 18).
- Смирнов Н.Г.* 2006. Динамика видов и их комплексов как предмет исследований исторической экологии // Экология. №6. С.452–456.
- Старобогатов Я.И.* 1988. О соотношении между микро- и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука. С.138–145.
- Старобогатов Я. И., Левченко В.Ф.* 1993. Экоцентрическая концепция макроэволюции // Журн. общ. биол. №4. С.389–407.
- Струнищikov В.А., Вышинский И.М.* 1991. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. Сибирское отд. С.99–114.
- Татаринoв Л.П.* 1987. Параллелизмы и направленность эволюции // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.124–144.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 278 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 297 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И.* 1966. Некоторые вопросы фенотипики // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ. С.114–130.

- Уоддингтон К.Х. 1947. Организаторы и гены. М.: Гос. изд-во иностр. лит., 240 с.
- Уоддингтон К.Х. 1964. Морфогенез и генетика. М.: Мир. 267 с.
- Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. №2. С.7–34.
- Урманцев Ю.А. 1972а. Опыт аксиоматического построения общей теории систем // Системные исследования. Ежегодник. М.: Наука. С.128–152.
- Урманцев Ю.А. 1972б. Что должно быть, что может быть, чего быть не может для систем // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. С.294–304.
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г. 2008. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий». 172 с.
- Филитченко Ю.А. 1923. Изменчивость и методы ее изучения. Петроград. 240 с.
- Филитченко Ю.А. 1927. Изменчивость и методы ее изучения. 3-е изд. М., Л.: Госиздат, цит. по Назаров, 2005.
- Филитченко Ю.А. 1929. Изменчивость и методы ее изучения. 4-е изд. М.-Л.: Госиздат, цит. по Назаров, 2005.
- Филитченко Ю.А. 1978. Изменчивость и методы ее изучения. 5. изд. М.: Наука. 240 с.
- Хлебосолов Е.И. 2002. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитолог. журнал. Экспресс-выпуск. Т.203. С.1019–1037.
- Чайковский Ю.В. 2008. Активный связанный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: Тов-во научных изданий КМК. 726 с.
- Черепанов В.В. 1986. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. Новосибирск: Наука. 239 с.
- Чернов Ю.И. 1996. Эволюционная экология — сущность и перспективы // Успехи совр. биол. Т.116. Вып.3. С.277–291.
- Чернов Ю.И. 2005. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. Т.84. №10. С.1221–1238.
- Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Тов-во научных изданий КМК. 580 с.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Данилов В.А., Шадрин Д.Я. 2003. Биоиндикация воздействия горнодобывающей промышленности на наземные экосистемы Севера: Морфогенетический подход. Новосибирск: Наука. 110 с.
- Шапошников Г.Х. 1978. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биол. Т.39. №1. С.15–33.
- Шаталкин А.И. 2002. Проблема архетипа и современная биология // Журн. общ. биол. Т.63. №4. С.275–291.
- Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. 1992. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука. 127 с.
- Шварц С.С. 1965. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса (постановка проблемы) // Внутривидовая из-

- менчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск. С.21–32.
- Шварц С.С.* 1968. Принцип оптимального фенотипа // Журн. общ. биол. Т.29. №1. С.12–24.
- Шварц С.С.* 1969. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск. 198 с.
- Шварц С.С.* 1973а. Проблема вида и новые методы систематики // Экспериментальные исследования проблемы вида. Свердловск. С.3–18.
- Шварц С.С.* 1973б. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука. С.213–228.
- Шварц С.С.* 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.* 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФАН СССР. 387 с.
- Шенброт Г.И.* 1986. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Сер. «Зоология позвоночных». Т.14. Экологические, этологические и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ позвоночных. М.: ВИНТИ. С.5–70.
- Шилов И.А.* 1998. Экология. Учеб. для биол. и мед. спец. вузов. М.: Высшая школа. 512 с.
- Шишкин М.А.* 1984. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т.15. №2. С.115–136.
- Шишкин М.А.* 1986. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования // Морфология и эволюция животных. М.: Наука. С.63–73.
- Шишкин М.А.* 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т.2. Ч.7. Общие закономерности эволюции органического мира. М.: Недра. С.142–168.
- Шишкин М.А.* 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т.37. №3. С.119–138.
- Шишкин М.А.* 2010. Эволюционная теория и научное мышление // Палеонтол. журн. №6. С.3–17.
- Шишкин М.А.* 2012. Системная обусловленность формообразования и ее проявления в палеонтологической летописи // Палеонтол. журн. №4. С.3–15.
- Шкурихин А.О.* 2012. Анализ закономерностей популяционной динамики и сезонной изменчивости симпатрических видов белянок (Lepidoptera: Pieridae): Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 19 с.
- Шкурихин А.О., Ослина Т.С.* 2015. Сезонная фенотипическая пластичность поливольгинной белянки *Pieris napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Южном Урале // Экология. №1. С.64–70.
- Шмальгаузен И.И.* 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.,Л.: Изд-во АН СССР. 144 с.
- Шмальгаузен И.И.* 1940а. Возникновение и преобразование системы морфогенетических корреляций в процессе эволюции // Журн. общ. биол. Т.1. №3. С.349–370.

- Шмальгаузен И.И. 1940б. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // Журн. общ. биол. Т.1. №4. С.509–528.
- Шмальгаузен И.И. 1941а. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции. I. Стабилизация форм и механизм стабилизирующего отбора // Журн. общ. биол. Т.2. №3. С.307–330.
- Шмальгаузен И.И. 1941б. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции. II. Значение стабилизирующего отбора в процессе эволюции // Журн. общ. биол. 1941. Т.2. №3. С.331–354.
- Шмальгаузен И.И., 1969. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л.: Наука. 493 с.
- Эллис С.Д., Дженговейн Т., Рейнберг Д. (ред.). 2010. Эпигенетика. М.: РИЦ Техносфера. 496 с.
- Яблоков А.В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 364 с.
- Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Фоминых М.А. 2014. Модульный подход к изучению флуктуирующей асимметрии комплексных морфологических структур у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) // Журн. общ. биол. Т.75. №5. С.385–393.
- Abouheif E.* Parallelism as the pattern and process of mesoevolution // *Evolution and Development*. 2008. V.10. P.3–5.
- Abrams P.* 1980. Some comments on measuring niche overlap // *Ecology*. V.61. P.44–49.
- Abramson N.I., Petrova T.P., Dokuchaev N.E., Obolenskaya E.V.*, [et al.]. 2012. Phylogeography of the gray red-backed vole *Craseomys rufocanus* (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from nonrecombining molecular markers // *Russian J. Theriol*. V.11. №2. P.137–156.
- Ackerly D.D., Cornwell W.K.* 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and amongcommunity components // *Ecology Letters*. V.10. №2. P.135–145.
- Adams D.C.* 2004. Character displacement via aggressive interference in Appalachian salamanders // *Ecology*. V.85. P.2664–2670.
- Adams D.C.* 2010. Parallel evolution of character displacement driven by competitive selection in terrestrial salamanders // *BMC Evol. Biol*. V.10(72). P.1–10.
- Adams D.C., Collyer M.L., Kaliontzopoulou A., Sherratt E.* 2017. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.0.5. P.1–139. [Электронный ресурс — URL: <https://cran.r-project.org/package=geomorph>].
- Adams D.C., Otárola-Castillo E.* 2013. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data // *Methods in Ecol. and Evol*. V.4. P.393–399.
- Adams D.C., Rohlf F.J.* 2000. Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study // *Proc. of the Nat. Acad. of Sci. USA*. V.97. P.4106–4111.
- Alberch P.* 1980. Ontogeny and morphological diversification // *Amer. Zool*. V.20. P.653–667.
- Alberch P.* 1989. The logic of monsters: Evidence for internal constraint in development and evolution // *Geobios*. V.22. P.21–57.

- Alberch P., Gould S.J., Oster G., Wake D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny // *Paleobiology*. V.5. P.296–317.
- Alberti M. 2015. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet // *Trends in Ecology and Evolution*. V.30. №2. P.114–126.
- Albertson R.C., Kocher T.D. 2006. Genetic and developmental basis of cichlid trophic diversity // *Heredity*. V.97. P.211–221.
- Anderson Ph.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. 2014. Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary Biology*. V.14. №85. P.2–9.
- Ashkenasie S.N., Safriel U.N. 1979. Time-energy budget of the semipalmated sandpiper *Calidris pusilla* at Barrow, Alaska // *Ecology*. V.60. №4. P.783–799.
- Banister K.E. 1973. A revision of the large Barbuss (Pisces: Cyprinidae) of East and Central Africa: studies on African Cyprinidae, part 2 // *Bull. Br. Mus. Nat. His.* V.26. P.167–180. (цит. по de Graaf et al., 2010)
- Barber C.B., Dobkin D.P., Huhdanpaa H.T. 1996. The Quickhull algorithm for convex hulls // *ACM Trans. on Mathematical Software*. V.22. №4. P.469–483. [<http://www.qhull.org>]
- Barnosky A.D. 1994. Defining climate's role in ecosystem evolution: clues from late Quaternary mammals // *Historical Biol.* V.8. P.173–190.
- Barros C., Thuiller W., Georges D., [et al.]. 2016. N-dimensional hypervolumes to study stability of complex ecosystems // *Ecol. Lett.* V.19. №7. P.729–742.
- Becker C., Weigel D. 2012. Epigenetic variation: Origin and transgenerational inheritance // *Curr. Opin. Plant. Biol.* V.15. P. 562–567.
- Berry R.J. 1963. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // *Genetical Research, Camb.* V.4. P.193–220.
- Berry R.J. 1964. The evolution an island population of the house mouse // *Evolution*. V.18. №3. P.468–483.
- Bilder R.M., Sabb F., Cannon T.D., [et al.]. 2009. Phenomics: The systematic study of phenotypes on a genome-wide scale // *Neuroscience*. V.164. №1. P.30–42.
- Bilichak A., Kovalchuk I. 2016. Transgenerational response to stress in plants and its application for breeding // *J. Exp. Biol.* V.67. P.2081–2092.
- Blonder B. 2018. Hypervolume concepts in niche- and traitbased ecology. *Ecography*. V.41. P.1441–1455.
- Blonder B. 2019. Hypervolume. R package version 1.0.1. [Электронный ресурс — URL: <https://cran.r-project.org/package=hypervolume>].
- Blonder B., Lamanna C., Violle C., [et al.]. 2014. The n-dimensional hypervolume // *Global Ecology and Biogeography*. V.23. P.595–609.
- Blonder B., Babich Morrow C., Maitner B., [et al.]. 2017. New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes // *Methods in Ecology and Evolution*. V.1. P.1–15.
- Blonder B., Morrow C.B., Maitner B., [et al.]. 2018. New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes // *Methods of Ecol. Evol.* V.9. P.305–319.
- Bolnick D.L., Svanbäck R., Fordyce J.A., [et al.]. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization // *Amer. Nat.* V.161. №1. P.1–28.

- Bolnick D.I.* 2004. Can intraspecific competition drive disruptive selection? An experimental test in natural populations of sticklebacks // *Evolution*. V.87. P.608–618.
- Bolnick D.I., Fitzpatrick B.M.* 2007. Sympatric speciation: models and empirical evidence // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V.38. P.459–487.
- Bolnick D., Ingram T., Stutz W.E., [et al.]*. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proc. R. Soc. Lond. B*. V.277. P.1789–1797.
- Bonduriansky R.* 2012. Rethinking heredity, again // *Trends in Ecology and Evolution*. V.27. №6. P.330–336.
- Bonduriansky R.* 2013. Nongenetic inheritance for behavioral ecologists // *Behav. Ecol.* V.24. P.326–327.
- Bonduriansky R., Crean A.J., Day T.* 2012. The implications of nongenetic inheritance for evolution in changing environments // *Evol. Appl.* V.5. P.192–201.
- Boskovi C.A., Rando O.J.* Transgenerational epigenetic inheritance // *Annual Rev. Genet.* 2018. V.52. P.21–41.
- Boussau B., Daubin V.* 2009. Genomes as documents of evolutionary history // *Trends in Ecology and Evolution*. V.25. №4. P.224–232.
- Brakefield P.M.* 2006. Evo-devo and constraints on selection // *Trends of Ecology and Evolution*. V.21. №7. P.362–368.
- Breuker C.J., Debat V., Klingenberg C.P.* 2006. Functional Evo-devo // *Trends of Ecology and Evolution*. V.21. №9. P.488–492.
- Broennimann O., Fitzpatrick M.C., Pearman P.B., [et al.]*. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data // *Global Ecology and Biogeography*. V.21. P.481–497.
- Brown J.H.* 1971. Mechanisms of competitive exclusion between two species of chipmunks. *Ecology*. V.52. P.305–311.
- Burggren W.* 2016. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // *Biology*. V.5. №24. P.2–22.
- Butterfield N.J.* 2007. Macroevolution and macroecology through deep time // *Palaeontology*. V.50. Part 1. P.41–55.
- Callahan B.J., Fukami T., Fisher D.S.* 2014. Rapid evolution of adaptive niche construction in experimental microbial populations // *Evolution*. V.68. №11. P.3307–3316.
- Cavender-Bares J., Wilczek A.* 2003. Integrating micro- and macroevolutionary processes in community ecology // *Ecology*. V.84. №3. P.592–597.
- Chase J.M., Leibold M.A.* 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Chicago: University of Chicago Press, 221 p.
- Chase J.M., Kraft N.J.B., Smith K.G., [et al.]*. 2011. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in a diversity // *Ecosphere*. V. 2. P. 1–11. (doi:10.1890/ES10-00117.1)
- Chernick M.R., LaBudde R.A.* 2003. *An introduction to bootstrap methods with applications to R*. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. 216 p.

- Chesson P. 1991. A need for niches? // Trends of Ecology and Evolution. V.6. №1. P.26–28.
- Chodorowski A. 1959. Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake // Polskie Archiwum Hydrobiologii. V.6 (19). №3. P.33–73.
- Ciampaglio C.N. 2004. Measuring changes in articulate brachiopod morphology before and after the Permian mass extinction event: do developmental constraints limit morphological innovation? // Evolution and Development. V.6. P.260–274.
- Cianciaruso M.V., Batalha M.A., Gaston K.J., Petchey O.L. 2009. Including intraspecific variability in functional diversity // Ecology. V.90. P.81–89.
- Colless D.H. 1985. On 'character' and related terms // Syst. Zool. V.34. P.229–233.
- Cokwell R.K., Futuyma D.J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap // Ecology. V.52. P.567–576.
- Connor E.F., Simberloff D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? // Ecology. V.60. P.1132–1140.
- Cornwell W.K., Schwik D.W., Ackerly D.A. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume // Ecology. V.87. P.1465–1471.
- Crutzen P.J., Stoermer E.F. 2000. The Anthropocene // Global Change News. V.41. P.17–18.
- Damuth J. D., Jablonski D., Harris R.M., [et al.]. 1992. Taxon-free characterization of animal communities // A.K. Beherensmeyer, J.D Damuth, W.A. DiMichele, et al. (eds.). Terrestrial ecosystems through time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals. Chicago, Illinois: University of Chicago Press. P.183–203.
- Danley P.D., Kocher T.D. 2001. Speciation in rapidly diverging systems: lessons from Lake Malawi // Mol. Ecol. V.10. P.1075–1086.
- Darwin Ch. 1859. The origin of species by means of natural selection. London. (цит. по Дарвин, 1937)
- Davies T.G., Rahman I.A., Lautenschlager S., [et al.]. 2017. Open data and digital morphology // Proc. R. Soc. B. V.284. P.1–10. (doi: 10.1098/rspb.2017.0194)
- de Graaf M. 2003. Lake Tana's piscivorous *Barbus* (Cyprinidae, Ethiopia): Ecology, Evolution, Exploitation: Ph.D. Thesis. Wageningen, the Netherlands: Wageningen University. 249 p.
- de Graaf M., Dejen E., Osse J.W.M., Sibbing F.A. 2008. Adaptive radiation of Lake Tana's Labeobarbus species flock (Pisces, Cyprinidae) // Marine and Freshwater Research. V.59. P.391–407.
- de Graaf M., Megens H.-J., Samallo J., [et al.]. 2010. Preliminary insight into the age and origin of the Labeobarbus fish species flock from Lake Tana (Ethiopia) using the mtDNA cytochrome b gene // Molec. Phylogenetics & Evol. V.54. P.336–343.
- de Graaf M., Samallo J., Megens H.J., Sibbing F.A. 2007. Evolutionary origin of Lake Tana's (Ethiopia) small *Barbus* species: indications of rapid ecological divergence and speciation // Anim. Biol. V.57. P.39–48.
- Diamond J.M. 1975. Assembly of species communities // Cody M.L., Diamond, J.M. (eds). Ecology and evolution of communities. Cambridge, MA: Belknap Press, P.342–444.

- Diamond J.M., May R.M.* 1981. Island biogeography and the design of natural reserves // R.M. May (ed.). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford, U.K.: Blackwell. P. 228–252.
- Dickins T.E., Rahman Q.* 2012. The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution // *Proceedings of The Royal Society. B*. V.279. P.2913–2921.
- Dobzhansky Th.* 1951. *Genetics and the Origin of Species*. N.Y.: Columbia Univ. Press. 364 p.
- Dobzhansky, T.* 1954. Evolution as a creative process. *Caryologica*. V.6. P.435–449.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M., [et al.]*. 2020. Transgenerational plasticity in human-altered environments // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 35. №2. P.115–124.
- Drake A.G., Klingenberg C.P.* 2008. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs // *Proc. R. Soc. B*. V.275. P.71–76.
- Drake A.G., Klingenberg C.P.* 2010. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity // *Amer. Nat.* V.175. №3. P.289–301.
- Duarte L.D.S.* 2011. Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands // *Oikos*. V.120. P.208–215.
- Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K.* 2014. Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // *J. Exp. Zool. Part B. Molecular and Developmental Evolution*. V.322. P.208–220.
- Dupont C., Armant D.R., Brenner C.A.* 2009. Epigenetics: definition, mechanisms and clinical perspective // *Semin. Reprod. Med.* V.27. P.403–408.
- Efron B., Tibshirani R.* 1986. Bootstrap methods for standard errors. Confidence intervals and other measures of statistical accuracy // *Statistical Science*. V.1. P.54–77.
- Eldredge N., Gould S.J.* 1972. Punctuated equilibria, an alternative to phyletic gradualism // *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper. P.82–115.
- Elton Ch.* 1927. *Animal ecology*. London: Sidwick & Jackson. 207 p.
- Elton C.* 1930. *Animal ecology and evolution*. Oxford. 96 p.
- Erwin D.H.* 2000. Macroevolution is more than repeated rounds of microevolution // *Evolution and Development*. V.2. P.78–84.
- Erwin D.H.* 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context // *Palaeontology*. V. 50. Part 1. P. 57–73.
- Erwin D.H.* 2008. Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity // *Trends of Ecology and Evolution*. V.23. P.304–310.
- Erwin D.H.* 2010. Microevolution and macroevolution are not governed by the same processes // *Contemporary Debates in Philosophy of Biology* / F.J. Ayala, R. Arp (eds.). Massachusetts: Wiley-Blackwell. P.180–193.
- Facon B., Genton B.J., Shykoff J., [et al.]*. 2008. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions // *Trends in Ecology and Evolution*. V.21. №3. P.130–135.
- Farré M.* 2016. Morphological structure and biodiversity in fish assemblages. Barcelona. 296 p.

- Farré M., Tuset V.M., Maynou F.*, [et al.]. 2013. Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages // *Ecol. Ind.* V.29. P.159–166.
- Farré M., Lombarte A., Recasens L.*, [et al.]. 2015. Habitat influence in the morphological diversity of coastal fish assemblages // *J. Sea Res.* V.99. P.107–117.
- Feinsinger P., Spears E.E., Poole R.W.* 1981. A simple measure of niche breadth // *Ecology*. V.62. P.27–32.
- Flynn E., Laland K.N., Kendal R.*, [et al.]. 2013. Developmental niche construction // *Dev. Sci.* V.16. P.296–313.
- Fontaneto D., Panisi M., Mandrioli M.*, [et. al.]. 2017. Estimating the magnitude of morphoscapes: how to measure the morphological component of biodiversity in relation to habitats using geometric morphometrics // *Sci. Nat.* V.104. №55. P.1–11 [doi 10.1007/s00114-017-1475-3]
- Footé M.* 1993a. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity // *Paleobiology*. V.19. P.403–419.
- Footé M.* 1993b. Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity // *Paleobiology*. V.19. P.185–204.
- Footé M.* 1994. Morphological disparity in Ordovician-Devonian crinoids and the early saturation of morphological space // *Paleobiology*. V.20. P.320–344.
- Footé M., Gould S.J.* 1992. Cambrian and recent morphological disparity // *Science*. V.258. P.1816–1817.
- Ford E.B.* 1964. *Ecological Genetics*. London: Methuen. 493 p.
- Ford E.B.* 1940. Polymorphism and taxanomy // *The New Systematics*. Oxford: Clarendon Press. P.461–503.
- Futuyma D.J.* 2015. Can modern evolutionary theory explain macroevolution? // *E. Serrelli, N. Gontier (eds.). Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence*. Heidelberg: Springer Internat. Publishing, P.29–85.
- Gallopin G.C.* 1989. A unified concept of the ecological niche // *J. General Systems*. V.15. P.59–73.
- Gause G.F.* 1934a. *The struggle for existence*. New York: Hafner. (reprinted 1964 by Williams and Wilkins, Baltimore, Md.). 163 p.
- Gause G.F., Nastukova O.K., Alpatov W.W.* 1934b. The influence of biologically conditioned media on the growth of a mixed population of *Paramecium caudatum* and *P. aurelia* // *J. Animal.Ecol.* V.3. №2. P.222–230.
- Gause G.F.* 1935. *Verifications expérimentales de la Théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Actualités scientifiques et industrielles. 277. Paris: Hermann et Cie. 63 p.
- Gerber S., Neige P., Eble G.J.* 2007. Combining ontogenetic and evolutionary scales of morphological disparity: A study of early Jurassic ammonites // *Evolution and Development*. V.9. P.472–482.
- Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A.* 1996. Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology // *Developmental Biology*. V.173. P.357–372.
- Gilpin M.E., Diamond J.M.* 1982. Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands // *Oecologia*. V.52. P.75–82.

