

УДК 577.4+575.17

А. П. Симчук, А. В. Ивашов

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского

ГЕНЕТИКА ЭКОСИСТЕМ: РАСШИРЕННЫЙ ФЕНОТИП И ПРОБЛЕМА ЕГО НАСЛЕДУЕМОСТИ

Проанализировано понятие расширенного фенотипа (extended phenotype), в смысле внутривидовой генетической изменчивости, имеющей экосистемные последствия. Это понятие претендует на роль основной концепции генетики экосистем и широко обсуждается в специальных научных изданиях. Некоторые зарубежные авторы используют его для обоснования таких положений как наследуемость на уровне экосистем и экосистемный отбор. Это вызывает скептическое отношение к самой концепции и оставляет открытым вопрос о структуре, управляющей межвидовыми отношениями в экосистемах. Проблема связана с игнорированием иерархического характера организации жизни и переносом атрибутов особи на экосистемный уровень. Концепция индивидуальной консорции может быть более плодотворной в решении поставленных вопросов и в дальнейшем развитии генетики экосистем.

А. П. Сімчук, А. В. Івашов

Таврійський національний університет ім. В. І. Вернадського

ГЕНЕТИКА ЕКОСИСТЕМ: РОЗШИРЕНИЙ ФЕНОТИП І ПРОБЛЕМА ЙОГО СПАДКОВОСТІ

Проаналізовано поняття розширеного фенотипу (extended phenotype), у сенсі внутрішньовидової генетичної мінливості, яка має екосистемні наслідки. Це поняття претендує на роль основної концепції генетики екосистем і широко обговорюється у фахових літературних джерелах. Деякі зарубіжні автори використовують його для обґрунтування таких положень як спадковість на рівні екосистем і екосистемний добір. Це викликає скептичне ставлення до самої концепції та залишає відкритим питання про структуру, яка впорядковує міжвидові взаємовідносини в екосистемах. Виникнення проблеми пов'язане з ігноруванням ієрархічного характеру організації життя та перенесенням атрибутів особини на екосистемний рівень. Концепція індивідуальної консорції може бути більш плідною у вирішенні поставлених питань і в подальшому розвитку генетики екосистем.

A. P. Simchuk, A. V. Ivashov

V. I. Vernadsky Taurida National University

ECOSYSTEM GENETICS: EXTENDED PHENOTYPE AND THE PROBLEM OF ITS HERITABILITY

The paper is devoted to the analysis of the notion of the extended phenotype, in the sense of intrapopulation genetic variability which has ecosystem consequences. This notion is proposed for the role of basic concept in ecosystem genetics and is widely discussed in the special literature. At the same time, few foreign authors relate it with such phenomena as ecosystem heritability and ecosystem selection. This evokes some scepticism in relation to the concept and leaves open the question on the structure regulating interspecies relations in the ecosystem. Problem arises due to hierarchical nature of Life and because of transferring attributes of an individual to the ecosystem level. The concept of individual consortium may be more fruitful for solution of the problems and for further development of ecosystem genetics.

Введение

Теоретическая экология рассматривает генетическую структуру популяции как важный фактор в экологических процессах, однако на практике этот фактор редко учитывается в экологических исследованиях. Между тем, основополагающее значение в экологии генетического фактора на эвристическом уровне можно продемонстрировать на примере любых экологических отношений.

Для того, чтобы организм мог жить в определенных условиях окружающей среды, его строение, физиологические и биохимические системы должны быть настроены на эти условия, соответствовать им. Аналогичное утверждение верно и для взаимодействия живых организмов друг с другом. Например, для того, чтобы насекомое-фитофаг могло питаться тканями растения, его организм должен обладать специально приспособленной системой органов и набором ферментов, для этого предназначенных. Все эти структуры кодируются системой генов. В то же время строение, химический состав и другие свойства растения-хозяина определяются его наследственностью.

