АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова

ОНТОГЕНЕЗ ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Ответственный редактор член-корреспондент АН СССР А.В.ЯБЛОКОВ



С каждым годом становится яснее тот огромный вклад, который внес Н. В. Тимофеев-Ресовский в развитие современной общей и теоретической биологии. В статьях сборника раскрываются современное состояние и перспективы развития ряда областей общей и экспериментальной биологии, связанных с реализацией идей, выдвинутых Н. В. Тимофеевым-Ресовским. Отдельные статьи посвящены проблемам учения о биосфере, радиационной биогеоценологии и радиобиологии, аксиомам теоретической биологии, популяционной биологии, феногенетике, проблемам биологической термодинамики и биоэнергетики, естественного отбора, микроэволюции. мутагенеза и мейоза.

В сборнике впервые на русском языке публикуется классическая работа Н. В. Тимофеева-Ресовского по мутагенезу.

Для исследователей, интересующихся проблемами общей и теоретической биологии, ботаников, зоологов, генетиков и биофизиков.

Рецензенты:

доктор биологических наук Е. Қ. ГИНТЕР доктор биологических наук А. А. НЕЙФАХ

ИДЕИ И МЕТОДЫ Н. В. ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКОГО В ИССЛЕДОВАНИЯХ ЭВОЛЮЦИИ ЛЕСНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НА КАВКАЗЕ

М. В. Придня

Кавказский биосферный заповедник

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ПОИСКА И ВЫЯВЛЕНИЯ ФЕНОВ И ФЕНОТИПОВ

Проблема соотношения признаков растений и их генетической основы актуальна с момента рождения генетики, со времени переоткрытия законов Менделя. В. Иогансеном (1933) были введены понятия «ген» и «фен», «генотип» и «фенотип» и применен математический аппарат для анализа количественной и качественной альтернативной изменчивости растений. Им показано, что даже у одного поколения в популяции соотношение фенотипов существенно сдвигается отбором в направлении его действия. Уже тогда выдвигалась задача выявления природы и значимости этих факторов (Иогансен, 1933). Тогда же остро обозначилась проблема связи фена и гена, фенотипа и генотипа: было обнаружено. что генетически сходные особи необязательно фенетически сходны и наоборот. Работы В. Иогансена опережали представление о плепотропном действии генов, в частности отмечалось, что многие морфологические различия растений определяются различием в соответствующих генных комплексах. Уделяя наибольшее внимание чистым линиям в сопоставлении с их популяциями, отмечая при этом роль клонов и семей в раскрытии явлений наследственности, В. Иогансен (1933) приводит примеры сходства между равноценными органами отдельной особи. Например, листья отдельной особи европейского бука Fagus silvatica сильно варьируют, но по сравнению со смесью листьев совокупности деревьев они варьируют в пределах от 0,8 до 0,9, коэффициент вариации длины желудей отдельного дуба — 10—12%, смеси — 15%. Вместе с тем в упомянутых исследованиях бук и дуб относятся В. Иогансеном к объектам, не доступным для проверки наследственности.

Сложность проблемы реализации взаимодействия генотипа и среды показана в следующем обобщении: «фенотип зависит, следовательно, от двух изменчивых величин — генотипа и среды. Отсюда символ: фенотип — генотип + среда — напоминает уравнение

с двумя неизвестными, независимыми друг от друга, причем каждое в отдельности охватывает многие различнейшие и часто варьирующие элементы» (Иогансен, 1933, с. 165—166).

Для поиска путей выявления фенов у многолетних древесных поликарпиков (кавказская пихта, восточный бук, ягодный тис и др.) важно отметить, что было бы неправильно предполагать бесконечную расчленяемость фенотипа живого организма на отдельные элементы. Фенотип не просто сумма простых признаков, он является выражением сложных, названных взаимоотношений генотипа и среды на протяжении всего онтогенеза. В этом и состоит сложность проблемы выявления фенов и фенотипов у лесных древесных, обладающих длительным индивидуальным развитием, объективно затрудняющим доступность прямой проверки наследования признаков, как и их устойчивости в течение индивидуального развития.

По существу, здесь смыкается проблема поиска фенов с проблемами наследственного осуществления, воплощение генотипа в фенотипе (Астауров, 1978).

С другой стороны, наличие множества метамерных органов, проявляющих довольно высокую эндогенную изменчивость, затрудняет выбор признаков и свойств, отвечающих представлениям о фенах. Иногда обычное варьирование размеров метамерных органов, например желудей дуба (Иогансен, 1933), приравнивается к альтернативному типу качественной изменчивости простым распределением измеряемых величин на два варианта: ниже среднего значения вариационного ряда и выше его. Согласно Э. Синноту и Л. Денну (1931), опыты прямого скрещивания гомозиготных крупноплодных особей каштана благородного с гомозиготной мелкоплодной особью дало однородное потомство промежуточного характера, наблюдались особи такие же крупные, как один из родителей, и такие же мелкие, как другой, а также — все переходы между ними. Отсутствовало расщепление на определенные классы, которые можно было бы различить и сосчитать, вследствие этого авторы считают, что решение вопроса о способе наследования таких признаков требует применения иных методов. Современные генетические подходы благодаря развитию биометрических методов допускают возможность анализа количественных признаков. Если на протяжении ареала обнаруживаются четкие разрывы в количественных признаках, свойственных каждому региону, то такие признаки считаются фенами (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

Как правило, у большинства лесных древесных растений и охотничье-промысловых видов животных исследователя в первую очередь интересуют признаки, отражающие их продуктивность: размеры деревьев, запас стволовой древесины, общая биомасса, урожай и др. Однако не всегда выбор таких признаков продуктивности может обеспечить успех выявления фенов и дальнейшего анализа структуры популяций, включая и поиск путей селекции, поскольку количественные признаки детерминируются

полигенно, точнее, ооусловлены всем геномом. Учитывая то, что признаки продуктивности имеют во многих случаях решающее значение в выживаемости особей, что селективная ценность их исключительно высока (но бывают ситуации, когда умеренная и пониженная продуктивность имеет селективное преимущество: в субальпийском криволесье у стелющегося бука), выделить фены и разграничить фенотипы по ним в популяции, наметить разрывы в постепенной изменчивости не всегда представляется возможным. Не являются исключением в этом отношении и лесные древесные виды.

