

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО  
ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР

Ленинградский ордена Ленина  
и ордена Трудового Красного Знамени  
государственный университет имени А.А.Жданова

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА

(К 100-летию со дня рождения Ю.А.Филипченко)

Межвузовский сборник

Ленинград 1982

Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Ленинградского университета

Эволюционная генетика (К 100-летию со дня рождения Ю.А.Филипченко) Межвуз. сб.

Под редакцией проф. С.Г.Инге - Вечтомова

Посвящен 100-летию со дня рождения Юрия Александровича Филипченко - основателя первой в нашей стране кафедры генетики.

Представлены работы преподавателей и сотрудников университетов РСФСР и других научных учреждений, которые отражают историю развития и современное состояние основных направлений генетики, заложенных Ю.А.Филипченко: эволюционной генетики, генетики количественных признаков, исследований наследственной и ненаследственной изменчивости.

Рецензент - д-р биол. наук Ю.Б.Вахтин (Ин-т цитологии АН СССР)



Ленинградский  
университет, 1982

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ  
СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ

## Введение

Популяционно-генетические исследования, начатые С.С.Четвериковым, Р.А.Фишером, Дж. Б.С.Холденом, С.Райтом, привели в 60-70-е годы к формированию относительно завершенной системы представлений об основных закономерностях эволюции генетической структуры популяций [6, 13, 15]. В то же время, начиная с 60-х годов, пожалуй, с появления книги Е.Б.Форда [16], генетики все отчетливее осознают необходимость включения экологической компоненты в анализ пространственно-временной динамики генетической структуры популяции. Очевидная и для генетиков классического периода изменчивость структуры популяции в пространстве и во времени (перепады численности популяции; несистематические, часто связанные с сезонностью или другого рода циклическими отклонениями от ланмиксии; неустойчивость миграционных потоков; изменчивость относительной приспособленности генотипов на разных стадиях онтогенеза; ограниченные видовой спецификой и структурой биогеоценоза радиусы индивидуальной активности гамет и организмов и т.п.) требует сегодня специального анализа. Это обусловлено накоплением большого числа экспериментальных фактов и возникновением ряда вопросов в теоретических исследованиях: создается впечатление, что простая и четкая схема процесса микроэволюции изменится, и притом весьма существенно, если чисто генетический ракурс рассмотрения задач будет заменен эколого-генетическим.

Современная ситуация становится особенно ясной, если обратиться к проблеме влияния гетерогенности среды обитания на генетическую структуру популяции. Важные генетические последствия подразделенности среды на экологические ниши впервые от-

метил Вильгельм Людвиг [22], прямо назвавший этот фактор пятым фактором микроэволюции (наряду с мутационным процессом, изоляцией, случайными процессами и естественным отбором). Автор отметил, что если среда обитания подразделена на экологические ниши (а это сомнения не вызывает), то наряду с морфологическими мутациями должны иметь отборное значение и физиологические, характеризующиеся разной приспособленностью к разным нишам - экологические мутации (*Öko-Mutationen*). Несколько позже Кеннет Мазер [23] указал, что подразделенность среды на ниши может обусловить возникновение дезруптивного отбора: отбора на противоположные значения признака в пределах популяции. Ряд математических моделей популяций в гетерогенной среде (в пространстве и во времени) предложил Р.Левинс [20], однако, до последнего времени они не получили сколько-нибудь серьезного развития - уж слишком велики аналитические трудности в этих многопараметрических системах. Лишь недавно было показано [17], что в моделях Р.Левинса именно вследствие подразделенности среды на ниши возникает любопытная ситуация: положение равновесной точки частоты аллеля в одном локусе (полиморфное состояние) определяется частотами аллелей в другом локусе даже в том случае, если популяция равновесна по сцеплению. Таким образом, впервые был указан экологический (не генетический!) механизм, ведущий к формированию коадаптированных генных комплексов в популяции. Наконец, Дж. Тейлор [26] нашел, что достаточные условия существования полиморфизма по одному локусу гораздо мягче в гетерогенной, чем в однородной среде.

По-видимому, совершение особая роль принадлежит взаимодействиям генотип-среда в формировании фенотипических значений количественных, в том числе и хозяйственного важных, признаков. В значительной мере успех разработки эколого-генетического направления исследований будет определяться нахождением способа оценок приспособленности генотипов в нестационарной среде, такие тенденции намечаются уже давно [8, 14, 21]. Важность проблемы станет очевидной и в том случае, если обратить внимание на необходимость популяционно-генетического рассмотрения особенностей биологии определенного вида: длительности

