

УДК 574.3:575.21:576.12

## РОЛЬ ЭКОНОВ КАК ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИОННО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП В ИНТЕГРАЦИИ ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

© 2023 г. А. Г. Васильев\*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

*\*e-mail: vag@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 31.10.2022 г.

После доработки 21.11.2022 г.

Принята к публикации 09.01.2023 г.

Предложена популяционно-ценотическая концепция экона — элементарной структурно-функциональной группы (СФГ) в ценопопуляции. Экон обладает бинарными свойствами, поскольку в реальном масштабе времени одновременно проявляется как часть ценопопуляции и как часть локального сообщества, т.е. выступает в роли элементарной популяционно-ценотической структуры, особи которой фенотипически однородны и параллельно выполняют определенные популяционные и ценотические функции. Рассмотрена роль экон в микро-, мезо- и макроэволюционных процессах, и на этой основе оценены возможные эволюционно-экологические интегративные механизмы быстрых микро- и макроэволюционных процессов в Антропоцене. Новая концепция экона позволяет интегрировать процессы микро-, мезо- и макроэволюции на основе недавно выявленных механизмов трансгенерационного наследования стресс-индуцированных эпигенетических изменений, параметризующих определенные перестройки морфогенеза. Поскольку все процессы (микро-, мезо- и макроэволюция) изменения экон в ценопопуляциях протекают в реальном времени, но с разной эффективностью, теоретически возможно приблизиться к прогнозированию наступления региональных биоценотических кризисов, сопоставляя морфогенетические реакции экон симпатрических видов сообществ на благоприятные и неблагоприятные условия развития, вызванные сочетанием климатогенных, антропогенных и биотических факторов.

**Ключевые слова:** экон, ценопопуляция, таксоцен, эпигенетика, морфогенез, микроэволюция, макроэволюция

**DOI:** 10.31857/S0367059723030083, **EDN:** FOQXRQ

Эволюционная экология зародилась еще в середине прошлого века [1–4], но собственно эволюционные аспекты экологии начали все больше привлекать внимание исследователей только в последние десятилетия [5–9]. Это обусловлено главным образом тем, что были обнаружены многочисленные примеры быстрых микроэволюционных изменений в исторически характерные времена [10–12], значительная часть которых обусловлена действием климатогенных [13] и антропогенных [14] факторов. Интерес к быстрым микроэволюционным изменениям усилился после открытия в последние десятилетия феномена эпигенетической наследственности — трансгенерационного наследования стресс-индуцированных изменений эпигенетических профилей ДНК, влияющих на перестройки морфогенеза [12, 15, 16]. Благодаря этому была сформирована концепция расширенного эволюционного синтеза — РЭС (Extended Evolutionary Synthesis — EES) [17–19], основанная на особом понимании роли эпигене-

тической наследственности в быстрых микроэволюционных процессах [20–22].

Напомним, что термины микроэволюция и макроэволюция связывают с именами А.Н. Северцова [23], Ю.А. Филипченко [24, 25] и Н.В. Тимофеева-Ресовского [26, 27], причем проблема соотношения микро- и макроэволюционных процессов, несмотря на почти вековое существование понятий, по-прежнему предмет постоянных дискуссий и пока еще далека от своего решения [7, 28–30]. Многие эволюционисты процессы микроэволюции традиционно относят исключительно к внутривидовым изменениям (в основном генетическим) на уровне популяций и более крупных внутривидовых группировок [3, 4, 22, 23, 27, 31, 32]. Принято считать, что макроэволюционные процессы имеют большую продолжительность во времени и связаны с эволюцией надвидовых таксонов [4, 33–39]. Как полагают многие авторы [40–44], макроэволюция не может быть сведена к простому пролонгированию про-

цесса микроэволюции и ее механизмов и должна иметь свои собственные законы и проявления. Известен и противоположный взгляд, когда утверждается, что механизмы микро- и макроэволюции во многом едины, различаясь лишь продолжительностью времен [4]. Следует отметить, что Е. Абухейф [45] считал необходимым выделить промежуточный уровень — мезоэволюционный процесс (мезоэволюцию), т.е. параллельные эволюционные изменения у близких видов. Термин мезоэволюция ранее предлагался и другими авторами [31, 46, 47], но Е. Абухейф понимает под ним особую ситуацию, связанную с развитием, генетическими и эпигенетическими механизмами, позволяющими близким по происхождению видам изменяться сходным образом, т.е. параллельно, используя те же развитийные механизмы и те же самые гены с главным эффектом в ответ на действие определенных изменений среды [45]. Полагаю, что понимание связи между микро- и макроэволюцией как эволюционно-экологическими процессами во многом определяется выявлением интеграционных взаимодействий между популяционным и ценопопуляционным уровнями организации биосистем [9, 48, 49].

Термин ценопопуляция первоначально использовали в ботанической практике [50–52], обозначая ценопопуляционный фрагмент популяции конкретного вида, являющийся частью локального биоценоза. Мы предложили применять термин ценопопуляция и для относительно малоподвижных и оседлых видов животных, например некоторых видов насекомых, грызунов и насекомоядных млекопитающих [53, 54]. Особи, входящие в состав ценопопуляций, различаются по возрасту, полу, принадлежности к сезонным поколениям, фазам метаморфоза, функциональным морфам и другим структурно-функциональным группам (СФГ). Исходя даже только из этого, представляется, что ценопопуляция не может быть наименьшей элементарной группой на стыке популяционных и ценопопуляционных процессов в биоценозах. Внутри ценопопуляций функционируют элементарные СФГ — универсальные группы однородных особей, одновременно (параллельно) выполняющие определенные популяционные и ценопопуляционные функции. Возникает необходимость в терминологическом обозначении подобных структур. На роль такой элементарной СФГ, выполняющей одновременно внутривидовую и ценопопуляционную функции, вполне подходит **экон**.

Понятие **экон** (есоне) было предложено Г. Хитуолом [55], но изначально трактовалось им весьма широко — от внутривидовых группировок до близких видов. Данный термин, по-видимому, из-за широкого его толкования привел к разночтениям и не был принят современниками. Однако в XXI в. “экон” с упоминанием его автора

вновь был включен в научный обиход П.В. Озерским [56, 57], а позднее И.А. Вислобоковой [58].

Цель данного обзора — попытка концептуально рассмотреть роль экон в микро-, мезо- и макроэволюционных процессах и на этой основе оценить возможные эволюционно-экологические интегративные механизмы быстрых микро- и макроэволюционных процессов в свете прогнозируемых в Антропоцене [14, 59, 60] региональных биоценологических кризисов [41, 61–64].

### ЭКОН КАК СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ГРУППА (СФГ) ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ

Понятие “экон” использовал П.В. Озерский в своей концепции экологической ниши, приведя определение термина, данное Г. Хитуолом [55] 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” (55, р. 18; цит. по [65], с. 5). По П.В. Озерскому [56, 66] экон — элементарная популяционная структура — часть особей популяции, имеющих специфичные фенотип и нишу. Следует согласиться с П.В. Озерским, что термин экон можно использовать не столько для видов, сколько главным образом для характеристики структурированности и разнообразия конкретной популяции. По сути “экконы” как часть ценопопуляции соответствуют той или иной СФГ (см. выше).

Недавно И.А. Вислобокова [58], упомянув работу Г. Хитуола [55], предложила иную концепцию экона, рассматривая его в качестве элементарной фундаментальной единицы эволюционирующего палеобиосферного пространства-времени, т.е. понимая экон как эволюционное единство вида и его экологической ниши. Автор этой концепции справедливо считает, что “виды не внедряются в экологические ниши и не переходят в другие ниши (как иногда предполагается), а меняются вместе с нишей” ([58], с. 8). Такое понимание вида и его экологической ниши ранее высказывалось и другими авторами.

Подчеркнем, однако, что по И.А. Вислобоковой термин ниша вида в целом соответствует понятию фундаментальная ниша (ФН), причем феномен реализованной ниши (РН) она упрощает, утверждая, что “В природе фундаментальной нише соответствует реализованная ниша” ([58], с. 8). В нашем понимании РН вида не является полным соответствием ФН, она крайне динамична, изменчива, может существенно отличаться по характеристикам даже в соседних смежных локалитетах и тем

более в разных частях ареала вида, зависит от локальных факторов биотического окружения, антропогенного и климатогенного влияния. Изменения и модификационные флуктуации адаптивных параметров РН далеко не всегда ведут к эволюционным перестройкам, но иногда при длительных климатических и ландшафтных трендах могут обеспечить накопленный ортогенетический эффект эволюции (вид тогда действительно изменится вместе с нишей).