Однако задачи выявления фенов и особенно признаков-маркеров фенотипов не столь безнадежны, как это может показаться на первый взгляд. У так называемых неудобных объектов есть и положительные стороны. Например, длительность онтогенеза древесных имеет свое преимущество: благодаря многолетней репродуктивной способности они формируют семьи со множеством разновозрастных генераций (серий) одновозрастного потомства особей. Эти генерации представляют собой в совокупности с родительскими деревьями своеобразный «природный эксперимент» для анализа внутрипопуляционной и внутрисемейной изменчивости для целей микроэволюции. Одним из путей изучения связи изменчивости и отбора принято сравнение изменчивости естественных популяций, длительное время развивающихся как в одинаковых, так и в достаточно разных условиях. Важность поиска «природных экспериментов», под которыми понимается в широком плане изучение действия определенных факторов отбора в природе, отмечено К. М. Лютиковым (1931) и А. В. Яблоковым (1966).

Для поиска новых путей оценки генотипической структуры популяций для целей лесной селекции приобретает чрезвычайную ценность метод качественных морфологических признаковмаркеров. Он основан на применении коррелятивных систем организмов, когда некоторые дискретно наследуемые, условно названные качественными, признаки устойчиво связаны с признаками полигенного наследования — количественными, такими, как продуктивность, качество древесины и т. д. (Правдин, 1977).

Издавна и лесные селекционеры, и систематики-дендрологи отмечали у деревьев множество форм, вариаций, аберраций, Некоторые из признаков, определяющих названные категории, вполне могут подходить под разряд фенов, а сами они могут быть отнесены к соответствующей категории фенотипов.

Среди ряда общебиологических исследований, сыгравших решающую роль в выборе нашего пути поиска фенов, первоочередное значение имеет закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова (1920, 1968), в частности его указание, что большинство различий, на основе которых строится систематика, являются наследственными.

Существенный вклад в решение проблемы соотношения генотипов и фенотипов был сделан благодаря открытию явлений

экспрессивности и пенетрантности (Timofeeff-Ressovsky, 1927; Тимофеев-Ресовский, 1930).

Дальнейшее углубление исследований этой проблемы принадлежит Б. А. Астаурову (1974, 1978), объяснившему результаты мутационного превращения галтеров (жужжалец) у дрозофилы (Drosophyla melanogaster) в крылышки второй пары. Это исследование явилось ярким примером всеобщего правила: «любому признаку в ходе его онтогенетической реализации и в конечном фенотипическом выражении (проявлении) свойственна известная степень чисто случайных флюктуаций, неустранимых даже при идеальном постоянстве генотипа и среды» (Астауров, 1978, с. 125). Современные представления о взаимоотношении генотипа и фенотипа на основе синтеза данных молекулярной биологии и закона гомологических рядов в наследственной изменчивости проанализированы Б. М. Медниковым (1975, 1980), показавшим, что гомологическая изменчивость проявляется и в сложной цепи реализации наследственной информации генотипа в онтогенезе фенотипа, на пути передачи генетической информации от гена к признаку.

Из изложенного вытекают два важных следствия методологического характера.

1. Особую ценность в качестве фенов для анализа микроэволюционных проблем имеют филогенетические признаки.

2. Фенотипические признаки, генетическая детерминированность которых не может быть на современном этапе установлена, имеют важное самостоятельное биологическое значение. Они служат фактическим материалом для формирования фенетики популяций и выявления радикалов фенотипов (Вавилов, 1968; Синская, 1948; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1973; Яблоков, 1980).

Проанализировав широкий спектр морфофизиологических признаков, свободных от каких-либо априорных исходных точек зрения (Тимофеев-Ресовский и др., 1973), в дальнейшем мы предпочли сделать выбор филогенетических признаков в качестве фенов и исследование их «поведения» в современных популяциях на основе принципиального сходства макро- и микроэволюции (Шварц, 1980). Этот путь представляется нам надежным эвристическим средством в решении узловых вопросов проблемы

Примером филогенетических признаков альтернативного типа, имеющих специфическое выражение в онтогенезе особей в современных популяциях ели Шренка могут служить близкие к купресоидному, таксоидному и пиноидному типам поры полей перекреста в древесине, исследованные Г С. Сашиной. Специфика выражения их заключается в формировании типичных для данного древесного вида пор к моменту формирования зрелой древесины — приблизительно к 50-летнему возрасту дерева.

Удачный выбор признаков травянистых растений для изучения дифференциации популяций, экотипов и видообразования,

исследования параллельной изменчивости имеются в работе Е. Н. Синской (1948).

В последнее время в качестве основы разложения феногенетической системы принимаются функциональные зависимости компонентов системы (например, рост обусловлен функцией времени и энергией метаболических процессов) и их статистические характеристики — уровень фено- и генотипической вариабильности, характер распределения; при таком подходе фенетика популяций становится их генетикой.

Учитывая целесообразность филогенетического подхода в выборе фенов и важность биоэкологических свойств, определяющих структуру популяций в колхидских и кубанских лесах, необходимо принять в качестве объектов работы представителей разных филогенетических групп. Основными лесообразующими видами региона являются: из представителей голосеменных обоеполых — кавказская пихта; из покрытосеменных, с подобной системой размножения — восточный бук. Наряду с этими видами представляет большой интерес древнейший реликт и эндемик с ограниченным ареалом в СССР — ягодный тис, в популяциях которого встречаются раздельнополые и обоеполые особи.

Поиск фенов и последующий фенотипический анализ с изучением особенностей размножения, возобновления, распространения, ценотических связей, типа ареала, поведения в экстремальных условиях, принадлежности к историческим ценотическим структурам (историческим свитам, по: Зозулин, 1970) позволит глубже понять популяционную структуру видов и ее эволюцию в ходе лесообразовательного процесса.

ОЦЕНКА НАПРАВЛЕНИЯ ОТБОРА— ПРЕДПОСЫЛКА ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

Анализ соотношения фенотипов последовательных возрастных групп в пределах семей и популяций, сопоставление разных семей и популяций по возрастной и фенотипической структурам — один из путей оценки вектора и интенсивности естественного отбора у лесообразующих видов (Придня, 1975). Этот путь, по-видимому, приемлем для других древесных растений, травянистых многолетников, а также для многих других групп растений и животных. Принципиальная основа и последовательность изучения естественного отбора совпадают с подходами А. С. Северцова (1980), которые приводим ниже.