онтогенеза, наличия определенных и разных жизненных форм, изменчивости способов размножения, радиусов индивидуальной активности особей и т.п. Эти вопросы остро встают при рассмотрении популяционной структуры древесных [3, II]. Дело заключается прежде всего в отсутствии активной подвижности у растений и обусловленной этим обстоятельством малостью значений радиусов индивидуальной активности пыльцы и семян (лишь локальная паникция по Ю.И.Свирежеву [9]). Дальность эффективного распространения пыльцы (с сохранением оплодотворяющей способности) внутри древостоя составляет десятки метров [II, 27]. Это означает, что для длительно существующих наследственных явлений вероятность скрещивания между родственниками будет много выше, чем при паникции, если радиусы распространения семян невелики. Однако, по-видимому, радиусы распространения большей части семян еще меньше, чем пыльцы. Быть может, это не столь резко выражено для других видов, как для дубов, но общий принцип сомнений не вызывает. Если такого типа система существует в течение многих поколений, неизбежно образование массивов гомозигот (или во всяком случае родственников). Размеры и конфигурация таких массивов будут определяться, как правило, особенностями ландшафта, так как в общем случае разные генные комплексы имеют разную приспособленность. Больше того, длительное существование на ограниченном участке территории сходных генотипов может и должно влиять на характер растительности, почвы, поскольку выделяемые метаболиты, гибущие и разлагающиеся организмы создают специфические субстраты и для других видов растений, и для почвенных микроорганизмов. Неизвестно это будет означать, что в чреде поколений подобное влечет за собой подобное же. Напротив, по-видимому, часто случаи, когда субстраты, создаваемые в результате жизнедеятельности и посмертного разложения организмов одного генотипа, создают среду, менее благоприятную для процветания того же генотипа в следующем поколении и более благоприятную для других генотипов. Такого рода пример в экспериментах с дрозофилой приводит К.-И.Кодзима [18]. Будет ли это приводить к "стиранию" пятен гомозигот, т.е. приведет к паниктической популяции по пространству, или вызовет циклическую смену пятен во времени, оста-

ется неясным. Описанная тенденция характерна не только для древесных. В недавних работах по изучению белкового полиморфизма у *Liatris* показаны очень высокие коэффициенты инбридинга, неизвестные до сих пор ни у животных, ни у человека [24, 25].

Своеобразие популяционной структуры вида у растений должно несомненно иметь важные эволюционные последствия, в частности, это приводит к формированию внутривидовых морфофизиологических группировок (биотипы, экотипы, географические расы).

С нашей точки зрения, наиболее реальный и простой путь решения возникающих вопросов заключается в построении и систематическом анализе ряда машинных моделей разной степени сложности. Сегодня мы располагаем, с одной стороны, достаточным числом природных наблюдений и экспериментальных исследований, которые позволяют выбрать некоторые экстремальные значения основных параметров и их разумных комбинаций. С другой стороны, возможности ЭВМ позволяют сегодня заниматься "генетикой на плоскости" [12], по крайней мере, микрогеногеографией. Идея проведения такого рода исследований принадлежит, по-видимому, А.А.Малиновскому. Она была частично реализована В.В.Бабковым [1] на очень упрощенных и не имеющих природных аналогов моделях, так называемых "шахматных" моделях популяции. Мы же имеем в виду рассмотрение задачи, во-первых, в более общем виде (как в смысле машинной реализации модели, так и в смысле способов ее анализа), а во-вторых, в более конкретном, более приближенном к реальным природным популяциям, построении модели, чем это сегодня имеет место [19].

#### Эколо-генетическая структура популяции дуба и принципы ее машинного моделирования

Исходя из опыта изучения популяций кавказских дубов [2, 4, 5, 10, 11], мы решили взять за основу одновозрастный древостой дуба скального (*Quercus petraea* Liebl.) в стадии репродуктивного возраста (100 лет). Состав древостоя: 50% дуба и 50% гриба, II бонитет, тип леса — дубрава грабовая, 400 деревьев на гектар. Древостой ограничен изолирующими барьерами в виде

насаждений бука и граба, минимальное расстояние между центрами деревьев составляет 1 м. Максимальная дальность распространения пыльцы отдельного дерева в сомкнутом древостое не превышает 100 м, падение концентрации пыльцы идет линейно. Количество пыльцы, производимой каждым деревом, одинаково. Максимальная дальность распространения желудей не превышает 30 м. Поскольку деревья плодоносят не менее 50–150 лет, давая за это время до 0,5 млн желудей, а количество выживших сеянцев очень невелико, можно считать, что вероятность появления потомка в любой точке круга радиусом 30 м постоянна. Численность популяции поддерживается постоянной.

Остановимся на некоторых особенностях этой структуры, которые должны быть учтены при построении машинной модели.