- Goldschmidt R.* 1938. Physiological genetics. New York, London: McGraw-Hill. 375 p.
- Goldschmidt R.B.* 1940. The material basis of evolution. New Haven, Conn.: Yale Univ. Press. 436 p.
- Goldschmidt R.* 1955. Theoretical genetics. Los Angeles: Univ. California Press. 563 p.
- Golubtsov A.S., Krysanov E.Y.* 1993. Karyological study of some cyprinid species from Ethiopia. The ploidy differences between large and small *Barbus* of Africa // *J. Fish Biol.* V.42. P.445–455.
- Gorbunov P., Kosterin O.* 2003. The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature. M.: Rodina & Fodio; Cheliabinsk: Gallery Fund, V.2. 392 p.
- Gotelli N.J.* 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns // *Ecology.* V.81. P.2606–2621.
- Gotelli N.J.* 2001. Research frontiers in null model analysis // *Global Ecology and Biogeography Letters.* V.10. P.337–343.
- Gotelli N.J., Ellison A.M.* 2002. Assembly rules for New England ant assemblages // *Oikos.* V.99. P.591–599.
- Gotelli N.J., Graves G.R.* 1996. Null models in ecology. Washington. DC: Smithsonian Inst. Press. 368 p.
- Gotelli N.J., McCabe D.J.* 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model // *Ecology.* V.83. P.2091–2096.
- Gotelli N.J., Ulrich W.* 2012. Statistical challenges in null model analysis // *Oikos.* V.121. P.171–180.
- Graham C.H., Ferrier S., Huettman F.* [et al.]. 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis // *Trends Ecology and Evolution.* V.19. P.497–503.
- Granot I., Belmaker J.* 2020. Niche breadth and species richness: Correlation strength, scale and mechanisms (meta-analysis) // *Global Ecology and Biogeography.* V.29. Issue 1. P.159–170.
- Grant P.R., Grant B.R.* 2006. Evolution of character displacement in Darwin 's finches // *Science.* V.313. P. 224–226.
- Grimmell J.* 1917a. Field tests of theories concerning distributional control // *Amer. Nat.* V.51. P.115–128.
- Grimmell J.* 1917b. The niche relationships of the California thrasher // *The Auk.* V.34. P.427–433.
- Grimmell J.* 1922. A geographical study of the kangaroo rat in California // *Zoology.* V.24. №1. P.1–124.
- Grimmell J.* 1928. Presence and absence of animals // *University of California Chronicle.* V.30. P.429–450.
- Grüneberg H.* 1952. Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi-continuous variations // *J. Genet.* V.51. P.95–114.
- Grüneberg H.* 1963. The Pathology of Development. Oxford: Blackwell. 309 p.

- Haecker V.* 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Gemeinsame Aufgaben und Entwicklungsgeschichte. Jena: G. Fischer. X + 344 S.
- Haecker V.* 1925. Aufgaben und Ergebnisse der Phänogenetik // J.P. Lotsy, H.N. Kooiman (Hrsg.). *Bibliographia Genetica*. The Hague: Martinus Nijhoff. Bd1. S.93–314.
- Hahn E.E., Grealy A., Alexander M., [et al.]*. 2020. Museum Epigenomics: charting the future by unlocking the past // *Trends in Ecology and Evolution*. V.35. №4. P.295–300.
- Haloïn J.R., Strauss Sh.Y.* 2008. Interplay between ecological communities and evolution review of feedbacks from microevolutionary to macroevolutionary scales // *Annals of the New York Academy of Sciences*. V.1133. P.87–125.
- Hammer Q., Harper D.A.T., Ryan P.D.* 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. V.4. №1. P.1–9. (program) [URL:http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html].
- Hammer Q.* 2009. New methods for the statistical analysis of point alignments // *Computers and Geosciences*. V.35. P.659–666.
- Hanski I.* 1998. Metapopulation dynamics // *Nature*. V.396. P.41–49.
- Heatwole H.* 1989. The concept of the econe, a fundamental ecological unit // *Trop. Ecol.* V.30. №1. P.13–19.
- Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D., [et al.]*. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? // *Ecology*. V.83. №7. P.2027–2036.
- Hirzel A.H., Le Lay G.* 2008. Habitat suitability modelling and niche theory // *Journal of Applied Ecology*. V.45. P.1372–1381.
- Houle D., Govindaraju D.R., Omholt S.* 2010. Phenomics: the next challenge // *Nat. Rev. Genetics*. V.11. P.855–866.
- Hubbell S.P.* 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Monographs in Population Biology 32. Princeton, NY: Princeton University Press. 375 p.
- Hubbell S.P.* 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Funct. Ecol.* V.19. P.166–172.
- Hurlbert S.H.* 1978. The measurement of niche overlap and some relatives // *Ecology*. V.59. P.67–77.
- Hutchinson G.E.* 1957. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol.* V.22. P.415–427.
- Hutchinson G.E.* 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // *Amer. Nat.* V.93. P.145–159.
- Hutchinson G.E.* 1965a. The ecological theater and evolutionary play. New Haven, Conn.: Yale Univ. Press. 139 p.
- Hutchinson G.E.* 1965b. The niche. An abstractly inhabited hyper-volume // *The ecological theater and the evolutionary play*. New Haven. P.26–78.
- Hutchinson G.E.* 1967. Treatise on Limnology. Vol. II. Introduction in Lake Biology and the Limnoplankton. N.Y.: John Wiley and Sons. 1115 p.

- Hutchinson G.E.* 1975. A theme by Robert MacArthur // M.L. Cody, J.M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press. P.492–521.
- Huxley J.S.* 1945. *Evolution. The modern synthesis*. London: Allen and Unwin. 645 p.
- Ivits E., Cherlet M., Mehl W., Sommer S.* 2013. Ecosystem functional units characterized by satellite observed phenology and productivity gradients: A case study for Europe // *Ecological Indicators*. V.27. P.17–28.
- Jablonka E., Lamb M.J.* 1996. Epigenetic inheritance and evolution // *Trends in Ecology and Evolution*. V.11. P.266–267.
- Jablonka E., Lamb M.J.* 2005. *Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge, Massachusetts, London, England: The MIT Press. 462 p.
- Jablonka E., Lamb M.J.* 2010. Transgenerational epigenetic inheritance // M. Piglucci, G.B. Müller (eds.). *Evolution – the Extended Synthesis*. P.137–174.
- Jablonka E., Raz G.* 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // *Qvart. Rev. Biol.* V.84. P.131–176.
- Jablonski D.* 2000. Micro- and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology // *Paleobiology*. V.26. Suppl. №4. P.15–52.
- Jablonski D.* 2007. Scale and hierarchy in macroevolution // *Palaeontology*. V.50, Part 1. P.87–109.
- Janzen D.H.* 1980. When is it coevolution? // *Evolution*. V.34. №3. P.611–612.
- Jarvis S.G., Henrys P.A., Keith A.M., [et al.].* 2019. Model-based hypervolumes for complex ecological data // *Ecology*. V.100. №5. P.1–7. e02676.
- Jiang F., Xun Y., Cai H., Jin G.* 2018. Functional traits can improve our understanding of niche and dispersal-based processes // *Oecologia*. V.186. P.783–792.
- Johannsen W.* 1909. *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*. Deutsche wesentlich erweiterte Ausg. In 25 Vorlesing. Jena: Fisher. 515 S.
- Johannsen W.* 1911. The genotype conception of heredity // *Amer. Nat.* V.45. P.129–159.
- Johannsen W.* 1923. Some remarks about units in heredity // *Hereditas*. V.4. P.133–141.
- Johannsen W.* 1926. *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*. 3 Ausg. Im 30 Vorlesingen. Jena: Fisher. 736 S.
- Johnson L.I., Tricker P.J.* 2010. Epigenomic plasticity within populations: its evolutionary significance and potential // *Heredity*. V.105. P.113–121.
- Johnson M.T.J., Stinchcombe J.R.* 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology // *Trends in Ecology and Evolution*. V.22. P.250–257.
- Junker R.R., Kuppler J., Bathke A.C., [et al.].* 2016. Dynamic range boxes – A robust non-parametric approach to quantify size and overlap of n-dimensional hypervolumes // *Methods in Ecology and Evolution*. V.7. P.1503–1513.
- Kauffman S.A.* 1989. Cambrian explosion and Permian quiescence: implications of rugged fitness landscapes // *Evolutionary Ecology*. V.3. P.274–281.

- Kays S., Harper J.L.* 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward // Journal of Ecology. V.62. P.97–105.
- Keddy P.A.* 1992. A pragmatic approach to functional ecology // Funct. Ecol. V.6. P.621–626.
- Kidwell M.G., Lisch D.* 1997. Transposable elements as sources of variation in animals and plants // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V.94. P.7704–7711.
- Kim J., Kim M.* 2001. The mathematical structure of characters and modularity // G.P. Wagner (ed.). The character concept in evolutionary biology. San Diego: Acad. Press. P.215–236.
- Kirschner M., Gerhart J.* 1998. Evolvability // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V.95. P.8420–8427.
- Klingenberg C.P.* 1996. Multivariate allometry // Advances in morphometrics / L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G.J.P. Naylor, and D.E. Slice (eds.). N.Y.: Plenum Press. P.23–49.
- Klingenberg C.P.* 2003. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration // M. Polak (ed.). Developmental Instability: Causes and Consequences. N.Y.: Oxford Univ. Press. P.427–442.
- Klingenberg C.P.* 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: Tools for evaluating a-priori hypotheses // Evol. & Devel. V.11. P.405–421.
- Klingenberg C.P.* 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. V.11. P.353–357.
- Klingenberg C.P.* 2013a. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data // Hystrix, the Italian J. Mammalogy. V.24. №1. P.43–58.
- Klingenberg, C.P.* 2013b. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes // Hystrix, the Italian J. Mammalogy. V.24. №1. P.15–24.
- Klingenberg C.P., McIntyre G.S.* 1998. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods // Evolution. V.52. P.1363–1375.
- Klingenberg C.P., Mebus K., Auffray J.-C.* 2003. Developmental integration in a complex structure: how distinct are modules in the mouse mandible? // Evol. and Devel. V.5. №5. P.522–531.
- Kluge J., Kessler M.* 2011. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient // Journal of Biogeography. V.38. P.394–405.
- Kolchanov N.A., Ananko E.A., Likhoshvai V.A., [et al.].* 2002. Gene networks description and modeling in the GeneNet system // J. Collado-Vides, R. Hofstadt (eds.). Gene regulation and metabolism: post-genomic computational approaches. Cambridge: MIT Press. P.149–179.
- Kondrashov A.S., Mina M.V.* 1986. Sympatric speciation: when is it possible? // Biol. J. Linn. Soc. V.27. P.201–223.

- Kylafis G., Loreau M.* 2011. Niche construction in the light of niche theory // *Ecol. Lett.* V.14. P.82–90.
- Lack D.J.* 1965. Evolutionary Ecology // *Anim. Ecol.* V.53. №2. P.237–245.
- Laland K.N., Odling-Smee F.J., Feldman M.W.* 1999. Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology // *Proceedings of the National Academy of Sciences.* V.96. №18. P.10242–10247.
- Laland K., Matthews B., Feldman M.W.* 2016. An introduction to niche construction theory // *Evolutionary Ecology.* V.30. P.191–202.
- Laland K.N., Uller T., Feldman M.W., Sterelny K., [et al.].* 2015. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions // *Philos. Trans. R. Soc. B.: Biol. Sci.* V.282. P.1–14. [doi:10.1098/rspb.2015.10].
- Lamb H.F., Bates C.R., Coombes P.V., [et al.].* 2007. Late Pleistocene desiccation of Lake Tana, source of the Blue Nile // *Quat. Sci. Rev.* V.26. P.287–299.
- Lande R.* 1980. Microevolution in relation to macroevolution // *Paleobiology.* V.6. P.233–238.
- Ledón-Rettig C.C.* 2013. Ecological epigenetics: an introduction to the symposium // *Integrative and Comparative Biology.* V.53. P.307–318.
- Legendre S.* 1986. Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of southern France // *Palaeovertebrata.* 1986. V.16. P.191–212.
- Leibold M.A., McPeck M.A.* 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology // *Ecology.* V.87. №6. P.1399–1410.
- Lerner I.M.* 1965. Ecological genetics (synthesis) / *Genetics Today.* V.2. N.Y.: Pergamon Press. Elmsford (цит. по Shvarts S.S., 1977)
- Levine J.M., Rees M.* 2002. Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: the roles of competition and colonization // *Amer. Nat.* V.160. P.452–467.
- Lewin R.* 1983. Santa Rosalia was a goat // *Science.* V.221. P.636–639.
- Lawton J.H.* 1982. Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents // *Journal of Animal Ecology.* V.51. P.573–595.
- Lovich J.E., Gibbons J.W.* 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // *Growth, Development & Aging.* V.56. P.269–281.
- Lv X., Xia L., Ge D.Y., Wu Y.J., Yang Q.S.* 2016. Climatic niche conservatism and ecological opportunity in the explosive radiation of arvicoline rodents (Arvicolinae, Cricetidae) // *Evolution.* V.70. P.1094–1104.
- MacArthur R.H.* 1961. Population effects of natural selection // *Amer. Natur.,* V.95, P.195–199.
- MacArthur R.H.* 1962. Some generalized theorems of natural selection // *Proc. Nat. Acad. Sci.* V.48. P.1893–1897.
- MacArthur R.H.* 1964. Environmental factors affecting bird species diversity // *Amer. Natur.* V.98. P.387–397.
- MacArthur R.H.* 1965. Patterns of species diversity // *Biol. Rev.* V.40. P.510–533.
- MacArthur R.H.* 1968. The theory of the niche // *Population Biology and Evolution* / R.C. Lewontin (ed). Syracuse, N.Y.: Syracuse University Press. P.159–176.

- MacArthur R.H.* 1969. Species packing, and what interspecies competition minimizes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V.64. P.1369–1371.
- MacArthur R., Levins R.* 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of co-existing species // Amer. Nat. V.101, №921. P.377–385.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* 1967. The theory of island biogeography. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press. 203 p.
- Maestri R., Monteiro L.R., Fornel R., [et al.].* 2018. Geometric morphometrics meets meta-community ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape // Ecography. V.41. P.90–100.
- Maldonado K., Bozinovic F., Newsome S.D., [et al.].* 2017. Testing the niche variation hypothesis in a community of passerine birds // Ecology. V.98. №4. P.903–908.
- Marzluff J.M.* 2012. Urban evolutionary ecology // Stud. Avian Biol. V.45. P.287–308.
- Mayfield M.M., Boni M.F., Ackerly D.D.* 2009. Traits, habitats, and clades: Identifying traits of potential importance to environmental filtering // Amer. Nat. V.174. P.E1–E22.
- Maynard Smith J.* 1966. Sympatric speciation // Amer. Nat. V.100. P.637–650.
- Maynard Smith J.* 1981. Macroevolution // Nature. V.289. P.13–14.
- Mayr E.* 1982. Speciation and macroevolution // Evolution. V.36. P.1119–1132.
- McGhee G.R. Jr.* 1991. Theoretical morphology: the concept and its applications // N.L. Gilinsky, P.W. Signor (eds.). Analytical Paleobiology. Knoxville, TN: Paleontol. Soc. P.87–102.
- McGhee G.R. Jr.* 1999. Theoretical Morphology. The Concept and its Application. Perspectives in Paleobiology and Earth History. N.Y.: Columbia Univ. Press, 316 p.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M.* 2006. Rebuilding community ecology from functional traits // Trends of Ecology and Evolution. V.21. P.178–185.
- McPeck M.A.* 2007. The macroevolutionary consequences of ecological differences among species // Palaeontology. V.50. P.111–129.
- McShea D.W., Venit E.P.* 2001. What is a part? // G.P. Wagner (ed.). The character concept in evolutionary biology. San Diego: Acad. Press. P.259–283.
- Michalko R., Pekár S.* 2015. Niche partitioning and niche filtering jointly mediate the co-existence of three closely related spider species (Araneae, Philodromidae) // Ecological Entomology. V.40. P.22–33.
- Mikkelsen G.M.* 2005. Niche-Based vs. Neutral Models of Ecological Communities // Biology and Philosophy. V.20. P.557–566.
- Miles D.B., Ricklefs R.E.* 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds // Ecology. V.65. P.1629–1640.
- Miller W. III.* 2016. Unification of macroevolutionary theory. Biologichies archies, consonance, and the possibility of connecting the dots // N. Eldredge, T. Pievani, E.M. Serrelli, I. Tëmkin (eds.). Evolutionary theory: A hierarchical perspective. Chicago: University of Chicago Press. P.243–259.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Y.Y.* 1996a. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zoologica. V.45. Suppl. 1. P.109–116.

- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.* 1996b. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // *Journal of Fish Biology*. V.48. P.383–404.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golani D.* 2001. Consequences and modes of morphological diversification of East African and Eurasian barbines (genera *Barbus*, *Varicorhinus* and *Capoeta*) with particular reference to *Barbus intermedius* complex // *Environmental Biology of Fishes*. V.61. P.241–252.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S., Dgebuadze Y.Y.*, 1998. The '*Barbus*' *intermedius* species flock in Lake Tana (Ethiopia): II. Morphological diversity of "large barbs" from Lake Tana and neighboring areas: homoplasies or synapomorphies? // *Italian Journal of Zoology*. V.65. Suppl. P.9–14.
- Minelli A.* 2015. Morphological misfits and the architecture of development // E. Serrelli, N. Gontier (eds.). *Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence*. Heidelberg: Springer International Publishing. P.329–343.
- Moore F.B.-G., Woods R.* 2006. Tempo and constraint of adaptive evolution in *Escherichia coli* (Enterobacteriaceae, Enterobacteriales) // *Biol. J. Linn. Soc.* V.88. P.403–411.
- Moreno C.E., Arita H.T., Solis L.* 2006. Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape // *Oecologia*. V.149. P.133–140.
- Mouillot D., Dumay O., Tomasini J.A.* 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. V.71. P.443–456.
- Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S.*, [et al.]. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbance // *Trends in Ecology and Evolution*. V.28. №3. P.167–177.
- Moyné S., Neige P.* 2007. The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V.248. P.82–95.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A.* 1996. Reproductive segregation among the large barbs (*Barbus intermedius* complex) of Lake Tana, Ethiopia. An example of intralacustrine speciation? // *J. Fish Biol.* V.49. P.1244–1266.
- Nägeli C.* 1865. Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche. S.B. Bayer: Akad. Wiss. (цит. по Филиппченко, 1978)
- Naselli-Flores L., Rossetti G.* (eds.) 2010. Fifty years after the "Homage to Santa Rosalia": Old and new paradigms on biodiversity in aquatic ecosystems. Santa Rosalia 50 years on. *Developments in Hydrobiology* 213. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer Science+Business Media. 243 p.
- Németh Z., Bonier F., MacDougall-Shackleton S.A.* 2013. Coping with uncertainty: integrating physiology, behavior, and evolutionary ecology in a changing world // *Integrative and Comparative Biology*. V.53. №6. P.960–964.
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W.* 1996. Niche construction // *Amer. Nat.* V.147. P. 641–648.
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W.* 2003. Niche construction: the neglected process in evolution // Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 472 p.

