

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА: ЭКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ*

© 2016 г. Л. А. Животовский

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва 119991
e-mail: levazh@gmail.com

Статья принята к печати 31.03.2016 г.

Светлой памяти
Леонида Филатовича Семерикова
и Анатолия Никифоровича Тюрюканова

Обсуждается двухступенчатый подход к изучению популяционной структуры вида, основанный на совместном использовании экологических, географических и генетических данных: 1) вначале популяции группируют в эко-географические единицы (eco-geographic units, EGU) соответственно средовым градиентам в исследуемой части ареала, типам жизненных стратегий и иным негенетическим характеристикам, предположительно ассоциированным с градиентами адаптаций и межпопуляционными генными потоками; 2) затем выделенные EGU тестируют на соответствие генетическим данным путём сравнения генетической дифференциации между популяциями внутри EGU и между популяциями разных EGU. Анализируется связь EGU с понятиями биогеоценоза и эволюционно-значимой единицы, рассмотрены вопросы практического выделения EGU, обсуждены схема иерархической популяционной структуры, а также роль генетических и фенотипических маркеров в выявлении популяционной дифференциации. В качестве примера рассмотрена популяционная структура сахалинского тайменя в терминах эко-географических единиц.

Ключевые слова: популяция, экология, окружающая среда, вид, генетическая дифференциация, охрана среды, биогеоценоз, биохорологическая единица, адаптация, фенотипический признак, ДНК-маркер, репродуктивная изоляция, генный поток, генетический дрейф.

Population structure of species: eco-geographic units and genetic differentiation between populations.
L. A. Zhivotovskiy (N.I. Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow 119991)

A two-step approach, based on a combined use of environmental, geographic, and genetic data, is suggested for studying population structures of species. First, populations are grouped into eco-geographic units (EGUs) according to the environmental gradients in the studied part of the species range, the types of life strategies, and other non-genetic characteristics that are presumably associated with adaptation and inter-population gene flows. Second, the selected EGUs are tested for their congruence with genetic data by comparing the genetic differentiation between populations within EGUs to that between populations of different EGUs. Some of the issues discussed are as follows: the relationship of the EGU concept with the concepts of biogeocenosis and evolutionarily significant units (ESUs); designing of EGUs in practice; the level of EGUs in a hierarchical population structure; the weights of genetic and phenotypic markers in estimating population differentiation. The population structure of a salmonid fish, Sakhalin taimen, is considered in terms of eco-geographic units as an example. (Biologiya Morya, 2016, vol. 42, no. 5, pp. 323–333).

Keywords: population, ecology, environment, species, genetic differentiation, protection of natural resources, biogeocenosis, biochorological unit, adaptation, phenotypic trait, DNA marker, reproductive isolation, gene flow, genetic drift.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА: ПРОБЛЕМА

Согласно Э. Майру (1968, с. 290–320), изучить популяционную структуру вида – значит составить представление об организации внутривидовой изменчивости в виде географических клин, изолятов, зон интерградации популяций и о порождающих их факторах. По сути популяционная структура вида – это аннотированный

каталог популяций, из которых состоит вид на исследуемой части ареала, с оценкой генных потоков между ними, с указанием на их демографические и экологические особенности и условия среды обитания. С развитием молекулярно-биологических методов – от маркирования особей по нескольким полиморфным маркерам до широкогеномного типирования – появилась возможность исследования генетической дифференциации популяций как для практических задач выделения единиц

* Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 15-29-02421 и 14-04-92005.

биоресурсов и разработки программ их рационального использования, воспроизводства и природоохранных мероприятий, так и для выявления популяционной структуры вида.

Возможностью разделить популяции по данным о генетических маркерах мы обязаны тем микроэволюционным процессам, которые протекали в популяциях за много поколений до момента их изучения. Можно сказать, что *популяция – это совокупность особей, предки которых в течение многих поколений обитали в сходных условиях и воспроизводились внутри себя*. Иными словами, популяция репродуктивно относительно изолирована от других подобных совокупностей, так что генные потоки между ними малы по сравнению со значительными генными потоками внутри популяции. Предполагается также, что эта популяция существовала в определенных условиях среды достаточно долго, так как лишь через длительный период времени могут сформироваться уникальные генофонды популяций, их коадаптированные генные комплексы и возникнуть такие генетические особенности (в том числе по селективно нейтральным маркерам), которые выявляются современными молекулярно-биологическими методами и современными методами анализа популяционно-генетических данных.

Важнейшие факторы и процессы становления каждой популяции в отдельности и популяционной структуры вида в целом – это 1) межпопуляционные репродуктивные барьеры, которые должны быть достаточно устойчивыми и длительно существующими, чтобы в каждой популяции сформировался свой генофонд; 2) адаптивные преобразования изменчивости по генам, контролирующим морфологические, физиологические и поведенческие признаки, т.е. именно те особенности, которые обеспечивают приспособленность к конкретным условиям существования; 3) генетический дрейф, к которому чувствительны селективно нейтральные или почти нейтральные участки генома – особенно в периоды малой численности популяции.