Размер насаждения и плотность древостоя. Оценивая очень приближенно, будем считать, что средняя площадь, занимаемая насаждением такого рода составляет 30–50 га. Средняя плотность (400 деревьев на гектар) и минимальное расстояние между деревьями (1 м) характеризуют насаждение, по-видимому, достаточно точно. Мы не знаем, каков смысл соотношений между этими параметрами, однако их характер должен по возможности учитываться в модели. Ясно также, что моделировать следует совокупность, включающую сотни объектов.

Смешанный состав древостоя. Экологически, по-видимому, это очень важный момент, каким-то образом отражающий устойчивость системы. Во всяком случае по нашим наблюдениям [2], природные дубравы (насаждения, существующие в течение нескольких веков и относительно огражденные от антропогенных воздействий) никогда не являются односоставными; участие дуба в них не превышает 50–60%. В то же время антропогенные дубняки (лес первого поколения на бывших полях и пастбищах) всегда представляют чистыми древостоями дуба. Смысл соседства двух или нескольких видов древесных с точки зрения генетики может быть двояким (не считая экологических, метаболических взаимоотношений!). Во-первых, деревья, например, граба образуют мощный барьер распространения пыльцы, т.е. уменьшают и без того достаточно низкие радиусы индивидуальной активности. Во-вторых,

"отнимая" место у дуба, граб существенно влияет на характер группировки дуба по территории.

Радиусы распространения желудей и пыльцы. Важны, по-видимому, соотношения между расстояниями, на которые могут распространяться желуди (30 м), пыльца (100 м), и площадью популяции (если это квадрат, то его сторона порядка 1000 м). Более того, нужно иметь в виду, что вероятность опыления падает на протяжении этих 100 м линейно. Эти соотношения имеют экологический и генетический смысл. То обстоятельство, что "желудь от дуба недалеко падает", тотчас поведет к группировке деревьев на территории (экология). Этот же механизм, наряду с относительно малыми радиусами распространения пыльцы, поведет к сближению в пространстве родственников и в конечном итоге - к инбридингу и образованию массивов гомозигот (генетика). Однако ситуация может оказаться более сложной, если имеет место плотностно-зависимый отбор, тогда возникают эколого-генетические взаимодействия, могущие как снижать, так и повышать эффекты инбридинга.

Вопрос о характере распределения деревьев по территории в насаждениях рассматриваемого типа специально не изучался. Нам неизвестно также ничего о законе распределения по территории деревьев разных видов в последовательных поколениях. Поэтому кулемое (начальное) поколение в модели следует, по-видимому, формировать наимпростейшим образом: все деревья размещать случайно в пределах заданной площади, выдерживая лишь минимальные расстояния между ними. Поскольку в дальнейшем динамика генетического состава будет исследоваться у одного вида, то, по крайней мере на первых этапах работы с моделью, проще всего зафиксировать места, занимаемые другим видом в чреде поколений.

Важно оговорить число поколений, в течение которого изучается система. По-видимому, пределом следует считать 10 поколений. Для реальных популяций дуба это период времени порядка 1000 лет, а на этих отрезках времени возможны

существенные изменения ценозов, климата, тектоники, явно перекрывающие собственно популяционные эффекты.

Перейдем к рассмотрению генетической части модели. Сразу же отметим: поскольку генетическая структура налагается на экологическую вполне определенную систему, любая задача будет эколого-генетической по сути. Поскольку ряд содержательных задач может быть сформулирован уже для простейшей генетической структуры, будем рассматривать популяцию, наследование в которой определяется одним диаллельным локусом ( $A$ ,  $a$ ). Особи диплоидны, гамета несет только одну из аллелей ( $A$  или  $a$ ), для гетерозиготы  $Aa$  равновероятно образование гамет  $A$  и  $a$ . Как и в экологической части модели, целесообразно вначале охарактеризовать возникающие генетические структуры на плоскости, не вводя факторов микроэволюции (собственно говоря, один фактор — случайные процессы — в модели содержится изначально вследствие ограниченной численности популяции). В качестве таких характеристик необходимо выбрать средние по популяции частоты аллелей и средние по популяции частоты генотипов. Самым интересным, однако, является сравнение частот аллелей и генотипов в выделенных экологических группах (или при разных плотностях отдельных участков насаждений).

#### Описание имитирующей программы и ее реализация

Имитация динамики генотипической структуры популяции дуба совместно с деревьями граба начинается с организации начального состояния популяции, которое задается пространственно бесструктурным, т.е. не имеет выраженных структур и упорядоченности как в размещении всех деревьев, так и в размещении деревьев определенных генотипов по территории.

Указанное выше минимальное расстояние между деревьями в древостое дает возможность рассматривать размещение деревьев на квадратной сетке с шагом 1 м, что упрощает проблему упорядочения деревьев при поиске дерева, обладающего определенными

характеристиками. Участок взят квадратным, его размер  $100 \times 100 = 10000 \text{ м}^2 = 1 \text{ га}$ .

