ISSN 0367—0597

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

1

ЯНВАРЬ—ФЕВРАЛЬ

1983

Издательство «Наука»

УДК 575.17

ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ГЕТЕРОГЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ: КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ

Н В. Глотов

Оценка генетической гетерогенности природных популяций по количественным признакам предлагается с целью характеристики генетического потенциала различных популяций в пределах всего ареала вида, нахождения популяций, обладающих наибольшим эколого-генетическим разнообразием. Рассмотрены два возможных подхода: 1) вычленение из общей фенотипической изменчивости паратипической компоненты, оцениваемой по повторным измерениям значений признака на метамерных органах одной особи и 2) посемейный (клоновый и т. п.) анализ в экспресс-тесте на экологически контрастных, экстремальных фонах.

Понятие генетической гетерогенности природных популяций было сформулировано С. С. Четвериковым (1926); эта работа положила начало экспериментальной популяционной генетике (Глотов, 1981). О генетической гетерогенности популяций говорят всякий раз, когда в популяции обнаруживают по одному или нескольким локусам две или более аллелей; то же касается структуры и числа хромосом. С. С. Четвериковым предсказано и вся совокупность данных современной популяционной генетики убедительно свидетельствует о том, что природные популяции любого вида генетически гетерогенны по любым признакам и свойствам. По образному выражению Н. В. Тимофеева-Ресовского, в природных популяциях обнаруживают любые мутации, какие только ищут.

Возможна оценка генетической гетерогенности популяций путем изучения качественных морфологических признаков, летальных эффектов и пониженной жизнеспособности, биохимического полиморфизма (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Левонтин, 1978; Dobzhansky, 1970; Nei, 1975). Каждый метод имеет свои достоинства и специфику, ограничивающую область его применения.

В связи с проблемами сохранения и рационального использования природной среды возникает задача оценки генетического потенциала различных популяций в пределах всего ареала вида, нахождения популяций, обладающих наибольшим генетическим разнообразием, наибольшей приспособленностью к среде обитания, изменяющейся в пространстве и во времени. Для решения этой задачи представляется перспективным исследование генетической гетерогенности природных популяций по количественным признакам, идейно основанное на биометрической генетике (Рокицкий, 1974; Mather, Jinks, 1971). Биометрическая генетика располагает множеством довольно хорошо разработанных схем генетического анализа. Основное ограничение применимости этих методов к задаче тестирования природных популяций заключается в том, что эта задача требует анализа массового материала. Поэтому, по крайней мере на первых этапах исследования, до выделения небольшого числа явно перспективных популяций, приходится отказываться от большинства относительно трудоемких методов, связанных прежде всего с постановкой скрещиваний.

С нашей точки зрения, для оценки генетической гетерогенности природных популяций по количественным признакам наибольший интерес представляют два подхода: 1) вычленение из общей фенотипической изменчивости паратипической компоненты, оцениваемой по повторным измерениям значений признака на метамерных органах одной особи и 2) посемейный (клоновый и т. п.) анализ в экспресс-тесте на экологически контрастных, экстремальных фонах (Глотов, 1979).

УЧЕТ МЕТАМЕРНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Непременным условием вычленения генотипической компоненты изменчивости при изучении количественного признака является измерение значений признака у особей, характер родственных связей между которыми известен (сибы, полусибы, родители-потомки и т. д.). При этом предполагается, что все особи проходили развитие в одинаковых условиях внешней среды.

Изучение метамерной изменчивости по существу является частным случаем этого подхода. Когда речь идет о метамерной изменчивости, имеют в виду части или органы одной особи, многократно (по крайней мере, дважды) повторенные. Различия между регистрируемыми на метамерах значениями какого-то признака определяются нормой реакции одного генотипа на микрофлуктуации среды обитания, случайную изменчивость («шумы») при повторной реализации одним и тем же генотипом метамерных структур. Такую изменчивость в пределах одного генотипа удобно условно обозначить как паратипическую (хотя она, конечно, зависит от генотипа, отражая его норму реакции).