Адаптивные преобразования могут вести к ассоциативным изменениям и в участках генома, непосредственно не вовлеченных в процессы адаптации (так называемый hitchhiking-эффект). Чтобы не уходить в сторону от основной темы, в обсуждаемом в статье контексте подобные ассоциативные изменения, а также такие процессы, как элиминация возникающих мутаций и рекомбинантов или их встраивание в общую популяционную изменчивость, неслучайность скрещиваний в зоне контакта популяций и т.д., мы относим к последним двум факторам.

Вследствие всех указанных факторов и процессов популяции со временем приобретают свои генетические профили, что наблюдается как в дикой природе, так и в созданных человеком популяциях растений и животных. Актуальной становится проблема выявления существующей популяционной структуры вида как результата прошедших эволюционных процессов в определенных

градиентах среды обитания. Как, по каким критериям выделять популяционные группировки?

БИОГЕОЦЕНОЗ И ПОПУЛЯЦИЯ

Н.В. Тимофеев-Ресовский с соавторами (1973, с. 22–29) предложили концепцию выделения популяций с учетом биогеоценотической структуры их ареала, поскольку популяции обитают в условиях среды, определяемых набором биогеоценозов (биотопов). А.Н. Тюрюканов (1970), разбирая введенное В.Н. Сукачевым понятие "биогеоценоз", определил его как "участок территории или акватории, однородный в топографическом, микроклиматическом, биоценотическом, почвенном, гидрологическом и геохимическом отношениях". Н.В. Глозов (1975) выдвинул тезис о популяции как естественно-исторической структуре, становление которой в череде поколений проходит в определенном, как правило, многокомпонентном биогеоценотическом окружении. При этом автор подчеркнул важность системного изучения популяций, а не анализа отдельных случайных выборок, чтобы адекватно отразить возможное разнообразие биоценозов и соответствующую неоднородность популяций. По его мнению системное изучение обязательно должно включать оценку миграционной активности и пути адаптации к разным условиям среды в ареале вида, содержать анализ экологической структурированности популяции и, как финал, генетическую интерпретацию соответствующих параметров (Глозов, 1975).

Возможно ли на практике такое системное изучение популяций, обитающих в неоднородной среде, с учетом развитых методов генетического типирования особей? Парадоксально, но факт: на фоне стремительного развития методов анализа наследственной изменчивости (особенно в наступившую эру широкогеномных исследований) традиционные зоологические и ботанические исследования, проводившиеся ранее с широким популяционным охватом, в настоящее время нередко ограничиваются анализом отдельных выборок, а не систематическим изучением популяционной организации вида (см.: Животовский, 2013). Между тем, широкие полевые популяционные исследования важны и необходимы в эволюционном, ресурсном и природоохранном планах, так как многие виды животных и растений, даже широко распространенные, подвергаются жесткому прессу, что ведет к их пространственной фрагментации, к большей репродуктивной изоляции внутривидовых группировок, к потере ими генетического разнообразия и способности к адаптивным изменениям при изменении условий существования. Например, некоторые популяции даже таких широко расселенных промысловых видов, как тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*, близки к исчезновению (см.: <http://www.dfo-mpo.gc.ca/Library/327319.pdf>; <https://www.gpo.gov/fdsys/pkg/FR-2014-07-23/pdf/2014-16756.pdf>); подобные примеры можно также найти в Международной Красной книге (<http://www.iucnredlist>).

org/). Поэтому разработка критериев популяционных единиц важна не только как теоретическая проблема, но и как насущная практическая задача выделения единиц запаса вида, их управления и охраны.

ЭВОЛЮЦИОННО ЗНАЧИМЫЕ ЕДИНИЦЫ

Для выделения популяций Р. Уэплс (Waples, 1991) ввел понятие эволюционно-значимой единицы (ESU, evolutionarily significant unit) на основе двух критериев: она репродуктивно изолирована от других подобных единиц и представляет собой важный эволюционный компонент вида, что эквивалентно эволюционной интерпретации в определении популяции Н.В. Тимофеевым-Ресовским с соавторами (1973). На основе ESU, отталкиваясь от проблем природоохранной генетики, были рассмотрены две концепции сохранения природного биоразнообразия (Waples, 1991; Moritz, 2002; Allendorf et al., 2012; Funk et al., 2012, и др.): 1) сохранять ныне существующее внутри- и межпопуляционное генетическое разнообразие, которое обеспечивает адаптацию популяций к условиям их среды обитания; 2) сохранять те эволюционные процессы, которые генерируют генетическое разнообразие и обеспечивают действие отбора по адаптивным признакам.