В данном обзоре мы не будем рассматривать историю представлений об экологической нише (ЭН), которые кочуют из одной сводки в другую, а также прошлые и современные теории ЭН, поскольку эти аспекты хорошо представлены в публикациях. Недавно мы также рассмотрели их в специальном обзоре [67]. Напомню лишь, что Дж. Гриннелл [68], еще в начале XX в. предложивший понятие ЭН как специфичного местообитания, ввел этот термин “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” ([68], цит. по [69], с. 120). Пространственная трактовка ЭН по Гриннеллу зародила стойкое представление о незанятой или “свободной нише” [70, 71]. При этом часто ошибочно считают, что другой вид может занять свободную нишу. До сих пор идут споры о том, является ли ЭН свойством вида или ценоза, поскольку вне популяции и сообщества ниши не актуальны (см. [72]).

Традиционно экологическая ниша отражает свойства, возможности, требования и реакции вида, являясь категорией, обусловленной самим видом, а не характеристикой среды обитания [58, 65, 67, 73–75]. Свободные ниши не существуют, а имеются условия и свободные ресурсы, которые виды могут освоить при формировании у них необходимых адаптаций, т.е. реализованных ниш. Исчезновение или вымирание вида неизбежно приводит к исчезновению в сообществе его атрибута – ниши. Ценоз “предоставляет” ценопопуляциям синтопных видов “экологические лицензии” (ЭЛ) – потенциально доступные местообитания, включающие необходимые условия и ресурсы, которые действительно могут быть свободными или частично используются другими видами, способными их освоить. Исходно термин ЭЛ предложил К. Гюнтер [76], но его более содержательную трактовку позднее дали В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатов [73, 77]: ЭЛ успешно решает коллизию потенциально “свободной ниши”, заменив ее “свободной лицензией”, служит потенциально доступной или “свободной” частью среды обитания, которую может освоить (занять) уже существующая или формирующаяся эко-

логическая ниша вида. В эволюционно-экологическом смысле видообразование как начальный элементарный акт макроэволюции связано с преобразованием всей экосистемы, т.е. новый вид либо должен физически вытеснить вид-конкурент, либо сформировать новую измененную нишу [77]. Поэтому роль сообщества в видообразовании очень велика [41].

“Концепция экона” по И.А. Вислобоковой [58] существенно отличается от первичного толкования термина его создателем Г. Хитуолом и другими авторами. Ее “экон” представляет собой попытку ввести в палеобиологию и неонтологию особую дополнительную трактовку ЭН видов как элементарных палеобиологических и палеогеографических эволюирующих единиц, одновременно испытывающих как давление окружающей абиотической и биотической среды, так и оказывающих на нее активное воздействие. Мы полагаем, что такая привязка термина “экон” допустима, но, на наш взгляд, она не рациональна, поскольку понятия “фила” и “фратрия” уже подразумевают выполнение тех же функций элементарных палеобиологических единиц эволюционного процесса. Если учитывать правильную позицию И.А. Вислобоковой о неразрывном единстве вида и его экологической ниши, которая сходна с точкой зрения ряда других авторов [67, 73, 77], то экон здесь, вероятно, становится избыточным термином.

Полагаю, что термин “вид” в таком понимании единого целого с его экологической нишей и ареалом остается традиционным и вполне операциональным понятием для экологии, палеоэкологии и палеогеографии и не требует замены на “экон”. При этом, безусловно, структура экон у каждого вида специфична. Во всех ценопопуляциях вида разнообразие СФГ (экон) обычно представлено сходным набором. Каждый экон специализирован, т.е. выполняет определенные функции как внутри популяции, так и в группе ценопопуляций симпатрических видов сообщества. В этом смысле каждый экон на уровне вида как общая для него структурно-функциональная единица в известном смысле универсален. Однако в разных локалитетах (биотопах), которые населяет вид, конкретный экон будет проявлять некоторые особенности (внутривидовую изменчивость) уже по той причине, что нет двух абсолютно одинаковых в экологическом отношении участков земного шара, поэтому требования к ЭН в каждом локалитете неизбежно будут различными. Расширить понятие экон до уровня вида возможно лишь теоретически, но при этом он сразу перестанет быть экон, а станет бывшим экон, который получил ЭЛ, стал экоморфой/биоморфой, а потом и видом, распространив свои новые “видовые” черты на особей всех конспецифичных популяций. При этом одновременно будет сформирована иная популяционно-

ценотическая структура эконо для нового вида и сообщества.

В русле эволюционных макроэкологических представлений толкование вида-экона, предложенное И.А. Вислобоковой [58], крайне интересно, но допустимо лишь на уровне, близком к роду или трибе в рамках собственно макротаксона и его эволюции. Последнее требует создания особой терминологии для этих филетических уровней, которые выше внутривидового. В качестве таких понятий предлагаю ввести на уровне вида **эйдокон**, который соответствует виду-экону И.А. Вислобоковой, а на уровне макротаксона можно рассматривать **макроэкон**. Полагаю, однако, что исходное понятие экона Г. Хитуола [55] в основном соответствует иерархическому уровню ниже вида. При этом действительно оно имеет ключевое значение для понимания механизмов как микро-, так и мезо- и макроэволюционных процессов. Собственно это мы и постараемся далее обосновать.

Экон в составе популяции близок к понятию “биотип” В.Л. Иоганнсена [78, 79], т.е. внутривидовой (внутрипопуляционной) группе наследственно близких особей со сходной физиологической и/или морфофункциональной реакцией на одни и те же факторы среды. Биотип исходно не был связан с характеристикой сходства ниш представляющих его особей, но это содержание косвенно вытекает из определения термина. Поэтому “экон” Хитуола в морфофизиологическом отношении синонимичен “биотипу” Иоганнсена и тоже пригоден для анализа внутрипопуляционного морфофункционального разнообразия. В то же время применение термина “экон” для группы видов со сходной экологической функцией, как предлагал Г. Хитуол, не представляется перспективным, так как “таксоцен” [7, 80, 81] лучше отражает суть явления.

Комплекс таксономически близких видов со сходными экологическими функциями в сообществе предложено рассматривать как особый тип гильдии — таксоцен [7, 80, 82, 83]. Термин таксоцен применен А. Ходоровски [82], а затем подхвачен Дж. Хатчинсоном [83], которому принадлежит следующее определение таксоцена: “Это все группы видов и представители надвидовых таксонов, встречающиеся в данной ассоциации” ([83], с. 231). Такое определение не было строгим, поэтому термин иногда трактовали лишь как список видов данной местности. Однако речь в данном случае вовсе не идет о сравнении таксономических списков видов, что ранее справедливо критиковали [41, 84], а о сходной экологической роли их ценопопуляций в сообществе [7, 53, 80]. По моим представлениям, локальный таксоцен — это группа таксономически близких симпатрических видов экологической гильдии, населяющих локальный

биоценоз, а не все члены сообщества. Локальные таксоцены представлены синтопными ценопопуляциями родственных симпатрических видов (принадлежащих одному и тому же роду или в крайнем случае близким семействам) со сходными ценотическими функциями (ценотической специализацией) и относительно близкими экологическими нишами. Подчеркнем, что сходство ниш при этом не может быть существенным, поскольку любые виды по определению не могут иметь идентичные ЭН, а близкие виды, напротив, часто имеют различающиеся ниши для того, чтобы избежать конкуренции. Поскольку локальный таксоцен проявляет себя не только как фрагмент сообщества, но и выступает как его функциональная единица [69], он может служить несколько упрощенной моделью локального сообщества [7, 53]. В качестве примера таксоцена можно рассматривать синтопное население таксономически близких видов землероек рода *Sorex* [53, 85, 86].

Итак, для характеристики на внутривидовом уровне структурно-функциональной группы (СФГ) особей вида со сходными морфофункциональной реакцией и экологической нишей потенциально приемлемы термины экон и биотип, а на ценотическом — экон и таксоцен, т.е. понятие экон характеризует сразу два аспекта. В нашем понимании представители экона выполняют бинарную функцию: с одной стороны являются определенной СФГ в составе ценопопуляции, а с другой выполняют определенную ценотическую функцию данного вида, входя как его структурно-функциональный элемент в состав локального многовидового сообщества. Другими словами, экон одновременно, причем в реальном масштабе времени, функционирует и как часть ценопопуляции, и как часть локального сообщества, т.е. выступает в роли элементарной популяционно-ценотической структуры.