Пусть, например, в природной популяции какого-то вида древесных изучается признак «длина листа». При этом с k деревьев собирается по n листьев. Выборка в целом, состоящая из $k \cdot n$ листьев, характеризует общую фенотипическую изменчивость в популяции по данному признаку. Выбирая в качестве меры изменчивости дисперсию, можно разложить, проводя иерархический дисперсионный анализ (Шеффе, 1963; Ahrens, 1967), общую дисперсию σ^2 на два компонента — дисперсию признака между разными деревьями σ_b^2 и дисперсию внутри кроны дерева σ_w^2 $\sigma^2 = \sigma_b^2 + \sigma_w^2$. Поскольку разные деревья в популяции находятся в разных условиях среды, компонента σ_b^2 отражает суммарно различия и генотипические, и экологические. Так как описанная процедура исключает из общей изменчивости паратипическую компоненту, различия между разными популяциями по σ_b^2 будут выступать более четко.

Специальный интерес представляет изучение σ_w^2 для разных деревьев: статистический анализ будет обнаруживать особей, обладающих минимальной и очень большой метамерной изменчивостью. Такого рода подход оказался, например, очень эффективным при изучении признаков листьев и плодов кавказских дубов (Глотов и др., 1975; Глотов, Семериков, 1978; Семериков, Глотов, 1979, 1980) и ряда видов растений Дагестана (Магомедмирзаев, ред., 1975, 1977, 1978, 1981).

Необходимость изучения изменчивости на разных уровнях (внутри кроны, в разные годы и т. п.) подчеркивает С. А. Мамаев (1972), использующий для этой цели коэффициент вариации. Сравнение коэффициентов вариации для разных популяций грубо совпадает с анализом

$$\sigma_b^2 = \frac{1}{k-1} \sum_{i=1}^{k} (x_{i.} - x_{..})^2 - \frac{1}{n} \sigma_w^2,$$

где $x_{i.}$ — среднее значение признака для i-го дерева, $x_{..}$ — популяционное среднее. Первый член в правой части есть дисперсия между деревьями σ_m^2, оцениваемая по средним для каждого дерева. Таким образом, при рассмотрении коэффициентов вариации используется дисперсия σ_m^2, которая несколько больше σ_b^2. Если число измерений n с каждого дерева достаточно велико (скажем, $n \sim 10$), то эта разница значения практически не имеет. Этот подход, однако, не лишен другого недостатка. Изменчивость на разных уровнях изучается раздельно, в нашей же постановке одновременно учитываются все ее компоненты. Нельзя согласиться с возражением, что, собирая с каждого дерева 5—10 листьев, невозмож-

но оценить внутрикронную изменчивость. Даже если n мало и для оценки внутрикронной дисперсии имеется $(n-1)$ степеней свободы, то для совокупности k деревьев мы оцениваем эту дисперсию по k $(n-1)$ числу степеней свободы. Например, если $n=5$, а $k=30$, то $30 \cdot 4=120$! Кроме того, можно детально исследовать 30 полученных дисперсий, проанализировав их распределение.

Осложнением при учете метамерной изменчивости могут быть онтогенетические различия между метамерными органами. Если, например, с дерева дуба берется побег с пятью листьями, то листья, упорядоченные по длине побега, закономерно отличаются друг от друга: первый очень изменчив: второй, как правило, имеет максимальную длину; третий и четвертый обычно примерно одинаковы; пятый самый маленький и очень изменчив. В этой ситуации изменчивость внутри кроны, измеренная по пяти листьям одного побега, будет очень велика. Целесообразно брать определенный лист с побега, например третий, и собирать пять «третьих» листьев с разных побегов. Более того, естественно собирать полностью развившиеся, «нормальные» побеги из определенной части кроны, скажем, из нижней трети кроны с южной стороны (Красильников, 1962).

Однако нередко избавиться от онтогенетических различий метамеров практически не представляется возможным, особенно когда речь идет о метамерной изменчивости у животных. Здесь возможны два варианта: 1) учитывается вид зависимости между значениями признака у последовательных метамеров, известный из некоторых теоретических соображений; 2) используется эмпирическая функция систематических изменений признака на последовательных метамерах, вычисляемая как среднее по всему материалу. Апробация последнего варианта особенно интересна; этот подход в случае удачи может быть распространен и на разные признаки неметамерных органов.