- Odling-Smee F.J.* 2009. Niche construction in evolution, ecosystems and developmental biology // A. Barberousse, M. Morange, T. Pradeu (eds.). Mapping the future of biology. N.Y.: Springer. P. 69–91.
- Odling-Smee F.J., Erwin D., Palkovacs E.*, [et al.]. 2013. Niche construction theory: a practical guide for ecologists // Q. Rev. Biol. V.88. P.3–28.
- Orians G.H.* 1962. Natural selection and ecological theory // The Amer. Naturalist. V.96. №890. P.257–263.
- Osborn H.F.* 1934. Aristogenesis: the creative principle in the origin of species // Amer. Nat. V.68. №16. P.193–204.
- Osborn H.F.* 1933. Aristogenesis, the observed order of biochemical evolution // Proc. Nat. Acad. Sci., USA. V.19. №7. P.699–703.
- Ostachuk A.* 2016. On Novelty, Heterochrony and developmental constraints in a complex morphological theory of recapitulation: the genus *Trophon* as a case study // Evol. Biol. V.43. P.392–406.
- Palkovacs E.P., Hendry A.P.* 2010. Eco-evolutionary dynamics: intertwining ecological and evolutionary processes in contemporary time // F1000 Biology Reports. V.2. №1. P.1–5. (doi:10.3410/B2–1)
- Palmer A.R.* 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental Instability: Its Origins and Implications / T.A. Markow (ed.). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer. P.335–364.
- Palmer A.R., Strobeck C.* 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. V.17. P.391–421.
- Parent C.E., Agashe D., Bolnick D.I.* 2014. Intraspecific competition reduces niche width in experimental populations // Ecology and Evolution. V.20. №4. P. 3978–3990.
- Park T.* 1954. Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium* // Physiol. Zoology. V.27. №3. P.177–238.
- Parmesan C.* 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. V.37. P.637–669.
- Paszkowski J., Grossniklaus U.* 2011. Selected aspects of transgenerational epigenetic inheritance and resetting in plants // Curr. Opin. Plant. Biol. V.14. P.195–220.
- Peterson A.T., Soberón L., Pearson R.G.*, [et al.] 2011. Ecological niches and geographic distributions. S.A. Levin, H.S. Horn (eds.). Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. 315 p.
- Petrusewicz K.* 1959. Teoria ewolucji Darwina jest teoria ewologiczna // Ecol. Polska. Seria B.5. T.5. №4. S.297–263. [Petrusewicz K. Darwin's evolution theory is an ecologic one // Ekol. Polska. 1959. V.5. №4. P.297–263].
- Pfennig D.W., Wund M.A., Snell-Rood E.C.*, [et al.]. 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation // Trends in Ecology and Evolution. V.25. №8. P.459–467.
- Philipschenko Y.A.* 1927. Variabilitat und Variation. Berlin: Bornstraeger (цит. по Назаров, 2005)

- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E.* 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecol. Model.* V.190. P.231–259.
- Pianka E.R.* 1973. The structure of lizard communities // *Annual Review of Ecology and Systematics.* V.4. P.53–74.
- Pigliucci M.* 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore, London: The John's Hopkins University Press. 328 p.
- Pigliucci M.* 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? // *Trends of Ecology and Evolution.* V.20. P.481–486.
- Pigliucci M.* 2007. Do we need an extended evolutionary synthesis? // *Evolution.* V.61. №2. P.2743–2749.
- Pla L., Casanoves F., Di Rienzo J.* 2012. Quantifying Functional Biodiversity. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer. 98 p.
- Polly P.D., Lawing A.M., Eronen J.T., [et al.]* 2016. Processes of ecometric patterning: modelling functional traits, environments, and clade dynamics in deep time // *Biological Journal of the Linnean Society.* V.118. P.39–63.
- Post D.M., Palkovacs E.P.* 2009. Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: interactions between the ecological theatre and the evolutionary play // *Philos. Trans. Royal Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V.364. P.1629–1640.
- R_Development_Core Team R.* 2017. A language and environment for statistical computing. An Introduction to R. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. 99 p.
- Raff R.A.* 1996. The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form. Chicago: Univ. Chicago Press. 520 p.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., Jr.* 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* V.81. P.801–805.
- Read A.F., Clark J.S.* 2006. The next 20 years of ecology and evolution // *Trends in Ecology and Evolution.* V.21. №7. P.354–355.
- Reig S., Doadrio I., Mironovsky A.N.* 1998. Geometric analysis of size and shape variation in barbel from Lake Tana (Ethiopia) // *Folia Zool.* V.47 (Suppl.1). P.35–51.
- Renaud S., Auffray J.-C.* 2013. The direction of main phenotypic variance as a channel to morphological evolution: case studies in murine rodents // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy.* V.24. №1. P.85–93.
- Richards E.J.* 2006. Inherited epigenetic variation — revisiting soft inheritance // *Nat. Rev. Genet.* V.7. P.395–401.
- Ricklefs R.E.* 2010. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V.107. №4. P. 1265–1272.
- Ricklefs R.E.* 2012. Species richness and morphological diversity of passerine birds // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V.109. P.14482–14487.
- Ricklefs R.E., Cox G.W.* 1977. Morphological similarity and ecological overlap among passerine birds on St. Kitts, British West Indies // *Oikos.* V.29. P.60–66.

- Ricklefs R., Travis J. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization // *The Auk*. V. 97. №2. P. 321–338.
- Ricklefs R.E., Miles D.B. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective // P.C. Wainwright, S.M. Reilly (eds.). *Ecological morphology: integrative organismal biology*. Chicago, IL: Univ. Chicago Press. P.13–41.
- Ricotta C., Moretti M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology // *Oecologia*. V.167. P.181–188.
- Rohlf F.J. 2017a. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, (program)
- Rohlf F.J. 2017b. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program).
- Rohlf F.J., Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* V.39. №1. P.40–59.
- Root R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher // *Ecological Monographs*. V.37. №4. P.317–350.
- Rörig G., Börner C. 1905. Studien über das Gebiß mitteleuropäischer recenter Mäuse // *Arb. Kais. Biol. Anst. Land und Forstw.* Bd.5. H.2. S.37–89.
- Rosenzweig M.L. 2003. Reconciliation ecology and the future of species diversity // *Oryx*. V.37. №2. P.194–205.
- Rotherham I.D. 2017. *Recombinant Ecology – A Hybrid Future?* SpringerBriefs in Ecology. Switzerland. Cham: Springer International Publishing. 85 p.
- Roughgarden J. 1974. Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations // *Amer. Nat.* V.108. P.429–442.
- Roughgarden J. 1983. Competition and theory in community ecology // *Amer. Nat.* V.122. P.583–601.
- Roughgarden J., Diamond J. 1986. Overview: the role of species interactions in community ecology // J. Diamond, T.J. Case (eds.). *Community ecology*. N.Y.: Harper & Row Publishers. P.333–343.
- Rüber L., Verheyen E., Meyer A. 1999. Replicated evolution of trophic specializations in an endemic cichlid fish lineage from Lake Tanganyika // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V.96. P.10230–10235.
- Salamín N., Wüest R.O., Lavergne S., [et al.]. 2010. Assessing rapid evolution in a changing environment // *Trends of Ecology and Evolution*. V.25. №12. P.692–698.
- Sampaio A.L.A., Pagotto J.P.A., Goulart E. 2013. Relationships between morphology, diet and spatial distribution: testing the effects of intra and interspecific morphological variations on the patterns of resource use in two Neotropical Cichlids // *Neotropical Ichthyology*. V. 11. №2. P. 351–360.
- Saul W.-C., Jeschke J.M. 2015. Eco-evolutionary experience in novel species interactions // *Ecol. Letters*. V.18. P.236–245.
- Schindewolf O.H. 1950. *Grundfragen Paläontologie. Geologische Zeitmessung. Organische Stammesentwicklung. Biologische Systematik*. Stuttgart: Schweizerbart (цит по Назаров, 2005)

- Schleuning M., Neuschulz E.L., Albrecht J.*, [et al.]. 2020. Trait-based assessments of climate-change impacts on interacting species // Trends in Ecology and Evolution. V.35. №4, P.319–328.
- Schlichting C.D.* 2003. Origins of differentiation via phenotypic plasticity // Evol. & Develop. V.5. №1. P.98–105.
- Schlichting C.D., Pigliucci M.* 1993. Evolution of phenotypic plasticity via regulatory genes // Amer. Nat. V.142. P.366–370.
- Schlichting C.D., Wund M.A.* 2014. Phenotypic plasticity and epigenetic marking: an assessment of evidence for genetic accommodation // Evolution. V.68. P.656–672.
- Schliwew U., Rassman K., Markmann M.*, [et al.]. 2001. Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon // Mol. Ecol. V.10. P.1471–1488.
- Schmitz R.J., Schultz M.D., Lewsey M.G.*, [et al.]. 2011. Transgenerational epigenetic instability is a source of novel methylation variants // Science. V.334. P.369–373.
- Schmitz R.J., Schultz M.D., Urich M.A.*, [et al.]. 2013. Patterns of population epigenomic diversity // Nature. V.495. P.193–198.
- Schoener T.W.* 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats // Ecology. V.51. P.408–418.
- Schoener T.W.* 1983. Field experiments on interspecific competition // Amer. Nat. V.122. P.240–285.
- Schoener T.W.* 1984. Size differences among sympatric birdeating hawks: a worldwide survey // D.R. Strong, Jr., D. Simberloff, G.Abele, A.B. Thistle (eds.). Ecological communities: conceptual issues and the evidence Princeton, NJ: Princeton Univ. Press. P.254–257.
- Schoener T.W.* 2011. The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics // Science. V.331. P.426–429.
- Seegers L., Sonnenberg R., Yamamoto R.* 1999. Molecular analysis of the *Alcolapia* flock from lakes Natron and Magadi, Tanzania and Kenya (Teleostei: Cichlidae), and implications for their systematics and evolution // Ichthyol. Explor. Freshwaters. V.10. P.175–199.
- Sheets H.D., Zelditch M.L.* 2013. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. V.24. №1. P.67–73.
- Shvarts S.S.* 1977. The evolutionary ecology of animals. Ecological mechanisms of the evolutionary process. N.Y.: Consultants Bureau. 292 p.
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M.*, [et al.]. 1998. Speciation of endemic Lake Tana barbs (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // Aquat. Ecol. V.32. P.217–227.
- Simberloff D.S.* 1978. Colonization of islands by insects: immigration, extinction, and diversity // L.A. Mound, N.Waloff (eds.). Diversity of Insect Faunas. Symposium of the Royal Entomological Society, London. No 9. London, U.K.: Royal Entomological Society. P.139–153.

- Simberloff D.* 1982. The status of competition theory in ecology // *Ann. Zool. Fennici*. V.19. P.241–253.
- Simberloff D.* 1984. Properties of coexisting bird species in two archipelagoes // D.R. Strong, Jr., D. Simberloff, G. Abele, A.B. Thistle (eds.). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence.* Princeton: Princeton Univ. Press. P.234–253.
- Simberloff D., Boecklen W.* 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition // *Evolution*. V.35. P.1206–1228.
- Smith E.P., Zaret T.M.* 1982. Bias in estimating niche overlap // *Ecology*. V.63. P.1248–1253.
- Skinner M.K.* 2015. Environmental epigenetics and unified theory of the molecular aspects of evolution: a neo-Lamarckian concept that facilitates neo-Darwinian evolution // *Genome Biol. Evol.* V.7. P.1296–1302.
- Skinner M.K., Gurrerero-Bosagna C., Haque M.M., [et al.].* 2014. Epigenetics and the Evolution of Darwin's Finches // *Genome Biol. Evol.* V.6. №8. P.1972–1989.
- Slotkin R.K., Martienssen R.* 2007. Transposable elements and the epigenetic regulation of the genome // *Nat. Rev. Genet.* V.8. P.272–285.
- Soberón J.* 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species // *Ecology Letters*. V.10. P. 1115–1123.
- Sokal R.R., Sneath P.H.A.* 1963. *Principles of Numerical Taxonomy.* San Francisco, London; W.H. Freeman and Company, 360 p.
- Steffen W., Grinevald J., Crutzen P., [et al.].* 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives // *Philosophical Transactions of The R. Soc. A*. V.369. P.842–867.
- Sterelny K.* 2007. What is evolvability? // M. Matthen, C. Stephens (eds.). *Philosophy of biology.* Amsterdam, The Netherlands: Elsevier. P.163–178.
- Sterratt D.C.* 2019. Package 'geometry'. Version 0.4.5. Mesh Generation and Surface Tessellation. program [<https://davidsterratt.github.io/geometry/>].
- Stigall A.L.* 2008. Tracking species in space and time: assessing the relationships between paleobiogeography, paleoecology, and macroevolution // *Paleontol. Soc. Pap.* V.14. P.139–154.
- Stigall A.L.* 2015. Speciation: expanding the role of biogeography and niche breadth in macroevolutionary theory // E. Serrelli, N. Gontier (eds.). *Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence.* Heidelberg: Springer Internat. Publishing. P.301–328.
- Stockwell D.R.B., Peters D.P.* 1999. The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction // *International Journal of Geographical Information Systems*. V.13. P.143–158.
- Stroud J.T., Bush M.R., Ladd M.C., [et al.].* 2015. Is a community still a community? Re-viewing definitions of key terms in community ecology // *Ecology and Evolution*. 2015. V.5. №21. P.4757–4765.
- Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H.Ch.J., [et al.].* 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions // *Journal of Ecology*. V.101. P.58–67.

- Swanson H.K., Lysy M., Power M., [et al.]. 2015. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap // *Ecology*. V.96. P.318–324.
- Thompson J.N. 1994. *The Coevolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press. 376 p.
- Thompson J.N. 2006. Mutualistic webs of species // *Science*. V.312. P.372–373.
- Thompson J.N. 1998. Rapid evolution as an ecological process // *Trends of Ecology and Evolution*. V.13. P.329–332.
- Thompson J.N. 1994. *The Coevolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press. 376 p.
- Thuiller W. 2003. BIOMOD-Optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change // *Global Change Biology*. V.9. P.1353–1362.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. 1937. *Experimentelle Mutationforschung in der Vererbungslehre*. Dresden und Leipzig: Steinkopf. (цит. по Тимофеев-Ресовский и др. 1977)
- Tischler W. 1949. *Grundzüge der terrestrischen Tierökologie*. Braunschweig: Friedrich Vieweg und Sohn. 220 S.
- Turesson G. 1922. The species and the variety as ecological units // *Hereditas*. V.3. P.100–113.
- Turrill W.B. 1946. The ecotype concept. A consideration with appreciation and criticism, especially of recent trends // *New Phytologist*. V.45. №1. P.34–43.
- van der Maarel E., Sykes M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in a Limestone grassland: the of Vegetation carousel model and some comments on the niche concept // *Journal of Science*. V.4. №2. P.179–188.
- Van Valen L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche // *Amer. Nat.* V.99. P.377–390.
- Vandermeer J.H. 1972. Niche theory // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V.3. P.107–132.
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P. 2015. Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from southern and northern Ural taxocenes // *Russian Journal of Ecology*. V.46. №6. P.552–558.
- Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Sineva N.V. 2017. Aftereffects of muskrat introduction in Western Siberia: Morphological and functional aspects // *Russian Journal of Biological Invasions*. V.8. №1. P.1–9.
- Verheyen E., Salzburger W., Snoeks J., Meyer A. 2003. Origin of the superflock of cichlid fishes from Lake Victoria East Africa // *Science*. V.300. P.325–329.
- Villéger S., Brosse S., Mouchet M., [et al.]. 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges // *Aquatic Sci.* P.1–19. (doi: 10.1007/s00027–017–0546-z)
- Violle C., Jiang L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche // *Journal of Plant Ecology*. V.2. P.87–93.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., [et al.]. 2007. Let the concept of trait be functional! // *Oikos*. 2007. V. 116. P. 882–892.

- Violle C., Enquist B.J., McGill B.J., [et al.]. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology // Trends in Ecology and Evolution. V.27. №4. P.244–252.
- Violle C., Thuiller W., Mouquet N., [et al.]. 2017. Functional rarity: the ecology of outliers // Trends in Ecology and Evolution. V.32. №5. P.356–367.
- Waddington C.H. 1942a. Canalization of development and the inheritance of acquired characters // Nature. V.150. P.563–565.
- Waddington C.H. 1942b. The epigenotype // Endeavour. V.1. P.18–20.
- Waddington C.H. 1953. Genetic assimilation on required character // Evolution. V.7. №1. P.118–126.
- Waddington C.H. 1956. Genetic assimilation of the bithorax phenotype // Evolution. V.10. P.1–13.
- Waddington C.H. 1957a. The genetic basis of the assimilated bithorax stock // J. Genet., V.55. P.241–255.
- Waddington C.H. 1957b. The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology. London: Alien & Unwin. 262 p.
- Waddington C.H. 1958. Inheritance of acquired characters // Proc. Linnean Soc. London, V.169. P.54–61.
- Wagner G.P., Draghi J. 2010. Evolution of evolvability // M. Pigliucci, G.B. Müller (eds.). Evolution: the extended synthesis. Cambridge, MA: MIT Press. P.218–228.
- Wainwright P.C. 1994. Functional morphology as a tool on ecological research // P.C. Wainwright, S.M. Reilly (eds.). Morphology: Integrative Organismal Biology. Chicago: The University of Chicago Press. P.42–59.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution // Evolution. V.62. P.2868–2883.
- Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. 2002. Phylogenies and community ecology // Annu. Rev. Ecol. Syst. V.33. P.475–505.
- Weiher E., Keddy P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns // Oikos. V.74. P.159–164.
- West-Eberhard M.J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford University Press. 816 p.
- West-Eberhard M.J. 2005. Phenotypic accommodation: Adaptive innovation due to developmental plasticity // J. of Experimental Zool. (Mol. Dev. Evol.). V.304B. P.610–618.
- Watson R.A., Mills R., Buckley C.L., [et al.]. 2016. Evolutionary connectionism: algorithmic principles underlying the evolution of biological organisation in Evo-Devo, Evo-Eco and evolutionary transitions // Evol. Biol. V.43. P.553–581.
- Wiens J.A. 1982. On size ratios and sequences in ecological communities: are there no rules? // Ann. Zool. Fennici. V.19. №4. P.297–308.
- Wray G.A. 2000. Peering ahead (cautiously). Evol. Dev. V.2. P.125–126.

- Young N.M., Linde-Medina M., Fondon III J.W.*, [et al.]. 2017. Craniofacial diversification in the domestic pigeon and the evolution of the avian skull // *Nature Ecol. and Evol.* V.1. P.1–8. (doi: 10.1038/s41559–017–0095).
- Zakharov V.M.* 1992. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fenn.* V.191. P.7–30.
- Zalasiewicz J., Williams M., Steffen W., Crutzen P.* 2010. The new world of the Anthropocene // *Environ. Sci. Technol.* V.44. P.2228–2231.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer.* N.Y.: Elsevier Acad. Press. 437 p.
- Zelditch M.L., Wood A.R., Bonett R.M., Swiderski D.L.* 2008. Modularity of the rodent mandible: integrating bones, muscles, and teeth // *Evolution and Development.* V.10. P.756–768.
- Zimmerman K.* 1935. Zur Rassenanalyse der mitteleuropäeschen Feldmäuse // *Arch. Naturgesch.* Bd.4. S.258–276.
- Zuckerlandl E.* 2002. Why so many noncoding nucleotides ? The eukaryote genome as an epigenetic machine // *Genetica.* V.115. P.105–129
- Zwick M.* 2001. Wholes and parts in general systems methodology // G.P. Wagner (ed.). *The character concept in evolutionary biology.* San Diego: Acad. Press. P.237–256.

Терминологический словарь

Данный словарь содержит краткое описание некоторых специальных терминов, встречающихся в книге, которые касаются биологических понятий, связанных с общими биологическими представлениями, а также новых и новейших биологических терминов и терминологии геометрической морфометрии (ГМ). Более подробные сведения о ГМ изложены в специальных руководствах и книгах (Rohlf, Slice, 1990; Bookstein, 1991; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Claude, 2008; Klingenberg, 2011, 2013a,b; Васильев и др., 2018б). Многие определения терминов оригинальны и представлены с мировоззренческих позиций ЭТЭ, а не СТЭ.

Абаптация — состояние неприспособленности биосистемы к конкретным условиям среды (см. Бигон и др., 1989).

Аберрация — различимое отклонение от нормы.

Адаптация — приспособление биосистемы как результат эволюционных изменений.

Адаптивный модификационный потенциал (АМР) — показатель (индекс), основанный на обратной оценке соотношении объема морфопространства, занятого ординатами данной группы объектов (метамеров, особей, ценопопуляций, таксоценов), к объему, занятому ординатами иерархически более высокой биосистемы. Низкое значение индекса проявится при относительно большом объеме занятого выборкой морфопространства, что наблюдается при неблагоприятных условиях развития, а высокое — при небольшом объеме в благоприятных условиях.

Аллометрия (allometry) — любое изменение формы, связанное с изменением размеров. Обусловлена разной относительной скоростью роста разных частей особи или ее фрагментов. Различают 3 вида аллометрии: онтогенетическую (изменение формы, связанное с увеличением размеров в процессе онтогенеза), статическую (вариация формы у особей разных размеров на одной стадии развития) и эволюционную (изменение формы, связанное с изменением размеров в процессе эволюции).

Аллопатрические виды (алловиды) — виды, ареалы которых пространственно разобщены.

Антимер — билатеральная гомологичная морфоструктура (модуль), соответствующая одной из сторон тела (например, левая и правая стороны листа, левый и правый одноименный зуб).

Антропоцен — исторический период, начавшийся на рубеже XIX–XX вв., когда технологические возможности человека стали близки или сопоставимы по силе воздействия с возможностями Биосферы.

Астерон — звездообразная фенограмма, характеризующая индивидуальную или групповую встречаемость фиксированного набора фенов неметрических пороговых признаков. Астероны используются в геометрической фенетике — фенограмметрии, использующей методы геометрической морфометрии (см. Васильев и др., 2018б).

Аутлайны (outlines) — контурные кривые по периметру изображения, формирующие схематичный рисунок объекта и отражающие изменения его конфигурации при визуализации деформаций.

Аффинная трансформация (affine transformation) — Линейное преобразование формы, при котором параллельные линии остаются параллельными, на плоскости квадраты преобразуются в параллелограммы, а круги в эллипсы. В трёхмерном пространстве кубы превращаются в параллелепипеды, а сферы в эллипсоиды. Эквивалентно понятию «однородная трансформация» («uniform transformation»).

Биотип — внутривидовая группа особей, обладающая сходными морфогенетической, физиологической и поведенческой реакциями, что подразумевало и их наследственную близость. Иногда биотип стремятся понимать как население биотопа, но я считаю это некорректным.

Биотоп — совокупность условий, в том числе биотических, в которых могут обитать особи конкретного вида или видов сообщества.

Биоценоз — локальное биологическое сообщество, представленное ценопопуляциями симпатрических видов.