## ФЕНОМ, ФЕНОТИП И ЭКОН

Термин фенотип первоначально был применен Б. Дэвисом [87] еще в середине XX в. и рассматривался как сумма общих экстрагенетических и нерепродуктивных частей клетки. В его трактовке фенотип — материальная основа фенотипа. Феномика сегодня — особое направление молекулярной генетики на стыке с биологией развития, нацеленное на систематическое изучение изменчивости фенотипов в полногеномном масштабе (genome-wide scale) [88]. Можно полагать, что феномика в дальнейшем будет направлена на анализ генетической и эпигенетической природы морфогенетической изменчивости и собственно становления фенома, относимого к тому или иному фенотипу.

Нечеткое изначальное толкование фенома позволяет попытаться дать ему новое определе-

ние. Феном — совокупность всех свойств особи, преобразующихся в онтогенезе от зиготы до сенильного состояния, включая субклеточные, клеточные, тканевые, органные, морфофизиологические и этологические особенности, которые служат необходимыми биоресурсами для поддержания ее жизни и участия в размножении [67]. С одной стороны, феном — это вероятностная копия единой для популяции эпигенетической поливариантной модели развития [89], а с другой — исторически формирующийся многофункциональный “биоинструмент”, выполняющий в популяции и сообществе необходимые экологические функции, главным образом трофические, репродуктивные и средообразующие (= средопреобразующие).

В свете эпигенетических представлений, предполагающих системное целостное становление фенома, фенотип — результат проявления одного из альтернативных путей развития, ведущих к формированию в популяции определенного в морфофункциональном отношении класса сходных феномов. Фенотип по В. Иогансену [90, 91], скорее, групповая, чем индивидуальная характеристика. Поэтому по отношению к конкретному индивидууму (феному) фенотип должен рассматриваться как многомерный критерий его классификации: отнесения фенома данной особи к тому или иному классу сходных феномов. Такой класс конструкционно и функционально близких феномов и является реализованным в процессе развития фенотипом. Внутри фенотипических классов (= фенотипов) феномы особей в значительной степени сходны, но морфофункционально отличаются от особей других подобных классов. Каждый фенотип как класс структурно и функционально сходных феномов может рассматриваться в качестве характеристики естественной структурно-функциональной группы (СФГ) внутри ценопопуляции или популяции. Каждая такая группа, или СФГ, выполняет определенные функции по поддержанию целостности и устойчивости популяции. Ранее Г.В. Оленев [92] предложил альтернативные типы онтогенеза в популяциях грызунов, связанные с ускорением и замедлением развития и созревания зверьков, относить к разным физиолого-функциональным группам (ФФГ). Фактически ФФГ — пример СФГ в виде экоморф, подразделенных по скорости и продолжительности протекания их онтогенеза. Представители каждой СФГ популяции будут, благодаря сходству феномов, иметь и сходные экологические ниши. Соответственно у каждой СФГ вместе с определенной изменчивостью феномов проявятся и специфические свойства их экологических ниш, а также выполняемых ими популяционных и ценоотических функций. Поэтому фенотип как класс сходных феномов на соответствующем эта-

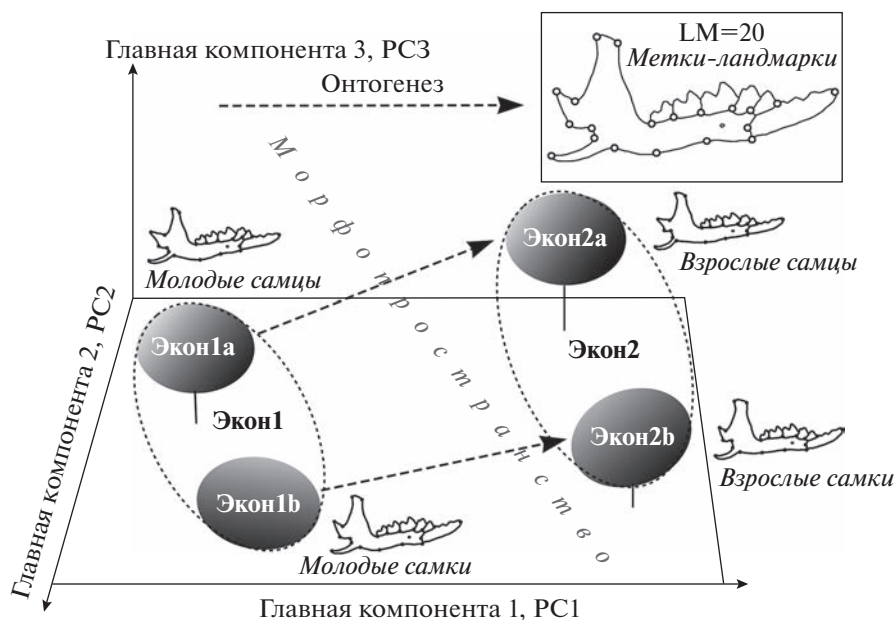
пе онтогенеза характеризует особей, составляющих определенный экон.

### ПОПУЛЯЦИОННО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ЭКОНОВ

Системные ценоотические 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. Это исторически длительный итеративный процесс взаимной подгонки (коэволюции), который управляется в первую очередь ценоотическими отношениями и зависит от климатических флуктуаций и антропогенных факторов. 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 [67] — феном, выйти из-под жесткого ценоотического контроля. Если виду такое “удается”, то он уже может очень быстро измениться, а в иных случаях даже стать видом с высоким макроэволюционным (арогенетическим) потенциалом [49, 95, 96]. Высокая скорость изменений фенома потенциально вероятна при ослаблении нивелирующего ценоотического давления.

Термин “экон” не привязан к иерархии надорганизменных систем и в этом универсальном смысле также может быть крайне полезен. Он одновременно может рассматриваться в качестве элементарной групповой ниши (= субниши), имеющей определенную экоморфологическую выраженность для особей данной внутривидовой (внутрипопуляционной) группы [56, 66], и как структурно-функциональный элемент организации ценоза (= таксоцена). П.В. Озерский [75] также предложил термин “ценоэкон”: “ценоэкконы — подразделения ценопопуляций, составленные экологически сходными друг с другом особями” (с. 20). Автор термина предназначил его применение в первую очередь для построения консортивных связей на популяционном уровне. В нашем понимании ценоэкон представляется, по-видимому, избыточным понятием и уточнением, поскольку сам “экон” уже является одновременно и “ценоэкконом”, выполняя не только популяционную, но и одновременно ценоотическую функции. Поэтому экон интересен именно тем, что представляет собой пограничную элементарную СФГ, существующую в реальном времени и пространстве между двумя уровнями организации биосистем — популяционным и ценоотическим.

По моим представлениям, экон (= СФГ) является элементом популяционно-ценоотических



**Рис. 1.** Гипотетическое размещение эллипсоидов рассеивания ординат четырех экон — структурно-функциональных групп (с учетом их онтогенетических изменений) для ценопопуляции одного из видов землероек рода *Sorex* в общем морфопространстве трех первых главных компонент PC1–PC3: 1 — экон молодых особей, 2 — экон взрослых особей; а — субэкон самцов, b — субэкон самок.

взаимодействий и выступает как элементарная единица ценопопуляции и сообщества в одном “лице”. В структуре популяции и сообщества (таксоцена) экон занимает определенное место, выполняет фиксированный набор функций и представлен особями, имеющими сходные феномы, соответствующие данному популяционно-ценотическому фрагменту. В этом смысле экон является связующим звеном (мостом) между ценопопуляцией и сообществом. В таком бинарном толковании мы стремимся расширить понятие экон на два уровня биологической иерархии — популяционный и ценотический: внутри ценопопуляции экон фактически представлен как СФГ (= биотип), а на ценотическом уровне — часть видового компонента таксоцена (“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 разным эконам, выполняя разные синэкологические функции и имея существенные различия экологических ниш. То же можно сказать о личинках и имаго насекомых [56]. При этом исходный экон временно исчезает, а на основе тех же самых длящихся феномов (особей) формируется новый экон с определенными свойствами [56].

В ценопопуляции землероек рода *Sorex* примерами представителей разных экон являются молодые (сеголетки) самцы и самки, а также зимовавшие (взрослые) самцы и самки (см. рис. 1). Каждый из этих четырех экон выполняет в ценопопуляции и сообществе свои функции. Очевидно, что экон, например молодых самцов и самок, после зимовки преобразуются в экон взрослых самцов и самок, но в весенне-летний период экон молодых самцов и самок текущего года рождения длительно сосуществуют с эконными взрослых (зимовавших) самцов и самок прошлого года рождения из поколения родителей. Мы рассматриваем самцов и самок одной возрастной когорты как разные экон, однако они представляют собой функциональное единство относительно других возрастных групп ценопопуляции, т.е. могут быть формально отнесены к одному общему экону как его части — **субэконы**. В фазе репродукции половые различия нарастают и могут усилить функциональные различия, обусловленные особенностями ЭН самцов и самок. Однако при эволюционных преобразованиях оба пола, как правило, проявляют расчетанные общие тенденции, позволяющие их рассматривать как изменения одного общего экон.