Оценка направления и интенсивности естественного отбора является не только эколого-эволюционной, но и биоценотической задачей, поскольку современное антропогенное воздействие ведет зачастую к необратимым изменениям биогеоценозов. Трудность на пути исследования естественного отбора заключается в необходимости различать кратковременные векторы балансирующего отбора от движущего, приводящего к возникновению новых адаптаций. В качестве косвенного метода анализа используется изу-

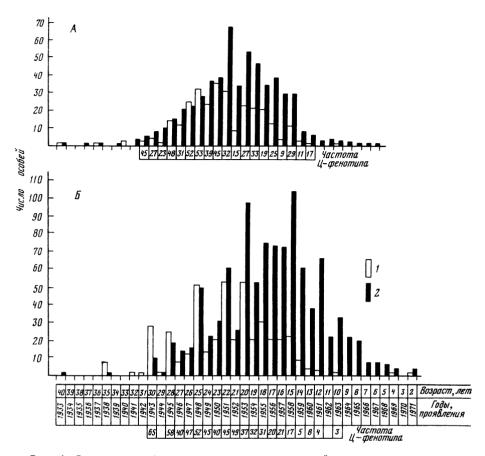
чение экологической ситуации: при глубоком и необратимом изменении геобиоценоза трудно ожидать балансирующего отбора.

Установление признака, по которому в данной популяции идет наиболее интенсивный отбор, а также формы отбора и его направления дает важные сведения об эволюционных преобразованиях структуры популяций. Не менее важно иметь представление о темпах роста популяций. Преобразование популяций выбранному признаку (аллелю) зависит от ряда параметров, которые изучены экспериментально, преимущественно на дрозофиле. Основные из них — концентрации признака в популяции, характер генетической детерминации признака, численность популяции, степень ее изоляции от других популяций, господствующая в данной популяции система скрещивания, частота смены поколений и др. (Шмальгаузен, 1969; Меттлер, Грег, 1979). Важнейшим фактором, определяющим скорость эволюции популяций, является интенсивность естественного отбора (Шмальгаузен, 1969). В популяционной генетике разработан математический аппарат, позволяющий измерять скорость эволюции по данному признаку. Интенсивность отбора оценивается коэффициентом отбора, определяемым по разности в выживании потомков двух альтернативных аллелей. Для определения коэффициентов отбора необходимо сравнить концентрации признака в двух (или в большем числе, что повышает точность) последовательных поколениях.

Определению коэффициента отбора в природе препятствуют следующие причины: во-первых, естественный отбор идет не только по олиго- и моногенным признакам; наличие альтернативных аллелей, как в случае промышленного меланизма, - скорее, исключение, чем правило (Шварц, 1980). Во-вторых, при исследованиях в природе достаточно трудно проследить преемственность поколений. В связи с этим селективное преимущество, которое допустимо называть коэффициентом отбора (Северцов, 1980), необходимо измерять и для полигенных признаков на основе анализа возрастной структуры, если нет возможности анализа последовательных поколений. Для такой оценки целесообразно воспользоваться не современным определением отбора как дифференциального воспроизведения генотипов (Lerner, определения, вполне точного, но требующего именно анализа вклада адаптивного генотипа в генофонд следующего поколения, а классическим дарвинским определением отбора как переживания более приспособленных.

Это определение позволяет анализировать причины выживания особей, т. е. их адаптированность, но не вклад в генофонд популяции. Этот подход хотя и менее точен, но позволяет использовать для оценки селекционного значения признака возрастную структуру популяции и доступен для анализа популяции в натуре без существенного ее нарушения.

Переходим к анализу фенотипического состава в разрезе возрастной структуры семей и популяций. В двух семьях (рис.1)



Puc. 1. Соотношение фенотипов в семьях кавказской пихты по возрастным группам

A — изолированная семья в дубо-грабовнике колхидском (п. 4); B — семья вблизи ценоареала пихты в буко-грабовнике колхидском (п. 19); I — цельнолистный фенотип; 2 — выямчатолистный фенотип

разной биологической изоляции от материнской популяции — вблизи популяции (1) и на значительном удалении от нее (2) — обнаружено существенное различие в распределении цельнолистного и выемчатолистного фенотипов по возрастным генерациям, хотя в целом возрастная структура каждой из семей без разделения на фенотипы близка к нормальному распределению. Совокупности генераций каждой из семей укладываются в основном в брикнеров цикл или в три 11-летних цикла солнечной активности, — от максимума 1937 г. до максимума 1967 г. Такой же характер носит совокупность выемчатолистного фенотипа, а совокупность цельнолистного фенотипа занимает период в два с половиной 11-летних цикла солнечной активности, имея распреде-

ление, близкое к нормальному,— она берет начало от максимума 1937 г. и завершается в минимум 1963 г. Эти факты отражают два момента возникновения и формирования структуры семей.

- 1. Неодинаковое соотношение разных фенотипов при возникновении их от начала периода и к его завершению из ранее возникших больше цельнолистных.
- 2. Разная выживаемость различных фенотипов: у цельнолистных она выше, они лучше сохраняются среди старших генераций. Выемчатолистные элиминируют в большем числе. Это имеет эволюционные следствия. Исходный состав фенотипов неоднороден, заметен сдвиг обильного появления выемчатолистного фенотипа на более молодые генерации в общей структуре семьи (в более старшем возрасте материнских особей). В этом заключен определенный эколого-эволюционный смысл: преимущественное первоначальное заселение новой территории цельнолистным фенотипом дает возможность занять им первыми местообитание, что позволяет основать прообраз фитоценоза в семейной группировке, так как цельнолистные особи в ней своего рода доминанты.

Последующее подселение выемчатолистных обеспечивает им роль подчиненного яруса. В этом — эволюционная адаптированность пихты в популяции на уровне генеративного этапа онтогенеза особи. На формирование исходной структуры семей и популяций наряду с генотипом родителей влияют геофизические условия среды, связанные с активностью солнца (11-летние и брикнеровы 33-летние циклы).

Появление фенотипов в определенные годы играет важную роль в дальнейшей реализации наследственной программы. Эти данные перекликаются с представлением о биохронотопах (Еськин, 1973) — поколениях растений, имеющих разное время происхождения и отличающихся по морфофизиологическим особенностям.

К нашим наблюдениям близки, по сути, экологические закономерности, выявленные на млекопитающих. Так, Б. К. Павловым (1965) показана связь генетических вариантов белки Восточной Сибири (краснохвостки, чернохвостки и бурохвостки) с морфофизиологическими показателями. Структура популяций специфична для северной и южной подзон тайги. В пределах одной популяции черные белки заселяют темнохвойные леса, светлые — светло-хвойные.

Интересны материалы того же автора, характеризующие генетический состав разных возрастных групп в Тогодинской популяции белки в 1962 г. (Шварц, 1980). Если по каким-либо причинам возрастная структура изменяется, то это влечет за собой резкое изменение генетической структуры популяции в целом, что и было подтверждено в эксперименте по избирательности промысла.

Изложенное позволяет отметить, что от исходной структуры зависит ход дальнейшей эволюции популяции, в частности цельнолистный фенотип более адаптирован и обладает более высо-

кой выживаемостью — это основная причина его повышенной концентрации в старших возрастных генерациях. Его процент колеблется в пределах от 3 до 77% (рис. 2 и 3).