Биоценотический кризис — катастрофические последствия резкого структурно-функционального изменения региональных сообществ (РБК — региональный биоценотический кризис) и, вероятно, всей Биосферы (ГБК — глобальный биоценотический кризис), вызванные сочетанием влияния эндогенных, климатогенных, а в эпоху **Антропоцена** и антропогенных факторов, которые крайне неблагоприятны для видов-эдификаторов. Предполагается, что основными биотическими факторами РБК могут быть: эзогенез — резкое изменение соотношения видов сообщества; элизия — исчезновение (вымирание) части видов; инвазия — проникновение агрессивных чужеродных видов; субституция — замещение видов сообщества видами ценофобами.

Биplot — график, совмещающий ординаты объектов и векторы переменных в итоге многомерной ординации (например, методом главных компонент).

Вариабельность — способность к изменчивости и мера изменчивости.

Вариация — одно из состояний фенома в допустимых пределах развития.

Варьирование — колебание состояний размеров, формы и структуры в допустимых пределах развития.

Внутривидовая дифференциация — обычно подразумевается процесс исторического формирования популяционной структуры вида и морфофункционального расхождения популяций вплоть до образования подвидов.

Внутригрупповая изменчивость — проявление индивидуальной изменчивости (различий между особями).

Внутрииндивидуальная изменчивость — проявление неодинаковости гомологичных модулей (**антимеров, метамеров, модульных структур**) и результаты их ординации для группы особей (примером являются **изменчивость** билатеральных структур и их **флуктуирующая асимметрия**).

Возрастная изменчивость — не различия между особями разного возраста, а различия в изменчивости разных возрастных групп.

Геном — совокупность всех нуклеотидных последовательностей особи, лишь часть которых реально становится доступной и может быть использована при ее жизни.

Генотип — геном, помеченный определенным наследственным маркером, приводящим или не приводящим к типичным фенотипическим изменениям. Поскольку все генотипы, как полагают генетики, уникальны, их типизация условна и, скорее, касается только отдельных генов в составе генома.

Геометрическая морфометрия (geometric morphometrics) — ГМ, совокупность подходов многомерного статистического анализа данных, представленных в форме координат Декартовой системы, обычно (но не всегда) привязанных к точкам, локализованным на объекте, — ландмаркам, или меткам. Геометричность в данном случае определяется использованием геометрии Кендаллова пространства форм: оценкой средних форм и описанием выборочной вариации формы объектов с использованием геометрии Прокрустовых дистанций. Многомерная часть расчетов в ГМ обычно выполняется в линейном тангенциальном пространстве, чтобы уйти от неевклидовости пространства форм в окрестностях выборочной средней (усреднённой формы). ГМ — особый класс морфометрических методов, которые сохраняют полную информацию об относительной пространственной упорядоченности данных на протяжении всего анализа. Поэтому данные методы позволяют визуализировать групповые и индивидуальные различия, выборочную вариацию и другие результаты в пространстве исходных объектов.

Гиперпространство (hyperspace) — пространство, имеющее более трёх измерений.

Гиперсфера (hypersphere) — распространение понятия «сфера» на пространство, имеющее более трех измерений.

Гиперобъем (hypervolume) — распространение понятия «объем» на пространство, имеющее более трех измерений.

Гомология (homology) — общее понятие для обозначения соответствия и сходства структур, обусловленного общностью их эволюционного происхождения и онтогенетического развития. Данное понятие связывает ГМ с её биологическим и биомеханическим приложениями. В теоретической биологии только такие явные субъекты (сущности) эволюции или развития, как молекулы, органы или ткани, могут быть строго гомологичными. Вслед за Д'Арси Томпсоном специалисты в области морфометрии часто применяют это понятие вместо дискретных геометрических структур к точкам или кривым и далее распространяют его на многомерные дескрипторы (признаки, идентификаторы), например на значения частных деформаций. В этом контексте термин «гомологичный» не имеет другого значения, кроме как «одноименный», при сравнении соответствующих частей тела или морфоструктур разных видов или стадий развития. Заявляя о гомологии, мы просто хотим судить о процессах, влияющих на такие структуры, но на практике гомология в ГМ ограничена.

Гомологическая изменчивость — параллельные ряды изменчивости гомологичных дискретных структур у близких таксонов, обусловленные филогенетической преемственностью их морфогенетических систем (термин в несколько иной трактовке был предложен Н.И. Вавиловым при описании закона гомологических рядов в наследственной изменчивости).

Гомоплазия — сходство благодаря параллельной эволюции.

Гриннеллианская ниша (Grinnellian' niche) характеризует необходимые для жизни вида региональные абиотические условия местообитаний (habitat environment) при географическом (пространственном) моделировании ЭН (см. Peterson et al., 2011).

Дем — минимальное поселение вида, локализованное в биоценозе (биотопе), а их сеть образует функционально связанную пространственную структуру популяции.

«**Дикий тип**» — доминирующая в популяции модификация, считающаяся нормой в данных условиях развития.

Дифференциация популяций — микроэволюционный процесс адаптивного (или инадаптивного) расхождения локальных популяций конкретного вида по комплексу генетических, эпигенетических, морфогене-

тических, морфофункциональных, физиологических и этологических (у животных) характеристик.

Диффузная коэволюция — взаимные сопряженные эволюционные изменения, когда все виды сообщества в той или иной степени постоянно изменяются под действием друг на друга: изменение одного из них вызывает изменение у другого, что вновь требует измениться первому.

Дивергенция — степень фенотипического (структурно-функционального) расхождения внутривидовых форм, видовых и надвидовых таксонов.

Евклидово пространство (Euclidean space) — пространство, где расстояния между двумя точками представляют собой евклидовы дистанции в некоторой системе координат.

Изменчивость: а) вероятностное осуществление на всех этапах развития имеющегося в пределах групповой нормы реакции (**NoR**) популяции потенциально возможного и допустимого набора устойчивых онтогенетических (морфогенетических) траекторий, реализующих определенные фенотипические состояния и их комбинации; б) реализация обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования элементов фенома; в) явление разного индивидуального воплощения возможностей эпигенома в феноме; г) эффект воспроизведения в феномах компромиссных модификаций морфогенеза на основе их исторически наследуемого пула.

Изометрия (isometry) — в общем случае отсутствие связи формы с размерами. Понятие, альтернативное **аллометрии**.

Инвазия — встраивание чужеродного инвазионного вида и его ниши в сообщество, изменяющих его состав и влияющих на функции как один из вероятных актов филоценогенеза.

Канализация развития (canalization) — способность морфоструктуры развиваться вдоль идеальной развитийной траектории при вариации разных условий среды. Термин предложен К.Х. Уоддингтоном (Waddington, 1940).

Кендаллово пространство форм (Kendall's shape space) — фундаментальная геометрическая конструкция, предложенная Дэвидом Кендаллом, составляющая основу геометрической морфометрии. Дает полную геометрическую интерпретацию анализа Прокрустовых дистанций между произвольными совокупностями ландмарков. Каждая точка в этом пространстве представляет собой форму конфигурации точек в евклидовом пространстве, не зависящую от размеров, положения и ориентации. В пространстве форм рассеивание точек соответствует рассеиванию целой конфигурации ландмарков, а не частным рассеиваниям отдельных меток. Большинство ме-

тодов ГМ представляет собой линейную комбинацию статистических оценок дистанций и направлений в этом пространстве.

Консенсусная конфигурация, или консенсус (consensus configuration) — конфигурация ландмарков, представляющая собой усредненную форму в исследуемой выборке. Обычно вычисляется для оптимизации некоторой оценки совмещения форм: в частности, при Прокрустовом совмещении с помощью усредненной формы минимизируется сумма квадратов Прокрустовых дистанций между экземплярами в исследуемой выборке.

Контурная линия, или аутлайн (outline) — математическая кривая, представляющая двумерное изображение вдоль видимой границы объекта. Данные о контурной линии могут быть сохранены в форме регулярной равномерной последовательности координат точек, причем эти точки в отличие от ландмарков вообще не являются гомологичными в морфологическом смысле.

Креод — основная аттрактивная траектория морфогенеза для большинства особей, устойчивый канал (путь) развития (термин предложен К.Х. Уоддингтоном).

Ландмарка, или метка (landmark) — специфическая точка, размещенная на оцифрованном изображении биологического объекта, выбранная в соответствии с определенными правилами. Согласно Ф. Букштейну, размещение ландмарков может производиться по классическим критериям гомологии — тип I, или на основании геометрических свойств объекта — типы II и III.

Ландмарки I типа (Type I landmarks) — точки на объекте, для которых наиболее строго выполняются биологические (анатомические, гистологические) критерии гомологии (например, критерий «положения» и «специального качества»: жилкование крыльев насекомых, стык трех костей, отверстия для прохождения определенных нервов и кровеносных сосудов и др.).

Ландмарки II типа (Type II landmarks) — математические точки, соответствие которых («гомология») определяется, скорее, на основе геометрических, а не биологических свойств (например, «входящие и выступающие углы на жевательной поверхности щёчных зубов полевок).

Ландмарки III типа (Type III landmarks) — наименее строго определяемые точки на объекте, выбираемые по таким условным критериям, как «наибольший диаметр», «дно выемки» и т.д. Надо иметь в виду, что ландмарки этого типа характеризуют более чем одну область формы, и проявлять осторожность при их геометрической или биологической интерпретации.

Межгрупповая изменчивость — дисперсия средних групповых значений, характеризующая величину размаха и степени различий между ними.

Меристический признак — счетный признак (например, число зубчиков по краю листа, число чешуй в боковой линии рыб).

Мерон — определенная структурная часть организма.

Мерономия — наука о закономерностях формирования разнообразия частей организмов (предложена С.В. Мейеном).

Мегамер — повторяющаяся гомодинамная модульная структура организма (например, листья дерева, стерниты и тергиты насекомых и др.).

Мегафеном — характеристика всех состояний метафенотипа у особей популяции для всего диапазона возрастных стадий развития (см. **Мегафенотип**).

Мегафенотип — «совокупность всех свойств популяции, формирующих систему функциональных связей между ее членами, а также между популяцией и средой, в которой она существует» (Озерский, 2010, с. 16). По представлениям П.В. Озерского, метафенотип популяции объединяет фенотипы особей, их численность, соотношение и динамику в пространстве и времени.

Модификация: а) возможность проявления нескольких фенотипических состояний на основе одного генома, каждое из которых соответствует определенным условиям развития; б) один из исторически выработанных путей развития (траектория морфогенеза), который ранее выполнял роль «дикого типа» или нормы, был адекватен требованиям условий развития в прошлом, но из-за их изменения был замещен другим оптимальным вариантом развития, ставшим новой нормой. Частота проявления модификации в нормальных условиях развития обычно меньше, чем у нормального «дикого типа», а при значительном отклонении от него считается аберрацией развития или морфозом.

Морфогенез — процесс, обеспечивающий становление структуры, формы и размеров организма на всех этапах индивидуального развития (эмбриональном, пренатальном и постнатальном).

Морфогенетическая перестройка — изменение протекания морфогенеза особей популяции по сравнению с ее исторически отдаленным прошлым состоянием.

Морфогенетическая реакция — изменение морфогенеза в ответ на изменение условий развития.

Морфогенетическая траектория — изменение структуры и формы с возрастом (в основном подразумевается постнатальный морфогенез).

Морфоз: а) уклонение от нормального развития, сопровождающееся нарушением структуры и/или функции; б) редкая инадаптивная модификация, случайно возникающая при раннем хаотическом подборе пути развития из-за нарушения регуляции нормального процесса эмбриогенеза и морфогенеза.

Морфологическое разнообразие, морфоразнообразие (morphological disparity) — реализованное в популяции (популяциях) вида множество разных фенотипов как веер траекторий морфогенеза в допустимых пределах, неодинаковость морфоструктур представителей одного или нескольких таксонов, их размеров, формы и структуры в общем морфопространстве.

Морфологическое картирование филогении — проецирование и смещение филогенетического дерева, полученного молекулярно-генетическими (или иными) методами, с ординат таксонов, размещенных в общем морфопространстве.

Морфометрия (morphometrics) — от греческих слов «морфа» (μορφή) и «метрон» (μέτρον), что означает «форма» и «измерение» соответственно.

Морфониша (morphoniche) — область морфопространства (2D, 3D, гиперпространства морфологических переменных), в которой размещены групповые ординаты особи (антимеров или метамеров модулярных организмов), популяции (особей ценопопуляции или экона), таксоцена (особей симпатрических видов, региональных таксоценов). **М.** параметризуется эпигенетической системой (системами) данной иерархической группы (групп). По биоиерархии выделяются морфониши: индивидуальная (ИМ) — *i*-морфониша, популяционная (ПМ) — *p*-морфониша, видовая — *s*-морфониша, ценогическая (ЦМ) — *c*-морфониша. По полноте реализации — реализованная (рМН) — *r*-морфониша и потенциальная (пМН) — *x*-морфониша или ~ фундаментальная (фМН) — *f*-морфониша. Например, реализованная популяционная морфониша (рПМ) — *rp*-морфониша.

Морфопространство (morphospace) — пространство, образованное двумя и более переменными и позволяющее характеризовать взаимную локализацию, рассеивание и агрегацию ординат сравниваемых морфологических объектов.

Морфоструктура, или морфологическая структура — определенная композиционная часть организма, которая закладывается в развитии как подобие некоего частного целого, входящего, однако, в состав общего целого (организма или его части), естественно формируется в морфогенезе и имеет соответствующие размеры и форму, а не только типы, число и отношения (связи) входящих элементов (тектонов), присущие любым структурам.

Морфотип — определенное характерное сочетание элементов структуры (фенов, тектонов), формы и размеров у объекта и группы объектов, позволяющее их классифицировать как феномы, обладающие узнаваемым дискретным морфологическим свойством.

Мутация — воспроизведение в феноме определенного редкого морфоза при нарушении нормальной регуляции развития, индуцированной наведенной или спонтанной дисфункцией эпигенома или субвитальным нарушением генома (летальные мутанты не выживают).

Направленная асимметрия — преобладание проявления того или иного свойства (размера, формы, структуры) на одной из сторон организма.

Наследственность — способность устойчивого воспроизведения в феномах определенных модификаций морфогенеза, характерных для родительских организмов

Наследование — способность передавать свойства родителей потомкам.

Неметрический пороговый признак — морфоструктура, потенциально способная реализовать два и более дискретных состояния — элемента (фена), проявление которых в феноме обусловлено преодолением «эпигенетических порогов».

Норма реакции (NoR) — пределы реализации в онтогенезе потенциально допустимых свойств фенома / феномов, обусловленные исторически сформированными отбором наследственными особенностями особи / группы особей.

Обобщенный (генерализованный) Прокрустов анализ (GPA) — алгоритм заключается в последовательности шагов. Для каждой конфигурации ландмарок вычисляются координаты центроида. Затем все конфигурации транслируются (перемещаются) в пространстве координат таким образом, что центроид каждой формы в выборке располагается в точке (0,0) — центрируется. После трансляции размер центроида каждой конфигурации приравнивается к единице, тем самым все объекты масштабируются к одному размеру (Bookstein, 1986). В заключительной стадии конфигурации оптимально вращаются (ротация) так, чтобы минимизировать расстояние между соответствующими (корреспондирующими) друг другу, т.е. гомологичными, ландмарками (Gower, 1975; Rohlf, Slice, 1990). Процесс итеративно продолжается до момента вычисления средней формы, которая не могла быть оценена априори (до завершения этого процесса суперимпозиции — итеративного взаимного наложения конфигураций ландмарок).

Обобщенная суперимпозиция (generalized superimposition) — совмещение набора индивидуальных конфигураций объектов с консенсусом. Процедура может осуществляться с помощью нескольких алгоритмов: нахождением наименьших квадратов, вычислением резистенции. Обобщенная суперимпозиция основана на итеративном подходе, поскольку среднее — консенсус не может быть заранее подсчитан без процедуры суперимпозиции объектов, которая не может осуществиться по отношению к средней

перед тем, как она будет вычислена. Процесс повторяется многократно до выполнения критериев минимальной подгонки.

Онтогенетическая траектория — кривая, характеризующая в общем морфопространстве последовательные изменения значений ординат одного и того же объекта или их группы на разных этапах онтогенеза (морфогенеза). Термин предложен П. Олберчем (Alberch, 1980) и в дальнейшем развивался М.В. Миной (2001).

Ординация, или упорядочивание (ordination) — представление объекта на одной или более координатных осях. Комбинация упорядочивания объектов с ординацией векторов переменных дает «биplot».

Относительные деформации (relative warps — RW) — главные компоненты распределения форм в тангенциальном пространстве. Каждая относительная деформация соответствует некоторому направлению изменения формы относительно эталонной конфигурации, графическим представлением которого может служить деформация тонкой гибкой пластины. В методе относительных деформаций используется параметр α , который (при $\alpha \neq 0$) «взвешивает» изменения формы обратно пропорционально масштабу изменений. Относительные деформации вычисляются по частным деформациям или прокрустовым остаткам.

Полигон изменчивости — полигон, образованный при соединении линиями крайних ординат на плоскости, формируемой двумя переменными, объединяющий все ординаты выборки и характеризующий проявление изменчивости вдоль каждой из переменных, а также агрегированность и разнообразие объектов сравнения по сочетанию данных переменных. **П.и.** может использоваться и для оценки площади морфопространства, занятого данной группой, плотности и характера распределения ординат, что позволяет оценить уровень внутригруппового разнообразия. В англоязычной литературе определяется как площадь выпуклой оболочки — 2D convex hull.

Полигон А. С. Серебровского — лепестковая (звездчатая) контурная фенограмма, характеризующая соотношение частот встречаемости дискретных вариаций (фенов) неметрических признаков, «мутантных фенотипов» или морф в выборке (см. Серебровский, 1970).

Полиморфизм — две или более дискретные морфы в популяции, обусловленные наследственными факторами (по Форду (Ford, 1940)), минимальная частота встречаемости которых превышает частоту появления спонтанных мутаций или в расширительном смысле наличие в популяции разных форм с неопределенной наследственной обусловленностью.

Полифенизм — проявление в популяции дискретных морф, обусловленных прямым влиянием среды обитания на морфогенез особей и яв-

ляющихся исторически выработанными и наследующимися вариантами характерных модификаций развития.

Полная Прокрустова дистанция (Full Procrustes distance) — результирующая дистанция между формами: квадратный корень из суммы квадратов различий между координатами соответствующих ландшафтов.

Популяционная мерономия — новое популяционно-морфологическое направление исследований, нацеленное на изучение эпигенетической дивергенции форм разного ранга: от подвидов до надвидовых таксонов, выявление степени филогенетических связей и эпигенетической проверки филогенетических гипотез, изучение эволюционной роли параллелизмов и становления морфологических «новшеств», решение эволюционно-эпигенетических проблем гомологии и макроэволюции. В основе **П.м.** лежат эпигенетические системные процессы морфогенеза и сравнительное внутри- и межвидовое изучение процессов развития на популяционном (групповом) уровне, групповой анализ внутрииндивидуальной изменчивости гомологичных антимерных и метамерных морфоструктур. Ключевыми объектами являются фены гомологичных неметрических признаков и их комбинативные сочетания — фенокомпозиции (Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2009а, 2018).

Популяционная экоморфология — новое направление популяционной морфологии, нацеленное на экоморфологический многомерный анализ изменчивости индикаторных морфологических и морфофизиологических показателей и внутри- и межпопуляционных морфофункциональных адаптаций к изменяющимся условиям среды (Васильева, Васильев, 2019).

Популяционно-ценотический мониторинг — экологический мониторинг ценопопуляций симпатрических видов в составе сообществ (таксоценов), когда ценопопуляция или ее часть — структурно-функциональная группа (экон), одновременно проявляют себя как часть популяции вида и часть биоценоза одновременно. Сопряженное параллельное сравнение экологических и морфологических реакций экон и ценопопуляций симпатрических видов, входящих в биоценоз (таксоцен), на разные условия обитания (в разные сезоны, годы, десятилетия, века и др.), позволяет выявить их взаимодействия (конкуренцию, симбиотические связи и проч.), уязвимость отдельных ценопопуляций (видов) и ценоза (таксоцена) в целом в разных регионах и/или во времени.

Полуметка (semilandmark) — элемент единой последовательности точек вдоль контурной линии, порожденной единым алгоритмом, а не гомологией, позволяющий построить аутлайны (см. выше).

Популяция — исторически сложившаяся природная группировка особей вида, способная в течение неопределенно большого числа поколений устойчиво существовать на общей территории или акватории, представлен-

ная сетью функционально связанных поселений (**демов**), объединенных в пределах **биоценозов (биотопов)** в **ценопопуляции**, чье взаимодействие обеспечивает поддержание ее экологического единства и эволюционной целостности. **П.** обладает определенным внутренним фенотипическим сходством особей и разнообразием **эконов**, обусловленным присутствием у каждой особи выработанной отбором единой **эпигенетической системы**, позволяющей реализовать определенный инвариантный спектр основных морфогенетических программ, который отличается от такого спектра у любой другой подобной группировки.

Популяционный онтогенез — общее для всех особей популяции искажение (деформирование) видовой программы развития, задающей веер возможных подпрограмм для ее локальных условий. **П.о.** как поливариантная программа развития в популяции исторически шлифуется отбором для конкретного диапазона флуктуаций условий среды и способна реализовать общий спектр основных потенциальных **онтогенетических траекторий**, который инвариантен для всех ее особей.

Популяционная синэкология — общая область популяционной экологии и синэкологии, нацеленная на относительно синхронный и синтопный анализ ценопопуляций нескольких видов во времени, который позволит оценить сопряженность и адаптивность их экологических и морфофункциональных реакций, поддерживающих целостность и устойчивость сообщества (таксоцена), на изменение экологических условий (Васильев, 2019).