Соответственно один из альтернативных путей развития, который привел к формированию исходного экон, а затем к появлению нового, на следующем этапе онтогенеза реализуется в виде группы похожих феномов, имеющих общий фенотип. При размножении благодаря феномену

эпигенетического трансгенерационного наследования [15, 22, 97, 98] этот путь развития, ведущий к данному фенотипу, в той или иной степени сохранится в эпигенетической системе популяции и сможет вновь осуществиться при ситуационном повторении условий. Особи, формирующие соответствующий экон, имеют сходную синэкологическую субнишу (см. [56]), но в развитийном отношении относятся к эпигенетическому субкреоду [89], под которым мы понимаем один из возможных альтернативных вариантов главного пути развития особи (вида) — “креода” (по К.Х. Уолдингтону [99, 100]).

Креод и субкреоды зарегулированы эпигенетической системой пороговых ограничений, рекурсивно задающей весь веер допустимых программ и подпрограмм развития [89, 101]. Отдельный субкреод ведет к формированию сходных индивидуальных феномов и является одним из возможных путей вероятностной реализации единой поливариантной программы развития особей популяции — “популяционного онтогенеза” [89]. Если мы рассматриваем экон как СФГ (или биотип), то все особи данной группы, т.е. близкие в наследственном отношении и проявляющие сходные или одинаковые физиологические и морфогенетические реакции на определенные условия среды, имеют не только сходные свойства генома и эпигенома, но и определенный фенотип — сходную фенотипическую реакцию (жизненную траекторию развития).

В этой связи особый интерес представляет интенсивно развивающаяся в последнее десятилетие эволюционно-экологическая проблематика, опирающаяся на представления о внутривидовой изменчивости жизненных циклов (life-history variability) и синдромов темпа (ритма) жизни — (pace-of-life syndrome — POLS) [93, 94]. Предполагается, что внутри популяции существует определенный потенциальный спектр жизненных циклов — жизненных траекторий, которые могут различаться по времени наступления онтогенетических этапов и проявлению эколого-функциональных особенностей, позволяющих особям данной популяции быстро адаптироваться к изменяющимся условиям среды. Ранее мы уже привели [92] пример “онтогенетических морф” грызунов с разной скоростью и продолжительностью жизни — ФФГ. Определенные жизненные траектории [93, 94], приводящие на разных этапах онтогенеза к формированию фенотипически определенных экон в составе ценопопуляции, обеспечивают не только ее устойчивость, но и за счет диффузной коэволюции при взаимодействии с ценопопуляциями других видов сообщества итеративно отшлифовывают и усиливают устойчивость его функционирования в целом.

В свете недавних открытий в эпигенетике [22, 97] следует ожидать, что наряду с молекулярно-генетической изменчивостью особей, входящих в экон, у них имеется возможность мобильно преобразовывать и трансгенерационно наследовать измененные эпигенетические профили (метилирование ДНК, перестройка мобильных элементов генома и др.), обуславливающие реализацию исторически накопленных популяцией определенных жизненных траекторий как потенциальных адаптивных модификаций. Сказанное выше о природе экона хорошо соотносится с представлениями о варьировании жизненных циклов особей и способствует их дальнейшему теоретическому развитию.

### ЭКОН И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Если рассматривать роль экон 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 ценопопуляции определенную роль по обеспечению ее функционирования. Изменения, происходящие в экон при микроэволюционных перестройках в ценопопуляции и/или популяции, могут в первую очередь затрагивать протекание их морфогенеза, включая изменения размеров, формы и конструкции отдельных морфоструктур — меронов (по С.В. Мейену). Изменение морфогенеза главным образом обусловлено изменением “нормальных” условий обитания, включая изменение климатогенных, трофических и топических факторов (ресурсов). В последнем случае к топическим факторам следует отнести свойство и размеры традиционно пригодных для обитания вида мест (биотопов), а также разнообразие микробиотопов (микросред) — microhabitats [102].

После катастрофических природных воздействий (засуха, наводнение, пожар, ураган, ветровал, вулканические процессы и проч.) может исчезнуть значительная часть пригодных для обитания вида биотопов, а на их месте появятся малоприспособленные или даже в основном не пригодные для жизни участки. В таких случаях для вида возможны 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 поиски новых пригодных территорий; 3 — снизив численность, заняв и использовать оставшиеся пригодные участки (микрорефугиумы), ожидая их восстановления; 4 — освоить за счет изменения поведения новые ранее недоступные ресурсы, но существовать в неблагоприятных условиях; 5 — пере-



строить морфогенез в направлении, позволяющем сформировать морфоструктуры, дающие возможность использовать иные природные ресурсы (удлинить клюв, увеличить размеры, изменить пропорции тела и проч.), что позволит снизить стресс и 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” имеющийся у большинства особей необходимый в данных условиях вариант модификации развития). По мере дальнейшего изменения климата на основе данной модификации при творческой поддержке отбора будет постепенно формироваться серия промежуточных вариантов модификаций морфогенеза, наведенных стресс-индуцированными эпигенетическими перестройками. В определенный момент при направленном изменении среды нормальная регуляция развития может быть нарушена (исчерпаются все основные субкреоды), и в ответ на это возрастет хаотический поиск организмами подходящего пути развития, что приведет к множественным абберациям, морфозам и уродствам (по И.И. Шмальгаузену). Вполне вероятно, что те или иные абберантные пути развития окажутся адекватными новой среде и при содействии отбора произойдет процесс изменения прежней нормы развития и синтеза (“накатывания”) новой нормы по ключевой модели М.А. Шишкина [103] в рамках его теории эпигенетической эволюции (ЭТЭ).

В соответствии с ЭТЭ необратимость эпигенетических изменений должна быть 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 вернуться к исходному состоянию эпигенетической системы. Поэтому эпигенетические перестройки в дальнейшем не смогут стать обратимыми из-за множественности произошедших в системе изменений. Потенциально доступные модификации, т.е. уже имеющиеся в пуле, исторически сложившемся у популяции/вида, при наступлении провоцирующих их экологических условий не смогут в точности воспроизвестись в феноме, как было при их становлении. В этом смысле модификационный ответ может быть приблизительным, но будет способен проявиться не единично, а массово у многих представителей данной популяции/вида, что позволит обеспечить его быструю селективную “доводку” до требуемого состояния, если изменение будет полезным популяции и усилено отбором.

Такая модель во многом напоминает гипотетический механизм работы принципа “органического

или совпадающего отбора” Д.М. Болдуина — К.Л. Моргана — Г.Ф. Осборна, независимо сформулированного тремя авторами в 1896 г. Согласно этому принципу модификации (Д.М. Болдуин [104] называл их аккомодации) — основа для формирования новых эволюционных изменений. Механизм органического или совпадающего отбора, названный позднее “эффектом Болдуина” (“Baldwin Effect”), состоит в замене модификаций сходными по фенотипическому выражению наследственными изменениями. Брайан Халл [105], один из основателей направления эволюционной биологии развития “Evo-Devo”, посвятил эффекту Болдуина обзорную статью, в которой подчеркнул серьезность аргументов в его пользу в свете современных представлений о природе фенотипической пластичности.

Каждая траектория развития ведет к определенному фенотипическому состоянию — серии сходных по размерам, форме, структуре и функциям феномов. Каждая особь может реализовать почти любую траекторию развития, но с определенной вероятностью, заданной эпигенетическим ландшафтом популяции [89, 101]. Субкреоды реализуются в феноме обычно с меньшей вероятностью, чем основной креод [89]. Эпигенетический ландшафт популяции [101] определяет для каждой особи основной набор инвариантных траекторий развития. В то же время в пределах одного и того же фенотипа могут реализоваться новшества и различия между феномами, обусловленные соматическими эффектами и стресс-индуцированными изменениями эпигенома.

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). Популяционная развитийная система в итоге микроэволюционной перестройки морфогенеза приобретет потенциальную возможность в условиях определенного биоценоза, т.е. в ценопопуляции, населяющей конкретный биотоп, реализовать в форме определенной изменчивости (в понимании Ч. Дарвина) новую модификацию как фенотип или набор близких фенотипов, соответствующих экону. Приобретенные черты фенотипа только тогда станут микроэволюционными событием, когда их потенциально смогут воспроизводить в феноме при определенных условиях все особи конкретного экона в данной популяции. Другими словами, пока эпигенетическая система популяции не встроит новую модификацию развития в общий пул потенциальных модификаций, микроэволюционный процесс еще не завершен.