Каждое дерево в исходном и последующих поколениях имеет следующие характеристики: а) координаты положения на участке (координаты узла сетки); б) вид: дуб или граб; в) генотип особи дуба: АА, Аа или аа; г) плодоносящий дуб или нет. Начальное поколение образуется путем приписывания совокупности значений этих характеристик некоторым из узлов сетки, покрывающей участок. Во-первых, при поочередном переборе узлов для каждого узла решается вопрос о размещении в этом узле дерева. Для этого случайное число, выработанное датчиком квазислучайных равномерно распределенных на интервале  $(0,1)$  чисел, сравнивается с заданным значением вероятности занятия деревом узла решетки. Вероятность эта определяется отношением заданного числа деревьев на участке к общему числу узлов (мест посадки). Как говорилось в предыдущем разделе, на 1 га в среднем в репродуктивном возрасте приходится 400 деревьев. Если решено посадить в данном узле дерево, то затем решается вопрос – дуб это или граб (в модели возможны варианты безграбовых насаждений). Для этого вырабатывается другое случайное число и сравнивается с заданной долей граба в древостое. Если решено, что дерево в данном узле есть дуб, то определяется генотип особи. Для этого используются два случайные числа, с помощью которых последовательно выбираются два аллеля, в совокупности определяющие генотип особи. Затем еще одно случайное число используется для определения того, является ли особь данного генотипа плодоносящей. При этом вероятность быть плодоносящим дереву данного генотипа определяется заранее и тем самым могут быть заданы разные давления отбора. В приведенных ниже экспериментах вероятность плодоношения была одинаковой для всех генотипов – 0,4.

Плодоносящее дерево может давать определенное количество потомков и является источником пыльцы. Потомки данного плодоносящего дерева могут появиться только внутри квадрата с центром в точке стояния дерева. Сторона квадрата принята равной 11 м. Дубы нового поколения могут равновероятно появиться в

любом узле этого квадрата, за исключением узлов, занятых дубами текущего поколения и грабами. Вероятность появления потомка данного материнского дерева в данном узле определяется исходя из того, что соответствующая суммарная вероятность для всех плодоносящих деревьев данного поколения и всех доступных мест посадки (узлов) должна обеспечивать численность нового поколения, в среднем равную заданной суммарной численности дубов на участке. При этом также учитывается возможный эффект перекрытия посадочных квадратов разных плодоносящих деревьев данного поколения. При определении генотипа потомка учитывается вероятность получения соответствующего аллеля от материнского дерева: 1,0 - для А-аллеля от материнского дерева генотипа AA, 1,0 - для а-аллеля от аа-дерева и 0,5 - для А- и а-аллелей от Аа-дерева. Подсчет вероятности получения соответствующего аллеля с пыльцой от отцовского дерева производится с учетом относительных долей пыльцы отцовских деревьев в общей концентрации пыльцы вблизи материнского дерева. Учитываются отцовские деревья вокруг данного материнского в круге радиуса, равного радиусу распространения пыльцы. Концентрация пыльцы от данного отцовского дерева на расстоянии  $R$  от него определяется по формуле

$$\rho = \max (0, P_0 x(1 - \frac{R}{A})),$$

где  $P_0$  - концентрация пыльцы вблизи отцовского дерева,  $A$  - предельное расстояние распространения пыльцы. Принято, что количество пыльцы, производимое каждым деревом одинаково, т.е.  $P_0 = \text{const}$  для всех плодоносящих деревьев.

Узлы, отведенные для деревьев граба при формировании исходного поколения, сохраняются занятыми и во всех следующих поколениях дуба, т.е. не могут быть заняты дубами.

Имитирующая программа была реализована на ЭВМ NOVA 2/10/32 Кс, графический дисплей, диск 2,8 Мб/ на языке FORTRAN-У. В связи с наличием в модели довольно большого числа случайно выбираемых величин, результаты работы модели, вообще говоря, следует интерпретировать в статистическом смысле. Поскольку

статистическое исследование модели представляет как технические трудности (достаточно большие затраты машинного времени), так и определенные методические проблемы (способы интерпретации результатов машинного эксперимента), то ниже приводятся результаты расчета специально выбранных реализаций поведения модели при разных сочетаниях параметров, имеющих естественный смысл. В то же время параметры, управляющие стохастическими элементами модели (наборы исходных случайных чисел), во всех вариантах оставлялись неизменными. Это позволило рассмотреть влияние конструктивных параметров на поведение одного и того же объекта. Этот исходный объект конструировался следующим образом.