Признак — свойство, содержащее вложенный критерий классификации и позволяющее отнести объект к тому или иному классу объектов.

Принцип компенсации Ю.И. Чернова — увеличение численности и видового разнообразия отдельных надвидовых таксонов как компенсация их недостаточной представленности в сообществе или возрастание численности и морфологического разнообразия внутри популяции одного вида для компенсации малой численности или отсутствия других видов сообщества.

Прокрустова дистанция (Procrustes distance) — мера различий между формами по координатам меток. Вычисляется как квадратный корень из суммы квадратов разностей между координатами меток после оптимального (методом наименьших квадратов) выравнивания и совмещения объектов по центроидным размерам. Определяет метрику **Кендаллова пространства форм**.

Прокрустовы остатки (Procrustes residuals) — совокупность векторов, связывающих ландмарки данного экземпляра с соответствующими метками эталонной конфигурации после прокрустова совмещения. Сумма

квадратов длин этих векторов служит оценкой (приближенной) квадрата Прокрустовой дистанции между данным экземпляром и эталоном в Кендалловом пространстве.

Прокрустова суперимпозиция (Procrustes superimposition) — выполнение совмещения (наложения) двух форм методом наименьших квадратов, использующее ортогональные или аффинные преобразования.

Пространство (space) — в статистике совокупность объектов или их измерений, представленная в виде точек на плоскости, внутри «объема», на поверхности сферы или внутри интуитивно представляемой структуры более высокой размерности.

Пространство фигур (figure space) — координаты объектов как векторов в «исходном» пространстве данных.

Пространство форм (form space) — пространство фигур при удалении различий в положении и ориентации при сохранении размеров. Имеет 2–3 измерения для двумерных координатных данных и 3–6 для трехмерных.

Пространство форм как таковых (shape space) — каждая точка в этом пространстве соответствует конфигурации меток, из которой исключены размер, положение и поворотная ориентация, т.е. является формой по определению. Распределение точек в пространстве форм соответствует распределению полных целых конфигураций, а не отдельных меток.

Размерогенез — увеличение размеров (рост особи и ее частей) в процессе морфогенеза (термин предложен В.В. Короной (Корона, Васильев, 2007)).

Разнообразие — обычно подразумевается видовое разнообразие (число видов или внутривидовых групп), но может пониматься и как неодинаковость морфологии видов и внутривидовых групп.

Реализационная изменчивость — изменчивость, не связанная ни с генотипом, ни с влиянием среды, а обусловленная «стохастикой развития» (открыта Б.Л. Астауровым в 20-е годы XX в., переоткрыта и получила название в конце XX в. в работе В.А. Струнникова и И.М. Вышинского (1991).

Рефрен — закономерно повторяющиеся ряды изменчивости структур и форм как у таксономически близких, так и удаленных видов (термин предложен С.В. Мейеном)

Риклефсианская ниша (Ricklefsian' niche) (=морфогиша) характеризует реализованные и потенциальные морфофизиологические особенности фенома особи, экона, ценопопуляции (популяции), вида, таксоцена (сообщества) по структуре, форме и размерам, отражая их многомерную фенотипическую пластичность в морфопространстве (ориг.).

Сверхрасеивание (overdispersion) — неслучайное, значимо избыточное расеивание ординат в морфопространстве, когда средняя мера их эмпирического расеивания достоверно выше, чем при случайном Пуассоновском.

Симпатрические виды — виды, совместно обитающие на одной и той же территории или в пространственно ограниченной акватории.

Симпатрическое формообразование — формообразование на одной и той же территории или акватории, приводящее к возникновению в популяции экоморф, а затем на их основе дифференцированных внутривидовых форм, имеющих разные экологические ниши и морфониши. Примерами **С.ф.** являются флочки рыб в Великих Африканских озерах, возникших в результате недвух рифтовых геологических процессов.

Синэкология — экология видовых сообществ.

Специогенез — реализованная ЭН изменяется за счет освоения новых условий и ресурсов в процессе формообразования/видообразования, приводящего к изменению фундаментальной ниши как один из вероятных актов филоценогенеза.

Сплайн (spline) — это нелинейная кусочно-полиномиальная функция, задающая форму кривых — векторная кривая. В ГМ сплайн напоминает сетку, которая может использоваться для картирования (изображения) деформации или искажения формы от одного объекта к другому.

Структурогенез — формирование морфоструктур в процессе морфогенеза.

Структурно-функциональная группа (СФГ) — соответствующая определенному экону внутривидовая группа особей, имеющих сходные **феномы** и **экологические ниши**, выполняющих определенные функции по поддержанию целостности и устойчивости **популяции (ценопопуляции)**.

СТЭ — синтетическая теория эволюции (неодарвинизм)

Субкреод — аттрактивная траектория (путь) морфогенеза, проявляющаяся с меньшей, чем для креода, вероятностью.

Субституция — замещение ниши одного вида (правильнее — экологической функции) нишей другого, вытеснившего местный вид в процессе конкурентного давления как один из вероятных актов филоценогенеза.

Таксоцен (таксоценоз) — ассоциация (комплекс) таксономически близких видов и надвидовых таксонов со сходными экологическими функциями в сообществе, являющийся особым типом экологической гильдии (введен А. Ходоровски (Chodorowski, 1959)).

Тектон — элемент морфологической структуры (морфоструктуры), который всегда является частью, а не целым (может быть определенной частью мерона), и может быть «мерцающим» (flickering) или флуктуирующим объектом, который способен как проявиться, так и не проявиться в

феноме (у билатеральных структур — может регулярно проявляться на обеих сторонах тела, на одной из них и полностью отсутствовать). Тектонами являются большинство фенев — дискретных (альтернативных) структурных вариаций неметрических признаков.

Трансформационная решетка — графический инструмент поддержки визуализации в геометрической морфометрии, позволяющий визуализировать изменения формы объектов с помощью сетчатых деформационных решеток, в которые вписаны конфигурации ландмарков объектов. Решетки создаются на основе интерполяционного метода как каркасные сплайны (wireframe splines) для динамической визуализации конфигураций ландмарков (landmarks), например соответствующих минимальному и максимальному значениям дискриминантной функции.

Фен — устойчивое состояние дискретного неметрического порогового признака.

Фенетика — популяционная дисциплина, которая на популяционном (групповом) уровне позволяет изучать развитие (альтернативные пути развития) и дает возможность сравнительного эпигенетического анализа не только популяций и внутривидовых таксонов, но и более высоких таксономических категорий в пространстве и историческом времени.

Феногенетика — область исследований, нацеленная на изучение генетической природы развития признаков, или «физиологии генов», а также проявлений групповой внутрииндивидуальной изменчивости, например направленной и флуктуирующей асимметрии. **Фг.** связана с именем предложившего ее немецкого генетика Валентина Геккера (Haescker, 1918, 1925).

Феногенетическая изменчивость — реализация обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных морфоструктур в онтогенезе. **Ф.и.** содержит две компоненты: детерминистическую (организующую) и стохастическую (случайную).

Феногенетическое морфопространство (phenogenetic morphospace) — потенциальное структурно-функциональное морфопространство, формирующееся на основе многомерной ординации индивидуальных композиций фенев (фенокомпозиций) неметрических пороговых признаков, проявление которых определяется эпигенетическим ландшафтом популяции.

Фенограмметрия — методика геометрической фенетики (geometric phenetics, =phenogrammetry), позволяющая использовать альтернативные структурные вариации неметрических признаков — фены, а также их композиции — морфотипы и морфы в геометрической морфометрии, опираясь на изменчивость виртуальных конфигураций — лепестковых диаграмм или фенограмм, характеризующих особенности индивидуальной и групповой фенотипической реализации реальных морфоструктур (Васильев и др., 20186).

Фенóm (phenome) — вся совокупность свойств особи, динамически преобразующихся в онтогенезе от зиготы до сенильного состояния, включая все субклеточные, клеточные, тканевые, органные, морфофизиологические и этологические черты, которые служат необходимыми ресурсами для поддержания ее жизни и участия в размножении. **Ф.** — вероятностная копия единой для популяции эпигенетической поливариантной модели развития. **Ф** — первичная экологическая ниша и индивидуальная морфониша (см. глава 7).

Феномика (phenomics) — область молекулярной биологии развития, изучающая связь от генотипа к фенотипу и механизмы его развития: как генетические инструкции от единичных генов или целого генома транслируются в полный набор фенотипических признаков организма.

Фенотип — класс (тип) морфологически типичных и сходных между собой феномов особей на определенном этапе их индивидуального развития. Любая структурно-функциональная (в том числе поведенческая) особенность фенотипа отражает специфику его экологической ниши. Исходно понятие фенотип («кажущийся тип») предложено В.Л. Иоганнсенем (Johannsen, 1909, 1911, 1923, 1926) для обозначения или маркирования сходных по какому-либо наследующемуся свойству особей. В настоящее время понятие несколько видоизменилось, но по-прежнему характеризует класс особей одного вида, сходных по какому-либо свойству (признаку) строения или функционирования.

Фенотипическая пластичность — способность одного и того же генома (обычно принято считать, что «генотипа») обеспечивать реализацию веера модификаций фенотипа в разных условиях развития.

Фигура (figure) — представление объекта в виде координат конфигурации точек –ландмарков.

Филогенетический сигнал — отражение филогенетических связей в изменчивости тех или иных морфоструктур.

Филоморфопространство — многомерное морфопространство, совмещенное с филогенией (обычно построенной на основе молекулярно-генетических данных).

Флок — пучок симпатрических форм, приравняваемых к видам, который является результатом симпатрического формообразования, представляет собой подобие сообщества морфологически различающихся и экологически специализированных симпатрических экоморф, которые в генетическом отношении почти однородны, т.е. в понимании традиционного генетика, вероятно, не являются классическими видами.

Флуктуирующая асимметрия — феномен ненаправленных отклонений от билатеральной симметрии и мера проявления неупорядоченной

внутрииндивидуальной изменчивости билатеральных признаков по размерам, форме и структуре. **Ф.а.** обычно рассчитывается как величина взаимодействия случайного и фиксированного факторов в смешанной модели двухфакторного дисперсионного анализа — Two-way ANOVA (см. Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1994).

Форма (form) — в морфометрии форма объекта представляется точкой в пространстве переменных формы, которые являются измерениями геометрического объекта, не изменяющимися при его трансляции и ротации. В частности, при отражении форма сохраняется, если остаются неизменными все расстояния между ландмарками. Обычно форма представлена одной из фигур в определенном положении и ориентации. При удалении различий в положении и ориентации фигур остается форма.

Форма как таковая, или собственно форма (shape) — геометрические свойства конфигурации точек, инвариантные к изменениям положения, поворота (ориентации) и масштаба (размеров). В морфометрии форма геометрического объекта выражается точкой в пространстве переменных формы, которые являются его измерениями, остающихся неизменными при выполнении преобразований подобия. Для данных, представленных конфигурацией ландмарок, форма выражается в виде отдельных точек в Кендалловом пространстве, имеющем геометрию, заданную Прокрустовыми дистанциями. Имеются и другие виды форм, например описывающие контуры, поверхности или функции, относящиеся к пространствам с иными статистическими свойствами.

Форпостная популяция — популяция, обитающая на пределе пригодных для существования условий (на краю ареала, в горах, в техногенной среде, в пещерах, на больших глубинах, в термических источниках и др.).

Фратрия — филетический отрезок в палеонтологии, соответствующий филе вида/подвида в геологическом/историческом времени.

Хорус — элементарное локальное поселение вида или элементарная территориальная ячейка вида (термин предложен Н.Л. Добринским (2010)).

Центроидный размер (Centroid Size) — квадратный корень из суммы квадратов дистанций набора ландмарок от их общего центроида или квадратный корень из суммы дисперсий (дисперсий) ландмарок вокруг центроида по x- и y-направлениям (осям). Используется в качестве условной оценки размера в геометрической морфометрии и для выравнивания конфигурации меток, чтобы их можно было поместить в Кендаллово пространство.

Ценопопуляция — часть популяции конкретного вида, населяющая локальный биоценоз (биотоп).

Центроид — вектор, характеризующий местоположение среднего значения ординат выборки по двум или трем переменным (например, первым трем главным компонентам).

Эзовид (эволюционный вид) — филогенетически «созревший» устойчивый вид, накопивший за время своего существования мелкие молекулярные особенности и ошибки в ДНК, достаточные для получения принятого у данной таксономической группы минимального уровня молекулярной видовой дивергенции (по сравнению с другими близкими видами).

Эволюционика — часть общей биологии, изучающая механизмы и закономерности эволюционного процесса на Земле и за ее пределами.

Эволюционная синэкология — область синэкологии и эволюционной экологии, нацеленная на эволюционно ориентированный относительно синхронный и синтопный анализ ценопопуляций нескольких видов как во времени, так и в пространстве, который позволяет выявить сопряженные экологические и морфофизиологические реакции видов сообщества (таксоцена) на изменение экологических условий, оценить их коадаптивные свойства, сложившиеся в процессе эволюционных и коэволюционных процессов (Васильев, 2019).

Эволюционная экология — ЭЭ, междисциплинарное биологическое научное направление, частично объединяющее эволюционистику (эволюционную теорию), экологию популяций и сообществ, биогеоценологию, историческую экологию, биогеографию, филогеографию и филоценогентику, нацеленное на изучение процессов микро-, мезо- и макроэволюции, создание экологически ориентированной эволюционной теории. ЭЭ включает изучение экологических факторов микроэволюционного процесса и видообразования, процесса адаптациогенеза (включая адаптивную радиацию и захват новых адаптивных зон) и ценотической эволюции — эволюция на надорганизменном уровне организации жизни (Северцов, 1941, 1951; Lask, 1946; Шварц, 1969, 1980; Пианка, 1981; Чернов, 2008; Северцов, 2013; Васильев, 2019).

Эволюционно-экологический принцип Турессона-Шварца — эволюционная дивергенция отражается в разной направленности и степени выраженности морфогенетической реакции внутривидовых форм и криптических видов на одинаковые условия их развития. Принцип Турессона–Шварца позволяет выявить в одинаковых экологических условиях неодинаковость веера модификаций у сравниваемых географически удаленных форм, оценить степень их эволюционно-экологического расхождения и сходства экологических ниш по комплексу морфофункциональных признаков.

Эзогенез — перегруппировка соотношений видов как один из актов филоценогенеза, влияющий на изменение реализованной ЭН.

Эковид (ecospecies) — флок, или, как его еще называют, пучок видов, представляет собой подобие сообщества морфологически различающихся и экологически специализированных симпатрических эковидов (исходно термин принадлежит Г. Турессону (Turesson, 1922)), которые в генетическом отношении почти однородны, т.е. в понимании традиционного генетика, вероятно, не являются классическими видами. Однако они по тем или иным причинам ассортативно скрещиваются и устойчиво сохраняют особенности морфогенеза и экологической специализации в чреде поколений, будучи видами с точки зрения морфолога и эколога.

Экология — междисциплинарное направление науки о взаимодействии организмов друг с другом и средой их обитания, ориентированной в конечном итоге на изучение проблем выживания человечества в изменяющейся не без его участия Биосфере Земли, подразделяющаяся на десятки частных биологических, медицинских, геологических, космологических, технических, биотехнологических, информационных, экономических и социальных направлений.

Экологическая ниша — множество необходимых ресурсов и условий среды обитания — климатических, физических, химических, морфогенетических, биотических, освоенных организмом и популяцией конкретного вида в процессе эволюции сообществ.

Экологическая эпигенетика — область эпигенетики, оценивающая влияние условий среды на функционирование и перестройку эпигенома, в том числе стресс-индуцированные механизмы быстрых микроэволюционных изменений компонентов биоты.

Экоморфа — группа особей популяции, относящаяся к определенному экону и обладающая особыми морфофункциональными особенностями, адаптивными одновременно как для ценопопуляции, так и для биоценоза (сообщества).

Экон — группа фенотипически однородных особей в составе ценопопуляции, выполняющих сходные экологические функции и имеющих сходную экологическую нишу. Термин введен Г. Хитуолом (Heatwole, 1989), но повторно предложен в научный обиход П.В. Озерским (2014). Экон исходно обозначал группу особей определенной стадии жизненного цикла, возрастного класса, морфы или пола, члены которой имеют сходный характер использования ресурсов и одни и те же нишевые характеристики.

Элизия — исчезновение вида из-за его ухода или вымирания как один из вероятных актов филоценогенеза.

Элтонианская ниша (Eltonian' niche) характеризует локальные функциональные ресурсы (трофические и другие биотические переменные), необходимые особям вида, учитываемые при моделировании локальной ЭН (см. Peterson et al., 2011).

Эпигенетическая изменчивость — канализованная компонента морфогенеза, обусловленная структурой креода и субкреодов и расстановкой эпигенетических порогов — организующая компонента **феногенетической изменчивости**, проявляющаяся в форме упорядоченной внутрииндивидуальной изменчивости.

Эпигенетический ландшафт популяции — по аналогии с эпигенетическим ландшафтом особи (по К.Х. Уоддингтону) общая **эпигенетическая система** пороговой регуляции развития, задающая основной набор инвариантных траекторий развития (креод и субкреоды) у особей популяции.

Эпигенетический порог — критическая количественная констелляция эпигенетических взаимодействий, преодоление которой запускает определенную последовательность событий морфогенеза. Преодолевая те или иные ситуационно формирующиеся эпигенетические пороги, эпигенетическая система может «включить» ту или иную подпрограмму и вероятностно «выбрать» следующий шаг развития. Определенный в ходе этого «выбора» новый путь создает новую ситуацию, которая вероятностно запускает одну из следующих вложенных рекурсивных подпрограмм, которые ранее были исторически выработаны, встроены и зарегулированы в эпигеноме.

Эпигенетический паттерн — проявляющееся на групповом уровне допустимое для данной исторически сложившейся группы особей (популяции, таксона) упорядоченное разнообразие антимерных, метамерных и метамерно-антимерных морфоструктур, которые являются гомологичными изомерами в процессе развития. Если линейно расположить такие структуры по степени сложности, то в этом ряду можно будет увидеть постепенное становление морфоструктуры, которое наблюдается в процессе морфогенеза при формировании наиболее сложной ее конфигурации. Если связать, например, друг с другом все билатеральные несовпадения антимерных структур в тех случаях, когда они проявляются одновременно у одних и тех же особей, но на разных их сторонах, то в результате можно построить некоторое морфологическое пространство, характеризующее «эпигенетический паттерн» (термин предложен к.б.н. А. А. Поздняковым) или феногенетическое морфопространство (Васильев, 2009; Васильев, Васильева, 2009).

Эпигенетическая система — общая для особей популяции пороговая регуляторная система индивидуального развития, локализованная в **эпиге-**

номе и параметризующая основной набор инвариантных траекторий развития (**креод** и **субкреоды**).

Эпигеном — совокупность всех надгеномных взаимодействий, обеспечивающих устойчивые процессы функционирования генома при его репарации, считывании, редупликации, формировании транскриптомов, ремоделировании, регулировании перестроек мобильных геномных элементов, метилировании и других процессах, которые определяют внутриклеточные и межклеточные регуляции, рекурсивно обеспечивающие процесс самосборки и поддержания организма в процессе онтогенеза в разных экологических условиях.

Эпигенотип — система всех активных эпигеномных (надгеномных) взаимодействий, обеспечивающих активацию или инактивацию необходимых участков генома конкретной особи (термин предложен К.Х. Уоддингтоном). По аналогии с генотипом — классом сходных геномов (или сходно маркированных геномов), теоретически должен отражать класс сходно организованных эпигеномов.

Эталонная конфигурация (reference configuration), эталон — конфигурация меток-ландмарок в геометрической морфометрии, с которой совмещаются экземпляры при их сравнении. Это может быть другой экземпляр или усредненная конфигурация. Эталон соответствует точке касания линейного тангенциального пространства к сферическому Кендаллову пространству. Использование усредненной конфигурации предпочтительнее, поскольку позволяет минимизировать нарушения, связанные с линейной аппроксимацией.

ЭТЭ — эпигенетическая теория эволюции (предложена М.А. Шишкиным, 1984, 1988, 2006, 2012).