Полученные из пищи вещества и энергия используются на построение организма фитофага согласно информации, заложенной в соответствующих генах. Этой информацией определяются те свойства и формы, которые примут потребленные вещества и энергия. В свою очередь, чтобы энтомофаг, паразитирующий в фитофаге, мог развиваться в его теле, он должен обладать набором белков и ферментов, также для этого приспособленных. А ферменты эти тоже кодируются соответствующими генами. И, аналогично, полученные от фитофага ресурсы используются на построение тела энтомофага опять же под контролем системы генов.

Таким образом, передача вещества и энергии от фитофага к энтомофагу регулируется генетическими системами всех взаимодействующих звеньев, и эти генетические системы должны быть связанными между собой опосредованно, через взаимодействие физиолого-биохимических систем в процессе трофических отношений.

Попытки интеграции экологии и генетики предпринимались на протяжении всего XX столетия [8]. Еще в самом начале века К. К. Адамс [4] предположил, что только что возникшая концепция менделевской генетики может оказаться полезной для объяснения механизмов распространения представителей брюхоногих моллюсков из рода *Io*. Истоки современных достижений в этой области лежат в работах Форда [17] и Добжанского [12]. Их традиции развивались на протяжении десятилетий в таких работах как исследования мимикрии [6], изучение частотно-зависимого отбора во взаимодействиях типа «хищник – жертва» [29], в работах по исследованию коэволюции [14; 28] и по генетике конкуренции и хищничества [30].

В дальнейшем интеграция экологической и генетической парадигм проходила в рамках двух направлений: экологической генетики и эволюционной экологии [8].

Экологическая генетика рассматривает взаимовлияние генетических процессов и экологических отношений [2]. Несмотря на такое определение, охватывающее достаточно широкую область возможных исследований, основная масса работ по экологической генетике в последнее время сосредотачивается в достаточно узкой области, рассматривающей в основном влияние экологических факторов на мутационную и иную генетическую изменчивость [2]. Возможно, это связано и с распространенным взглядом на экологическую генетику как на отрасль популяционной генетики, исследующую закономерности микроэволюционного процесса в конкретном экологическом контексте [36]. В этом смысле задачи экологической генетики созвучны еще одному синтетическому направлению – эволюционной экологии, которую можно рассматри-

вать как пограничное между экологией и эволюционной теорией направление, задачи которого сводятся к анализу, с одной стороны, экологических факторов эволюции, а с другой – исторического развития экологических форм организации жизни [3]. Таким образом, экологическая генетика анализирует в основном роль экологических факторов в динамике генетической структуры популяции, а эволюционная экология исследует эволюционные последствия этих процессов, хотя и не исчерпывается этим. Очевидно, что довольно широкий круг вопросов, связанных с тем, какую роль генетическая информация играет в регуляции экологических процессов и эволюции экосистем, не попадает в фокус исследований ни экологической генетики, ни эволюционной экологии. По нашему мнению, этот аспект интеграции экологии и генетики может стать предметом исследований нового направления – генетики экосистем.

В настоящее время синтез экологии и генетики в рамках генетики экосистем идет несколько разными путями за границей и у нас в стране. Заграничные, главным образом, североамериканские школы основывают свои построения на концепции расширенного фенотипа [9], тогда как в отечественной литературе в качестве основной концепции генетики экосистем фигурирует генопласт [1]. В связи с вышеизложенным, целью работы явился анализ концепции расширенного фенотипа и его сравнение с широко применяемой в Восточноевропейской экологической школе концепции консорции как элементарной экосистемы.

Понятие расширенного фенотипа

Фенотип особи представляет собой совокупность всех ее признаков и является результатом взаимодействия генотипа особи с условиями окружающей среды. «Расширенный фенотип» определяют как эффекты генов на уровнях организации жизни выше популяционного [9; 10].