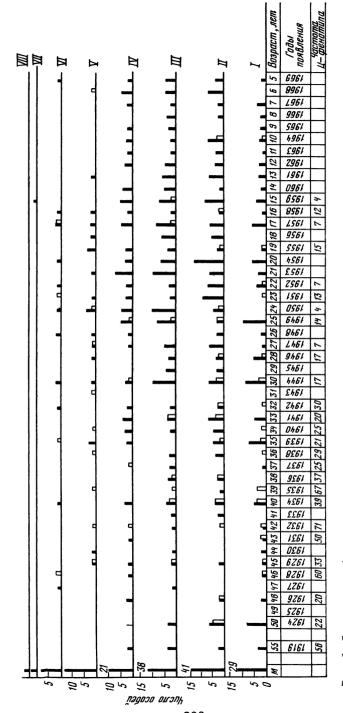
Из рассмотренных фактов вытекает важное следствие: в структуре репродукции отдельной особи и в молодых генерациях семей заложены основы популяции и, что не менее существенно, ценотической популяционной структуры, т. е. подобие фитоценоза, что существенно дополняет понятие ценопопуляции.

Структуры двух рассматриваемых семей (рис. 4, 5) различаются между собой тем, что в изолированной, расположенной на нижнем пределе распространения пихты в данном районе в пределах ареала, но за пределами современного ценоареала, прослеживаются (2—3)-летние циклы. Они характерны для обоих фенотипов старших возрастных генераций, как и нерегулярность появления выемчатолистного фенотипа в молодых генерациях по сравнению с более ровными этими параметрами в семье у ценоареала популяции. Более разнообразная цикличность второй семьи вопреки меньшей ее гетерогенности как изолированной объясняется более напряженными фитоценотическими и физическими условиями на нижнем пределе пихты.

Анализ диаграмм распределения состава фенотипов по возрастным группам и классам плотности (см. рис. 4, 5) показывает различие этих семей. Разнородность численности, особенно выемчатолистных, в менее изолированной семье (1) в пределах классов плотности больше по сравнению со второй семьей, а также собственной общей совокупностью фенотипов без разделения на классы. В более изолированной (2), напротив, в классах плотности состав более выровнен. Это отражает пространственную структуру каждой из семей: в первой она более адаптирована к среде, т. е. в одном и том же классе плотности находится больше генераций разных возрастов, чем во второй. Во второй семье, отличающейся более выраженной цикличностью в возрастной структуре, в пределах классов плотности наблюдается сглаженность циклов. Это подтверждает большую напряженность условий существования и более рациональное использование среды в ходе поселения семьи в смешанношироколиственном колхидском фитоценозе.

В популяциях наблюдается изменение концентрации фенотипов от старших к молодым возрастным группам в зависимости от доминанта в основном ярусе (пихта или бук). Так, при доминировании пихты в фитоценозах обеих провинций от среднегорья до субальп (рис. 6) в младших генерациях преобладает выемчатолистный фенотип, в старших доля цельнолистного фенотипа невысока, интенсивность отбора слабее, чем при доминировании бука (средняя частота цельнолистного фенотипа — 15%, максимальная достигает 60%).

В фитоценозах при доминировании восточного бука (см. рис. 6) заметно выше частота цельнолистного фенотипа в старших генерациях, т. е. отбор цельнолистного фенотипа интенсивнее



и классам плотности в молодых генерациях популяций пихты $Puc.\ 2.$ Соотношение фенотипов по возрастным группам при ее доминировании в фитоценозах

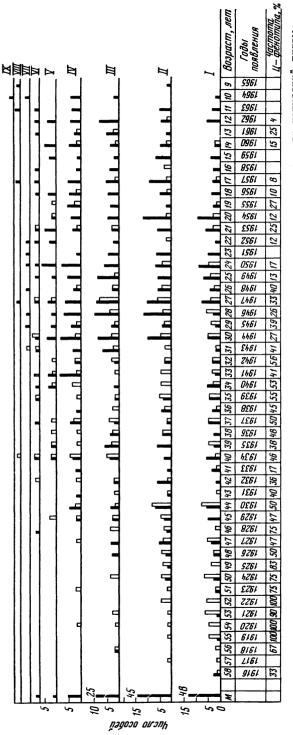
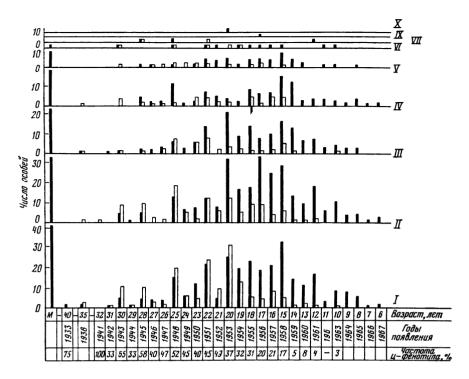


Рис. 3. Соотношение фенотипов по возрастным группам и классам плотности в молодых генерациях популяций пихты при доминировании бука в фитоценозах

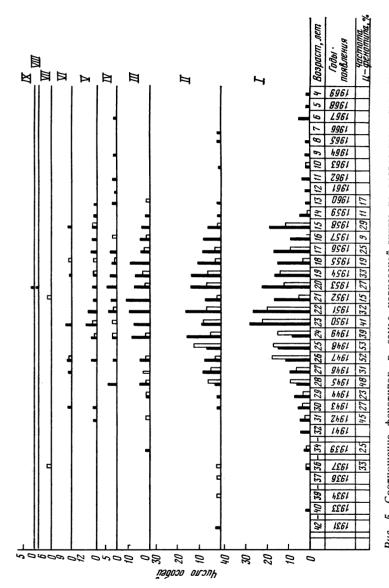


Puc. 4. Соотношение фенотипов по возрастным группам и классам плотности в изолированной семье кавказской пихты (п. 4)

Фенотипы: 1 - Ц; 2 - В; $M - \text{мертвые особи$

(средняя частота его — 40%, максимальная достигает 90%). Одна из причин этого — появление значительной доли выемчатолистных особей от старых материнских деревьев, которые доминируют в этих сообществах. Фактором, способствующим повышению концентрации особей в буковых ценозах, является лучшая их выживаемость там, выемчатолистный фенотип «мирится» с относительно жесткими условиями (пониженная освещенность и повышенная конкуренция с материнским пологом за элементы питания и влагу) при доминировании пихты. Этот фенотип успешно выживает даже под пологом цельнолистных особей подроста в семьях и популяциях.