Предметный указатель

- абаптация, 96, 134, 275
аберрация, 128, 134, 135, 177, 178, 275, 281
аборигенные сообщества, 166, 170, 181, 229
адаптация, 24, 27, 46, 67, 110, 183, 231, 236, 237, 242
адаптивная норма, 83, 96, 117, 120, 158, 254, 296
адаптивная радиация, 27, 184, 188, 191, 192, 206, 207, 292
адаптивный модификационный потенциал (**АМР**), 12, 48, 136, 141, 143, 151, 157, 158, 160, 166, 241, 275
аллогенез, 189
аллопатрический вид, 275
аллохронная выборка, 36, 46, 47, 50, 51, 54, 57, 59, 99, 148, 149, 171, 199
антимер, 100, 103–105, 107, 108, 134, 135, 275, 277, 282, 285, 294, 313
антропогенный фактор, 10, 15, 21, 33, 34, 35, 37, 110, 128, 170, 187, 190, 222, 225, 226, 227, 228, 244, 276, 314
Антропоцен, 10, 96, 276
аристогенез, 169
арогенез, 184
ароморфоз, 23
астерон, 276
аутлайн (outline), 200, 276, 280, 285
аутэкология, 30–33, 311, 314
биогеоценология, 22, 239, 253
биологический прогресс, 23, 168
биоморфа, 185–187, 210, 218
биоморфогенез, 29
биотип, 43, 88–92, 135, 276
биотоп, 18, 19, 32, 35, 36, 38, 42, 48, 51, 68, 73, 89, 136, 152, 176, 179, 180, 186, 191, 201, 207, 210, 217, 225, 229, 233, 235, 236, 276, 278, 286, 291, 314
биоценоз, 16, 19, 27, 30, 33, 67, 179–181, 220, 228, 229, 240, 242, 246, 276, 279, 285, 286, 291, 293
биоценотический кризис, 2, 10, 11, 13, 16, 17, 19, 20, 21, 37, 64, 98, 109, 170, 190, 221, 241, 243, 244, 251, 276
биоплот, 276, 284
вариабельность, 124, 277
вариация, 76, 87, 99, 98, 99, 100, 106, 108, 119, 135, 152, 171, 199, 222, 275, 277–279, 284, 289
варьирование, 118, 231, 277
вид-доминант, 32, 36, 52, 53, 54, 137, 156, 201
вид-субдоминант, 36, 37, 54, 137, 201
видовая морфониша, 6, 126, 127, 157, 158, 163, 282
видообразование, 16, 24, 25–27, 29, 68, 101, 169, 170, 182–184, 188–190, 219, 220, 237, 238, 288, 292
внутригрупповая изменчивость, 63, 100, 235, 277, 284, 313
внутригрупповое морфоразнообразие, 20, 36, 37, 45, 52, 56, 57, 100, 133, 146, 150–152, 196, 197, 223, 233, 284
внутрииндивидуальная изменчивость, 100, 102, 104, 105, 108, 121, 126, 277, 285, 289, 291, 313
возрастная изменчивость, 99, 277, 313
генет, 74, 81
генетическое разнообразие, 203, 204
генокопия, 179
геном, 21, 28, 51, 86, 87, 91, 93, 94, 101, 104, 116, 117, 120, 128, 178, 217, 218, 233, 245, 277, 281, 283, 290, 294, 295
генотип, 25, 84, 86, 87, 106, 277, 290
географическая изменчивость, 47, 51, 59, 60, 64, 242, 312, 313

- геометрическая морфометрия, 2, 20, 36, 37, 44, 46, 52, 54, 58, 70, 79, 87, 99, 100, 105, 108, 109–111, 123, 130, 135, 138, 145, 146, 171, 192, 211, 212, 213, 216, 219, 222, 224, 231, 234–236, 239–241, 243, 245, 250, 275, 276, 277, 279, 289, 291, 295, 310
- гиперобъем, 66, 67, 78, 114, 116, 118, 122, 123, 127, 133, 134, 278
- гиперпространство, 114, 282
- гиперсфера, 278
- глобальный биоценотический кризис (ГБК), 10, 15, 21, 64, 98, 190, 221, 243
- гомеостатические колебания генетической структуры, 237
- гомологическая изменчивость, 104, 105, 244, 278
- гомологичная ландмарка, 54, 59, 161, 232, 234
- гомологичные фены, 41, 108, 171, 175, 234, 244, 285
- гомология, 100, 101, 104–106, 248, 278, 280, 285, 294
- гомоплазия, 169, 175, 192, 203–207, 209, 210, 278
- Гриннелианская ниша, 110–112, 120, 278
- детрит, 192, 198
- дивергенция, 38–40, 42, 82, 93, 97, 108, 175, 183, 185, 206, 208, 216, 244, 248, 251, 279, 292
- дикий тип, 87, 278, 281
- дифференциальное перекрывание ниш, 78
- дифференциация, 24, 34, 46, 69, 73, 78, 183, 193, 196, 197, 202, 213, 277, 278, 310
- диффузная коэволюция, 16, 34, 128, 180, 218, 219, 238, 279
- длящиеся модификации, 13, 21, 50
- доместичированные виды, 170, 181
- евклидово пространство, 202, 277, 279
- естественный отбор, 15, 23, 24, 26, 28, 50, 70, 75, 83, 92, 93–97, 128, 152, 176–178, 180, 181, 186, 217, 229, 246, 253, 254, 283, 286
- жизненный цикл, 23, 88, 91, 165, 249, 293
- жизненная форма, 27, 29, 185, 242
- закон Заленского, 123
- идиоадаптация, 23
- изменчивость, 6, 7, 12, 19, 20, 27, 28, 35, 36, 38–42, 44–47, 49–51, 55–66, 73, 75, 76, 78, 79, 81, 88–85, 89, 90, 92, 95, 96, 98–101, 103–105, 108, 109, 114, 116, 118, 119, 121–126, 128, 130, 131, 133–135, 137, 141, 143–149, 151–155, 161–164, 168, 172, 175, 179, 186, 188, 195, 201, 202–204, 214, 215, 221–224, 231–235, 238, 240–254, 277–280, 284, 285, 287, 289, 290, 291, 294, 310–315
- изометрия, 279
- инвазионный вид, 15, 48, 169, 221, 228, 239, 279
- инвазия, 21, 34, 169, 170, 243, 276, 279
- индекс оптимальности реализованной морфониши (**РМО**), 2, 12, 133, 134, 136, 137, 141, 144, 155
- интерференционная (диффузная) конкуренция, 73, 75, 166
- интразональный ценоз, 19, 48
- интродукция, 46–48, 170, 181, 213, 228, 243
- канализация развития, 104, 180, 279, 294
- Кендаллово пространство, 277, 279, 286
- коадаптивный потенциал, 35, 40, 223
- консенсус, 61, 62, 214, 280, 283
- коэволюционный потенциал, 35, 40, 58, 223
- коэволюция, 12, 15, 16, 29, 33, 34, 54, 62, 64, 75, 93, 128, 170, 180, 184, 218, 219, 230, 238, 241, 242, 279, 292
- коэффициент перекрывания морфониш (**МОС**), 2, 4, 138, 156, 159, 164–166, креод, 91, 96, 97, 102, 104, 116, 117, 139, 140, 178, 179, 280, 288, 294
- ландмарка, 44, 47, 54, 59, 124, 125, 145–148, 154, 161, 193, 195, 196, 200, 203, 211, 214, 234, 277, 279, 280, 283, 285, 287, 289–291, 295
- макрофит, 192, 198
- макроэволюционные преобразования, 68, 182, 188

- макроэволюция, 7, 24, 68, 167, 168, 170, 175, 182–185, 187–189, 218, 220, 237, 238, 247, 249, 251, 285, 292
- межгрупповая изменчивость, 35, 38, 42, 46, 47, 49, 55, 100, 101, 108, 126, 143, 149, 161, 162, 174, 175, 222, 223, 280
- мезоэволюция, 167, 168, 171, 175, 185, 188, 220
- меристический признак, 86, 280
- мерон, 103, 105, 106, 113, 176, 281, 288
- мерономия, 243, 244, 281, 285
- мегамер, 100, 103, 104, 105, 121, 233, 275, 277, 281, 282, 285, 294, 313
- метафеном, 87, 92, 187, 281
- метафенотип, 6, 12, 79, 80, 87, 92, 249, 281
- механизм дифференциации ниш, 69, 73
- микробиотоп, 176
- микросреда, 176
- микрофилогенез, 170
- микрофилоценогенез, 48
- микроэволюция, 7, 15, 22, 26, 27, 29, 34, 167–170, 175, 178, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 187, 188, 218, 219, 220, 237, 238, 251, 252, 253, 278, 292, 293
- микроэволюционная перестройка, 42, 48, 51, 93, 109, 176, 179, 187, 192, модификация, 6, 13, 16, 21, 28, 39, 50, 77, 88, 93, 94–97, 115–117, 123, 126, 128, 144, 152, 176–180, 182, 241, 278, 279, 281, 283, 285, 290, 292, 311, 312
- модулярный организм, 55, 81, 100, 105, 121, 134, 136, 240, 245, 277, 281, 282
- молекулярная генетика, 10, 11, 20, 21, 51, 91, 94, 98, 152, 185, 192, 202–204, 207–211, 217, 242, 247, 282, 290
- морфогенез, 6, 11, 12, 15, 20, 23, 26, 28, 29, 37, 45, 46–48, 51, 53, 54, 57, 58, 63, 81–84, 87, 88, 90, 93, 94, 96, 98, 99, 101–107, 109, 113, 115, 117, 120, 123, 126, 128, 130, 137, 139, 143, 144, 149, 150–152, 155–161, 171, 176–183, 186, 191, 202, 206, 210, 213, 217, 219–221, 224, 230, 234, 236, 237, 238, 241, 243, 244, 252, 253, 278, 279, 281
- морфогенетическая перестройка, 12, 13, 15–17, 26, 34, 45, 46–48, 50, 52–54, 64, 93, 94, 109, 121, 128, 137, 152, 158, 159, 176, 179, 180, 181, 186, 187, 192, 197, 211–213, 216, 218–220, 230, 231, 235, 239, 241, 281–288, 293, 294
- морфогенетическая реакция, 2, 20, 34, 36, 39, 40, 43, 45, 48, 51, 52, 54–58, 62, 88, 91, 96, 110, 126, 129, 135, 144, 155, 182, 222–225, 233–236, 240, 241, 276, 281, 292
- морфогенетическая траектория, 81, 82, 83, 102, 112, 115–117, 123, 128, 129, 137, 140, 146, 180, 186, 213, 217, 244, 279–281
- морфоз, 81, 83, 97, 117, 128, 134, 140, 143, 144, 177, 217, 218, 281, 283
- морфологическое картирование филогении, 192, 203, 204, 206–209, 282
- морфологическое разнообразие (морфо-разнообразии), 20, 36, 37, 40, 45, 52, 58, 78, 79, 83, 88, 100, 113–115, 127, 133, 146, 150–152, 192, 193, 196, 197, 202–204, 215, 222, 224, 232–235, 238, 243, 245, 248, 250, 282, 286, 310
- морфологическая диверсификация, 199, 201, 207, 208, 210, 215–218, 248
- морфологическая сегрегация, 196, 201
- морфометрия, 35, 70, 119, 244, 278, 282, 291
- морфониша, 2, 6, 7, 11–13, 20, 60, 65, 77, 79, 80, 83, 90, 92, 96–98, 109–116, 118–123, 126–139, 141–145, 148, 149, 151–159, 161, 163–166, 180, 182, 183, 187, 188, 196, 201, 208, 218, 220, 221, 222, 224, 235, 239, 240, 241, 282, 288, 290, 315
- морфоструктура, 2, 42, 70, 75, 89, 98, 99, 103–108, 113, 116, 118, 119, 123, 128, 171, 175, 176, 178, 231, 240, 278, 279, 282, 283, 285, 288–290, 294, 311, 313
- морфопространство, 2, 12, 20, 36, 44, 60, 79, 82, 83, 87, 91, 108–111, 113, 114, 118, 119, 122, 123, 126, 128–137, 139, 140–142, 144, 145, 149, 150, 155, 163,

- 165, 166, 195–197, 199–201, 203, 204, 206, 208, 215, 219, 222, 224, 232, 235, 236, 240, 241, 250, 275, 282, 284, 287, 289, 290, 294
- морфотип, 106, 148, 193, 206, 210, 211–219, 222, 247, 282, 289
- морфофизиологические индикаторы, 75, 113, 245, 285,
- морфофизиологические перестройки, 16
- морфоценотический мониторинг, 222, 240
- музеомика, 11
- мутация, 87, 101, 152, 169, 178, 179, 283, 284, 311
- направленная асимметрия, 108, 283, 289, 313
- наследование, 12, 15, 21, 28, 29, 34, 51, 79, 90, 115, 180, 186, 192, 220, 238, 283
- наследственность, 15, 28, 101, 212, 283
- неизбирательная элиминация, 36, 52, 315
- нечеткие признаки, 35, 40, 41, 134, 135, 171, 173, 174, 176, 234, 236, 243, 283
- неодарвинизм, 21, 24–26, 98, 288
- неоламаркизм, 12, 25, 98
- ниша, 2, 12, 18, 65–67, 75, 77, 80, 111, 113–115, 118, 120, 121, 186, 198, 199, 201, 206, 208, 219, 246, 290, 293
- нормогенез, 98, 216
- норма реакции (NoR), 81, 120, 182, 279, 283
- обобщенное расстояние Махаланобиса, 42, 56, 138, 146, 164
- обратные связи, 34, 92, 187, 188, 237, 275
- объем выпуклой оболочки (convex hull volume), 114, 130–133, 141, 255, 257, 284
- объем морфопространства, 36, 130–132, 136, 137, 142, 145, 155, 224, 241, 278
- онтогенетическая траектория, 81, 84, 177–179, 248, 279, 284, 286
- оптимальный фенотип, 28, 93–97, 133–135, 240, 253
- ординация, 41, 60, 66, 86, 99, 114, 125, 130, 138, 139, 198, 200, 214–216, 276, 277, 284, 289
- ортогенез, 189
- относительные деформации, 146, 148, 149, 284
- оценки перекрывания ниш, 72, 76, 114, 118, 156, 159, 164, 166, 239, 245
- парадокс Хатчинсона, 75
- перестройки морфогенеза, 13, 15, 26, 45, 48, 50, 54, 93, 128, 137, 152, 159, 179, 180, 181, 186, 187, 197, 212, 219, 231, 281
- полигон А.С. Серебровского, 284
- полигон изменчивости, 44, 45, 56, 60, 114, 215, 284
- полиморфизм, 90, 103, 175, 248, 284, 312
- полифенизм, 103, 284, 312
- полуметка, 285
- популяционная мерономия, 243, 244, 285,
- популяционная синэкология, 32–35, 223, 239, 286
- популяционная экоморфология, 285
- популяционная аутоэкология, 33
- популяционная экология, 20, 27, 30, 32, 33, 40, 42, 166, 239, 310
- популяционно-ценотический мониторинг, 12, 40, 51, 222, 232, 285
- популяционная морфониша, 122, 126, 127, 282
- популяционный онтогенез, 79, 80, 81, 84, 87, 91, 92, 179, 180, 286
- популяция, 12, 16, 19, 22, 24, 26, 30–34, 37, 39, 42–48, 53, 58–63, 67, 68, 77–85, 87–92, 94–98, 100, 102, 105, 107, 108, 112, 114–120, 122, 124–128, 131, 134–138, 145–153, 160, 161, 165–168, 170, 176, 178–183, 185–190, 217, 220–222, 225, 227, 228, 231, 232, 237, 238, 242–244, 250–252, 277–279, 281, 282, 284–286, 288–294, 310, 314
- потенциальная ниша, 67, 122, 123, 127
- правило аристократизма, 169
- преадаптация, 183, 187, 219
- признаковая экология, 2, 11, 78, 79, 239
- принцип компенсации Ю.И. Чернова, 34, 52, 186, 244, 286

- принцип конкурентного исключения, 68, 69, 73
- принцип Турессона–Шварца, 39, 40, 292
- Прокрустов анализ, 145, 283
- Прокрустова дистанция, 215, 277, 279
- прокрустовы координаты, 44, 46, 47, 53, 54, 57, 59, 98, 130, 139, 140, 145, 146, 154, 162, 163, 195, 202
- прокрустовы остатки, 105, 284, 287
- пространство фигур, 279, 287
- пространство форм, 287
- протеомика, 10
- процессуальная реконструкция, 146
- размерогенез, 105, 287
- расширенный эволюционный синтез (**РЭС**), 15, 22, 29, 79, 98, 112, 190, 237? 238
- реализационная изменчивость, 85, 251, 287, 312
- реализованная ниша, 66, 67, 123, 127, 144, 169, 180, 288, 293
- региональный биоценотический кризис (**РБК**), 2, 10–13, 15, 17, 21, 37, 64, 98, 109, 170, 190, 221, 239, 241, 276
- ресурсы, 16, 17, 35, 67, 97, 111, 115, 120, 121, 176, 187, 217
- рефрен, 106, 113, 287
- Риклефсианская ниша, 6, 80, 110–113, 115, 119, 230, 231, 287
- сверххрассеивание, 45, 56, 57, 73, 287
- симпатрические виды, 12, 16, 18, 31, 35–37, 39, 40, 42, 51, 52, 54, 57–63, 70, 75, 87, 93, 109, 127, 136–138, 154, 159, 161, 162, 166, 170, 171, 184, 191, 192, 201, 206, 220–225, 227, 231–235, 238, 239, 241, 242
- симпатрическое видообразование, 184, 189, 190, 219, 220, 238
- симпатрическое формообразование, 2, 12, 34, 89, 183, 184, 187, 191–193, 204, 206, 208, 210, 213, 216–220, 230, 238, 288, 290
- синтопные поселения, 16, 18, 19, 35, 40, 52, 54, 59, 75, 153, 223
- синэкология, 12, 20, 30, 32–37, 109, 126, 220, 221, 223, 238, 239, 247, 285, 286, 288, 292, 310
- системные макромутации, 169
- сообщество, 2, 12, 13, 15–18, 20–22, 27–31, 33–37, 48, 52, 54, 59, 60, 64–73, 77–79, 90, 97, 105, 109, 110, 112, 114, 115, 118–122, 127, 128, 132, 136–138, 152, 157, 159, 161, 165–171, 179–181, 183–192, 199–202, 206–208, 210, 213, 215–222, 224, 226, 228–231, 233, 233–235, 237, 238, 240, 242, 276, 279, 285, 288, 290, 292, 293
- сплайн, 147, 288
- средняя дистанция между ближайшими соседними ординатами (MNND), 45, 52, 56–58, 146, 150, 152, 196, 197, 241
- средняя уникальность (MMU), 138, 164
- стабилизирующий отбор, 28, 217, 254
- структурно-функциональная группа (**СФГ**), 43, 85, 88, 89, 90, 91, 130, 135, 144, 145, 152, 161, 167, 218, 240, 288
- структурогенез, 103, 105, 288
- СТЭ, 22, 24–26, 86, 87, 98, 106, 189, 275, 288, 315
- субкреод, 91, 94, 96, 102, 116, 117, 140, 177, 178, 288, 294
- субституция, 169, 170, 276, 288
- суперимпозиция, 145, 283, 287
- таксоцен, 2, 12, 13, 18, 20, 31–33, 35–37, 39, 40, 51–54, 59–64, 70, 79, 83, 87, 88–90, 110, 118, 122, 127, 129–131, 136, 137, 153–157, 159–161, 163, 166, 167, 183–185, 192, 206, 207, 216–218, 220–225, 227, 232–241, 249, 275, 282, 285, 286, 288, 314, 315
- тектон, 106, 282, 288
- теория конструирования ниши (ТКН), 15, 29, 66, 78, 112, 115, 117
- техногенные поллотанты, 13, 54, 124, 227, 245

- типы морфогенетических траекторий, 82, 83, 102
 траектория развития, 81, 84, 102, 116, 117, 126, 177–179, 244, 248, 279, 284, 294
 транзитивный полиморфизм, 175, 312
 трансгенерационное наследование, 21, 28, 34, 50, 51, 90, 93, 112, 115, 128, 139, 186, 190, 217, 221
 транскриптомика, 10
 трансформационная решетка, 117, 289
 трофическая ниша, 66, 75, 119, 160, 165, 198, 199, 201, 206, 208, 210
 фен, 41, 42, 87, 106, 135, 171, 172, 174, 175, 222, 234, 236, 213, 250, 276, 282, 283, 284, 285, 289
 фенетика, 86, 135, 222, 231, 234, 243, 276, 289, 310
 феногенетика, 20, 37, 84, 222, 231, 251, 289, 310
 феногенетическая изменчивость, 42, 102–104, 222, 235, 243, 244, 248, 289, 294, 312
 феногенетическое морфопространство, 108, 289, 294
 фенограмметрия, 222, 241, 276, 289
 фенокопия, 179
 феном, 2, 17, 18, 36, 85–96, 102, 111, 113, 116–118, 120–122, 130, 133, 135, 144, 145, 178–180, 223, 240, 244, 279, 282, 283, 288, 290, 312, 314
 феномика, 10, 290
 фенотип, 21, 26, 28, 38, 50, 75, 80, 84–87, 90–94, 96, 97, 99, 106, 118, 130, 132–134, 141, 144, 179, 211, 240, 282, 282, 290, 312
 фенотипическая изменчивость, 28, 79, 85
 фенотипическая пластичность, 2, 17, 20, 28, 51, 95, 110, 116, 123, 166, 222, 224, 229, 233, 235, 239, 240, 253, 290
 филогенетическое дерево, 205, 210–212, 282, 315
 филогенетический сигнал, 192, 203–206, 211, 240, 290
 филоморфопространство, 290
 филоценогенез, 22, 29, 64, 169–171, 180, 187, 251, 279, 288, 292, 293
 флок, 34, 89, 93, 184, 185, 191–193, 195, 202, 204, 206, 207, 210, 211, 213, 214–218, 220, 238, 288, 290, 293
 флуктуирующая асимметрия, 102, 105, 108, 135, 171, 233, 241, 246, 254, 277, 289, 290, 313
 формообразование, 2, 12, 25, 26, 34, 89, 183, 184, 187, 189, 191, 204, 207, 208, 210, 213, 216–220, 230, 238, 253, 288, 290
 форпостная популяция, 13, 17, 165, 166, 181, 185, 186, 220–222, 224–231, 233–235, 243, 291
 фратрия, 189, 291
 фундаментальная ниша, 66, 77, 84, 123, 169, 180, 221, 282, 288
 хорус, 19, 291
 хронографическая изменчивость, 39, 46, 47, 51, 57, 58, 127, 145, 147, 189, 245, 314
 ценопопуляция, 2, 12, 13, 18–20, 32, 33, 35–37, 39, 40, 52, 75, 77–79, 83, 87, 90–92, 110, 116, 118, 122, 125–128, 130, 132–144, 153–156, 161–167, 170, 176, 178–181, 186–188, 218, 219, 222–236, 238–242, 248, 275, 282, 285, 286, 288, 291–293, 314, 315
 ценотическая морфониша, 2, 12, 122, 126–129, 153, 161, 282, 315
 ценозкон, 89, 90, 185
 центроид, 40, 46, 49, 50, 58, 59, 62, 63, 113, 119, 122, 124–127, 135, 146, 147, 164, 283, 291, 292
 центроидный размер, 62, 124, 125, 135, 146–148, 236, 286, 291
 ширина ниши (**ШН**), 20, 75, 76, 118, 119
 эвовид, 97, 185, 292
 эволвабельность, 2, 12, 129, 130, 137, 157, 158, 165, 240, 312
 эволюционика, 22, 202
 эволюционная аутсинэкология, 33