Экон, являясь одновременно ценотической структурно-функциональной единицей — ценоконом [75], 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, позволяющих частично использовать новый для ценопопуляции ресурс, экон тем самым “пошлет” сообществу запрос на получение экологической лицензии [77] — потенциального “права” в дальнейшем выполнять в ценозе новую функцию, расширив свою экологическую нишу. Приобретенная таким образом новая модификация фенома будет постепенно накапливаться в ценопопуляциях данного биотопа, распространяясь в популяции как инвариант возможности переключить развитие любой ее особи, онтогенез которой протекает в конкретном типе биоценоза. После встраивания этой морфогенетической траектории в систему “популяционно-онтогенеза” [89, 101] при творческой поддержке отбора она фиксируется в модификационном пуле популяции, выполняющем функцию “мобилизационного резерва” изменчивости.

Подобные морфогенетические изменения могут сравнительно быстро возникнуть при эпигенетической перестройке и дальнейшем их трансгенерационном наследовании [15, 97]. Таким путем (пока гипотетическим) на основе экона могут формироваться новые морфогенетические особенности популяции в ответ на первоначальные абиотические или ценотические сигналы. Фиксация стимулированных абиотической средой и ценозом изменений в развительной системе особей всей популяции будет означать осуществление микроэволюционных изменений — изменение отношения популяции к новому набору средовых ресурсов и условий (см. С.С. Шварц [4]). Очевидно, что данная перестройка “морфониши” [67] неизбежно определенным образом изменит фундаментальную и реализованную экологические ниши особей популяции. В свою очередь это может обеспечить повышение численности преобразованной популяции и усилить роль вида в сообществе. Последнее потенциально способно привести к эзогенетическим (в понимании В.В. Жерихина [41]) филоценогенетическим изменениям. Перестройка морфогенеза ценопопуляции одного вида может затем стимулировать ответные изменения у другого (или других), т.е. привести к их взаимным микроэволюционным и одновременно диффузным коэволюционным изменениям [10] макроэволюционного характера.

Описанный выше гипотетический случай адаптивного изменения морфогенеза и/или поведения, дающего в качестве модификации преимущество особям конкретного биоценоза по сравнению с особями, развивавшимися в другом типе биоценоза, может оказаться преадаптивным при освоении популяцией иных условий обита-

ния 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 как микроэволюционный процесс, так и начальные этапы филоценогенеза (как специогенеза по В.В. Жерихину [41]).

Быстрые микроэволюционные события могут осуществиться в течение нескольких десятилетий [10, 106] и происходить при начальном освоении видом новых условий, когда целевое сообщество, в которое проникла его форпостная популяция, еще не успело зарегулировать динамику численности вида и его ценотическую роль. В условиях жесткой ценотической регуляции быстрые изменения, вероятно, затруднены или невозможны. При отсутствии жесткой регуляции со стороны биотического сообщества domesticiрованные виды при искусственном отборе способны очень быстро изменять свои видовые морфофизиологические характеристики и формировать множество пород, диапазон разнообразия которых значительно превосходит диапазон межвидовых различий [107].

Подобные быстрые микроэволюционные изменения произошли с форпостными популяциями ондатры при ее интродукции на территории бывшего СССР в 30–60-е годы XX в. [106]. Мы установили, что значимые морфологические различия между северными и южными популяциями ондатры в Западной Сибири возникли через одно-два десятилетия после начала интродукции (из одной популяции), а за полувековой период времени произошли параллельные однонаправленные морфофункциональные изменения и у южных, и у северных ондатр (см. [106]). Первые (популяционные) изменения были связаны, скорее всего, с модификационными перестройками морфогенеза в условиях южного и северного регионов Западной Сибири, их дальнейшей подгонкой к местным условиям и фиксацией достигнутого за счет отбора результата. Вторые указывают на постепенное встраивание вида в новую ценотическую обстановку и сопровождаются направленными параллельными изменениями морфогенеза. Анализ межгрупповой изменчивости формы кормодобывающей структуры — мандибулы ондатры, отражающей популяционные “микро-” и ценотические “макроэволюционные” аспекты изменений морфогенеза, выявил их разную направленность в общем морфопространстве [106]. Поэтому можно полагать, что сначала произошли популяционные трансформации (микроэволюционного характера), а затем (почти одновременно) и ценотически обусловленные параллельные для северных и южных ондатр изменения морфогенеза (макроэволюционного характера).

Следовательно, одноименные 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, изменившие функциональные трофические возможности животных. Фактически произошло быстрое разнонаправленное изменение морфогенеза в южных и северных популяциях на основе имевшегося в “исторической памяти” вида пула (спектра) потенциальных модификаций. Фиксация этих модификаций отражает популяционный аспект изменения экон в их пойменных интразональных группировках, а дальнейший многолетний процесс параллельных морфогенетических изменений на севере и юге — ценотический аспект направленного морфофункционального преобразования экон.

### ЭКОН И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

С.С. Шварц был убежден в том, что макроэволюция, как и микроэволюция, определяется и регулируется экологическими причинами. Он считал также, что нет оснований для противопоставления микро- и макроэволюции, поскольку “...Эволюция — единый процесс прогрессирующего освоения организмами арены жизни” ([3], 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” ([3], с. 169). Тем самым речь шла 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. Эти обстоятельства не исключают разные масштабы времени и особые экологические законы при осуществлении двух эволюционных процессов — микро- и макроэволюции, которые во многом диктуются сообществами при формировании видов и таксоценов. Похожие выводы, хотя и на основе несколько иных исходных представлений, ранее сделал Д. Эрвин [42]. Сложность проблемы, кроме сказанного выше, состоит еще и в том, что процессы микроэволюции в первую очередь затрагивают быстрые популяционные изменения морфогенеза конкретных видов, а мезо- и макроэволюционные трансформации, вероятно, осуществляются в процессе более длительных коэволюционных взаимодействий между видовыми компонентами ценозов.

Может ли экон стать основой для формирования нового вида? На мой взгляд, на этот вопрос существует положительный ответ, о чем свиде-

тельствуют результаты изучения быстрого симпатрического формообразования флотов карповых и цихлидовых рыб в Африканских озерах [108–110]. Достаточно подчеркнуть, что отдельные формы, например представители флота усачей *Labeobarbus* оз. Тана, по своему происхождению являются эконами — сначала экоморфами, а затем эковидами (ecospecies) в пределах одного вида — нильского усаца *Labeobarbus intermedius*. Напомним, что **флот**, или, как его еще называют, пучок видов, представляет собой подобие сообщества морфологически различающихся и экологически специализированных симпатрических эковидов (термин “эковид” принадлежит Г. Турессону [111]), которые в генетическом отношении почти однородны, т.е. в традиционном понимании генетика, вероятно, еще не могут считаться видами. Однако по тем или иным причинам они не скрещиваются и устойчиво сохраняют особенности морфогенеза и экологической специализации в чреде поколений даже при совместном лабораторном выращивании в одних и тех же аквариумах, т.е. выглядят “хорошими” видами с точки зрения зоолога и эколога [110].

В данном случае из разных экон нильского усаца симпатрически образовалось подобие сообщества, объединяющего два условных “таксоцена” — нерыбоядных и хищных рыбоядных эковидов. Процессы симпатрической микроэволюции, затем коэволюции и одновременно макроэволюции осуществлялись почти параллельно, причем общая их продолжительность составила всего 15000–17000 лет [109]. В итоге возникли 15 специализированных эковидов (экоморф) усачей. За это время еще не успели накопиться мелкие ошибки и изменения в нуклеотидных последовательностях ДНК, по которым обычно оценивают молекулярные дистанции между видами, и формально все эковиды флота относятся к одному предковому виду [109], живущему в настоящее время. Поэтому экон могут стать основой для осуществления также макроэволюционных событий на базе микроэволюционных механизмов внутри популяции генетически единого вида.

При естественном процессе диверсификации флота *Labeobarbus* в оз. Тана, возможно, за следующие 300–500 тыс. лет могли бы сформироваться подобию двух родов усачей, таксономический уровень которых уже можно было бы подтвердить молекулярно-генетическими методами. Соответственно в оз. Тана через указанный период времени могли бы быть обнаружены два полноценных таксоцена нерыбоядных и хищных видов усачей, приобретших свойства биологической (репродуктивной) изоляции.

На основании сказанного выше 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 (биоморф), 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 экон, ставший экоморфой (или потенциальной биоморфой — жизненной формой), может стать в дальнейшем и элементом мезоэволюционного процесса — параллельного становления видовых компонентов не только надвидового макротаксона, но и макроэволюционной перестройки таксоценов.