Размещение деревьев на участке было фиксированным для всех вариантов и представляло собой реализацию однородного пуассоновского процесса. Три варианта отнесения каждой из этих точек к популяции дуба или к деревьям граба позволяют для одной конфигурации размещения деревьев достаточно подробно рассмотреть роль грабовых деревьев в образовании пространственной структуры популяции дуба и распределении генотипов на плоскости. Первый вариант: с вероятностью 0,5 каждая из точек называется "дубом", а затем в игре участвуют вместе с этими точками и остальные, которые названы "грабами". Второй вариант: точки, не названные "дубами", из дальнейшего рассмотрения устраняются, т.е. рассматривается то же размещение дубов, что и в предыдущем случае, но устраниется влияние грабовых деревьев. Третий вариант: "дубами" названы все точки из исходной совокупности, т.е. рассматривается древостой без граба, но с той же исходной плотностью и той же исходной конфигурацией размещения деревьев, что и в первом варианте. Для каждого из вариантов имитировалась разная дальность распространения пыльцы: 10, 20 и 100 м от плодоносящего дерева. Последнее значение соответствует полному перекрытию всего участка зоной распространения пыльцы от любого дерева на участке. В таблице приведены все варианты эксперимента.

## Результаты и обсуждение машинных экспериментов

Динамика численности популяции дуба показана на рис. I.

Несмотря на то, что коэффициент размножения в каждом поколении выбирается в зависимости от числа плодоносящих деревьев таким, чтобы численность популяции была постоянной, этого удается достигнуть лишь при максимальной дальности распространения пыльцы, равной 100 м (кривая 1). При меньших радиусах во всех вариантах численность популяции устойчиво ниже начальной, особенно резко и систематично снижение численности в первом поколении (кривая 2). По-видимому, это объясняется следующим. Процедура определения плодоносящих деревьев проводится до формирования зигот. При этом, в условиях случайного начального распределения деревьев на плоскости и ограниченных расстояний распространения пыльцы многие деревья оказываются неопыленными и в действительности не плодоносят, поскольку самоопыление моделью не предусматривается. Интересно выяснить, влияет ли при этом, особенно в первом поколении, ограничение площади распространения желудей (площадка IIxII): не ограничивается ли чис-

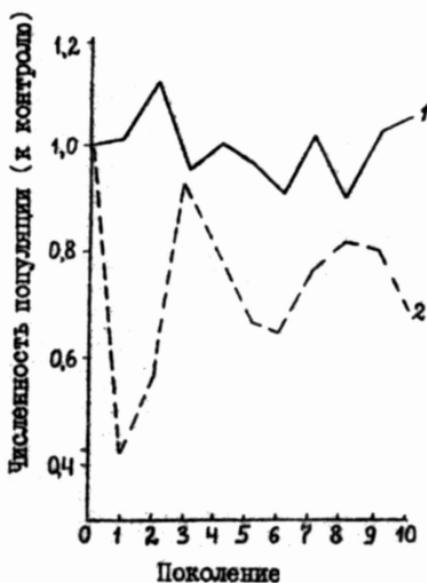


Рис. I. Динамика численности популяции дуба (отношение численности данного поколения к контролю): 1 - среднее для вариантов 5 и 6, в которых дальность распространения пыльцы была максимальной; 2 - среднее для всех остальных вариантов.

Характеристика проведенных машинных экспериментов

Вариант	Начальное число деревьев дуба в популяции	Наличие деревьев граба	Предельная дальность распростране- ния пыльцы, м
I	194	+	20
2	194	-	20
3	194	+	10
4	388	-	20
5	194	+	100
6	194	-	100
7	194	-	10
8	388	-	10

ленность популяции дополнительно малым числом мест посадки вокруг материнского дерева? По-видимому, в первом поколении мы получаем излишнюю скученность, выход из которой оказывается довольно длительным. Для решения этих вопросов необходимо исследовать динамику численности в течение еще 10–20 поколений для одного из вариантов, представленных кривой 2, и проварьировать размеры площади посадки желудей.

Случайность распределения деревьев по площади нарушается совершенно явно уже в первом поколении. Наличие групп деревьев очевидно (сравни рис. 2, а и 2, б), однако, в дальнейшем требуется использование какого-то специального метода для объективного выделения групп.

Динамика частоты аллеля А показана на рис. 3. Наличие граба, отнимающего места для посадки, в сочетании с ограничением распространения желудей приводит к быстрой гомозиготизации вне зависимости от дальности распространения пыльцы (сплошные линии). В отсутствие граба менее выраженная тенден-

ция к исчезновению одного из аллелей наблюдается лишь при минимальном радиусе распространения пыльцы, равном 10 м (прерывистая линия на рис. 3, в). Заметим, что при отсутствии давления отбора и  $p = q = 0,5$  равновероятно может идти фиксация любого аллеля (A или a). Выбранные в этих экспериментах значения радиусов распространения пыльцы (10, 20 и 100 м) не дают ясного представления о роли этого фактора. Создается впечатление, что для участка  $100 \times 100 \text{ м}^2$  только минимальный радиус 10 м может сам по себе быстро приводить к гомозиготизации, в то время как уже радиус 20 м дает лишь малые эффекты.