- эволюционная синэкология, 33, 34, 36, 37, 109, 220, 221, 223, 238, 239, 292
- эволюционная экология, 2, 10, 11, 13, 15, 20–24, 27, 30, 31, 33, 36, 38, 40, 43, 48, 49, 64, 78, 91, 109, 183, 223, 237–239, 243, 292
- эволюция, 2, 12, 15–17, 22–29, 79, 86, 93, 94, 98, 101, 106, 109, 167–170, 175, 177, 183, 186, 188, 190, 202, 205, 206, 212, 216, 218–220, 237, 239, 246–253, 275, 278, 288, 292, 293, 295
- эзогенез, 169, 293
- эковид, 89, 93, 97, 184, 185, 191–193, 195–207, 215, 217–220, 293
- экологическая ниша (**ЭН**), 18, 65–69, 72, 73, 75–79, 85, 90, 91, 96, 110, 111, 113–116, 118, 119, 135, 145, 155, 169, 171, 180, 230, 231, 288, 290, 293
- экологическая эпигенетика, 10, 293
- экологические адаптации, 24
- экологический мониторинг, 221, 222, 224
- экологический кризис, 29, 211
- экологическая генетика, 10, 25
- экологическая лицензия вида, 67, 97, 112, 114, 170, 179, 184, 185, 187, 220, 230
- экологическая физиология, 17, 30, 31
- экологическая сегрегация, 192, 196, 205, 206, 208, 209
- экология, 2, 10, 15, 20–24, 27, 29–32, 38, 64, 183, 242–246, 249–253, 285, 288, 292, 293, 310
- экоморфа 184–187, 191, 217, 220, 288, 290, 293
- экон, 12, 80, 87–92, 130, 135, 145, 148, 149, 152, 154, 161, 166, 167, 176, 178–182, 184–188, 208, 218, 219, 223, 225, 233–236, 239–241, 282, 285, 286, 288, 293
- экопространство, 198, 199
- экотип, 38, 39, 88, 89, 92, 135
- экранный дигитайзер, 124
- эксплуатационная конкуренция, 73, 166
- элизия, 15, 169, 276, 293
- Элтоннианская ниша, 6, 110–112, 115, 116, 120, 230, 291
- эпигенез, 102, 116
- эпигенетическая изменчивость, 104, 128, 243, 294
- эпигенетическая теория эволюции (**ЭТЭ**), 22, 79, 86, 98, 177, 190, 237, 275, 295
- эпигенетический ландшафт особи, 81
- эпигенетический ландшафт популяции, 79, 81, 92, 94, 95, 108, 126, 128, 178, 219, 289, 294
- эпигенетический паттерн, 108, 175, 291
- эпигенетический порог, 81, 90, 91, 95, 96, 102, 104, 116, 178, 217, 283, 294
- эпигенетическая наследственность, 15, 21, 28, 51, 79, 94, 112, 115, 128, 186, 192, 217, 220, 238
- эпигенетическая система, 81, 83, 85, 90, 92, 95–97, 102, 108, 115, 116, 175, 177–179, 190, 219, 237, 253, 282, 286, 294
- эпигеном, 82, 91, 102, 116, 117, 120, 279, 283, 293, 294
- эпигеномика, 21, 22,
- эпигенотип, 295
- эталонная конфигурация, 214, 280, 284, 287, 295

Указатель авторов

- Абрамов А.В., 12, 114, 250
Абросов Н.С., 75, 242
Абухейф Э., 168, 171
Агаджанян К.Г., 153, 242
Айяла Ф., 242, 311
Алеев Ю.Г., 17, 242
Алещенко Г.М., 19, 20, 35, 36, 83, 219, 221, 224, 232, 238, 242, 243
Альбертсон Р., 214, 216
Ананько Е.А., 238, 247
Антоненко О.В., 51, 245
Арнольди К.В., 18, 242
Арнольди Л.В., 18, 242
Астауров Б.Л., 84, 104, 242, 287, 311
Бауэр Э.С., 120, 242
Безель В.С., 124, 227, 242
Беклемишев В.Н., 23, 99, 242
Белмакер Дж., 20
Бигон М., 95, 134, 242, 275
Боголюбов В.Г., 75, 242
Большаков В.Н., 19, 28, 38, 40, 53, 93, 141, 223, 242–244, 250, 310
Быков Б.А., 169, 243
Бородин А.В., 105, 254
Брэкфилд П., 216
Букварёва Е.Н., 19, 20, 35, 36, 83, 219, 221, 224, 232, 238, 242, 243, 250
Вавилов Н.И., 04, 243, 278, 311
Валеева Е.А., 180, 181, 243
Ван Вален Л., 75, 76, 118
Васильев А.Г., 2, 11, 14, 18–21, 26, 32, 34–37, 39–44, 51, 52–54, 78, 80–82, 84, 86, 91, 93, 95, 99, 102–105, 108, 110, 113, 116, 117, 126–128, 133–135, 137, 138, 141, 145, 146, 151, 152, 171, 175, 178, 180, 181, 186, 190, 192, 213, 217, 219, 221–223, 225, 230–235, 237, 238, 241–245, 247, 250, 275, 276, 285, 287, 289, 292, 294, 310, 311
Васильева И.А., 11, 18–20, 32, 34–37, 39, 42, 44, 51–54, 78, 81, 82, 84, 86, 95, 116, 126–128, 141, 171, 192, 217, 219, 223, 230, 231, 234, 238, 242–245, 250, 285, 294
Васильева Л.А., 51, 245
Вольперт Я.Л., 134, 252
Вольф К.Ф., 102, 116
Воробейчик Е.Л., 76, 124, 227, 245
Воронцов Н.Н., 100, 168, 182, 228, 251, 311
Выхристюк О.В., 51, 245
Вышинский И.М., 104, 251, 311
Галактионов Ю.К., 14, 99, 234, 235, 245
Гаузе Г.Ф., 68, 246
Гауэр Дж., 206
Гелашвили Д.Б., 134, 246
Гилберт С.Ф., 84, 246
Гилева Э.А., 14, 49, 246, 311
Гиляров А.М., 69, 246
Глотов Н.В., 14, 36, 131, 133, 182, 224, 228, 246, 251
Гольдшмидт Р., 179
Горбунов П.Ю., 165
Городилова Ю.В., 18–20, 34–36, 51, 54, 78, 113, 126, 137, 141, 221, 232, 238
Грано И., 20
Гриннелл Дж., 65, 66, 75
Гродницкий Д.Л., 26, 186, 190, 246
Данилов В.А., 134, 252
Дарвин Ч., 22, 23, 73, 95, 100, 123, 126, 179, 246, 249, 257, 311
Дженювейн Т., 13, 22, 116, 254
Джиллер П., 27, 65, 70, 71, 76, 246
Добринский Л.Н., 28, 74, 113, 246, 253
Добринский Н.Л., 32, 34, 37, 214, 237, 246

- Долгов В.А., 18, 246
Дольник В.Р., 94, 246
Дэвис Дж., 99, 146, 246
Евдокимов Н.Г., 43, 186, 243, 246
Епланова Г.В., 134, 246
Ефимов В.М., 2, 99, 138, 245, 247
Жерихин В.В., 10, 15, 16, 18, 21, 29, 34, 66,
68, 121, 168–171, 180, 221, 230, 231,
247, 251
Забанов С.А., 51, 245
Захаров В.М., 105, 134, 135, 171, 247
Захаров И.К., 51, 245
Зорина А.А., 134, 247
Иванов В.И., 85, 251
Иоганнсен В.Л., 43, 84, 88, 290
Иорданский Н.Н., 168, 182, 237, 247
Кашкаров Д.Н., 23, 30, 65, 247
Кендалл М., 99, 247
Ким Дж О., 99, 247
Кларк Д., 103, 135, 247
Клекка У.Р., 99, 247
Ковалева В.Ю., 99, 245, 247
Колесова Д.А., 25, 247
Колчанов Н.А., 238, 247
Колпаков Ф.А., 238, 247
Корона В.В., 14, 103, 105, 233, 247, 287
Костерин О.Э., 165
Кочер Т., 214, 216
Красилов В.А., 170, 231, 248
Кренке Н.П., 103, 104, 248, 311
Кряжимский Ф.В., 14, 94, 246, 248
Кузнецова В.Г., 25, 247
Кэйс С., 74, 81
Ламарк Ж.-Б., 22, 311
Левченко В.Ф., 17, 67, 76, 97, 114, 170, 184,
220, 248, 251
Лежандр С., 114
Лернер И.М., 25
Лисовский А.А., 78, 173, 248
Логинов В.В., 134, 246
Лэк Д., 24, 89, 248
Любарский Е.Л., 19, 248
Майр Э., 24, 90, 100, 168, 182, 190, 218, 311
Макартур Р., 23, 71, 75
Макги Дж., 130
Малафеев Ю.М., 74, 180, 181, 243, 246
Мамаев С.А., 14, 100, 248, 311
Махнев А.К., 14
Марин Ю.Ф., 235
Медников Б.М., 103, 248, 311
Мейен С.В., 26, 105, 106, 161, 175, 248, 281,
287
Микешина Н.Г., 20, 109, 234, 250
Мина М.В., 74, 81, 89, 116, 184, 191, 192,
248, 311
Мирзоян Э.Н., 24, 168, 249
Мюллер Ч.У., 99, 247
Назаров В.И., 168, 182, 249, 252, 267, 269
Наумов Н.П., 30, 75, 249
Нестеренко В.А., 18, 249
Николаев И.И., 18, 249
Нохрин Д.Ю., 49
Нэгели К. (Nägeli C.), 95
Одум Ю., 18, 65–68, 77, 89, 249
Озерский П.В., 11, 12, 67, 68, 77, 80, 84,
87–91, 111, 135, 167, 179, 185, 249,
281, 293
Оленев Г.В., 2, 13, 85, 249
Опиц Д.М., 84, 246
Осборн Г.Ф., 169, 175
Ослина Т.С., 135, 161, 222, 249, 250, 253
Павлинов И.Я., 13, 20, 78, 105, 109, 113,
118, 234, 248, 250., 275
Павлов Д.С., 221, 250
Парк Т., 68
Петрусевич К., 23
Пианка Э., 27, 67, 113, 250, 292
Плотников В.В., 74, 250
Поздняков А.А., 108, 247, 284
Покровский А.В., 14, 28, 38, 40, 250

- Поппер К.Р., 71, 250
 Пригожин И.Г., 120, 250
 Пузаченко А.Ю., 12, 114, 250
 Работнов Т.А., 18, 250
 Расницын А.П., 17, 83, 250
 Ратнер В.А., 51, 245
 Раутиан А.С., 10, 169, 221, 250, 251
 Рейнберг Д., 13, 22, 116, 254
 Роговин К.А., 72, 73, 113, 115, 251
 Розенцвейг М., 27, 29
 Рольф Ф.Дж., 70, 124, 215
 Рулье К.Ф., 22
 Рэфф Р., 84, 246
 Садыков О.Ф., 227, 245
 Северцов А.Н., 23, 168, 251, 310
 Северцов А.С., 14, 29, 30, 168, 251, 292
 Северцов С.А., 23, 24, 251, 292
 Сергеев В.Е., 14, 18, 251
 Серебровский А.С., 251, 284
 Синева Н.В., 43, 93, 171, 186, 213, 243, 244
 Симпсон Дж., 100, 251, 311
 Смирнов В.С., 28, 113, 181, 251, 253
 Смирнов Н.Г., 153, 155, 169, 171, 174, 251, 252
 Старобогатов Я.И., 67, 68, 76, 170, 184, 251
 Стенгерс И., 120, 250
 Струнников В.А., 83, 104, 251, 287, 311
 Стьюарт А., 99, 247
 Суслов В.В., 238, 247
 Таунсенд К., 95, 134, 242, 275
 Татаринов Л.П., 42, 169, 251
 Тимофеев-Ресовский Н.В., 85, 100, 168, 182, 228, 251, 272, 311
 Тишлер В., 156
 Томпсон Дж.Н., 29
 Томпсон Д'Арси В., 278
 Турессон Г., 38–40, 88, 89, 191, 192, 292, 293
 Уоддингтон К.Х., 22, 50, 81, 91, 102, 116, 139, 178, 179, 252, 279, 280, 291, 311
 Уранов А.А., 19, 252
 Урманцев Ю.А., 104, 252
 Фадеева Т.В., 174, 253
 Фалеев В.И., 99, 234, 235, 245
 Фарафонов М.Г., 227, 245
 Фэрре М., 199, 200
 Филиппченко Ю.А., 95, 100, 167, 252, 266, 311
 Фоминых М.А., 105, 254
 Фонтането Д., 114
 Форд Э.Б., 25, 284
 Фут М., 113, 197, 204
 Футуима Д., 76
 Харпер Дж., 74, 81, 96, 134, 242, 275
 Хатчинсон Дж., 18, 23, 35, 66–70, 77, 110, 159, 160, 249
 Хигуол Г., 12, 87, 88
 Ходоровски А., 18, 288
 Чайковский Ю.В., 12, 113, 114, 252
 Черепанов В.В., 252, 311, 313
 Чернов Ю.И., 18, 23, 24, 27–29, 33, 34, 36, 52, 54, 186, 221, 238, 244, 252, 286, 292
 Чибиряк М.В., 18–20, 34–36, 51, 54, 78, 113, 126, 137, 141, 221, 232, 238
 Чубинишвили А.Т., 135, 247
 Шадрин Д.Я., 134, 252
 Шадрина Е.Г., 134, 252
 Шапошников Г.Х., 25, 26, 247, 252
 Шаталкин А.И., 105, 252
 Шварц Е.А., 159, 160, 252
 Шварц С.С., 14, 19, 22, 24–28, 34, 38–40, 94, 97, 100, 113, 132, 144, 168, 180–183, 185, 187–189, 219, 237–239, 251–253, 292, 310, 311
 Шенброт Г.И., 72, 73, 118, 253
 Шефтель Б.И., 173, 248
 Шилов И.А., 19, 30, 75, 253
 Шиндевольф О., 169
 Шишкин М.А., 22, 83, 86, 87, 94, 177–179, 190, 253

- Шкурихин А.О., 20, 36, 81, 82, 84, 113, 116,
133, 135, 146, 161, 165, 222, 225, 231,
234, 241, 245, 253, 275, 276, 289
- Шмальгаузен И.И., 22, 28, 83, 95, 96, 133,
158, 253, 254, 311
- Шонер Т., 76
- Шумный В.К., 238, 247
- Шушпанова Н.Ф., 99, 247
- Эллис С.Д., 13, 22, 116, 254
- Элтон Ч., 23, 68, 77, 249
- Юнакович Н., 51, 245
- Яблоков А.В., 13, 100, 113, 168, 182,, 228,
251, 254, 311
- Якимов В.Н., 134, 246
- Ялковская Л.Э., 105, 254
- Abouheif E., 167, 168, 254, 273
- Abramson N.I., 152, 254
- Ackerly D.D., 34, 69, 73, 78, 114, 131, 254,
257, 265
- Adams D.C., 70, 138, 264
- Alberch P., 81, 116, 128, 254, 255, 284, 311
- Alberti M., 11, 15, 17, 34, 93, 237, 239, 255
- Albertson R.C., 34, 214, 216, 255
- Albrecht J., 239, 270
- Anderson R.P., 79, 268
- Anderson Ph.S.L., 113, 255
- Ashkenasie S.N., 94, 255
- Auffray J.-C., 17, 105, 121, 263, 268
- Barber C.B., 78, 114, 130, 255
- Barros C., 114, 255
- Belmaker J., 20, 77, 260
- Berry R.J., 100, 138, 171, 255, 311
- Bilichak A., 13, 15, 22, 192, 255
- Blonder B., 11, 78, 114, 131, 138, 239, 255
- Bol'shakov V.N., 34, 46, 272
- Bolnick D.I., 12, 34, 69, 73, 119, 189, 190,
193, 255, 256, 267
- Bonduriansky R., 10, 21, 51, 83, 192, 217,
219, 221, 256
- Boni M.F., 73, 265
- Bonier F., 109, 266
- Brakefield P.M., 216, 256
- Breuker C.J., 105, 256
- Broennimann O., 76, 256
- Burggren W., 10, 21, 22, 34, 51, 79, 93, 94, 97,
109, 112, 115, 128, 171, 186, 189, 219,
221, 237, 239, 256
- Bush M.R., 72, 271
- Callahan B.J., 115, 256
- Chase J.M., 72, 77, 256
- Chesson P., 76, 257
- Chodorowski A., 18, 35, 257, 288
- Ciampaglio C.N., 10, 15, 257
- Clark J.S., 15, 21, 268
- Colless D.H., 107, 257
- Cornwell W.K., 69, 73, 78, 114, 131, 254, 257
- Crutzen P.J., 10, 257, 271, 274
- Danley P.D., 213, 257
- Darwin Ch., 22, 95, 257, 260, 267, 271
- Day T., 10, 21, 83, 192, 217, 256
- Davies T.G., 11, 257
- Debat V., 105, 256
- de Graaf M., 89, 93, 184, 189, 191–193, 201,
202, 206, 210, 216, 255, 257
- Diamond J.M., 69, 71, 257–260, 262, 269
- Dickins T.E., 15, 22, 29, 112, 237, 258
- Doadrio I., 89, 191, 195, 268
- Dobzhansky Th., 168, 182, 258, 311
- Dokuchaev N.E., 152, 254
- Draghi J., 109, 129, 273
- Duncan E.J., 10, 15, 17, 21, 34, 79, 83, 95,
109, 171, 189, 219, 237, 239, 258
- Dupont C., 13, 15, 22, 258
- Eldredge N., 97, 258
- Elton Ch., 23, 66, 258
- Erwin D.H., 78, 114, 115, 184, 258, 267
- Facon B., 34, 239, 258
- Farré M., 66, 73, 78, 199, 200, 258
- Feinsinger P., 76, 259
- Feldman M.W., 15, 17, 28, 29, 59, 66, 70, 78,
109, 112, 115, 171, 189, 190, 210, 235,
237, 240, 243, 244, 264, 266

- Fisher D.S., 115, 256
Fitzpatrick B.M., 12, 34, 76, 189, 190, 193, 256
Flynn E., 78, 115, 259
Fontaneto D., 11, 114, 239, 259
Foote M., 78, 113, 197, 202, 204, 259
Ford E.B., 25, 90, 259, 284
Fukami T., 115, 256
Gallopín G.C., 76, 77, 259
Gause G.F., 68, 259
Georges D., 114, 255
Gerber S., 78, 259
Gibbons J.W., 146, 264
Gilbert S.F., 84, 259
Gilpin M.E., 71, 259
Gould S.J., 78, 81, 97, 255, 258
Goldschmidt R.B., 179, 260
Golubtsov A.S., 184, 191, 260
Gorbunov P., 165, 260
Gotelli N.J., 72, 73, 260
Goulart E., 78, 119, 269
Gower J.C., 206
Granot I., 20, 77, 260
Crean A.J., 10, 21, 83, 192, 217, 256
Grinnell J., 65, 69, 75, 260
Grüneberg H., 100, 171, 260, 311
Haecker V., 84, 261, 289
Haloin J.R., 16, 17, 168, 170, 188, 237, 261
Hammer Q., 52, 56, 57, 131, 138, 139, 146, 261
Harper D.A.T., 56, 131, 138, 139, 261
Harper J.L., 74, 81, 263
Heatwole H., 12, 87, 88, 135, 167, 261
Hendry A.P., 15, 21, 93, 267
Hurlbert S.H., 76, 261
Hutchinson G.E., 17, 18, 23, 35, 66, 68–70, 115, 261
Ivits E., 11, 262
Jablonka E., 10, 13, 15, 17, 21, 28, 34, 51, 79, 83, 94, 97, 109, 112, 115, 128, 174, 186, 189, 217, 221, 237–239, 262
Jiang F., 77, 78, 262
Jiang L., 78., 272
Johannsen W., 84, 85, 88, 262, 290
Johnson L.I., 188, 239, 262
Junker R.R., 239, 262
Kays S., 74, 81, 263
Keddy P.A., 72, 78, 70, 263, 273
Kendal R., 78, 115, 259
Kidwell M.G., 217, 263
Kim J., 105, 263
Kim M., 105, 263
Klingenberg C.P., 20, 81, 105, 108, 109, 135, 138, 170, 181, 213, 230, 234, 256, 258, 263, 275
Kocher T.D., 34, 213, 214, 216, 255, 257
Kolchanov N.A., 238, 263
Kondrashov A.S., 193, 263
Kosterin O., 165, 260
Kourova T.P., 18, 20, 33–36, 46, 59, 137, 154, 221, 223, 232, 234, 238, 272
Kovalchuk I., 13, 15, 22, 192, 230
Kraft N.J.B., 72, 77, 256
Krysanov E.Y., 184, 191, 260
Kylafis G., 115, 264
Lack D.J., 24, 264, 292
Ladd M.C., 72, 271
Laland K.N., 15, 17, 28, 29, 59, 66, 70, 78, 109, 112, 115, 171, 189, 190, 210, 235, 237, 240, 243, 244, 264, 266
Lamb H.F., 191, 264
Lamb M.J., 10, 21, 28, 34, 51, 238, 262
Lautenschlager S., 11, 257
Ledón-Rettig C.C., 10, 21, 132, 237, 264
Leibold M.A., 77, 256, 264
Legendre S., 114
Lerner I.M., 25, 264
Lewsey M.G., 115, 270
Lisch D., 217, 263
Loreau M., 115, 264
Lovich J.E., 146, 264