Другим примером формирования “биоморф” за относительно короткое время является комплекс близких видов и форм галапагосских дарвиновых выюрков [112, 113], берущих начало от общего предка — небольшой группы основателей, случайно занесенных с ближайшего материка штормовым ветром. Резкое изменение условий обитания вызвало стресс-индуцированный всплеск эпигенетической и морфогенетической изменчивости, а слабая регуляция и контроль со стороны сообщества позволили отбору творчески быстро “синтезировать” на основе возросшей биотопической и хронографической изменчивости новые экоморфы, эковиды, а затем и виды выюрков, обладающих разными возможностями при добывании ресурсов [112].

Мы неоднократно отмечали 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 [9, 54, 114]. Такая возможность временной компенсации и замены одного вида-биоинструмента другим исторически отлажена в сообществах и, как правило, “запрограммирована” в модификационном пуле потенциальных морфогенетических траекторий ценопопуляций на фоне регулярных и разнонаправленных колебаний численности видов и таксоценов.

Если определенные изменения среды длительно сохраняются и регулярно повторяются, то внутри популяции (ценопопуляции) у представителей отдельных экон могут массово возникнуть и быстро зафиксироваться стресс-индуцированные изменения эпигенетических профилей, коррелирующие с определенной перестройкой морфогенеза за счет возможности их трансгенерационного наследования [15, 16, 97]. На их основе и формируют-

ся потенциальные биоморфы, позволяющие дополнительно снижать и без того ослабленный контроль и регуляцию со стороны сообщества (это и есть механизм предоставления виду экологической лицензии), обеспечивая возможность быстрых эволюционных изменений. Последнее позволяет поддержать и даже повысить численность популяции в пессимальных условиях, а также освоить за счет биоморф новые ресурсы, не доступные другим видам. Поэтому появление биоморф приводит к усилению макроэволюционного (арогенетического) потенциала и для вида, и для сообщества.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, экон следует рассматривать в качестве элементарной единицы надорганизменной биологической организации одновременно в ценопопуляции и сообществе (таксоцене), способной обеспечить начальные этапы микро-, мезо- и макроэволюционных изменений. Благодаря своей бинарной функции, выполняемой в ценопопуляции и сообществе, экон обладает, с одной стороны, потенциальной возможностью быстрых адаптивных изменений развитой 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 (пула модификаций) позволяет экону активно воспользоваться этим сигналом в виде нового ресурса и изменить морфофункциональные возможности фенома для его эффективного освоения.

Резкое ускорение адаптивного процесса, связанное с необходимостью перестройки морфогенеза, может произойти при изменении условий климатогенной, антропогенной и биотической (инвазионной) природы, которые могут стать угрожающими для дальнейшего существования популяции данного вида. В этих случаях один или несколько экон могут обеспечить необходимую быструю перестройку морфогенеза в направлении расширения и/или изменения морфониши ценопопуляции (см. [67]), компенсируя возникший недостаток ресурсов. В итоге новые морфофункциональные особенности могут стать первым шагом к микроэволюционному преобразованию и одновременно к дальнейшим макроэволюционным перестройкам морфогенеза, обеспечивая определенное направление специогенеза в процессе филогенеза (см. [41]).

Обратные связи в эконах обеспечивают единство эволюционно-экологического процесса, который параллельно влияет как на экологические, так и на эволюционные явления, т.е. фактически задает параллелизм движущих механизмов микро- и макроэволюционных перестроек, которые

осуществляются одновременно, но с разной интенсивностью и на разных временных масштабах. Вероятно, и мезоэволюционные процессы также встроены в эти обратные связи на основе эволюционно-экологических механизмов взаимодействий между эконами, ценопопуляциями и сообществами [45, 49, 67].

Следовательно, имеются теоретические основания предполагать, что микро-, мезо- и макроэволюционные изменения могут начинаться параллельно как популяционно-ценотическое приспособительное изменение экона в ценопопуляции. Возможно, отчасти прав именно С.С. Шварц [3], который настаивал на том, что "...Микроэволюция и макроэволюция – единый процесс" ([3], с. 173). Однако наша точка зрения все же несколько отличается от позиции С.С. Шварца. Параллельно и почти одновременно протекающие микро- и макроэволюционные процессы на основе изменения морфогенеза экон подчиняются разным эволюционно-экологическим механизмам преобразований: популяционным и ценотическим. Поэтому в фенотипах экон могут компромиссно сочетаться разные аспекты адаптивных морфогенетических преобразований, параллельно выработанных как для популяционного, так и для ценотического уровней биотических взаимодействий. Иными словами, популяционные и ценотические требования для микро- и макроэволюционных изменений морфогенеза, как правило, могут быть неодинаковыми и разнонаправленными, но в целом функционально компромиссными и взаимно сбалансированными, повышая общую жизнеспособность преобразованных феномов соответствующих экон на обоих уровнях биологической организации.

Именно экон, как структурно-функциональные группы в составе ценопопуляций близких симпатрических видов сообщества, способны обеспечить интеграционные взаимодействия между популяционным и ценотическим уровнями организации биосистем в процессе быстрых эволюционных изменений. Благодаря доказанной в последние десятилетия возможности трансгенерационного наследования стресс-индуцированных эпигенетических перестроек возможны быстрые изменения морфогенеза экон в реальном времени, которые способствуют формированию микроэволюционных изменений. С другой стороны, экон, как взаимодействующие СФГ ценопопуляций – видовых компонент сообществ, на основе тех же механизмов быстрых эпигенетических изменений способны обеспечить взаимные диффузные коэволюционные перестройки, которые определяют направления макроэволюционных изменений и филогенеза сообщества в целом. Подхваченные сообществом "полезные" изменения, например инструментальное усовершенствование кормодобывающих морфоструктур, допускающих

дополнительную утилизацию в сообществе его избыточных ресурсов, могут обеспечить не только более благоприятные условия жизни ценопопуляций отдельных видов или их СФГ, но и экологическое равновесие сообществ. На уровне таксоцена взаимная подгонка экон и ценопопуляций входящих в него видов в историческом, а не геологическом масштабе времени может обеспечить тем же путем сопряженные коэволюционные изменения, которые будут определять параллелизм дальнейшей адаптивной радиации, носящей мезоэволюционный характер.

Теоретики СТЭ [32, 116, 117] симпатрическое видообразование считали маловероятным и трудно реализуемым явлением. В последние годы примеры симпатрического видообразования в мировой литературе умножились в связи с пониманием реальности эпигенетических механизмов первоначальных эволюционных изменений [12, 16, 17, 97, 109, 115]. Исходя из эволюционных теорий последнего времени – эпигенетической теории эволюции – ЭТЭ [89, 101, 103, 118, 119], а также концепции расширенного эволюционного синтеза – РЭС [17, 19], опирающихся на стресс-индуцированное и трансгенерационно наследуемое преобразование эпигенетической системы, параметризующей процессы морфогенеза, эволюционную роль симпатрического видообразования начали активно пересматривать [67, 113, 115, 120].

Как уже отмечалось выше, быстрое формирование новых экон как особых "биоморф" и "эковидов" имеет реальное подтверждение на примере флоры африканских цихлидовых и карповых рыб, а также галапагосских дарвиновых вьюрков. Эти примеры подтверждают реальность быстрого симпатрического формообразования на основе диверсификации экон и служат прообразом начальных этапов симпатрической микро-, мезо- и макроэволюции, которые протекают почти одновременно в ценопопуляциях и сообществах (таксоценах), но параллельно реализуются на разных уровнях организации: внутрипопуляционном, видовом и ценотическом.

В завершение отметим, что экон, сначала ставшие биоморфами, а впоследствии эковидами и, наконец, филетическими видами, могут продолжать свою филетическую эволюцию, ведущую к возрастанию таксономического ранга и уровня эволюционного расхождения. Экон действительно могут преобразоваться, расшириться до видовой нормы, т.е. сформировать **эйдокон**, изменив экологию (ЭН) новых видов, а затем потенциально стать **макроэконами** и определять особенности макроэкологии [121] новых макротаксонов. В этом отношении наши представления вполне могут сочетаться с палеоэкологической и

эволюционно-экологической концепцией экона, разработанной И.А. Вислобоковой [58].

