

Генетика и эволюция  
природных популяций  
растений

ВЫП. I

(Вопросы общей теории и количественной фенетики)

**Ответственный редактор:**  
**М. М. МАГОМЕДМИРЗАЕВ**

## ПОПУЛЯЦИЯ КАК ЕСТЕСТВЕННО-ИСТОРИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Биосфера планеты Земля — своеобразное и сложное природное явление. Изучение структуры и функционирования её приводит к постановке множества различных проблем. Рассматривая вклад живых организмов в пространственно-временной круговорот вещества и энергии в биосфере, необходимо обратиться к анализу процесса воспроизведения видов животных, растений и микроорганизмов во времени, то-есть в чреде поколений. В этой связи мы должны рассматривать учение о популяции и особенно главный раздел этого учения — генетику популяций.

Одним из фундаментальных свойств жизни на Земле является её иерархичность. Это означает, что жизнь на планете представлена множеством форм, не равноценных и не равноправных во всех отношениях, но структурно и функционально сопряженных в уровни организации. Естественно, что этим уровням организации соответствуют и уровни изучения жизни (Тимофеев-Ресовский, 1964).

Мы знаем, что в настоящее время жизнь на Земле существует лишь в форме клеток. Поэтому, естественно, первый уровень организации жизни — клеточный. Нужно заметить, что клетками являются и бактерии, хотя и не имеющие характерных морфологических структур, обнаруживаемых с помощью светового микроскопа у высших. Не является противоречием этому и существование вирусов, поскольку они становятся действительно «живыми», лишь находясь в клетке и используя её структуры и ферментные системы.

Многоклеточный организм — своеобразное множество клеток, причем такое множество, свойства которого отнюдь не определяются суммированием свойств отдельных клеток. Это уже более высокий уровень организации жизни — организменный, и хотя он использует в качестве строительных кирпичиков элементы предыдущего уровня — клетки, мы имеем здесь более высокий уровень организации жизни, ибо организм приобретает некоторые качественно новые свойства и представляет собой некое единство. Именно в этом смысле следует понимать красивый афоризм Р. Вирхова, гласящий, что организм есть государство клеток. Нужно отметить также, что ряд форм современных одноклеточных протистологи склонны рассматривать в качестве одноклеточных организмов, имея в виду глубокое своеобразие их структуры и наличие специализированных специфических органелл.

Если взять совокупность особей данного вида, населяющих Землю, то сразу же бросается в глаза, что отдельные особи не являются независимыми изолированными элементами, каждый из которых существует сам по себе, а объединяются в некоторые совокупности, внутри которых устанавливается тесное взаимодействие; характер последнего определяется биологией данного вида. Такие совокупности особей одного вида

называют популяциями, а поскольку при этом появляются новые свойства, характеризующие популяцию как целое, — говорят о следующем популяционном уровне организации жизни.

И наконец, популяции разных видов, занимающие определенную территорию или акваторию, тесно связаны разного рода взаимодействиями как между собой, так и с разными абиотическими факторами среды. Реальные природные комплексы включают почву, воду, воздух, сообщества разных видов животных, растений и микроорганизмов, им, как целому, свойственны определенные вещественные и энергетические круговороты, сопряженные во времени. Элементарные подразделения биосферы Земли, естественно-исторически сложившиеся, называют биогеоценозами, а высший, последний уровень организации жизни — биогеоценотическим (Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966, 1967; Тюрюканов, 1970).

По-видимому, не принципиально — какие и сколько уровней организации жизни выделяют разные исследователи и из каких предпосылок они при этом исходят (см. Завадский, 1968). Важно другое: иерархичность организации жизни бесспорна, и при любом подходе любой автор непременно указывает на реальность существования популяционного уровня, где объектом, подлежащим изучению, является популяция. Какие бы стороны жизни популяции мы ни исследовали, «дыхание» иерархичности организации жизни ощущается постоянно. Так, если рассматривать генетические процессы **в популяциях**, мы должны будем говорить о мутациях, явлениях **клеточных**, приводящих к разной приспособленности генетически различающихся **организмов** в той или иной среде обитания, то-есть в том или ином **биогеоценотическом** окружении.