Обычно дисперсия между особями используется не прямо, но в виде отношения к общей дисперсии: σ_b^2/σ^2. Этот показатель в схеме дисперсионного анализа называют коэффициентом внутриклассовой корреляции, а в биологических исследованиях часто обозначают как коэффициент повторяемости. Коэффициенты повторяемости имеют довольно большую выборочную ошибку. Поэтому оценивать их или сравнивать следует обязательно с применением статистических процедур (Животовский, 1979).

До сих пор речь шла об одном количественном признаке. Однако, как правило, исследователя интересует одновременно несколько признаков. Очень редко они оказываются независимыми, последовательно же рассматривать коэффициенты повторяемости скоррелированных признаков довольно трудно: не ясно, не определяется ли наблюдаемая тенденция для второго признака просто его корреляцией с первым. Эта трудная задача решена недавно Л. А. Животовским (1980), предложившим понятия обобщенной дисперсии и обобщенного коэффициента внутриклассовой корреляции. Автор продемонстрировал примеры замечательных свойств этой метрики для сравнения близких видов, на очереди — систематические межпопуляционные сравнения. Такой подход представляется перспективным исходя из следующих соображений. Количественный признак в популяции, как правило, детерминируется полигенно. Пусть общее число локусов у данного вида N, первый признак определяется N_1 генами, второй — N_2 и т. д. Если гены, как это часто бывает, имеют плейотропные эффекты, то из N_1 и N_2 генов многие будут общими, и изучение пары признаков отнюдь не охватывает изменчивости по (N_1+N_2) генам. Если мы умеем учитывать корреляции между признаками, то есть надежда, наращивая число признаков из разных систем организма, довольно полно охарактеризовать множество N, т. е. представить функционирование генотипа как целостной системы.

Несмотря на то, что исследователи широко пользуются коэффициентами повторяемости для суммарной эколого-генетической характеристики популяций, остается невыясненным целый ряд методических вопросов. Прежде всего необходимо оценить, насколько устойчив этот показатель не только в смысле статистическом, но прежде всего в реальных природных популяциях: в повторных сборах материала в одной и той же популяции в разные годы, в пределах одной популяции у систематически близких видов, различающихся по биологии размножения, и т. п.

Хорошо известно, насколько расширились наши представления о внутривидовой изменчивости в результате эколого-географических исследований растений и животных. Можно не сомневаться, что использование процедуры разложения дисперсии на компоненты позволит сделать важный шаг в изучении популяционной структуры видов. Однако, как отмечалось выше, эта процедура достаточно груба, она дает лишь сумму эколого-генетической изменчивости. Более совершенный подход описывается в следующем разделе.

ЭКСПРЕСС-ТЕСТ НА ЭКОЛОГИЧЕСКИ КОНТРАСТНЫХ ФОНАХ

Поскольку в природе разные особи находятся в разных условиях среды, аккуратное вычленение генотипической компоненты изменчивости требует как минимум получения потомства от разных особей и выращивания его в одинаковых условиях среды. Простейшее решение здесь, не требующее постановки скрещиваний, заключается в проведении посемейного анализа: например, проводится сбор семян с отдельных материнских растений, и все семена от разных растений из природы высеваются в одинаковых условиях; или от отдельных самок, отловленных в природе, получают по несколько потомков, и потомки от всех самок выращиваются в одинаковых условиях. Количественный признак при этом измеряется у потомков, о которых мы точно знаем, происходят ли они от одной или разных матерей. Особенности биологии изучаемых видов могут приводить и к другим схемам. У некоторых видов диких растений, например, технически трудно добиться в контролируемых условиях проращивания семян, но проще осуществить клонирование побегов, корневищ и т. д. У других видов, возможно, технически проще и точнее осуществить культуру почек и т. п. Таким образом, сравнение изменчивости родственных и неродственных особей представляет собой первое требование для оценки генотипической компоненты изменчивости в любой популяции.