Поскольку площадь участка относительно невелика, мы исследовали влияние краевого эффекта на распределение частот генотипов. Распределения частот генотипов сравнивались в нескольких поколениях для разных вариантов: 1) в наружной по периметру участка полосе шириной 10 м; 2) в следующей за ней внутрь участка второй полосе шириной 10 м и 3) в оставшейся центральной части участка. Никаких различий между распределениями частот аллелей в центре, середине и на краю участка даже не намечается. С другой стороны, обнаруживаются процессы дифференциации популяции, идущие даже в отсутствие отбора вследствие изоляции, обусловленной ограниченными расстояниями распространения пыльцы и желудей и "мешающими" деревьями граба. Это можно видеть в ряде вариантов, и в том числе на рис. 2, б: здесь распределения частот генотипов в трех группах дуба значимо различаются ( $\chi^2 = 21,81$ ;  $v = 2$ ;  $P < 0,0005$ ).

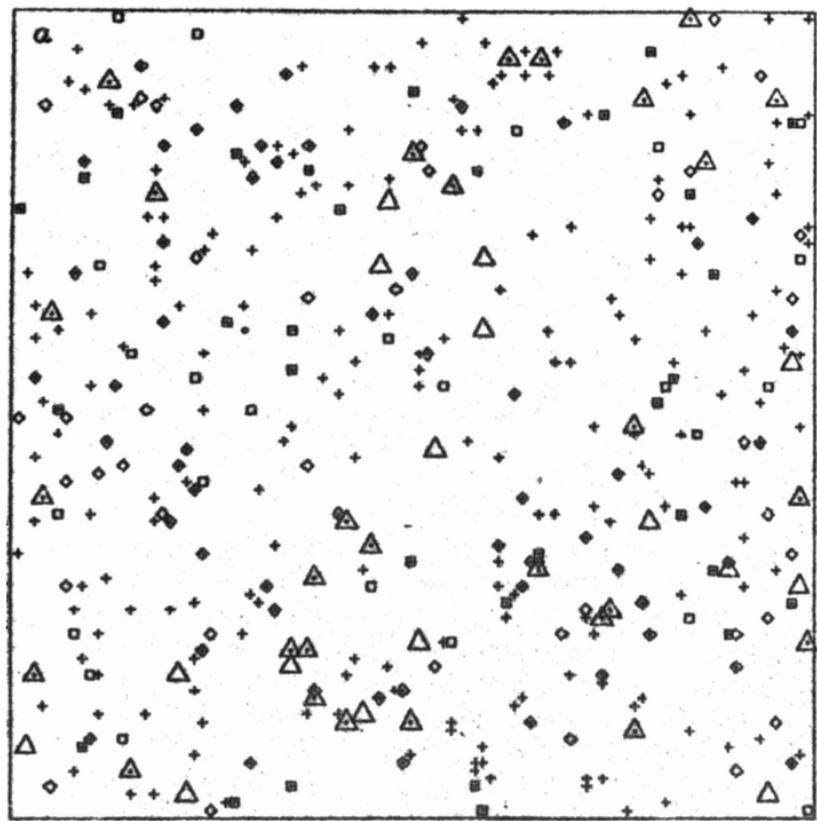
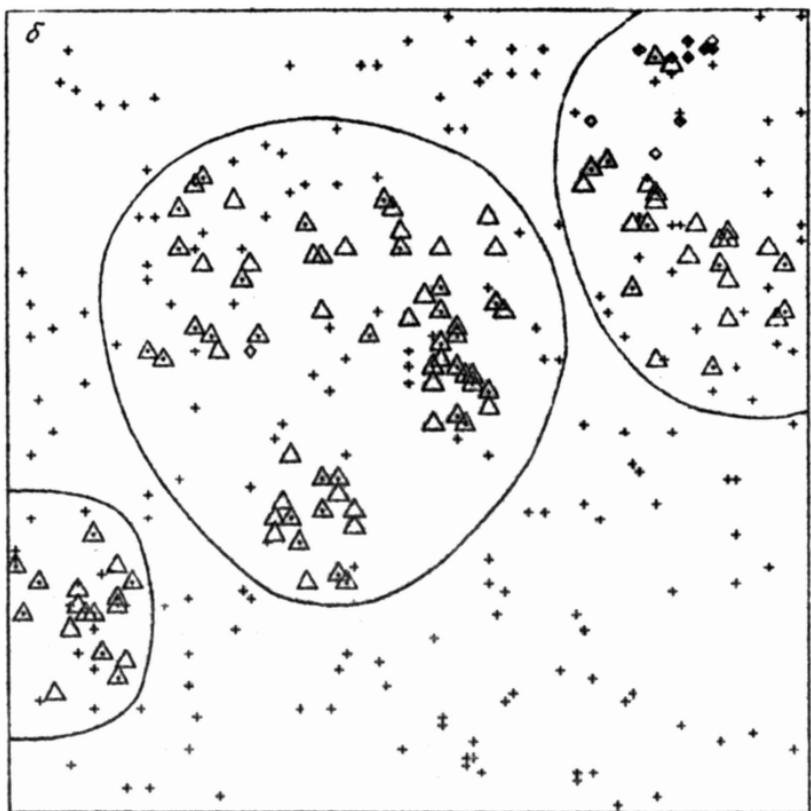