Расширенный фенотип крупного растения с микросообществом организмов, обитающих на нем, может быть настолько же предсказуемым, как и «традиционный» фенотип растения. Флоат и Витам [16] классифицировали деревья и различные гибриды видов *Populus fremontii* и *P. angustifolia* либо по их морфологическим особенностям, либо по составу микросообществ членистоногих на них. При этом обе классификации совпадали на 98 %. Таким образом, микросообщество членистоногих в данном исследовании оказалось настолько же хорошим детерминантом таксономического статуса растения, как и его морфологические признаки. Аналогичные результаты были получены при исследовании ивы [18], полыни [27], дуба [5] и соответствующих микросообществ организмов, обитающих на них.

Ряд авторов в своих исследованиях пытаются приписать расширенному фенотипу такую генетическую характеристику как наследуемость. Примером может служить работа, посвященная анализу микросообществ организмов (виды насекомых и грибов) на чистых видах и гибридах эвкалиптов *Eucalyptus amygdalina* Labill. и *E. risdonii* Hook. [38]. Оказалось, что виды и гибриды эвкалиптов существенно различались по составу микросообществ. Для исследования причин обнаруженных закономерностей авторы провели эксперимент, в котором в искусственном насаждении высаживали эвкалипты известного происхождения (чистые виды и их гибриды). Через три года анализировали распределение 30 видов организмов, связанных с эвкалиптом. Оказалось, что гибридные растения аккумулировали на себе представителей видов, характерных для родительских видов. Таким образом, в данном случае наблюдались аддитивные эффекты в отношении генов, определяющих характер взаимодействия между фитофагами и растением-хозяином [31].

Группа авторов [31], проводивших исследования, пришла к выводу, что подобный перенос расширенного фенотипа от одной генерации к другой является доказательством того, что структура биотического сообщества характеризуется наследуемостью. При исследовании 953 деревьев с их микросообществами членистоногих было обнаружено, что расширенный фенотип в ряду поколений ведет себя аналогично «традиционному» фенотипическому признаку с мультигенной детерминацией.

Исследования роли расширенного фенотипа в функционировании экосистем показали, что внутривидовая генетическая изменчивость доминантного вида способна оказывать влияние на такие экосистемные процессы как разложение органики и биогеохимические циклы вещества. Так, Тресидер и Витушек [35] изучали экосистемные последствия внутривидовой генетической изменчивости *Metrosideros polymorpha* Gaud. на Гавайях. Они исследовали изменчивость аллозимов в популяциях *M. polymorpha* вдоль градиента их фертильности с целью определения генетических дистанций между изучаемыми популяциями. Из каждой популяции получали саженцы и высаживали на экспериментальной делянке с реципрокной схемой питания для выявления той доли генетической изменчивости, которая связана с различиями в функционировании соответствующих экосистем. Авторы получили данные, которые указывали на то, что даже небольшие аллельные различия приводили у существенной изменчивости таких признаков растения как химический состав корней и листьев, которые, в свою очередь, могут оказывать влияние на круговорот питательных элементов в экосистеме.

Аналогично было обнаружено, что фенотипические различия между девятью генотипами дуба *Quercus laevis* сказывались на потоках в экосистеме таких веществ как углерод и азот [26]. Авторы обнаружили, что генетические дистанции между деревьями, вычисленные на основании сравнения фенотипических признаков листьев, позитивно коррелировали с химизмом листьев, который, в свою очередь, влиял как на скорость разложения опавших листьев, так и на доступность неорганического азота. На обеих исследованных площадках генетическая мозаичность, существующая благодаря внутривидовой изменчивости, транслировалась в мозаичность экосистемных процессов [26]. Несмотря на то, что данные исследования показали экосистемные последствия внутривидовой генетической изменчивости, конкретные гены, вовлеченные в эти процессы, и признаки, ими контролируемые, остались неизвестными.

Недавно полученные данные [41], тем не менее, свидетельствуют, что эффекты конкретных картированных генов доминирующего вида могут быть связанными теми или иными процессами, происходящими на уровне экосистем. Для этого использовали контролируемые скрещивания с известной наследственностью и технику QTL (Quantitative trait locus). QTL-анализ включает в себя определение хромосомного региона, содержащего один или несколько локусов, которые определенным образом влияют на исследуемый признак в специфических условиях окружающей среды, выяснение числа локусов и характер их влияния на признак, а также тип генетических взаимодействий (аддитивное, доминантное, эпистаз и т. п.). Детальное знание генов, включая их аллельные частоты и характер их влияния на признак, важно для понимания генетической основы количественной изменчивости [15].