Из всего вышесказанного следует, что любая природная популяция представляет собой некую целостность, некий естественно-исторический продукт эволюции куска планеты. Поэтому со временем с неизбежностью должно сложиться общее **учение о популяции**, как высшая синтетическая форма человеческого знания об одном из уровней организации жизни (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973). Учение о популяции проинтегрирует сведения, добытые различными научными дисциплинами — генетикой, экологией, систематикой, этологией (эта частность звучит, по крайней мере сегодня, очень весомо) и вообще любым разделом биологии, освещающим различные аспекты жизни в природе разных видов животных, растений и микроорганизмов. Совершенно ясно, что отнюдь не второстепенную роль в формировании учения о популяции должны сыграть биогеоценология, почвоведение, ландшафтоведение, климатология и другие подобные им разделы естествознания.

По-видимому, самым назревшим к сегодняшнему дню является вопрос о том, что представляет собой природная популяция? Другими словами и точнее: каким образом данный вид живых организмов, населяющий планету, подразделяется на популяции? Каковы основные характеристики популяций? Какова их внутренняя структура и каков характер связей между популяциями? По сути дела, речь идет о **популяционной структуре вида**.

Самым общим образом популяцию можно определить как совокупность особей одного вида, обладающую единым генофондом. Здесь точно и прямо указывается примат генетики в изучении популяций: эволюционный интерес представляют лишь процессы, протекающие в течение достаточно длительного **времени**, а постоянство признаков организмов во времени определяется, как известно, передачей генов в чреде поколений.

Более подробную формулировку понятия популяция, и потому имеющую большую эвристическую ценность, дал Н. В. Тимофеев-Ресовский (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969):

«Под популяцией мы понимаем совокупность особей данного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенную территорию, внутри которой практически осуществляется та или иная степень панмиксии, внутри которой нет заметных изоляционных барьеров и которая отделена от соседних таких же популяций той или иной степенью (иногда большой, а иногда очень малой) давления изоляции».

Автор прежде всего подчеркивает динамический характер системы, указывая на **временной** аспект. Следующий, хорологический аспект — это прямая ссылка на биогеоэценологическую «привязку» популяций. Единству генофонда эквивалентно указание на то, что в отношении передачи генов в чреде поколений внутри популяции существуют неизмеримо более сильные взаимодействия, чем между популяциями. В том и заключается сложность, что генотипическая структура популяции разворачивается в пространстве-времени, причем границы природных популяций безусловно не резкие, не линейные, они задаются всем комплексом условий биогеоэценологического окружения.

С точки зрения исторической, общность генофонда и те или иные генетические характеристики популяции суть явления вторичные, с неизбежностью вытекающие из свойств биологии вида и свойств окружающей среды. Однако, весь спектр возможных генотипических структур, то-есть спектр всех возможных путей эволюции популяции, задается именно наличествующим в данный момент времени генотипическим составом популяции. Отсюда следует, что не общетеоретическое, а операционное определение понятия популяции будет частным для данного вида, поскольку оно зависит от особенностей биологии вида и биогеоэценологической среды, в которую организмы данного вида «вписываются». Приведем пример.

Изучая распространение пыльцы у скального дуба на Северо-Западном Кавказе мы пришли к заключению, что внутри сплошного древостоя пыльца отдельного дерева не может распространяться далее, чем на 100 м. Это, по-видимому, предел, количество же пыльцы падает в зависимости от расстояния практически по экспоненте (Семериков, Глов, 1971 б). Такого же рода данные известны и для других древесных пород (J. Wright, 1962). Сплошные древостои скального дуба на Северо-Западном Кавказе нередко отделены друг от друга буково-грабовыми насаждениями, расположенными по небольшим ущельям, прорезающим склоны хребтов. Скальный дуб обычно занимает средние части склонов — куэсты — шириной 1—2 км, которые окаймляются с боков ущельями стекающих по склону хребта ручьев. Ширина полос бука и граба, занимающих ущелья, составляет 70—100 м, то-есть дубы, расположенные по разные стороны ущелий оказываются изолированными. Подошва хребта и нижняя часть склона, а местами и верхняя их часть также заняты буком и грабом. По гребню на выходах мергелей растет пушистый дуб. Протяженность дубняков из скального дуба вверх по склону хребта составляет обычно 1—2 км. Таким образом, описанное выше элементарное подразделение сплошных древостоев скального дуба занимает площадь 1—4 км<sup>2</sup>, оно изолировано от соседних таких же участков, а внутри него обмен генами резко ограничен расстоянием между деревьями.