Рис. 2. Распределение  
а - начальное случайное распределение;  
10-м поколении, в левой группе нет ни  
только одна гетерозигота, в правой -  
 $\Delta$  - дуб АА, ◊ - дуб Аа, □ - дуб аа;  
носившие деревья.



деревьев на плоскости в варианте 3:  
б - неслучайная группировка деревьев в  
одной гетерозиготы, в центральной  
десят. Обозначения: + дерево граба,  
точкой внутри символа отмечены плоно-

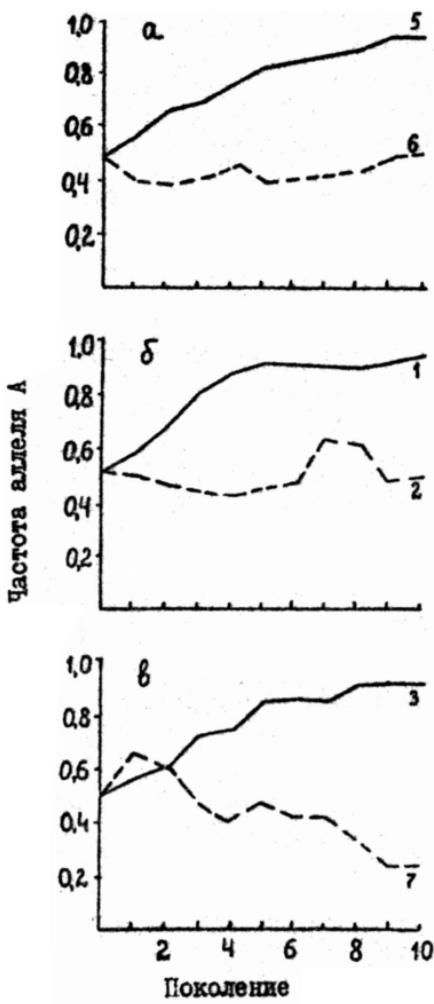


Рис. 3. Динамика частоты аллеля А при разной дальности распространения пыльцы: 100 м (а), 20 м (б), 10 м (в); при наличии граба (сплошные линии) и его отсутствии (прерывистые линии). Номера – варианты эксперимента.

Экологогенетические задачи, изучение которых перспективно на машинных моделях

Дальнейшее усовершенствование и усложнение описанной машинной модели дает возможность рассматривать целый ряд сложных популяционно-генетических задач, аналитическое решение

которых довольно трудно, если вообще возможно. Сформулируем некоторые из них.

Выбор оптимального метода сбора материала в популяционно-генетических исследованиях древесных. Обычный метод сбора материала в популяциях древесных очень прост [4, 7]. Выбирается насаждение, интересующее исследователя, известны примерно его контуры и площадь. Прокладывается трансекта, и в некоторой полосе вдоль нее регистрируются некоторые признаки последовательно стоящих деревьев. Доля исследованных деревьев в популяции составляет, как правило, несколько процентов, при этом, вследствие относительно малых радиусов распространения семян и пыльцы в сокращенном дреяостое многие исследуемые деревья оказываются родственниками. Поэтому прежде всего необходимо оценить зависимость необходимой длины трансекты от экологической (число и величина групп) и генетической (степень гомозиготизации, степень инбридинга) структурированности популяции. Тогда становится осмысленной обратная задача: используя трансекты разной длины, по сходимости частот генотипов высказать суждение об эколого-генетической структуре насаждения.

Влияние плотности-зависимого отбора на генетическую пространственную структуру популяции. Здесь представляет интерес исследование моногенного и дигенного случаев. В моногенном случае приспособленность генотипов задается зависящей от плотности, причем, обязательно при некоторых плотностях приспособленности должны быть равными. В дигенном случае важен вариант с корреляцией приспособленностей, определяемых разными локусами по экологическим нишам. Контрольными в обоих случаях должны быть вариант панмикции и вариант исходной модели без учета приспособленностей.