Рассмотрение вопросов возобновления пихты кавказской с учетом фенотипического состава ее подроста приводит к экологоэволюционным заключениям, этим самым классическая проблема возобновления при таком подходе приобретает характер общебиологической (биогеоценологической) проблемы — выявление генотипического богатства популяций и биогеоценозов на
ранних этапах формирования поколений доминантов, оценка пре-



Puc.~5.~ Соотношение фенотипов в семье кавказской пихты по возрастным группам и классам плотности вблизи ареала популяции (п. N_2 19)

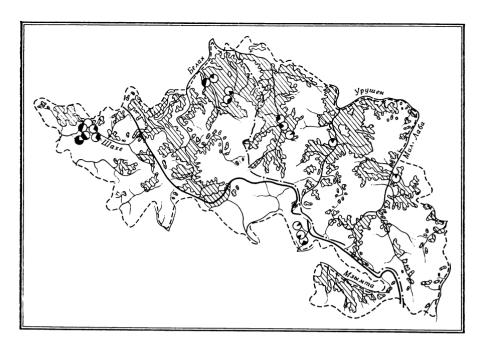


Рис. 6. Распределение соотношений фенотипов пихты в Кавказском заповеднике

Черный цвет в круге — цельнолистный фенотип, белый — выемчатолистный, штриховка — ценоареал пихты, штрих-пунктир — граница между буково-пихтовыми (к западу) и пихтовыми лесами, пунктир — Главный Кавказский хребет

образования их генотипической структуры в ходе развития ценозов. Сохранение естественного процесса эволюции популяций при современном антропогенном воздействии на биоценозы приобретает особую остроту.

ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ ЛЕСА

Синтез динамических и эколого-эволюционных аспектов развития леса существенно расширяет и углубляет представление о фитоценозе как о ведущем компоненте лесного биогеоценоза, который, в свою очередь, признается этапом исторического развития биогеоценотического покрова. Обусловливается это положение прежде всего тем, что обмен генетической информации между индивидами в ценозе (в группе ценопопуляций одного вида) происходит на большем протяжении его, нежели размеры фитогенных полей особей. Иллюстрацией и доказательством существенности вклада популяционно-биологических данных в углубление концепции фитоценологии и понятия фитоценоза являются приводимые данные о семьях как ценотических и попу-

ляционно-биологических образованиях, а также принятие во внимание того факта, что и семья, и любая местная (или конкретная) популяция, по существу, выступают в роли прообраза фитоценоза. Об этом же свидетельствуют материалы о фенотипическом составе семей и популяций: фенотип «Ц» выполняет роль доминанта, а фенотип «В» — подчиненного яруса. Кроме того, сходность роли одноименных фенотипов в популяции и семье, а также соизмеримость изменчивости многих морфологических показателей у них подтверждают этот вывод. Фенотипическое богатство семей соизмеримо с таковыми популяций, выборки из которых взяты и анализированы из разных ступеней лесного и субальпийского поясов. Численность, состояние, возрастная и пространственная структуры семей кавказской пихты позволяют рассчитывать на смену эдификатора фитоценоза (и даже растительной формации). Семьи играют существенную роль в экспансии популяции за пределы современного ценоареала, в восстановлении ее исходных позиций, а также, что особенно важно, в возможном изменении хода развития растительности не только в сторону смены эдификатора и доминанта, но даже и формации: широколиственного колхидского леса на смешанный пихтово-широколиственный.

Наряду с семейными характерны значительные популяционные синузии кавказской пихты на южных склонах г. Хуко, отрогов г. Фишт, хр. Псехоко, г. Аишха и на других участках Южного макросклона Главного Кавказского хребта, что свидетельствует о современном расширении ареала пихты в нижних ступенях лесного пояса посредством поселения семей. Это же наблюдается и в Кубанской провинции. Следует подчеркнуть, что именно семьи — однородные биоструктуры — участвуют в расселении популяции и вида, «завоевывая» пространство. В свою очередь, семья пихты, попав в обстановку отсутствия влияния материнского полога в сообществе сопутствующих видов, реализует возможности достижения определенной численности потомства и проявления его изменчивости. Попадая в иные условия развития (размножение, расселение и выживаемость), где проявляет себя отбор, семьи характеризуют не общую совокупность потомства популяции, а специфические изолированные элементы ее. Эти и другие факты приводят к заключению, что мы имеем дело со сложным процессом, в котором тесно связаны и взаимообусловлены явления микроэволюции и элементы развития леса в классическом представлении.

С одной стороны, процесс развития леса благодаря расселению вида семьями и популяциями и преобразованию при этом структуры выступает как фактор микроэволюции. С другой — микроэволюционные преобразования, вытекающие из сущности популяционной формы существования вида и семейно-структурных изменений как частного проявления ее, включая и отбор наиболее приспособленных фенотипов, выступают в качестве важнейшего фактора развития леса.

Оценка направления и интенсивности естественного отбора в развивающемся фитоценозе — комплексная проблема. Один из путей элементаризации ее — поиск простых звеньев микроэволюции, к которым принадлежат изменения фенотипического состава семей.

В связи с этим целесообразно остановиться на основных эволюционных аспектах развития леса, понимая под ними моменты микроэволюции, связанные с этапами в его динамике. Выделяются следующие аспекты. Результаты изучения отдельных из них приведены выше, результаты других излагаются далее.

- 1. Эффекты выхода семей за пределы современного ареала вида и популяции, расширение пределов экологической ниши в другой ступени лесного пояса (широколиственного леса), образование в связи с этим других формаций (пихтово-широколиственных), обогащение в целом популяции за счет новых поселений семей разной экологической пространственно-возрастной и фенотипической структуры.
- 2. Преобразование фенотипической структуры при расселении ее за пределы исходного биогеоценоза, т. е. в ходе межбиогеоценозной миграции первого поколения основателя семьи. Новые ценозы, принимая в свой состав долю иммигранта, выступают в роли фактора изменения ее структуры соответственно специфике новой экологической обстановки.

Сходные явления, но как бы в негативном изображении, происходят, когда иммигранты другого вида нарушают установившуюся ценотическую структуру популяции, в частности производят существенные изменения в пространственной структуре, создавая перфорации в ее полигоне, что приводит к изменению пространственной и половой структур и способствует увеличению изоляции между особями и ценоячейками. Это обнаружено во взаимоотношениях ягодного тиса и восточного бука в хостинских популяциях.