Однако даже если семена собраны посемейно и высеяны в строго контролируемых одинаковых экологических условиях, это еще не означает, что наблюдаемые различия между выращиваемыми растениями обусловлены только генотипом. Если, например, два материнских растения находились в предельно контрастных условиях среды — «хороших» и «плохих», то их потомки, выращиваемые в одних и тех же условиях, часто будут различаться между собой. У однолетних растений такие экологические последействия, вероятно, могут сказываться даже на самых поздних стадиях онтогенеза, вплоть до формирования потомками семян. У многолетних эти эффекты со временем будут, по-видимому, сглаживаться. Лесоводам, например, известно, что для снятия экологических последействий у ряда древесных растений требуется 10—15 лет. Это создает трудности не только потому, что период времени до получения результатов оказывается слишком длительным; на протяжении многих лет чрезвычайно трудно выдержать «одинаковость» условий среды для всех деревьев. Следовательно, второе требование, возникающее при вычленении генотипической компоненты изменчивости, заключается в необходимости снятия эффекта экологического последействия.

Третье требование определяется общими генетическими представлениями. Поскольку в основе современного генетического мышления лежит представление о норме реакции генотипа, можно предположить (и это предположение требует специального анализа), что наблюдаемая в природных популяциях изменчивость обусловлена не только чисто генотипическими или чисто экологическими эффектами, но в значительной мере взаимодействиями генотип — среда. Поэтому тестирование природных ресурсов желательно проводить таким образом, чтобы можно было оценить, хотя бы грубо, взаимодействия генотип — среда и сравнить эти эффекты с чисто генотипическими эффектами.

Сформулированным выше требованиям удовлетворяет следующая экспериментальная схема. С некоторого числа растений, представительно характеризующего популяцию, посемейно собирается достаточно большое число семян с каждого растения. Семена с каждого растения делятся на несколько групп *A*, *B*, *C*... Каждая группа от всех материнских растений выращивается в определенных условиях среды. При этом варианты *A*, *B*, *C*... отличаются друг от друга тем, что они являются экологически контрастными, в каком-то отношении экстремальными. С одной стороны, выбор экстремальных экологических фонов должен обеспечить снятие экологических последействий. Действительно, представляется естественным, что на различных жестких фонах, различия между которыми намного превосходят различия между материнскими растениями в популяции, экологические последействия будут стираться: воздействия, их вызывающие, имеют другой, меньший порядок в сравнении с воздействиями, которые испытывают тестируемые растения.

С другой стороны, если потомки материнского растения из популяции тестируются на нескольких разных экологических фонах, одних и тех же для каждого материнского растения, то мы оказываемся в условиях схемы двухфакторного дисперсионного анализа с полной классификацией. Это — смешанная модель. Один фактор — материнские растения 1, 2, ... — случайный; растения отбирались из популяции случайно и представляют лишь часть популяции. Другой фактор—экологические фоны *A*, *B*, *C*, ... — фиксированный; экологические условия выбираются произвольно из некоторых общих соображений. Поскольку число семян в каждой семье, на каждом фоне больше единицы, можно оценить не только эффект семей, эффект экологических фонов, но и эффект взаимодействия семья — фон.

Анализ будет более прост и надежен, если исследователь добьется равномерности комплекса, то есть в каждой ячейке двухфакторной схемы будет одинаковое число наблюдений (Хикс, 1967).

Если экологические последействия могут быть сняты на самых ранних стадиях онтогенеза, то уже в это время возможна и регистрация каких-то количественных признаков. В этом случае продолжительность эксперимента может быть ограничена несколькими неделями или месяцами, т. е. мы имеем дело с экспресс-тестом.

Что имеется в виду под контрастными экологическими условиями? В качестве контрастных, экстремальных условий могут выступать как предельно переносимые видом, так и наиболее благоприятствующие: режимы температуры, освещенности, влажности, питания и т. п. Особый интерес должны представлять условия среды, специфичные для определенного вида или групп видов. Например, для близких видов сидячецветных дубов—скального (*Q. petraea*) и пушистого (*Q. pubescens*)—специфичным является явно избирательное произрастание пушистого дуба на карбонатных почвах (Семериков, Глотов, 1977). Поэтому экологическим контрастом для этих видов будет проращивание желудей на среде с отсутствием или избытком $CaCO_3$. Следует иметь в виду, что избираемые экстремальные условия очень часто будут иметь мало общего с реальными природными ситуациями, однако приведенный пример показы-

вает, каким должно быть в идеальном случае направление выбора этих условий, исходя из особенностей биологии вида.