Пространственная генетическая структура при зависимости приспособленности от соседства с особями другого вида. Приспособленность данной особи дуба задается как функция минимального расстояния до ближайшего соседа — особи граба. На некотором расстоянии приспособленности разных генотипов должны быть равными. Данная задача по существу представляет собой модель коэволюции двух видов, и здесь важным становится закон распредел-

ления деревьев граба по территории, а в более совершенной постановке - правило смены пород на данной территории.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. БАБКОВ В.В. Модель генетической эволюции популяций с пространственной изоляцией (в малинном эксперименте). - Проблемы кибернетики, 1972, вып. 25, с. 77-80.
2. ВЕРЕЩАГИН А.В., ГЛОТОВ Н.В., СЕМЕРИКОВ Л.Ф. К истории дубовых лесов Северо-Западного Кавказа. - В кн.: Биосфера и ее ресурсы. М., 1971, с. 218-236.
3. ГЛОТОВ Н.В. Популяция как естественно-историческая структура. - В кн.: Генетика и эволюция природных популяций растений. Вып. I. Махачкала, 1975, с. 17-25.
4. ГЛОТОВ Н.В., СЕМЕРИКОВ Л.Ф., ВЕРЕЩАГИН А.В. Естественно-историческое и популяционное исследование скального дуба (*Quercus petraea Liebl.*) на Северо-Западном Кавказе. - Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 4, с. 537-554.
5. ГЛОТОВ Н.В., СЕМЕРИКОВ Л.Ф., КАЗАНЦЕВ В.С., ШУТИЛОВ В.А. Популяционная структура *Quercus robur* (Fagaceae) на Кавказе. - Ботанич. журн., 1981, № 10, с. 1407-1419.
6. МАЙР З. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.
7. МАМАЕВ С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.
8. РАТНЕР В.А. Обобщенная приспособленность и фундаментальная теорема естественного отбора Фишера. - В кн.: Исследования по теоретической генетике. Новосибирск, 1972, с. 10-28.
9. СВИРЕКЕВ Д.М. Нарушение панмиксии в популяциях. - Генетика, 1968, т. 4, № 12, с. 120-129.
10. СЕМЕРИКОВ Л.Ф., ГЛОТОВ Н.В. О генетической гетерогенности популяций скального дуба (*Quercus petraea Liebl.*) - Генетика, 1971, т. 7, № 1, с. 42-48.
11. СЕМЕРИКОВ Л.Ф., ГЛОТОВ Н.В. Оценка изоляции в популяциях скального дуба (*Quercus petraea Liebl.*) - Генетика, 1971, т. 7, № 2, с. 65-71.

12. СЕРЕБРОВСКИЙ А.С. Генетический анализ популяции домашних кур горцев Дагестана. - Журн. эксперимент. биол., сер. А, 1927, т. 8, № I-2, 3-4, с. 62-146.
13. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Н.В., ЯБЛОКОВ А.В., ПЛОТОВ Н.В. Очерк учения о популяции. М., 1978. 277 с.
14. DOBZHANSKY TH. Evolution and environment. - In: The evolution of life. Chicago, 1960, p. 403-428.
15. DOBZHANSKY Th. Genetics of the evolutionary process. N.Y.; L., 1970.
16. FORD E.B. Ecological genetics. L.; N.Y., 1964.
17. GILLESPIE J., LANGLEY C. Multilocus behavior in random environments. I. Random Levene models. - Genetics, 1976, vol. 82, N 1, p. 123-137.
18. KOJIMA K.-I. Is there a constant fitness value for a given genotype? - Not-Evolution, 1971, v.25, N 2, p. 281-285.
19. LEVIN D.A., WILSON J.B. The genetic implications of ecological adaptations in plants. - Biorheology, 1978, vol. 15, N 2, p. 75-98.
20. LEVINS R. Evolution in changing environments. Princeton, 1968.
21. LEWONTIN R.C. The adaptation of populations to varieing environments. - Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1957, vol. 22, p. 395-408.
22. LUDWIG W. Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einmischung) als fünfter Evolutionsfaktor. - Neue Ergeb. Problem Zool., Klatt-Festanschrift, 1950, s. 516-537.
23. MATHER K. Polymorphism as an outcome of disruptive selection. - Evolution, 1955, vol. 9, N 1, p. 52-61.
24. SCHAAAL B. Population structure and local differentiation in *Liatris cylindracea*. - Amer. Nat., 1975, vol. 109, N 969, p. 511-528.
25. SCHAAAL B., LEVIN D.A. The demographic genetics of *Liatris cylindracea*. - Amer. Nat., 1976, vol. 110, N 972, p. 191-206.
26. TAYLOR G. The advantage of spacing-out. - J. Theor. Biol., 1976, vol. 59, N 2, p. 485-490.
27. WRIGHT J. Genetics of forest tree environment. - FAO Forestry a. Forest Products Studies, 1962, N 16.