- 3. На разных этапах возрастных и восстановительных смен происходят изменения в динамике численности доминантов и содоминантов «популяционные волны». Это ведет к преобразованию фенотипического состава как результату дифференциальной выживаемости и различной направленности отбора.
- 4. Дифференциальная выживаемость, обусловленная спецификой фенотипов и положением их в структурных образованиях, т. е. в связи с различными фитогенными полями и эффектами групповых поселений «эффект группы». Этот аспект подтверждается данными по истинной динамике изменения числа ценоячеек особей разных видов эдификаторов (бука и пихты), а также и по преобладанию формирования разновидовых, разнофенотипических и разнополовых (у тиса) ценоячеек по сравнению с однородными. Взаимодействие комплекса названных микроэволюционных факторов лесообразовательного процесса приводит к заключению о неизбежности закономерного формирования специфичной феногеографии в популяционной структуре основ-

ных эдификаторов леса. Эта особенность связана с соотношением фенотипов в фитоценозах на разных высотных ступенях лесного и субальпийского поясов.

Методологические принципы оценки микроэволюции, которые соответствуют логике действия эволюционных факторов развития леса, могут быть применены для выявления, оценки и сохранения богатства генофонда (по фенофонду), а также для мониторинга микроэволюционного процесса.

Известными случаями выхода семей основных лесообразователей за пределы исходных биоценотических и биологических структур обнаруживается существенный эффект как в фитоценотическом, так и в эколого-популяционном аспекте (табл. 1). Семьи — выходцы из одной популяции кавказской пихты — различаются по величине ареала, объему, пространственно-возрастной и фенотипической структурам. Это исходное обстоятельство чрезвычайно важно для последующего протекания микроэволюционных процессов: в этих семьях срабатывает «принцип основателя», но, несомненно, что в каждой семье развиваются процессы по-своему. Не менее важным является то, что семьи существенно различаются по размеру миграции от биоценозов до формации и даже ступени лесного пояса, от пределов популяции и почти за пределы современного ареала вида. Фитоценотический эффект этих миграций — в смене ассоциаций и даже формаций. Эколого-эволюционный эффект соответственно различному размаху миграций выражается от расширения ареала популяции, экологической ниши и репродукции близкородственных генотипов, включая и повышение уровня гомозиготности, до обогащения экологической (пространственно-возрастной и фенотипической) структуры.

По другим видам семейства Pinaceae (восточной ели и сосны крючковатой) и некоторыми видами семейства Fagaceae число примеров не позволяет сделать аналогичные сравнения, но сами они по сравнению с пихтой свидетельствуют о неменьшем фитоценологическом и эколого-эволюционном эффектах выхода семей при известных для них амплитудах, в общем превышающих размеры биогеоценоза. Поскольку все рассмотренные виды, кроме ели восточной и сосны крючковатой, обладают малой парусностью семян, можно ожидать, что эффекты выхода семей у видов с большей парусностью будут значительно больше.

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ПИХТЫ КАВКАЗСКОЙ В ХОДЕ ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА

Популяция — элементарная эволюирующая хорогенетическая единица и ключевое звено популяционно-видового (филогенетического) ряда интеграции живых систем — закономерно входит в состав биогеоценоза и таким образом связана с биогеоценотическим рядом иерархии биокосных систем (биогеосистем).

Tabauya 1

Эффекты выхода семей за пределы биоэкологических структур

ſ					
Бид, семья, высота над уровнем моря,	Биологичес	Биологические структуры	Пределы переме-	Эффекты	кты
÷	преодолеваемые семьей	поселения семьи	расстояние, км превышение, м	динамические	эколого-популяционные и микроэволюционные
Пихта кавказская, семья вблизи ареала фпопуляции, 1000, (19)	Популяция, бгц, формация	Формация широколиственных лесов среднегорья; бгц—грабобукняк колхидский	0,75 100	Смена фитоценоза и формац. (широколиственной на пихтово- широколиственную)	Расширение экологи- ческой ниши (1), ре- продукция близкородст- венных фенотипов (2); усложнение экологи- ческой и генотипичес- кой структур популя- ции (3)
Пихта кавказская, семья изолированная, ф 600, (3A)	Популяция, бгц, формация, ступень лесного пояса	Формация широколист- венных лесов нижне- горья	2,0 500	То же	1-3
Пихта кавказская, семья изолированная, 650, (4)	То же	Формация широколиственных лесов нижнегорья; 4 бгц	2,0 450	*	1—3
Ель восточная, семья I изолированная, 1000 (Соснин, 1949)	Популяция, бги, формация	Формация буковых среднегодовых лесов; бгц—ельник овсяни- цевый	22,0	Смена фитоценоза и формации (буковой на еловую)	1—3
Ель восточная, изо- лированная, 900 (Сосиин, 1949)	То же	Формация среднегор- ных букняков; бгц— букняк колхидско- кустарниковый	44 ,5 700	Смена фитоценоза и формации (буковой на буково-еловую)	1—3
Сосна крючковатая, семья вблизи ареала, 2050, (5Б)	бги, формация	Формация: березово- сосновые субальпий- ско-разнотравные леса; бгц—сосняк субаль- пийско-высокотравный	0,5	Смена фитоценоза и формации (пихтово- сосновой на сосново- березовую)	1—3

Необходимость оценки преобразования структуры популяций возрастает в связи с ускорением темпов эволюции (зачастую в неблагоприятном для общества направлении) под влиянием антропогенной деятельности. С этим связаны задачи организации мониторинга микроэволюционных процессов. Иногда достаточно 200—300 лет, чтобы вызвать «взрыв» новых видов: так, например, возникли эндемичные виды на послелесных лугах антропогенного происхождения в предгорьях Северо-Западного Кавказа — люцерна серпообразная, эспарцет невооруженный (Синская, 1984).

Появление ядостойких форм насекомых и рост числа индустриальных меланистов свидетельствуют о мощности антропогенного фактора эволюции. Из 760 видов английских бабочек более 70 за последнее время сменили окраску на темную (Камшилов, 1974).

Для экосистем влажных тропических лесов характерен такой путь эволюции популяций. Даже если среда благоприятна и не имеет заметных тенденций к изменению, это не означает эволюционного застоя, существуют условия, когда одни организмы получают преимущество над другими. Стабилизирующий отбор выделяет фенотип — «оптимум» из фенотипов каждого поколения. Некоторые фенотипы могут проявить свойства лучше использовать общую среду сообщества. Поскольку изменения популяции одного вида создают новую среду для других, структура селективных сил находится в постоянном движении (Hesslop-Harrison, 1965).

Оценке генотипических преобразований структуры природных популяций целесообразно подчинить результаты эколого-по-пуляционных исследований. Это обусловливается одним из основных выводов популяционной экологии — изменение экологической структуры популяций, возрастного и фенотипического состава с неизбежностью закона влечет за собой изменение ее генетической структуры (Шварц, 1969, 1980).