Однако, если даже изоляция участков древостоя скального дуба полосами бука и граба и пушистым дубом абсолютна, главным являет-

ся другой вопрос: на протяжении сколь длительного времени она имеет место, соизмеримо ли это время, выраженное в числе поколений, со скоростью протекания популяционно-генетических процессов внутри дубняка на куэсте? Если продолжительность изоляции относительно мала, популяционная связь между деревьями, находящимися по разные стороны ущелья не меньше, чем между деревьями, находящимися на разных краях одной куэсты. Тогда нет оснований называть выделенный выше участок древостоя скального дуба на куэсте популяцией. Быть может, если этот участок существует достаточно долго, а изоляция его достаточно полная и продолжительная, куэста, покрытая дубовым лесом, представляет собой популяцию. Однако, в настоящее время нельзя исключить, что скальный дуб на всей территории Северо-Западного Кавказа представляет собой одну популяцию, внутри которой осуществляются лишь слабые взаимодействия между индивидами (изоляция расстоянием). Таким образом, для выяснения популяционной структуры скального дуба важнейшим сейчас является изучение **временных** аспектов: установление соизмеримости времени индивидуального развития дуба, времени эволюции соответствующих типов леса и времени геоморфологических преобразований данной территории.

Очень интересные сведения о современной популяционной структуре скального дуба даёт изучение истории становления популяций (Верещагин, Глотов, Семериков, 1971). Изучение развития лесной растительности Северо-Западного Кавказа в третично-четвертичное время показывает, что дубняки из скального дуба существуют здесь с верхнетретичного времени. В результате резкого похолодания климата в эпоху оледенений первоначальный ареал дуба оказался разорванным, однако во все времена ледниковой эпохи дубняки сохранялись в низкогорной западной части Кавказа в виде небольших очагов, изолированных хребтами и хребтиками, поднимавшимися в результате интенсивного орогенеза, а также господствовавшими в то время темнохвойными и березово-сосновыми лесами. В периоды межледниковья вновь и вновь происходило расселение дуба из очагов-изолятов, вытеснение темнохвойных и березово-сосновых лесов и смыкание его ареала. Лишь на крайнем западе в максимуме ксеротермических периодов могло происходить вторичное расчленение ареала дуба вклинивающейся степной растительностью.

Сокращения и дизъюнкции ареала скального дуба в периоды оледенений и, наоборот, расширения его в межгляциалы и в голоцене могли приводить к резким колебаниям концентраций разных генотипов и генов в популяциях как вследствие чисто случайных флуктуаций, так и, главным образом, вследствие резких изменений векторов и давлений естественного отбора. В этом смысле пульсация ареала имели важное эволюционное значение. Поэтому можно ожидать большого генотипического разнообразия скального дуба в этом районе.

Огромный интерес представляет новейшая история дубовых лесов Северо-Западного Кавказа. Ещё 120—150 лет назад распространение дубовых лесов здесь резко отличалось от современного и характеризовалось наличием в горной части больших безлесных пространств, занятых пастбищами, полями и сенокосами. Леса сохранялись вдоль Главного хребта и на недоступных местах в относительно небольшом количестве. Пространства, занятые полями, пастбищами и сенокосами, однако, не были совершенно безлесными, тут и там были разбросаны отдельные дубы и рощицы. Это касается горной части, Закубанье же было почти полностью покрыто лесами. Однако в результате чрезвычайно быстрого заселения прикубанской равнины, леса в Закубаньи были

полностью уничтожены, но равнинный народ не мог и не стал осваивать горные районы, они были попросту заброшены. В горной части произошло полное, почти на наших глазах, восстановление дубовых лесов в течение 20—30 лет из небольших, хотя и многочисленных популяций на крутосклонах. Таким образом, спустя 120—150 лет мы наблюдаем прямо обратную картину распределения лесов на Северо-Западном Кавказе: Закубанье безлесно, горная часть сплошь покрыта лесами. Это удивительный пример быстрого и эффективного восстановления лесных биогеоценозов, немедленно последовавшего после практически полного прекращения антропогенных воздействий. Общая картина процесса очень хорошо документирована и ее интерпретация не вызывает сомнений (Верещагин, Глотов, Семериков, 1971).