Предложенная нами популяционно-ценотическая концепция экона позволяет обосновать возможность интеграции процессов микро-, мезо- и макроэволюции в историческом масштабе времени, опираясь на феномен трансгенерационного (мягкого) наследования быстрых стресс-индуцированных эпигенетических изменений, параметризующих определенные перестройки морфогенеза. Благодаря тому, что все эволюционно-экологические процессы (микро-, мезо- и макроэволюция) изменений экон в ценопопуляциях протекают в реальном времени, но с разной эффективностью, теоретически возможно приблизиться к моделированию и прогнозированию наступления региональных биоценотических кризисов, обусловленных быстрыми эпигенетическими перестройками, вызванными сочетанием и интенсивностью влияния климатогенных, антропогенных и биотических (инвазионных) факторов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000091-2.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Северцов С.А. Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. 171 с.
- Lack D.J. Evolutionary ecology // *Anim. Ecol.* 1965. V. 53. № 2. P. 237–245.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 198 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Read A.F., Clark J.S. The next 20 years of ecology and evolution // *Trends in Ecology and Evolution.* 2006. V. 21. № 7. P. 354–355.
- Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2008. 580 с.
- Schoener T.W. The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics // *Science.* 2011. V. 331. P. 426–429.
- Saul W.-C., Jeschke J.M. Eco-evolutionary experience in novel species interactions // *Ecol. Letters.* 2015. V. 18. P. 236–245.
- Васильев А.Г. Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития // *Экология.* 2019. № 2. С. 88–100. [Vasil'ev A.G. Evolutionary Ecology in the 21st Century: New concepts and development prospects // *Russ. J. of Ecology.* 2019. V. 50. № 2. P. 102–114.]
- Thompson J.N. Rapid evolution as an ecological process // *Trends in Ecol. and Evol.* 1998. V. 13. P. 329–332.
- Salamin N., Wüest R.O., Lavergne S. et al. Assessing rapid evolution in a changing environment // *Trends in Ecol. and Evol.* 2010. V. 25. № 12. P. 692–698.
- Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K. Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // *J. Exp. Zool. Part B. Molecular and Developmental Evolution.* 2014. V. 322. P. 208–220.
- Parnesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 2006. V. 37. P. 637–669.
- Alberti M. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet // *Trends in Ecol. and Evol.* 2015. V. 30. № 2. P. 114–126.
- Jablonka E., Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // *Q. Rev. Biol.* 2009. V. 84. P. 131–176.
- Burggren W. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // *Biology.* 2016. V. 5. № 24. P. 2–22.
- Pigliucci M. Do we need an extended evolutionary synthesis? // *Evolution.* 2007. V. 61. № 2. P. 2743–2749.
- Dickins T.E., Rahman Q. The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution // *Proceedings of The Royal Society. B.* 2012. V. 279. P. 2913–2921.
- Laland K.N., Uller T., Feldman M.W. et al. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions // *Philos. Trans. R. Soc. B.: Biol. Sci.* 2015. V. 282. P. 1–14. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.10>
- Dupont C., Armant D.R., Brenner C.A. Epigenetics: definition, mechanisms and clinical perspective // *Semin. Reprod. Med.* 2009. V. 27. P. 403–408.
- Becker C., Weigel D. Epigenetic variation: Origin and transgenerational inheritance // *Curr. Opin. Plant. Biol.* 2012. V. 15. P. 562–567.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M. et al. Transgenerational plasticity in human-altered environments // *Trends in Ecology and Evolution.* 2020. V. 35. № 2. P. 115–124.
- Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Берлин: Государственное изд-во РСФСР, 1921. 312 с.
- Филиппенко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. Петроград, 1923. 240 с.
- Филиппенко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. 5-е изд. М.: Наука, 1978. 240 с.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Experimentelle Mutationforschung in der Vererbungslehre. Dresden und Leipzig: Steinkopf. 1937; цит. по Тимофеев-Ресовский и др., 1977.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Мирзоян Э.Н. Теория макроэволюции и экология // *Журн. общей биол.* 1998. Т. 49. С. 18–26.
- Мирзоян Э.Н. К истории глобальной экологии. Концепция Геомериды В.Н. Беклемишева. М.: Экологический центр ИИЭТ РАН, 2007. Вып. 1. 128 с.

30. *Minelli A.* Morphological misfits and the architecture of development // *Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence* / Eds. Serrelli E., Gontier N. Heidelberg: Springer International Publishing, 2015. P. 329–343.
31. *Dobzhansky T.* Evolution as a creative process // *Caryologica*. 1954. V. 6. P. 435–449.
32. *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
33. *Lande R.* Microevolution in relation to macroevolution // *Paleobiology*. 1980. V. 6. P. 233–238.
34. *Maynard Smith J.* Macroevolution // *Nature*. 1981. V. 289. P. 13–14.
35. *Mayr E.* Speciation and macroevolution // *Evolution*. 1982. V. 36. P. 1119–1132.
36. *Северцов А.С.* Теория эволюции: Учеб. пособие. М.: Гуманитар. изд. центр “ВЛАДОС”, 2005. 380 с.
37. *McPeck M.A.* The macroevolutionary consequences of ecological differences among species // *Palaeontology*. 2007. V. 50. P. 111–129.
38. *Stigall A.L.* Speciation: expanding the role of biogeography and niche breadth in macroevolutionary theory // *Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence* / Eds. Serrelli E., Gontier N. Heidelberg: Springer Internat. Publishing, 2015. P. 301–328.
39. *Miller W. III.* Unification of macroevolutionary theory. Biologichier archies, consonance, and the possibility of connecting the dots // *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* / Eds. Eldredge N., Pievani T., Serrelli E.M., Tëmkin I. Chicago: University of Chicago Press, 2016. P. 243–259.
40. *Иорданский Н.Н.* Эволюция жизни: Учеб. пособие. М.: Изд. центр “Академия”, 2001. 432 с.
41. *Жерихин В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2003. 542 с.
42. *Erwin D.H.* Microevolution and macroevolution are not governed by the same processes // *Contemporary Debates in Philosophy of Biology* / Eds. Ayala F.J., Arp R. Massachusetts: Wiley-Blackwell, 2010. P. 180–193.
43. *Северцов А.С.* Эволюционная экология позвоночных животных. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2013. 347 с.
44. *Futuyma D.J.* Can modern evolutionary theory explain macroevolution? // *Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence* / Eds. Serrelli E., Gontier N. Heidelberg: Springer Internat. Publishing, 2015. P. 29–85.
45. *Abouheif E.* Parallelism as the pattern and process of mesoevolution // *Evolution and Development*. 2008. V.10. P. 3–5.
46. *Wray G.A.* Peering ahead (cautiously) // *Evol. Dev*. 2000. V. 2. P. 125–126.
47. *Moore F.B.-G., Woods R.* Tempo and constraint of adaptive evolution in *Escherichia coli* (Enterobacteriaceae, Enterobacteriales) // *Biol. J. Linn. Soc.* 2006. V. 88. P. 403–411.
48. *Haloin J.R., Strauss Sh. Y.* Interplay between ecological communities and evolution review of feedbacks from microevolutionary to macroevolutionary scales // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2008. V. 1133. P.87–125.
49. *Букварёва Е.Н., Алещенко Г.М.* Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2013. 522 с.
50. *Работнов Т.А.* Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 41–149.
51. *Любарский Е.Л.* Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. 157 с.
52. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // *Биол. науки*. 1975. № 2. С. 7–34.
53. *Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P.* Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from southern and northern Ural taxocenes // *Russ. J. of Ecology*. 2015. V. 46. № 6. P. 552–558.
54. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В.* Сопряженная хронографическая изменчивость морфофункциональных признаков в ценопопуляциях двух симпатрических видов грызунов // *Экология*. 2020. № 4. С. 284–297. [*Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Chibiryak M.V.* Coupled chronographic variation of morphofunctional traits in cenopopulations of two sympatric rodent species // *Russ. J. Ecology*. 2020. V. 51. № 4. P. 363–375.]
55. *Heatwole H.* The concept of the econe, a fundamental ecological unit // *Trop. Ecol.* 1989. V. 30. № 1. P. 13–19.
56. *Озерский П.В.* К формализации концепции экологической ниши Элтона-Одум. Ниши сложно организованных популяций // *Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных*. 2015. Т. 15. № 1. С. 4–73
57. *Озерский П.В.* Обзор подходов к описанию внутренней структуры популяций // *Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных*. 2016. Т. 16. № 2. С. 3–39.
58. *Вислобокова И.А.* О новых подходах изучения эволюции макротаксонов и концепции экона // *Палеонтол. журн.* 2019. № 1. С. 5–14.
59. *Zalasiewicz J., Williams M., Steffen W., Crutzen P.* The new world of the Anthropocene // *Environ. Sci. Technol.* 2010. V. 44. P. 2228–2231.
60. *Steffen W., Grinevald J., Crutzen P., McNeil J.* The Anthropocene: conceptual and historical perspectives // *Philosophical Transactions of The R. Soc. A*. 2011. V. 369. P. 842–867.
61. *Raup D.M., Sepkoski J.J.* Periodicity of extinctions in the geologic past // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1984. V. 81. P. 801–805.
62. *Moyné S., Neige P.* The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2007. V. 248. P. 82–95.
63. *Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D. et al.* Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction // *Science Adv*. 2015. V. 1. № 5. 1. P. 1–5.
64. *Schleuning M., Neuschulz E.L., Albrecht J. et al.* Trait-based assessments of climate-change impacts on inter-