При исследовании потомства контролируемых скрещиваний между *Populus fremontii* и *P. angustifolia* обнаружено, что за значительную часть фенотипической изменчивости в продукции танинов в их листьях отвечает один QTL [41]. В то же время, эффекты генетических различий в отношении продукции конденсированных танинов распространяются на более высокие уровни организации жизни. Анализ листьев потомства описанных выше скрещиваний показал многократные различия в содержании

танинов, которые оказались ответственными за 63 % общей изменчивости в скорости разложения опавших листьев. Оказалось, что содержание танинов в ежегодном опаде предсказывает минерализацию азота лучше, чем общая биомасса, температура и влажность почвы или соотношение «лигнин – азот» [21]. Эти исследования демонстрируют прямые связи между картированным генетическим детерминантом, химическим составом опавших листьев и такими процессами экосистемного уровня как разложение опада и минерализация азота. Витам с соавторами [9] особое внимание уделяют тому факту, что содержание конденсированных танинов в растении контролируется генетически и, таким образом, наследуется. То есть этот признак доминирующего растения может оказывать влияние на круговорот питательных веществ во многих экосистемах [23], а также угнетает патогены и листогрызцов [24], и при этом содержание танинов является наследуемым признаком.

Эффекты расширенного фенотипа могут существенно модифицироваться под влиянием непрямых, опосредованных воздействий со стороны других организмов. Например, тополь характеризуется генетически детерминированной устойчивостью или чувствительностью к тлям *Pemphigus betae* [32; 37]. На генетически чувствительных растениях тли индуцируют 4–7-кратное увеличение содержания конденсированных танинов в листьях, а это приводит к снижению скорости их разложения на 35–45 % по сравнению с растениями той же группы, но не подвергшихся заселению тлями [9]. Наличие либо отсутствие тлей влияет также на видовое разнообразие и численность более чем сорока видов, включая птиц, грибы и членистоногих [11]. Таким образом, взаимодействие между генами, контролирующими содержание танинов в листьях, и генами устойчивости или чувствительности к тлям приводит к непрямым эффектам, модифицирующим экосистемные процессы.

Проблема наследуемости расширенного фенотипа и многоуровневого естественного отбора

Хорошо известно, что эволюционные изменения возникают в том случае, если наследуемый признак находится под давлением естественного отбора. В связи с этим ряд авторов, основываясь на том, что расширенный фенотип контролируется генетически и в то же время имеет экосистемное «выражение», делают вывод о существовании таких явлений как экосистемная наследственность и экосистемный естественный отбор, приводящий к экосистемной эволюции [9; 25]. В качестве доказательства существования подобных явлений некоторые авторы приводят результаты лабораторных экспериментов, в которых «генетически детерминированные» связи между взаимодействующими видами вносили вклад в «межэкосистемный» компонент фенотипической изменчивости, что, по их мнению, свидетельствует о наследуемости структуры сообщества [20–22; 34].

На примере исследования последовательных поколений эвкалиптов с известной наследственностью и микросообществ организмов, на них обитающих, было показано, что анализ генотипов растений позволяет предсказать состав и структуру микросообщества насекомых, обитающих на них [31]. Таким образом, «дочерние» микросообщества насекомых на деревьях эвкалипта отражают в своей структуре «родительские» микросообщества, от которых они происходят по линии детерминантов этих сообществ. Авторы считают, что это является прямым доказательством наследуемости на уровне биотического сообщества. Кроме того, они обращают внимание и на то, что в «экосистемную наследуемость» свой вклад вносят не только генетические факторы доминирующего или ключевого вида сообщества, но и все генетические взаимодейст-

вия в соответствующих сообществах. Подобные взаимодействия выражаются в генетически различающихся сообществах организмов. Например, генетическая изменчивость тополя в значительной степени определяет вариабельность таких показателей как минерализация почвенного азота [21], видовой состав и плотность членистоногих, его населяющих, и даже эффективность контроля численности этих членистоногих со стороны птиц [25]. При этом различия эти могут быть определены как межэкосистемный компонент в изменчивости выраженности индивидуального признака [9].