Учитывая полученные результаты, мы провели более детальное исследование относительно небольшого участка территории в горной части (около 13 тысяч га) в пределах Убинского лесничества Краснодарского края (Верещагин, Глотов, Семериков, 1971). В соответствии с топографией размещения остатков древних адыгейских поселений и захоронений, характером местности, возрастным составом леса можно с уверенностью выделить пять довольно крупных и несколько мелких районов «старого» леса. Можно полагать, что эти лесные массивы существовали во всяком случае в течение последних 10—17 веков. Этот достаточно длительный промежуток времени охватывает не менее десятка поколений дуба. Участки «старого» леса были довольно хорошо пространственно изолированы друг от друга пашнями и пастбищами, среди которых стояли многочисленные одиночные деревья или группы деревьев. Они — и в меньшей мере, по-видимому, «старый» лес — дали начало «новому» лесу, теперь сплошь покрывающему территорию лесничества. Разный возраст «старых» и «новых» популяций и относительно длительная изоляция «старых» популяций друг от друга делают интересной задачу их сравнительного изучения.

Представляется интересным и изучение биогеоценозов «нового» и «старого» леса. Здесь необходимо подробное сравнительное изучение типов леса, почв, детальная геоботаническая характеристика их и т. д. Уже первые наблюдения указывают на различия в структуре «старых» и «новых» лесных биогеоценозов. Так, «старые» леса почти сплошь представлены буково-грабовыми дубняками, причем дуб составляет в них лишь 3—4 единицы состава. «Новые» леса, напротив, довольно разнообразны по типам. Здесь есть и буково-грабовые, и лещиново-грабовые, и орляковые, и азалиевые, но резко преобладают разнотравные дубняки вторичного происхождения. Характерно также, что дуб является абсолютно преобладающей породой. Дальнейшие углубленные исследования позволят получить гораздо более полную картину.

Таким образом, изучение истории становления популяций и история территории, занимаемой видом, может пролить свет на совершенно неожиданные, неявные стороны проблемы, которые могут быть и, как правило, бываю упущены даже при глубоких, но специальных исследованиях. И этот вывод о значении изучения истории отнюдь не противоречит заключению, сделанному в очень интересной статье Бёрча и Эрлиха (Birch, Ehrlich, 1967). Проводя самое общее рассмотрение популяционной проблематики, авторы приходят к очень хорошо аргументированному положению: состояние популяции в данный момент времени, наряду с характеристикой среды обитания, полностью определяет пути её дальнейшей эволюции, так что знание истории развития популяции не требуется. Не согласиться с этим нельзя, нужно лишь сделать одно замечание: в неявном виде здесь предполагается, что мы можем полу-

читать всю необходимую информацию о состоянии популяции в данный момент времени, не изучая историю её становления. Приводимый выше пример со скальным дубом ясно показывает, что изучение истории дает очень ценный материал именно для понимания современного статуса вида, и это путь более эффективный, чем ряд других и, по-видимому, незаменимый.

Описанные выше исследования популяций дубов мы рассматриваем как начало реализации одного очень важного принципа. Необходимо совмещение разномасштабных исследований данного вида: на всем ареале; на части ареала, естественно-исторически ограниченной; на сравнительно небольших участках территории, занятых относительно небольшими совокупностями особей. Разномасштабность подходов должна отразиться и на методах исследования (более тонкие и чувствительные на небольшом материале, более грубые и простые на больших и многочисленных выборках), и на скоростях обследования ареала (стационарные исследования, пешие маршруты, автомобильные рейсы, просмотр аэрофотоснимков). И если работы такого типа проводятся комплексно, с участием генетиков, зоологов и ботаников, достаточно хорошо знающих **жизнь** данного вида (прежде всего экологов), специалистов по почвоведению, биогеоценологии, ландшафтоведению, климатологии и т. п., они не могут не привести к вскрытию популяционной структуры вида. Характерно, что принцип разномасштабности рассмотрения территории и временных отрезков дает эффект при изучении истории народов. Л. Н. Гумилёв (1970) называет масштабы соответствующего рассмотрения взглядом из мышиной норы, с кургана, с высоты птичьего полета.