- Lysy M., 72, 239, 272
MacArthur R., 17, 23, 69, 71, 75, 262, 264, 265
MacDougall-Shackleton S.A., 109, 266
Markmann M., 190, 213, 270
Martienssen R., 217, 271
Marzluff J.M., 34, 265
May R.M., 69, 258
Mayfield M.M., 74, 265
Maynard Smith J., 34, 168, 190, 265
McGhee Jr. G.R., 130, 265
McIntyre G.S., 105, 135, 263
McPeck M.A., 77, 121, 168, 264, 265, 273
McShea D.W., 104, 265
Mebus K., 105
Michalko R., 73, 265
Mikkelson G.M., 77, 265
Miles D.B., 76, 78, 111, 114, 119, 265, 269
Miller W. III., 168, 265
Mina M.V., 34, 89, 116, 184, 191, 193, 263, 265, 266
Mironovsky A.N., 89, 191, 195, 268
Moore F.B.-G., 168, 266
Mouillot D., 11, 69, 266
Moynes S., 10, 15, 21, 221, 266
Nagelkerke L.A.J., 192, 266
Naselli-Flores L., 70, 266
Nägeli C., 95, 266
Neige P., 10, 15, 21, 221, 266
Neuschulz E.L., 239, 270
Németh Z., 109, 266
Obolenskaya E.V., 152, 254
Odling-Smee F.J., 66, 78, 115, 264, 266, 267
Opitz J.M., 84, 259
Orians G.H., 24, 267
Osborn H.F., 169, 267
Ostachuk A., 128, 267
Pagotto J.P.A., 78, 119, 269
Palkovacs E.P., 15, 21, 66, 93, 115, 267
Palmer R., 105, 134, 267, 291
Park T., 68, 267
Parmesan C., 15, 267
Pekár S., 73, 265
Peters D.P., 79, 271
Peterson A.T., 68, 72, 79, 110, 115, 120, 267
Petrova T.P., 152, 254
Petruşewicz K., 23, 267
Pfennig D.W., 17, 51, 95, 267
Phillips S.J., 79, 268
Pianka E., 76, 250, 268
Pigliucci M., 15, 17, 29, 109, 189, 190, 233, 237, 239, 268
Pla L., 78, 239, 268
Post D.M., 34, 189, 237, 268
Power M., 72, 239, 272
Raff R.A., 84, 105, 259, 268
Rahman Q., 15, 22, 29, 112, 237, 257, 204
Rahman I.A., 12, 233
Rassman K., 190, 213, 270
Rayfield E.J., 104, 230
Raz G., 13, 15, 17, 79, 83, 94, 97, 109, 112, 115, 128, 174, 186, 189, 217, 221, 237, 239
Read A.F., 15, 21, 268
Reig S., 89, 191, 195, 268
Renaud S., 17, 113, 121, 255, 268
Richards E.J., 217, 268
Ricklefs R.E., 72, 76, 78, 111, 113, 114, 118, 119, 176, 265, 268, 269
Rohlf F.J., 20, 70, 109, 124, 138, 145, 254, 269, 275, 283
Root R.B., 18, 269
Rosenzweig M.L., 27, 29, 66, 239, 269
Rossetti G., 70, 266
Rotherham I.D., 21, 239, 269
Roughgarden J., 69, 72, 118, 269
R_Development_Core Team R, 138, 268
Rüber L., 213, 269
Ryan P.D., 56, 131, 138, 139, 261
Safriel U.N., 91, 255
Salamin N., 221, 239, 269
Sampaio A.L.A., 78, 119, 269
Schapire R.E., 79, 268

- Schindewolf O., 169, 269
Schleuning M., 239, 270
Schlichting C.D., 51, 233, 239, 270
Schliwen U., 190, 213, 270
Schmitz R.J., 115, 270
Schoener T.W., 15, 21, 29, 72, 189, 237, 270
Schultz M.D., 115, 270
Seegers L., 213, 270
Sheets H.D., 20, 109, 232, 270, 274
Shvarts S.S., 24, 264, 270
Sibbing F.A., 89, 93, 184, 191, 192, 202, 257, 266, 270
Sineva B.V., 34, 46, 272
Skinner M.K., 89, 93, 238, 239, 238, 271
Slice D., 20, 109, 145, 146, 263, 269, 275, 283
Slotkin R.K., 217, 271
Smith K.G., 72, 76, 256, 271
Snell-Rood E.C., 17, 51, 95, 267
Soberón J., 68, 72, 79, 110, 115, 120, 267, 271
Steffen W., 10, 271
Sterelny K., 15, 29, 109, 112, 129, 189, 190, 237, 264
Sterratt D.C., 131, 138, 271
Stigall A.L., 168, 171, 271
Stockwell D.R.B., 79, 271
Strauss Sh.Y., 16, 17, 168, 170, 188, 237, 261
Stroud J.T., 72, 271
Sutherland W.J., 10, 15, 21, 221, 271
Swanson H.K., 72, 239, 272
Sykes M.T., 76, 272
Thompson J.N., 15, 16, 21, 29, 34, 93, 117, 128, 180, 218, 219, 231, 238, 239, 272
Thuiller W., 79, 272, 273
Timofeeff-Ressovsky N.L., 168, 272
Tischler W., 156, 272
Travis J., 72, 76, 111, 113, 114, 118, 269
Tricker P.J., 239, 262
Turesson G., 38, 88, 191, 272, 293
van der Maarel E., 76, 272
Van Valen L., 69, 75, 113, 118, 272, 311
Vandermeer J.H., 67, 272
Vasil'ev A.G., 3, 18, 20, 33–36, 46, 59, 137, 154, 221, 223, 232, 234, 238, 272
Vasil'eva I.A., 18, 20, 33–36, 46, 59, 137, 154, 221, 223, 232, 234, 238, 272
Venit E.P., 104, 265
Violle C., 11, 17, 68, 69, 78, 109, 115, 119, 132, 136, 232, 234, 239, 255, 272, 273
Waddington C.H., 21, 22, 50, 81, 91, 102, 179, 273, 279
Wagner G.P., 109, 129, 263, 265, 273
Wainwright P.C., 78, 269, 273
Warren D.L., 77, 273
Webb C.O., 34, 78, 273
West-Eberhard M.J., 17, 28, 109, 233, 237, 239, 273, 311
Woods R., 168, 266
Wray G.A., 168, 273
Wund M.A., 17, 51, 95, 239, 267
Young N.M., 170, 181, 213, 230, 274
Zakharov V.M., 105, 134, 274
Zalasiewicz J., 10, 274
Zelditch M.L., 20, 36, 81, 99, 108, 109, 196, 202, 232, 234, 270, 274, 275
Zimmerman K., 153, 274
Zwick M., 104, 274

Об авторе



Васильев Алексей Геннадьевич — д.б.н., проф., зав. лаб. эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург (vag@iprae.uran.ru). Окончил в 1974 г. биологический факультет Уральского государственного университета им. А.М. Горького (в настоящее время УрФУ). С 1974 г. работает в Институте экологии растений и животных УрО РАН. В 1981 г. защитил кандидатскую диссертацию «Опыт эколого-морфологического анализа дифференциации популяций с разной степенью пространственной изоляции», а в 1996 г. — докторскую диссертацию «Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне» по специальности экология.

С 1997 г. работал в должности ведущего научного сотрудника, а в 1998–1999 гг. — и.о. зам. директора ИЭРиЖ УрО РАН. С 2000 г. заведует лабораторией эволюционной экологии. Автор более 270 научных публикаций, в том числе 12 монографий.

Лауреат премии им. А.Н. Северцова Президиума РАН (1999 г.) за серию работ по эволюционной и популяционной морфологии млекопитающих (совместно с акад. РАН В.Н. Большаковым и д.б.н. И.А. Васильевой). Лауреат премии фонда поддержки науки им. акад. В.Е. Соколова (2008 г.). Лауреат премии им. акад. С.С. Шварца УрО РАН (2008 г.).

Область научных интересов: эволюционная экология, синэкология, популяционная экология, фенетика, феногенетика, эпигенетика, популяционная морфология, биология развития, внутривидовая систематика, изменчивость, биоразнообразие, морфологическое разнообразие, геометрическая морфометрия, феногенетический мониторинг.

Приложение

Изменчивость, ее источники, типы, формы и проявления

Изменчивость как важный для понимания эволюционных процессов феномен одними из первых оценили и использовали Ж.-Б. де Ламарк и Ч. Дарвин. В России после работ Н.И. Вавилова (1922; цит. по Вавилов, 1965), Ю.А. Филипченко (1923; цит. по Филипченко, 1978), а затем Н.Н. Кренке (1933–1935) и И.И. Шмальгаузена (1938, 1941а, б) попытку создать общую рациональную систему направлений изменчивости сделал чл.-корр. РАН, профессор А. В. Яблоков (1966), предложивший подразделить изменчивость на типы, формы и проявления. Данная система частично была дополнена другими исследователями (Шварц, 1968, 1973; Мамаев, 1972; Астауров, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977; Паавер, 1976; Новоженев, 1980; Медников, 1981; Мина, 1986; Черепанов, 1986; Гилева, 1990; Магомедмирзаев, 1990; Струнников, Вышинский, 1991). За рубежом обобщения, связанные с проблемой изменчивости, также представили многие исследователи, часть публикаций которых была переведена на русский язык (Уоддингтон, 1947, 1964; Симпсон, 1948; Dobzhansky, 1954, 1970; Grüneberg, 1963; Berry, 1963; Van Valen, 1965; Selander, 1966; Майр, 1968, 1971; Alberch, 1980; Айяла, 1984; Суле, 1984; Pigliucci, 2001; West-Eberhard, 2003; Minelli, 2015 и др.).

Поскольку в последние годы произошла смена эволюционной, генетической и экологической парадигм, я пришел к новым версиям определений понятия изменчивость, наследственность, мутация, модификация и др., которые несколько отличаются от предложенных ранее мной (Васильев, 2005) и другими упомянутыми исследователями.

Новые представления позволяют расширить круг понятий, связанных с термином изменчивость. Развивая общую схему представлений об изменчивости, предложенную ранее А.В. Яблоковым (1966) и указанными выше авторами, я предлагаю подразделить комплекс этих представлений. Можно классифицировать их по следующим аспектам: природе (происхождению), проявлениям, эволюционному эффекту, расположению морфоструктур, иерархии биосистем, продолжительности (во времени), расположению (в пространстве), реакции на аутэкологические факторы, реакции на биотические факторы, реакции на сочетания факторов. Полагая, что эта классификация во многом несовершенна и иногда содержит синонимичные дублирования близких по смыслу аспектов изменчивости, я все же принял решение привести все терминологические варианты. Надеюсь, что они могут ассоциативно помочь читателям в выборе собственных терминов и направлений исследований, в том числе в русле эволюционной экологии.

Изменчивость по своей природе

- | | |
|---|--|
| 1. Случайная = неопределенная | 15. Полиморфическая (полиморфизм) |
| 2. Определенная | 16. Полифеническая (полифенизм) |
| 3. Модификационная | 17. Транзитивный полиморфизм |
| 4. Мутационная | 18. Аберративная (аберрантная) |
| 5. Эпигенетическая | 19. Девиантная (фенодевиантная) |
| 6. Генетическая | 20. Тератогенная |
| 7. Генотипическая | 21. Рекомбинационная |
| 8. Соматическая | 22. Гибридогенная |
| 9. Реализационная | 23. Инбридогенная |
| 10. Фенотипическая (внутри- и меж-
фенотипическая) | 24. Стрессогенная (=стресс-
индуцированная) |
| 11. Генная | 25. Морфогенетическая |
| 12. Хромосомная | 26. Феногенетическая |
| 13. Транскриптомная | 27. Наследственная |
| 14. Молекулярная | 28. Ненаследственная |

Изменчивость по проявлениям

- | | |
|----------------------|-------------------------------|
| 29. Альтернативная | 37. Структурная |
| 30. Дискретная | 38. Функциональная |
| 31. Непрерывная | 39. Структурно-функциональная |
| 32. Квазинепрерывная | 40. Пороговая |
| 33. Меристическая | 41. Феномная |
| 34. Количественная | 42. Морфофизиологическая |
| 35. Качественная | 43. Физиологическая |
| 36. Морфологическая | 44. Этологическая |

Изменчивость по эволюционному эффекту

- | | |
|---|--|
| 45. Адаптивная | фической и географической форм из-
менчивости) |
| 46. Неадаптивная (инадаптивная =
абаптивная) | 49. Версатильность — (версатильная
— в любом направлении) |
| 47. Преадаптивная | 50. Параллельная |
| 48. Эволвабельность (оптимальное
для потенциальных эволюционных
изменений соотношение хроногра- | 51. Селектогенная |
| | 52. Коэволюционная |

- | | |
|--------------------------------------|--|
| 53. Островная — айлендогенная | 56. Эволюционная (у разных биоморф и надвидовых таксонов, по В.В. Черепанову, 1986). |
| 54. Направленная (нормогенетическая) | |
| 55. Ненаправленная (хаотическая) | |

Изменчивость по расположению морфоструктур

- | | |
|--------------------------|------------------------------|
| 57. Гомологическая | 65. Гетеротопическая |
| 58. Метамерная | 66. Флуктуирующая асимметрия |
| 59. Антимерная | 67. Направленная асимметрия |
| 60. Антимерно-метамерная | 68. Антисимметрия |
| 61. Радиальная | 69. Симметрия |
| 62. Гомономная | 70. Диссимметрия |
| 63. Гетерономная | 71. Дисантисимметрия |
| 64. Гетерохроническая | |

Изменчивость в иерархии биосистем

- | | |
|--------------------------|------------------------|
| 72. Внутригрупповая | 77. Межпопуляционная |
| 73. Межгрупповая | 78. Внутривидовая |
| 74. Внутрииндивидуальная | 79. Межвидовая |
| 75. Межиндивидуальная | 80. Внутриценотическая |
| 76. Внутрипопуляционная | 81. Межценотическая |

Изменчивость в пространстве

- | | |
|---|--------------------|
| 82. Пространственная | 86. Географическая |
| 83. Биотопическая | 87. Широтная |
| 84. Ландшафтная | 88. Долготная |
| 85. Высотная (альтитудная = элевационная) | 89. Клинальная |

Изменчивость во времени

- | | |
|----------------|-------------------------|
| 90. Временная | 92. Онтогенетическая |
| 91. Возрастная | 93. Внутригенерационная |

- | | |
|----------------------|----------------|
| 94. Межгенерационная | 98. Межгодовая |
| 95. Внутрисезонная | 99. Деканная |
| 96. Межсезонная | 100. Вековая |
| 97. Хронографическая | |

Изменчивость по реакции на аутэкологические факторы

- | | |
|--------------------------------------|---------------------------------------|
| 101. Факториальная | 109. Анемогенная (под влиянием ветра) |
| 102. Антропогенная | 110. Аридогенная |
| 103. Техногенная | 111. Психрогенная (гумидогенная) |
| 104. Климатогенная | 112. Гигроморфная |
| 105. Экотипическая | 113. Хладогенная |
| 106. Пострадиационная (радиационная) | 114. Термогенная |
| 107. Хемогенная | 115. Термошоковая |
| 108. Пирогенная | 116. Диетогенная |
| | 117. Старвационная |

Изменчивость по реакции на биотические факторы

- | | |
|--|---|
| 118. Внутриполовая (у особей одного пола) | 124. Внутрибиотипическая (между феномами одного биотипа) |
| 119. Межполовая (у особей разных полов) | 125. Межбиотипическая (между феномами разных биотипов) |
| 120. Интерэконная (изменчивость внутри структурно-функциональной группы популяции определенного пола, возраста (и морфы), выполняющей сходные популяционные и ценоотические функции) | 126. Фациальная (в ландшафте фации — минимальные биотопы для ценозов растений и малоподвижных (= оседлых) животных, т.е. это тоже биотопическая, но микробиотопическая изменчивость). |
| 121. Интраэконная (изменчивость между структурно-функциональными группами популяции, выполняющими разные популяционные и ценоотические функции) | 127. Межфациальная |
| 122. Интерморфическая (для данной морфы) | 128. Демографическая (связанная с фазой динамики численности и плотностнозависимая — денситогенная) |
| 123. Интраморфическая (между разными морфами) | 129. Таксоценоотическая (= внутритаксоценоотическая = между морфонишами ценопопуляций — членов таксоцены) |

130. Межтаксоценотическая (между морфонишами таксоценов)
131. Внутриценотическая (между морфонишами ценопопуляций в сообществе)
132. Межценотическая (между морфонишами сообществ)
133. Сукцессионная (на разных этапах сукцессии)
134. Ценодемографическая (в ответ на изменение плотности при определенном видовом составе сообщества)
135. Постэлиминационная (после неизбирательной элиминации на свободной территории)
136. Инфестационная (вызванная влиянием паразитов на процесс развития)
137. Постинвазионная (реакция у аборигенов на инвайдера)
138. Интродукционная (у самого интродукента = инвайдера)
139. Рапторогенная (у жертвы на хищника)
140. Виктимогенная (у хищника на жертву)

Изменчивость по комбинациям воздействующих факторов

141. Хроно-биотопическая
142. Хроногеографическая
143. Хроноценотическая = ценохронографическая
144. Хронотаксоценотическая (между морфонишами ценопопуляций — членов таксоцена во времени)
145. Ценогеографическая
146. Ценохронографическая (во времени с учетом состава ценоза)
147. Ценоальтитудная (ценотическая высотно-поясная)
148. Хронотехногенная (во времени: положительная, отрицательная)
149. Ландшафтно-ценотическая (в разных ландшафтах в зависимости от полноты состава ценоза)
150. Филогенетическая (по структуре филогенетического дерева внутри сообществ с разным их составом)

Вероятно, можно продолжить перечень форм и аспектов изменчивости или сократить часть приведенных направлений. Задача этого небольшого фрагмента книги заключалась в расширении представлений об изменчивости, снятия традиционных барьеров и «табу», обусловленных толкованием изменчивости, в том числе в геноцентрических рамках СТЭ. Что получилось в результате моей попытки создания расширенной версии основных направлений изменчивости, должен оценить сам читатель. Полноценное их изложение, возможно, потребует отдельной книги. Вы можете с ними либо частично согласиться, либо не согласиться, а может быть принять за основу и дополнить или исправить предложенную версию самостоятельно.

Удачи Вам и крепкого здоровья!

Для заметок

Для заметок

Для заметок

Для заметок

*Рекомендовано к изданию Ученым советом
ФГБУН Институт экологии растений и животных
УрО РАН (г. Екатеринбург)*

Научное издание

ВАСИЛЬЕВ Алексей Геннадьевич
Концепция морфониши и эволюционная экология.
Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2021. 315 с.
при участии ИП Михайлова К.Г.

*Редактор К.И. Ушакова
Компьютерная верстка: И.Б. Головачёв
Рисунки: А.Г. Васильев*

Для заявок: 123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК
электронный адрес mikhailov2000@gmail.com
<http://avtor-kmk.ru>

Подписано в печать 15.04.2021. Формат 60×90/16. Объём 20 печ.л.
Бумага офсетн. Тираж 500 экз. Заказ № 2792

Отпечатано в АО "Первая Образцовая Типография"
Филиал "Чеховский печатный двор"
142300, Московская область, г. Чехов, ул. Полиграфистов, д. 1
Сайт: www.chpd.ru, E-mail: sales@chpd.ru, тел. 8(499)270-73-59



В книге рассмотрены основные направления современной эволюционной экологии и предложена эволюционно-экологическая концепция морфониши (morphoniche) как части многомерной экологической ниши, характеризующая пределы фенотипической пластичности особей, ценопопуляций и сообществ (таксоценов) в общем морфопространстве. Феном представлен как первичная экологическая и индивидуальная морфологическая ниша особи, ее ресурсная динамическая оболочка, обеспечивающая автономность, целостность и устойчивость морфоструктур, обмен веществ как внутри нее, так и с окружающей средой. Феном особи — мультифункциональный исторически формирующийся

«биоинструмент», выполняющий в популяции и сообществе необходимые экологические функции главным образом трофические, репродуктивные, и средообразующие.

Геометрическая морфометрия позволяет соотнести морфониши особей, эконо, ценопопуляций и таксоценов в морфопространстве, оценить их сопряженные морфогенетические реакции на изменения аут- и синэкологических факторов. Предложены новые методы популяционно-ценотического мониторинга для оценки ожидаемых региональных биоценотических кризисов. Представлены примеры оценки соотношения объемов индивидуальных, популяционных, видовых и ценотических морфониц в общем морфопространстве. Рассмотрен возможный эпигенетический механизм быстрого симпатрического формообразования и становления таксоцена.

Книга представляет интерес для экологов, эволюционистов, морфологов, преподавателей, аспирантов, студентов и магистрантов биологических факультетов университетов, а также широкого круга читателей, для которых важны проблемы быстрой эволюции биотических сообществ и разработка методов биологического мониторинга.