Далее авторы делают следующий шаг и утверждают, что, поскольку существует экосистемная наследственность, то и естественный отбор также действует на уровне экосистем [9]. В качестве примера авторы рассматривают галлообразующую тлю *Pemphigus betae* и ее кормовое растение. Выживаемость тли зависит от трех факторов: генотипа тли (индивидуальный эффект), генотипа растения, который влияет на плотность локальной микропопуляции тли (групповой эффект) и генотипов других организмов, ассоциированных с данным растением (экосистемный эффект). Генотип тли определяет ее способность сформировать галл и величину возможного потомства. Генетически детерминированная чувствительность дерева влияет на распределение и плотность тлей, которые, в свою очередь, влияют на представителей многих других видов. Эти виды (хищные членистоногие и птицы) сами влияют как на тлей, так и на растение-хозяина. Авторы включают все перечисленные компоненты в уравнение для определения приспособленности тлей [9], забывая при этом, что приспособленность является величиной относительной, то есть величиной, вычисляемой по отношению к другим генотипам популяции одного вида, и никакие генотипы другого вида не могут непосредственно входить в оценку этой приспособленности. Далее авторы упоминают даже приспособленность сообщества [9, p. 569].

Подобные взгляды можно рассматривать как очередную попытку возрождения идеи об экосистеме как суперорганизме [7; 13; 40], которая в свое время была детально проанализирована и отвергнута большинством экологов [19; 33; 39].

Проблема связана с игнорированием многими авторами иерархического характера организации жизни. В этом смысле концепция консорции (индивидуальной, популяционной и видовой) как элементарной экосистемы представляется намного более привлекательной, чем представление о расширенном фенотипе, тем более, что понятия эти в значительной мере пересекаются. И расширенный фенотип и консорция отражают уникальность свойств вида, популяции и отдельной особи, которые играют роль в их взаимоотношении с представителями других видов. Понятие консорции, вместе с тем, изначально «иерархично» и не порождает проблем, связанных со смешением индивидуального и экосистемного уровней, что характерно для большинства приверженцев концепции расширенного фенотипа. Представители каждого из взаимодействующих видов характеризуются такими параметрами как наследуемость их признаков и приспособленность. Эти характеристики, безусловно, имеют определенное выражение и на уровне микросообщества организмов, принимая, например, форму определенного соответствия, преемственности между «родительским» и «дочерним» микросообществами. Однако реализация подобной преемственности не может быть объяснена простым переносом популяционно-генетических характеристик на экосистемный уровень. Вероятно, генетическая информация и регулируемые ею отношения представителей разных видов должна играть определенную (возможно – значительную) роль в динамике биологического сообщества, однако решить этот вопрос можно лишь в рамках понятия многоуровневой, иерархической системы.

Выводы

Рядом авторов предложено выделить новое направление в генетике, которое они назвали генетикой сообществ или экосистем. Дискуссии по проблемам этого нового направления в 2003 году посвящен специальный выпуск журнала *Ecology* (Vol. 84, N 3). Зарубежными авторами достаточно убедительно продемонстрировано значение внутривидовой генетической изменчивости для экологических отношений видов в экосистеме. Понятие расширенного фенотипа (extended phenotype), в смысле внутривидовой генетической изменчивости, имеющей экосистемные последствия, предлагается в качестве основной концепции генетики экосистем. Тем не менее, некоторые из выдвинутых положений, такие, например, как наследуемость на уровне экосистем и экосистемный отбор, вызывают скептическое отношение.