Предлагаемый экспресс-тест характеризует норму реакции отдельных растений, а выборка в целом — распределение норм реакции генотипов в популяции.

Применение экспресс-теста на контрастных экологических фонах позволяет выявлять генетическую гетерогенность популяций по количественным признакам в экспериментах, продолжающихся несколько недель или месяцев. Другой вопрос, насколько эффективна экстраполяция полученных результатов на признаки взрослых особей. Именно по этим признакам, а среди них прежде всего по хозяйственно ценным, представляет интерес оценка генетического потенциала популяций. Это приводит к необходимости решения задачи о выборе в начальных стадиях онтогенеза таких признаков, которые наиболее полно отражали бы признаки взрослых особей, их приспособленность. Поэтому и признаки начальных стадий онтогенеза должны быть, как правило, признаками приспособленности.

Для оценки генетической гетерогенности популяций по количественным признакам посемейный анализ с последующим вычислением показателей наследуемости, а иногда и других популяционно-генетических параметров уже давно применяется в селекции животных и растений (Рокицкий, 1974). Также давно для оценки нормы реакции генотипа используются испытания в разных экологических условиях (Синская, 1948). Своеобразие предлагаемого нами экспресс-теста заключается в сочетании посемейного анализа с испытанием на контрастных экологических фонах; в тестировании особей в контролируемых, экспериментальных условиях; в использовании схемы дисперсионного анализа, позволяющей количественно оценивать эффекты факторов и взаимодействие генотип — среда для определенного признака; в использовании комплекса признаков по методу Л. А. Животовского с целью характеристики генотипа как целостной системы.

Рассмотренный экспресс-тест может найти применение и при решении других задач. Приведем два примера. При изучении полигенно обусловленных наследственных болезней человека идея экстремальных экологических фонов будет сводиться к тестам на функциональные нагрузки, применяемым также посемейно с необходимыми, разумеется, коррективами на пол, возраст и другие признаки членов семей. Распространенная в лесоведении методика отбора плюсовых деревьев в пасаждении может быть в значительной мере усовершенствована, если для черенков, семян избранного дерева проводить тестирование в экстремальных экологических условиях, отделяя генотипическую компоненту изменчивости от экологической.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из сказанного выше об анализе генетической гетерогенности природных популяций по количественным признакам, рассмотрим возможную последовательность решения задачи по оценке генетического потенциала популяций в пределах ареала вида.

Первый этап должен состоять в использовании данных литературы и опыта работы по характеристике экологии и распространенности вида; систематики, эволюции и естественной истории вида, включая сведения из палеонтологии; биологии вида, включая систему размножения и распространения особей; изменчивости различных количественных признаков. Примерами такого рода обзоров могут быть замечательные монографии Л. Ф. Правдина (1964, 1975). Итогом этого этапа работы будет выбор для исследования нескольких десятков, быть может, сотни популяций; методики сбора материала в пределах популя-

ции (выбор особей); методики отбора метамерных органов особи; количественных признаков, учитываемых как на метамерах, так и в экспресс-тесте; экстремальных экологических условий для экспресс-теста; методики проращивания семян, черенкования и т. п. в экспресс-тесте. Грамотное и тщательное проведение первого этапа исследований принципиально важно: оно определяет успех всей дальнейшей работы, это мост между многолетними итогами работы естествоиспытателей предыдущих поколений и современным подходом к решению проблемы.

На втором этапе проводится сбор материала и анализ метамерной изменчивости. На основании этого отбирается один-два десятка популяций, показавших максимальное эколого-генетическое разнообразие и перспективных в то же время с точки зрения естественной истории.

На третьем этапе проводится экспресс-тест, позволяющий отобрать несколько (до десятка) популяций, показавших выраженную генотипическую компоненту в изменчивости и интересных с точки зрения показателей эколого-генетических взаимодействий.

Последний, четвертый этап заключается в систематическом исследовании частной генетики избранных популяций, включая, возможно, экспресс-тест для каких-то комбинаций F_1 (внутри- и межпопуляционных), исследование качественных морфологических признаков, биохимического полиморфизма и т. п. Таким образом, изучение генетической гетерогенности природных популяций по количественным признакам представляет собой скрининг-процедуру, позволяющую более целенаправленно и экономно использовать современные трудоемкие, дорогостоящие и продолжительные по времени генетические и экологические методы.