Закономерности микроэволюционных преобразований популяций на особо охраняемых природных территориях, в особенности в биосферных заповедниках, в сравнении со смежными антропогенными ландшафтами должны быть, на наш взгляд, в основе теории организации этих территорий и организации мониторинга микроэволюции. Теоретические построения, предложенные Н. Ф. Реймерсом, базируются в основном на учете сукцессионных изменений экосистем и нацелены прямо на учет эволюционных процессов, связанных с сукцессиями (Реймерс, Штильмарк, 1978). Результаты поиска путей оценки эволюции природных популяций, определения «нулевых точек» отсчета их эволюционных преобразований изложены в следующих разделах.

В сопряженной части ареалов кавказской пихты и восточного бука лесообразовательный процесс характеризуется этапами различного сочетания этих видов в сообществах одного и того же типа леса (в смысле школы Б. А. Ивашкевича — Б. П. Колесни-

кова): от доминирования пихты до доминирования бука, иллюстрируя этим самым своеобразные естественноисторические пространственные и временные континуумы.

Типологический состав пихтово-буковых лесов определяется лесорастительными условиями и современными биоценотическими позициями видов. Оценка преобразования структуры популяций важна именно в ходе динамики ценозов, поскольку она, в свою очередь, характеризуется колебанием численности популяций.

В последний период выполняются работы по классификации типов леса (Голгофская, 1972; Махатадзе, 1966), приближающиеся, по существу, к географо-генетическому направлению Б. П. Колесникова (1974).

Истоки географо-генетического направления лесной типологии находятся в докучаевском генетическом почвоведении и морозовском учении о лесе, оно возникло как результат исследования природы сложных многоформенных кедрово-широколиственных лесов Приморья (Уссурийской тайги). Этот принципиальный подход в лесной типологии рекомендован для сложных многовидовых колхидских лесов (Ярошенко, 1961), к которым очень близки флористически и фитоценотически соответствующие формации кубанских лесов.

В данном разделе подчеркнем лишь основные моменты природы рассматриваемых лесов (недостаточно еще освещенные в литературе), из которых логически вытекает неизбежность географо-генетического подхода в типологии и синтеза его с современным направлением изучения биологии и экологии популяций и популяционной структуры лесообразующих видов (Придня, 1976; Семериков, 1973). Независимо от направления лесной типологии некоторые моменты, специально фиксируемые географо-генетическими классификациями, можно найти почти во всех работах по лесной типологии. Близка, по сути, к нему, например, работа С. Я. Соколова (1936). В районе наших работ значительная часть лесопокрытой площади занимает пихтово-буковая формация. Территориальное соотношение ее с другими формациями принципиально показано в работе Л. Б. Махатадзе (1966, с. 36). Смешанные пихтово-буковые леса произрастают в западной, юго-западной частях региона, начиная от западной оконечности ее ареала, достигают линии, проходящей по восточному склону хр. Пшекиш и верховьям рек Туровой, Аспидной, Челепси, Безымянки и далее до оз. Кардывач (см. рис. 6). Таким образом, не менее половины ареала пихты — это смешанные пихтово-буковые леса, при этом смешанная формация характерна для всего Южного макросклона, т. е. для Колхидской ботанико-географической провинции, а также для значительной части Кубанской провинции, именно для бассейна р. Белой и западной части бассейна р. Киши. Собственно пихтовые леса (чистые пихтарники) выражены на восточных склонах Пшекиша, на левобережье рек Шиши (в устье ее), Аспидной и в бассейне р. Уруштена, в его среднем и нижнем течении. Пихтовые леса далее к востоку сменяются елово-пихтовыми и сосновопихтовыми лесами, генезис которых не получил еще расшифровки.

Динамику буково-пихтовых лесов определяют следующие моменты: сопряженность двух ценоареалов бука и пихты и сходность их важнейших биоэкологических свойств: например, высокая продолжительность их жизни (более 500 лет), теневыносливость, способность увеличивать прирост после длительного угнетения под пологом.

Анализ основных показателей наиболее роспространенных фитоценозов (табл. 2), отражающих собой этапы лесообразовательного процесса, показывает следующее. Современные лесные фитоценозы характеризуют определенные стадии развития трех указанных типов леса, в разной степени поддающихся прогнозу в отношении направления возрастных и восстановительных смен. Понимая несомненно различный характер стадий развития фитоценозов каждой из трех пар насаждений (типов леса), находим контрастные различия и в фенотипической структуре популяций в зависимости от стадии доминирования лесообразователя. Во всех типах леса на стадии доминирования бука в составе подроста увеличивается доля цельнолистного фенотипа по сравнению со стадией пихты, где преобладает выемчатолистный фенотип пихты. В феногеографическом аспекте (см. рис. 6) численность цельнолистного фенотипа заметно снижается по мере поднятия в субальпийский пояс по сравнению с нижележащими ступенями. Несколько выше она в колхидских, чем в кубанских, лесах. Соотношения краспедодромного и брохиодромного фенотипов бука в составе подроста изменяются в связи с доминированием лесообразователя в верхнем ярусе (см. табл. 2).

Принципы и методы фенетики популяций, развитые в основополагающих трудах Н. В. Тимофеева-Ресовского и его школы, имеют важное значение для решения ряда современных задач изучения динамики структуры и эволюции лесных популяций, протекающей в тесной связи с развитием лесных фитоценозов.

В качестве фенов древних растений, надежных и доступных для определения фенотипов, особая роль принадлежит филогенетическим качественным альтернативным признакам, проявляющимся в онтогенезе дискретно и имеющим дифференцирующее значение в современной таксономии и палеоботанике. Среди фенов древнетретичных реликтовых лесообразователей выделяются у кавказской пихты цельность и выемчатость хвои, у восточного бука — краспедодромность и брохиодромность листа, пластинчатость и шиловидность придатков купул, лопастность и зубчатость околоцветников тычиночных цветков.

На основе предложенного метода оценки действия отбора по частоте фенотипов в серии возрастных генераций выявлены следующие эколого-эволюционные аспекты развития леса.