Генетика, пожалуй, одна из немногих, если не единственная биологическая дисциплина, в той или иной степени исследующая практически все уровни организации жизни. На каждом из этих уровней изучается определенная генетическая система: ген, хромосома, генотип особи, генофонд популяции. Очевидно, что новое направление может получить право на существование в том случае, если оно имеет предметом изучения генетическую систему, отличную от уже известных, перечисленных выше.

Библиографические ссылки

1. **Голубец М. А.** Актуальные вопросы экологии. – К. : Наук. думка, 1982. – 156 с.
2. **Инге-Вечтомов С. Г.** Экологическая генетика. Что это такое? // Соросовский образовательный журнал. – 1998. – № 2. – С. 59–65.
3. **Чернов Ю. И.** Эволюционная экология – сущность и перспективы // Успехи современной биологии. – 1996. – Т. 116, № 3. – С. 277–291.
4. **Adams C. C.** The variation and ecological distribution of the snails of the genus *Io* // National Academy of Sciences. – 1915. – Vol. 12 (p. 2). – P. 1–92.
5. **Aguilar J. M.** Patterns of herbivory in the *Quercus grisea* x *Q. gambelii* species complex / J. M. Aguilar, W. J. Boecklen // *Oikos*. – 1992. – Vol. 64. – P. 498–504.
6. **Clarke C. A.** The evolution of mimicry in butterfly *Papilio dardanus* / C. A. Clarke, P. M. Sheppard // *Heredity*. – 1960. – Vol. 14. – P. 163–173.
7. **Clements F. E.** Nature and structure of the climax // *Journal of Ecology*. – 1936. – Vol. 24. – P. 252–284.
8. **Collins J. P.** Evolutionary ecology and the use of natural selection in ecological theory // *Journal of the History of Biology*. – 1986. – Vol. 19. – P. 257–288.
9. **Community genetics: A consequence of extended phenotype** / T. G. Whitham, V. Young, G. D. Martinsen et al. // *Ecology*. – 2003. – Vol. 84. – P. 559–573.
10. **Dawkins R.** The extended phenotype. – New York : Oxford University Press, 1982. – 327 p.
11. **Dickson L. L.** Genetically-based plant resistance traits affect arthropods, fungi, and birds / L. L. Dickson, T. G. Whitham // *Oecologia*. – 1996. – Vol. 106. – P. 400–406.
12. **Dobzhansky T.** Genetics and the origin of species. – Third ed. – New York : Columbia University Press, 1951. – 364 p.
13. **Dunbar M. J.** The evolution of stability in marine environments. Natural selection at the level of the ecosystem // *American Naturalist*. – 1960. – Vol. 94. – P. 129–136.
14. **Ehrlich P. R.** Butterflies and plants: A study in coevolution / P. R. Ehrlich, P. H. Raven // *Evolution*. – 1965. – Vol. 18. – P. 586–608.
15. **Falconer D. S.** Introduction to quantitative genetics / D. S. Falconer, T. F. C. Mackay. – Fourth ed. – Harlow : Longman Science and Technology, 1996. – 464 p.
16. **Floate K. D.** Insects as traits in plant systematics: Their use in discriminating between hybrid cottonwoods / K. D. Floate, T. G. Whitham // *Canadian Journal of Botany*. – 1995. – Vol. 73. – P. 1–13.
17. **Ford E. B.** Ecological genetics. – Third ed. – London : Chapman and Hill, 1971. – 410 p.