С нашей точки зрения, только такого рода процедура, начинающаяся с рассмотрения вида на всем ареале и затем последовательно этап за этапом использующая вначале совсем грубые, затем все более совершенные методики, позволит получить объективное представление об изменчивости и потенциале вида и, как следствие, позволит действительно научно обоснованно решать возникающие при этом проблемы сохранения и рационального использования биологических природных ресурсов.

Ленинградский госуниверситет
имени А. А. Жданова

Поступила в редакцию
20 июля 1982 г.

ЛИТЕРАТУРА

Глотов Н. В. О генетической гетерогенности природных популяций растений по количественным признакам.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья: Тезисы докл. республ. совещания. Иркутск, 1979, с. 39—41.

Глотов Н. В. Очерк развития отечественной популяционной генетики.— В кн.: Исследования по генетике. Л.: Ленинградский ун-т, 1981, вып. 9, с. 85—105.

Глотов Н. В., Семериков Л. Ф. Изменчивость дуба черешчатого (*Q. robur* L.) в Дагестане.— В кн.: Проблемы эволюционной и популяционной генетики. Махачкала: Дагестанский филиал АН СССР, 1978, с. 78—85.

Глотов Н. В., Семериков Л. Ф., Верещагин А. В. Естественно-историческое и популяционное исследование скального дуба (*Q. petraea* Liebl.) на северо-западном Кавказе.—Журнал общ. биол., 1975, **36**, № 4, с. 537—554.

Животовский Л. А. Оценка коэффициента внутриклассовой корреляции.— Генетика, 1979, **15**, № 7, с. 1235—1242.

Животовский Л. А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков.— Журнал общ. биол., 1980, **41**, № 2, с. 177—191.

Красильников Д. И. Изменчивость дубов Западного Кавказа и ее значение в таксономии. Автореф. докт. дисс. Л.: БИН АН СССР, 1962, 40 с.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978, 351 с.

Магомедмирзаев М. М., ред. Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала: Дагестанский филиал АН СССР, 1975, 55 с.

Магомедмирзаев М. М., ред. Фенетика и генетика природных популяций растений. Махачкала: Дагестанский филиал АН СССР, 1977, 68 с.

Магомедмирзаев М. М., ред. Проблемы эволюционной и популяционной генетики. Махачкала: Дагестанский филиал АН СССР, 1978, 173 с.

Магомедмирзаев М. М., ред. Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана. Махачкала: Дагестанский филиал АН СССР, 1981, 134 с.
Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972, 284 с.
Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964, 191 с.
Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975, 198 с.
Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйшая школа, 1974, 448 с.
Семериков Л. Ф., Глотов Н. В. К эволюции робуроидных дубов.— В кн.: Геоботаника, экология и морфология растений на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 58—68.
Семериков Л. Ф., Глотов Н. В. Изменчивость дуба восточного (*Q. macranthera* Fisch et Mey) в Дагестане. — В кн.: Популяции растений. Л.: Ленинградский ун-т, 1979, с 179—189.
Семериков Л. Ф., Глотов Н. В. Изменчивость сидячецветных дубов в Дагестане.— Экология, 1980, № 4, с. 25—37.
Синская Е. Н. Динамика вида. М.—Л.: Сельхозгиз, 1948, 526 с.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973, 277 с.
Хикс Ч. Основные принципы планирования эксперимента. М.: Мир, 1967, 406 с.
Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Журн. эксперим. биол., 1926, сер. А, 2, № 1, с. 3—54; № 4, с. 237—240.
Шеффе Г. Дисперсионный анализ. М.: Физматгиз, 1963, 625 с.
Ahrens H. Varianzanalyse. Berlin: Akademie-Verlag, 1967, 198 S.
Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N.—Y.: Columbia Univ. Press., 1970, 505 p.
Mather K., Jinks J. L. Biometrical genetics. London: Chapman a. Hall, 1971, 366 p.
Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam: Holland Press, 1975, 278 p.