 Таблица
 2

 Основные показатели наиболее распространенных фитоценозов

			Pt	Древостой			Подрост	OCT	
Местоположение: высота над уровнем моря, экспозиция,	Фитоценоз	Состав,	Средние	ние		Запас		Числен-	Фенотипический
крутизна в град. (М пробных площадей)			высота,	диа- метр, см	число стволов на га	стволовой древесины, м³/га	Состав	ность, тыс. экз. на га	состав популяции
Пригребневая часть ровного склона; 1240; Ю-3;	Пихтарник колхид- ский	811, 120 (110—408)	31	32	780	672	П6	3,2	9BII(4BII 4BIII
70, (1D)		-	32	35	180	136	IBĸ	0,2	ועון ועון
Пологий террасовидный уступ крутого склона;	Букняк колхидский 9Б, (55-	95, 197 (55—370)	31	22	221	650	Пе	5,0	3,65Ш 2,45П 2,4КШ 1,6КП
1100, 10, 10, (20)		(40—110)	16	19	134	20	115	7,0	6B 4II
Надпойменная терраса р. Киши; 1200	Пихтарник овсяни- цевый	8П (70—400) 2Б (50—200)	23	39	53 4 230	1040 260	7Б к 3П	2,2 2,2	8B 2Ц 4,2БП 2,8БШ 1,8КП 1,2КШ
Надпойменная терраса р. М. Лабы; 1100, Ю-3;	Букняк овсянице- вый	65, 161 (40—270)	31	45	212	097	5Қл. о ІҚл. п 35	6,8 8,0 0	4,2БШ 1,8БП 2,8КШ 1,2КП
(44)		711,	33	49	105	270	1Грш ед. П	4,4	6B 4U
Пологий уступ, 1700,		8H, 261	36	26	215	068	П6	2,3	9В Щ
IO, 910, (III)	но-папорогнимовым	25, 158 (47—240)	23	32	216	160	119	6,0	4KII 4KIII 1BII 1BIII
Пологий уступ, 1500,	Букняк кислично-	85, 157	24	34	253	510	Ш9	1,8	5,6KШ 1,4KП
10.15, 0—10, (2.1)		2Кл. в. 80 ед. П 150	23	28	158	100	35	8,0	7B 3II

Исходная экологическая структура популяций и различная селективная ценность фенотипов ведут к отбору цельнолистного фенотипа.

Выход семей за пределы исходных биоценозов ведет к эволюционным преобразованиям их состава и к сукцессионным эффектам, достигающим уровня смены формаций и типа растительности.

В буково-пихтовой формации фенотипический состав пихты связан с этапами развития, отражаемыми лесными фитоценозами. На стадии доминирования в древостое бука доля цельно-листного фенотипа пихты в подросте существенно больше, чем на пихтовой стадии.

Фенотипический состав популяций бука связан с высотной поясностью. В обеих провинциях с повышением от нижнегорья лесного пояса до субальпики состав фенотипов изменяется — от доминирования брохиодромного до доминирования краспедодромного фенотипа, чередование эдификаторов формации не нарушает этой закономерности; увеличивается участие других фенов, свойственных европейскому буку (шиловидных прилистников купул и лопастных околоцветников тычиночных цветков) и соответственно уменьшается доля признаков восточного бука, что соответствует поведению их в других горных странах и соотношению ареалов двух родственных видов.

В переходной зоне Колхидской и Кубанской провинций соотношение фенотипов бука свидетельствует о связях популяций по обе стороны Главного Кавказского хребта и возможности обмена их.

ЛИТЕРАТУРА

- Астауров Б. Л. К итогам моей научной деятельности в области генетики// Историко-биологические исследования. М.: Наука, 1978. Вып. 6. С. 116—161
- Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 360 с.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости// Докл. III Всерос. селекционному съезду. Саратов, 1920. С. 16.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости// Классики советской генетики, 1920—1940. М.: Наука, 1968. С. 9—50.
- Голгофская К. Ю. Опыт составления типологической классификации лесной растительности Кавказского заповедника//Проблемы типологии и классификации лесов. Свердловск, 1972. С. 167—176.
- Еськин Б. И. О биохронотопах и хронологических культурах древесных пород//Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии: Тез. докл. совещ. М.: Наука, 1973. Вып. 1. С. 129—137.
- Иогансен В. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности. М.; Л.: Гос. изд-во колх. и совх. лит., 1933. 410 с.
- *Камшилов М. М.* Преобразование информации в ходе эволюции. М.: Знание, 1974. 64 с.
- Колесников Б. П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи//Лесоведение. 1974. Т. 2. С. 3—20.
- Лютиков К. М. Генетический анализ в отношении медленноплодящихся животных//Тр. IV Всесоюз. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Киев, 1931. С. 142—145.
- 1931. С. 142—145. *Махатадзе Л. Б.* Темнохвойные леса Кавказа. М.: Лесн. пром-сть. 1966. 168 с. *Медников Б. М.* Дарвинизм в XX веке. М.: Сов. Россия, 1975. 224 с.

- $Mедников \ Б. \ M.$ Закон гомологической изменчивости. М.: Знание, 1980. 64 с. $Mеттлер \ J. \ E.$, $\Gamma реге \ T. \ \Gamma$. Генетика популяций и эволюций. М.: Мир, 1972. 321 с.
- Павлов Б. К. Изменчивость фенотипической структуры популяций белок Восточной Сибири//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 10, вып. 3.
- Правдин Л. Ф. Лесная генетика и селекция в СССР//Лесоведение. 1977. № 5. С. 27—36
- Придня М. В. О генотипической структуре семей и популяций кавказской пихты в Кавказском заповеднике//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 4. С. 105—116.
- Придня М. В. Связь популяций древесных растений с лесными биогеоценозами и лесообразовательный процесс//Экология. 1976. № 4. С. 38—44.
- Реймерс Н. Ф., Штильмарк Ф. Р. Особо охраняемые природные территории. М.: Мысль, 1978. 295 с.
- Северцов А. С. О некоторых подходах к изучению естественного отбора//Физиологическая и популяционная экология животных: Межвуз. науч. сб. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1980. Вып. 6(8). С. 5—13.
- Семериков Л. Ф. О генетико-популяционном аспекте лесной типологии//Экология. 1973. № 5. С. 22—26.
- Синнот Э., Денн Л. Курс генетики: Теория задачи. М., Л.: Госмедиздат, 1931. 360 с.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948. 527 с.
- Соснин Л. И. Восточная ель в Кавказском заповеднике//Охрана природы. 1949. № 7. С. 123—129.
- *Тимофеев-Ресовский Н. В.* О фенотипическом проявлении генотипа//Журн. эксперим. биологии. Сер. А. І. 1930. С. 65—72.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции М.: Наука, 1969. 407 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов В. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 227 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969. 171 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР; Вып. 65).
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд., перераб. и доп. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Havka, 1966, 364 с.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 132 с.
- Ярошенко П. Д. Геоботаника: Основные понятия, направления и методы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 474 с.
- Hesslop-Harrison J. W. Forty years of genecology//Adv. Ecol. Res. 1965. Vol. 2. P. 159-240.
- Lerner I. M. The genetic basis of selection. N. Y.: Willey, 1958. 377 p.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. Studies on the phenotipic manifestation of hereditary factors. I. The gene vatiation radius incompletus in Drosophila funebris// Genetics. 1927. Vol. 12. P. 128—167.