18. **Fritz R. S.** Genetic variation among plants and insect community structure: Willows and sawflies / R. S. Fritz, P. W. Price // *Ecology*. – 1988. – Vol. 69. – P. 845–856.
19. **Gleason H. A.** The individualistic concept of the plant association // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. – 1926. – Vol. 53. – P. 7–26.
20. **Goodnight C. J.** Experimental studies of community evolution I: The response to selection at the community level // *Evolution*. – 1990. – Vol. 44. – P. 1614–1624.
21. **Goodnight C. J.** Experimental studies of community evolution II: The ecological basis of the response to community selection // *Evolution*. – 1990. – Vol. 44. – P. 1625–1636.
22. **Goodnight C. J.** The effect of coexistence on competitive outcome in *Tribolium castaneum* and *Tribolium confusum* / C. J. Goodnight, D. M. Craig // *Evolution*. – 1996. – Vol. 50. – P. 1241–1250.
23. **Hattenschwiler S.** The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling / S. Hattenschwiler, P. M. Vitousek // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2000. – Vol. 15. – P. 238–243.
24. **Hemingway R. W.** Chemistry and significance of condensed tannins / R. W. Hemingway, J. J. Karchesy. – New York : Plenum Press, 1989. – 638 p.
25. **Importance** of species interactions to community heritability: A genetic basis to trophic-level interactions / J. K. Bailey, S. C. Wooley, R. L. Lindroth, T. G. Whitham // *Ecology Letters*. – 2006. – Vol. 9. – P. 78–85.
26. **Madritch M. D.** Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community / M. D. Madritch, M. D. Hunter // *Ecology*. – 2002. – Vol. 83. – P. 2084–2090.
27. **Messina F. J.** Variable responses of insects to hybrid versus parental sagebrush in common gardens / F. J. Messina, J. Y. Richards, E. D. McArthur // *Oecologia*. – 1996. – Vol. 107. – P. 513–521.
28. **Mode C. J.** A mathematical model for the co-evolution of obligate parasites and their hosts // *Evolution*. – 1958. – Vol. 12. – P. 158–165.
29. **Owen D. F.** Polymorphism and population density in the African snail *Limicolaria martensiana* // *Science*. – 1963. – Vol. 140. – P. 616–617.
30. **Pimentel D.** Population regulation and genetic feedback // *Science*. – 1968. – Vol. 159. – P. 1432–1437.
31. **Plant** genetics affects arthropod community richness and composition: Evidence from a synthetic eucalypt hybrid population / H. S. Dungey, B. M. Potts, T. G. Whitham, H.-F. Li // *Evolution*. – 2000. – Vol. 54. – P. 1938–1946.
32. **Plant** hybrid zones affect biodiversity: Tools for a genetic based understanding of community structure / T. G. Whitham, G. D. Martinsen, K. D. Floate et al. // *Ecology*. – 1999. – Vol. 80. – P. 416–428.
33. **Ricklefs R. E.** Genetics, evolution, and ecological communities // *Ecology*. – 2003. – Vol. 84. – P. 588–591.
34. **Swenson W.** Artificial ecosystem selection / W. Swenson, D. S. Wilson, R. Elias // *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*. – 2000. – Vol. 97. – P. 9110–9114.
35. **Treseder K. K.** Potential ecosystem-level effects of genetic variation among populations of *Metrosideros polymorpha* from a soil fertility gradient in Hawaii / K. K. Treseder, P. M. Vitousek // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 126. – P. 266–275.
36. **Via S.** The ecological genetics of speciation // *American Naturalist*. – 2002. – Vol. 159. – P. 91–97.
37. **Whitham T. G.** Plant hybrid zones as sinks for pests // *Science*. – 1989. – Vol. 244. – P. 1490–1493.
38. **Whitham T. G.** Plant hybrid zones as centers of biodiversity: The herbivore community of two endemic tasmanian eucalypts / T. G. Whitham, P. A. Morrow, B. M. Potts // *Oecologia*. – 1994. – Vol. 97. – P. 481–490.
39. **Whittaker R. H.** Dominance and diversity in land plant communities // *Science*. – 1965. – Vol. 147. – P. 250–260.
40. **Wilson D. S.** Community genetics and community selection / D. S. Wilson, W. Swenson // *Ecology*. – 2003. – Vol. 84. – P. 586–587.
41. **Woolbright S.** Genetic analyses of a synthetic population of hybrid cottonwoods with implications for community-level processes. Ph.D. thesis. – Flagstaff : Northern Arizona University, 2001. – 19 p.

Надійшла до редакції 15.02.2012