Мы неоднократно подчеркивали ведущую роль генетики в изучении природных популяций. Это связано, как упоминалось выше, прежде всего с временным характером популяционных задач, но и не в последнюю очередь с особенностями генетического мышления. Не следует забывать, что генетика является самым точным разделом современной биологии, точным в том смысле, как мы называем точной наукой физику. К настоящему времени экспериментальной и теоретической популяционной генетикой накоплен значительный фактический материал и намечены основные структурные и функциональные связи, характеризующие популяцию. Со всей очевидностью показана огромная генетическая гетерогенность природных популяций, обеспечивающая адаптивную пластичность вида. В общих чертах выяснено значение факторов, приводящих к изменению частот генов и генотипов в популяциях. При этом ясно не только то, что мутационный процесс, случайные флуктуации, изоляция и естественный отбор везде и постоянно действуют в любой момент времени, но и то, что все эти факторы **взаимодействуют**. Их называют факторами микроэволюции и говорят, что все они существенны. (Так, В. В. Докучаев (1883), называя факторы почвообразования, говорил о существенности их всех, поскольку значение ни одного из факторов не равно нулю). В значительной мере именно популяционно-генетические исследования позволили понять комплексность структуры самого генотипа и сформулировать представление о генотипе — целостной системе, являющейся единицей отбора.

Нужно, однако, заметить, что сегодняшний подход генетика к природным популяциям не содержит в себе рассмотрения популяции как некоторой целостности, как естественно-исторической структуры. Скорее, речь идет об изучении случайных выборок особей, изъятых из природных популяций, но не популяции как таковых. Это несомненно искажает количественную оценку роли разных факторов популяционной динами-



ки, роли тех или иных особенностей системы генотипа, разного рода взаимодействий и влияет на ряд выводов, касающихся теории микроэволюции, прикладных селекционных проблем и проблем сохранения ресурсов биосферы.

Если мы говорим, что существенная роль в изучении природных популяций принадлежит генетике популяций, то возникает вопрос, насколько избранные для работы виды живых организмов должны быть удобны с точки зрения генетической? По-видимому, этот вопрос не имеет принципиального значения, если речь идет об изучении популяционной структуры вида. В пользу этого есть два довода. Во-первых, отдельные маркерные признаки, просто наследующиеся, могут быть найдены и у видов с очень большой продолжительностью поколения, например, у древесных (J. Wright, 1962; Семериков, Готов, 1971a). Кроме того, возможности здесь сильно расширяются в связи с вовлечением в работу изоферментов (Fox et al., 1971; Jones, 1967). Во-вторых, на примере дрозофилы можно видеть эволюцию подходов к популяционно-генетическому анализу (см., например, Dobzhansky, 1970). Если, например, вначале широко использовались лишь четко и однозначно проявляющиеся рецессивные, в основном аутосомные, летальные мутации, то сейчас в связи с изучением проблемы генетического груза речь идет фактически о сравнении распределений особей, несущих определенную хромосому или хромосомы, по их приспособленности в определенной среде, с отказом от последующего детального генетического анализа. Выявление ведущих, для разных видов разных и всегда количественных признаков приспособленности, сравнение распределений по ним особей в разных поколениях может дать для генетики популяций, по-видимому, достаточно много. Характерно, что бурное обсуждение проблемы приспособленности и интенсивные поиски адекватных мер приспособленности сливаются подчас с проблемами генетики количественных признаков и имеют сильный эколого-географический акцент (Ayala, 1969; Kojima, 1971; Lewontin, 1957; Thoday, 1953). По сути дела, ведется поиск оценок «нормы реакций» генотипа. Очень обнадеживающи перспективы разработки новых методов, позволяющих просто и эффективно вычленять генотипическую компоненту в популяционной изменчивости количественных признаков (см., например, Гинзбург, Драгавцев, 1970).

Изучение природных популяций как естественно-исторических образований требует детального знания особенностей биологии вида: способов и количественных оценок распространения особей и гамет, условий выживания и переживания вида в разной среде, в разном биогеоэкологическом окружении, особенностей внутривидовой структуры. О внутренней структуре популяций есть масса экологических сведений. К сожалению, часто они далеко не полные, поскольку сбор материала нередко проводится с чисто прикладными, вполне конкретными целями. И лишь в исключительных случаях дается генетическая интерпретация экологической структурированности (по полу, возрасту, сезонной динамике, численности и т. п.). Так, совершенно неожиданной оказалась связь инверсионного полиморфизма у дрозофилы с возрастным составом популяции (Wattiaux, 1968). В приведенном выше примере изучения популяций скального дуба, естественно, напрашивается детальное изучение возрастного состава древостоя; специфики смены поколений, особенно с учётом изменения среды, прежде всего почвы, под влиянием жизнедеятельности самого леса; пространственной дифференцировки лесных массивов в связи с ограниченностью распространения пыльцы и желудей, характером рельефа и сильной пространственной гетерогенностью горной страны. По-видимому, важные результаты могут быть