- acting species // Trends in Ecology and Evolution. 2020. V. 35. № 4. P. 319–328.
65. *Озерский П.В.* О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. СПб: ТЕССА, 2006. Вып. 5. С. 137–146.
  66. *Озерский П.В.* Метафенотип популяции как структурно-функциональное отражение ее экологической ниши // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. СПб.: ТЕССА, 2010. Вып. 10. С. 15–29.
  67. *Васильев А.Г.* Концепция морфониши в эволюционной экологии // Экология. 2021. № 3. С. 163–178. [*Vasil'ev A.G.* The concept of morphoniche in evolutionary ecology // Russ. J. of Ecology. 2021. V. 52. № 3. P. 173–187.]
  68. *Grinnell J.* The niche relationships of the California thrasher // Auk. 1917. V. 34. P. 427–433.
  69. *Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
  70. *Lawton J.H.* Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents // Journal of Animal Ecology. 1982. V. 51. P. 573–595.
  71. *Хлебосолов Е.И.* Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитолог. журн. Экспресс-выпуск. 2002. Т. 203. С. 1019–1037.
  72. *Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
  73. *Левченко В.Ф.* Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука, 1993. 383 с.
  74. *Левченко В.Ф.* Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб: Наука, 2004. 166 с.
  75. *Озерский П.В.* К формализации концепции экологической ниши Элтона-Одума. Векторно-объемная модель ниши и жизненные циклы животных. // Функциональная морфология, экология. 2014. Т. 14. № 1. С. 4–19.
  76. *Günther K.* Über Evolutionfaktoren und die Bedeutung des Begriffs "ökologische Lizenz" für die Erklärung von Formenerscheinungen in Tierreichs // Ornithologie als biologische Wissenschaftl. 28 Beiträge als Festschrift zum 60 Geburtstag von Erwin Stresemann (22 November, 1949). Heidelberg: C. Winter-Universitätsverlag, 1949. P. 23–54.
  77. *Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф.* Экоцентрическая концепция макроэволюции // Журн. общ. биол. 1993. № 4. С. 389–407.
  78. *Johannsen W.* Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Deutsche wesentlich erweiterte Ausg. Im 25 Vorlesing. Jena: Fisher, 1909. 515 S.
  79. *Johannsen W.* Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 3 Ausg. Im 30 Vorlesingen. Jena: Fisher, 1926. 736 S.
  80. *Николаев И.И.* Таксоцен как экологическая категория // Экология. 1977. № 5. С. 50–55.
  81. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В.* Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119–125.
  82. *Chodorowski A.* Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1959. V. 6 (19). № 3. P. 33–73.
  83. *Hutchinson G.E.* Treatise on limnology. V. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. N.Y.: John Wiley and Sons, 1967. 1115 p.
  84. *Арнольди К.В., Арнольди Л.В.* О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол. журн. 1962. Т. 42. Вып. 2. С. 161–183.
  85. *Нестеренко В.А.* Землеройки юга Дальнего Востока России и организация их таксоценов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток, 2000. 46 с.
  86. *Сергеев В.Е.* Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: Ин-т систематики и экологии животных СО РАН, 2003. 33 с.
  87. *Davis B.D.* The isolation of biochemically deficient mutants of bacteria by means of penicillin // Proceedings of the National Academy of Sciences. 1949. V. 35. № 1. P. 1–10.
  88. *Furbank R.T., Tester M.* Phenomics – technologies to relieve the phenotyping bottleneck // Trends in Plant Science. 2011. V. 16. № 12. P. 635–644.
  89. *Васильев А.Г.* Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Изд-во "Академкнига", 2005. 640 с.
  90. *Johannsen W.* The genotype conception of heredity // Amer. Nat. 1911. V. 45. P. 129–159.
  91. *Johannsen W.* Some remarks about units in heredity // Hereditas. 1923. V. 4. P. 133–141.
  92. *Оленев Г.В.* Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
  93. *Wright J., Bolstad G.H., Araya-Ajoy Y.G., Dingemans N.J.* Life-history evolution under fluctuating density-dependent selection and the adaptive alignment of pace-of-life syndromes // Biological Reviews. 2019. V. 94. P. 230–247.
  94. *Васильева Н.А.* Синдром темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS): эволюция концепции // Зоол. журн. 2021. Т. 100. Вып. 9. P. 269–283.
  95. *Алеев Ю.Г.* Жизненная форма как система адаптаций // Успехи совр. биол. 1980. Т. 90. № 3. С. 462–477.
  96. *Renaud S., Auffray J.-C.* The direction of main phenotypic variance as a channel to morphological evolution: case studies in murine rodents // Hystris, the Italian Journal of Mammalogy. 2013. V. 24. № 1. P. 85–93.
  97. *Bošković A., Rando O.J.* Transgenerational epigenetic inheritance // Annual Rev. Genet. 2018. V. 52. P. 21–41.
  98. *Bell A.M., Hellmann J.K.* An integrative framework for understanding the mechanisms and multigenerational consequences of transgenerational plasticity // Annual Rev. of Ecology Evolution and Systematics. 2019. V. 50. № 1. P. 1–22.



99. Уоддингтон К.Х. Организаторы и гены. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1947. 240 с.
100. Уоддингтон К.Х. Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 267 с.
101. Васильев А.Г. Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 3. С. 195–209.
102. Ricklefs R.E. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2010. V. 107. № 4. P. 1265–1272.
103. Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. Ч. 7. Общие закономерности эволюции органического мира. М.: Недра, 1988. С. 142–168.
104. Болдуин Д.М. Духовное развитие детского организма и человеческого рода. Методы и процессы. Ч. I. М.: Московское книгоиздательство, 1911. 338 с.
105. Hall B.K. Organic selection: proximate environmental effects on the evolution of morphology and behaviour // Biology and Philosophy. 2001. V. 16. P. 215–237.
106. Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В. Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект // Российский журн. биол. инвазий. 2016. № 4. С. 2–13.
107. Drake A.G., Klingenberg C.P. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity // Amer. Nat. 2010. V. 175. № 3. P. 289–301.
108. Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // Journal of Fish Biology. 1996. V. 48. P. 383–404.
109. de Graaf M., Megens H.-J., Samallo J., Sibbing F. 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 and Evol. 2010. V. 54. P. 336–343.
110. Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius* sensu Van-  
ister (Cyprinidae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая Долина, Эфиопия) // Вопросы ихтиологии. 2016. Т. 56. № 4. С. 403–409.
111. Turesson G. The species and the variety as ecological units // Hereditas. 1922. V. 3. P. 100–113.
112. Лэж Д. Дарвиновы выюрки. М.: Изд-во иностр. Лит-ры, 1949. 200 с.
113. Skinner M.K., Gurrero-Bosagna C., Haque M.M. et al. Epigenetics and the evolution of Darwin's Finches // Genome Biol. Evol. 2014. V. 6. № 8. P. 1972–1989.
114. Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Добринский Н.Л. Принцип компенсации Ю.И. Чернова и влияние полноты состава сообщества грызунов на изменчивость популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на Среднем Урале // Экология. 2017. № 2. С. 116–125. [Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Dobrinskii N.L. Chernov's compensation principle and the effect of rodent community completeness on the variability of Bank vole (*Clethrionomys glareolus*) population in the Middle Urals // Russ. J. Ecology. 2017. V. 48. № 2. P. 161–169.]
115. Bolnick D.I., Fitzpatrick B.M. Sympatric speciation: models and empirical evidence // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2007. V. 38. P. 459–487.
116. Huxley J.S. Evolution. The modern synthesis. London: Allen and Unwin, 1945. 645 p.
117. Maynard Smith J. Sympatric speciation // Amer. Nat. 1966. V. 100. P. 637–650.
118. Шишкин М.А. Эволюционная теория и научное мышление // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 3–17.
119. Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. 2-е изд., переработ. и дополн. Саратов: Изд-во “Научная книга”, 2002. 160 с.
120. Schliewen U., Rassman K., Markmann M. et al. Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon // Mol. Ecol. 2001. V. 10. P. 1471–1488.
121. Blackburn T.M., Gaston K.J. Macroecology: concepts and consequences. Oxford: Blackwell, 2003. 442 p.