здесь получены путем построения машинных математических моделей: выяснение пространственно-временной динамики моно- и полигенных признаков при учете особенностей распространения пыльцы и желудей, особенностей воспроизведения леса в зависимости от его возрастного состава и характера среды. Когда говорят о внутрипопуляционной структуре, нужно иметь в виду, что она задается подчас пространственной гетерогенностью среды. В классической работе С. М. Гершензона (1946), изучавшего распространение меланизма у хомяка *Cricetus cricetus*, было ясно показано, что даже в пределах ограниченного ареала следует говорить не об определенном векторе и определенном давлении отбора, но о пространственно-временной «розе ветров» векторов и давлений отбора.

Взгляд на популяцию как естественно-историческую структуру и комплексные исследования природных популяций разных видов животных, растений и микроорганизмов неизбежно приведут со временем к созданию учения о популяции как высшей, синтетической по сути, форме знания. А это не может не повлиять на наши эволюционные представления, на наши оценки вклада живого в биосферу Земли; это не может не способствовать решению очень острых современных проблем рационального использования ресурсов биосферы.

Выражаю сердечную благодарность Н. В. Тимофееву-Ресовскому, А. Н. Тюрюканову, Л. Ф. Семерику за подробное обсуждение проблем, изложенных в настоящей работе.

## Л и т е р а т у р а

- Верещагин А. В., Глотов Н. В., Семериков Л. Ф., 1971. К истории дубовых лесов Северо-Западного Кавказа. В сб.: «Биосфера и её ресурсы». М. «Наука», стр. 218—236.
- Гершензон С. М., 1946. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus* L.). Ж. общ. биол., 7, № 2, 97—130.
- Гинзбург Э. Х., Драгавцев В. А., 1970. Использование фоновых признаков в разграничении генотипической и экологической изменчивости. Генетика, 6, № 6, 154—164.
- Гумилев Л. Н., 1970. В поисках вымышленного царства. М., «Наука».
- Докучаев В. В., 1883. Русский чернозем. Изд. 2-е; Сельхозгиз, М., 1949.
- Завадский К. М., 1968. Вид и видообразование. Л., «Наука».
- Семериков Л. Ф., Глотов Н. В., 1971а. О генетической гетерогенности популяций скального дуба (*Q. petraea* Liebl.). Генетика, 7, № 1, 42—48.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., 1964. Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии. В сб.: «Проблемы кибернетики», вып. 12, Физматгиз, М.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В., 1969. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука».
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Тюрюканов А. Н., 1966. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, 1, 123—132.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Тюрюканов А. Н., 1967. Биогеоценология и почвоведение. Бюлл. МОИП, отд. биол., 72, 2, 106—117.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В., 1973. Очерк учения о популяции. М., «Наука».

- Тюрюканов А. Н., 1970. Некоторые аспекты учения о биосфере и биогеоценозах. Научн. докл. высшей школы. Биолог. науки, № 4, 46—52.
- Ayala F. J., 1969. An evolutionary dilemma: fitness of genotypes versus fitness of populations. *Canad. J. Genet. a Cytol.*, 11, N 2, 439—456.
- Birch L. C., Ehrlich P. R. Evolutionary history and population biology. *Nature*, 1967, 214, N 5086, 349—352.
- Dobzhansky Th. 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia Univ. Press, New-York a. London.
- Fox D. J., Abäherli E., Ursprung H., 1971. *Drosophila* enzyme-genetics: a table. *Experientia*, 27, N 2, 218—220.
- Jones D. A., 1967. Polymorphism, plants and natural populations. *Sci. Progr.*, 55, N 219, 379—400.
- Kojima K.-I., 1971. Is there a constant fitness value for a given genotype? *Evolution*, 25, N 2, 281—285.
- Lewontin R. C., 1957. The adaptation of populations to varying environments. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 22, 395—408.
- Thoday J. M., 1953. Components of fitness. *Sympos. Soc. Exp. Biol.*, 7, 96—113.
- Wattiaux J. M., 1968. Cumulative parental age effects in *Drosophila subobscura*. *Evolution*, 22, N 2, 406—421.
- Wright J. W., 1962. *Genetics of forest tree improvement*. FAO Forestry and Forest Products Studies, N 16.