Теоретически эти две концепции – важнейшие, однако их практически невозможно прямо применить к подавляющему большинству природных видов, так как на современном уровне знания информация об адаптивных генотипах и обуславливающих их средовых факторах в конкретных популяциях отсутствует, а получить её напрямую пока невозможно. Как показывают данные широкого геномных исследований, такую информацию очень трудно получить в достаточном объеме еще и потому, что локальные адаптации и вызванные ими генетические изменения в популяциях могут быть "параллельны" (Pearse et al., 2014) или "непараллельны" (Perrier et al., 2013) друг другу.

Использование указанных концепций затруднено также тем, что для полигенной количественной изменчивости, присущей многим адаптивным признакам, связь между локальными адаптациями и межпопуляционными различиями скрыта от глаз исследователя из-за взаимодействий "генотип–среда" и других нелинейных взаимосвязей между генетической изменчивостью, фенотипическими вариациями и экологическими параметрами (Waples, 1991; Gagnaire et al., 2012), к тому же и молекулярная природа популяционных адаптаций, за редкими исключениями, неизвестна (Fraser et al., 2011). Более того, геномные данные свидетельствуют о том, что действие множества минорных генов, которые в совокупности могут вносить основной вклад в суммарную популяционную изменчивость адаптивных количественных признаков, уловить современными методами анализа как геномов, так и полученных данных невозможно (Yang et al., 2011). Ко всему сказанному добавим, что понятие адаптивности и адаптивного признака теорети-

чески многозначно, что давно было осознано (Левонтин, 1981).

ТРИ ОСИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Конечно, исследователь может собрать выборки в разных участках ареала вида, провести популяционно-генетический анализ без обращения к средовым параметрам местообитания изучаемых группировок особей, к их экологическим, поведенческим и иным адаптивным характеристикам. При этом удачно выбрав ДНК-маркеры, он может получить генетические кластеры особей и выборки, осмысленно их проанализировать (скажем, коррелируя генетические дистанции с географическими расстояниями между выборками, оценивая эффективный размер популяций, определяя доли мигрантов и интенсивность генных потоков между популяциями и т.д.), опираясь на данные о частотах аллелей и генотипов и на популяционно-генетическую теорию. Однако это лишь первый, хотя очень полезный и важный шаг в исследовании генетической дифференциации популяций. *Более полное понимание популяционной структуры связано с изучением факторов адаптации популяций к среде обитания и миграционных отношений между популяциями.*

Чтобы применить на практике сформулированные выше концепции выделения, охраны и поддержания ESU, было предложено заменить в них труднооцениваемые адаптивные генетические и эволюционные процессы и параметры на доступные оценкам экологические характеристики, которые могли бы быть ассоциированы с адаптивностью популяций. Этого можно достичь, например, разбивая видовой ареал на географические регионы и выделяя в их пределах важные экологические градиенты (Moritz, 2002). Можно также выделить участки видовой ареала, естественные границы между которыми обеспечивают репродуктивную изоляцию между их популяциями, и связать данную информацию с популяционно-генетической дифференциацией – это так называемая ландшафтная генетика (Dionne et al., 2008; Manel et al., 2010; Sork, Waits, 2010). Или же провести процедуру выделения "проектируемых единиц" (designatable units), предлагаемую Канадской комиссией по исчезающим видам (COSEWIC, 2015): сначала определить дискретные единицы путем анализа разных признаков (морфологических, поведенческих, нейтральных генетических маркеров и др.), а затем доказать их филогенетическую, экологическую и иную значимость и качественное отличие.

Ещё одна процедура реализации концепции ESU с помощью доступных для исследователя методик была разработана Р. Уэплсом с соавторами (Waples et al., 2001; Waples, 2006); согласно данной концепции, ESU выражается в терминах трех осей изменчивости – среды, жизненных стратегий и генетики. Соответственно этому предложено анализировать популяционные данные в следующем порядке: вначале построить популяционное

филогенетическое дерево по генетической оси (например, по данным о генетических расстояниях), а затем разбить это дерево вдоль двух других осей, т.е. подразделить его, используя имеющиеся демографические, экологические и другие негенетические характеристики популяций.

При всей логичности и ясности этой процедуры главные компоненты и иные графические и статистические методы анализа групповой и индивидуальной генетической изменчивости могут дать смещенное местоположение отдельных популяций в пространстве генетических координат. Причинами такой смещенности могут быть, например, неадекватный метод анализа генетических данных или особенности генетического профиля этих популяций. Последнее может произойти, в частности, из-за того, что популяции испытали сильный генетический дрейф вследствие эффекта "бутылочного горлышка" (т.е. длительного снижения численности) или эффекта "основателя". И то, и другое способно сильно изменить генетические профили популяций. Смещенность может быть также результатом искусственного воспроизводства, если оно изменило генетический состав воспроизводимой части популяции, или следствием интродукции особей из генетически отличающейся группировки. Причиной смещенности может быть и малый объем выборки: в этом случае частоты аллелей и генотипов в выборках могут случайно сильно отклониться от реальных популяционных профилей. Все перечисленные причины способны привести к большим отклонениям популяционно-генетических оценок и к неточному представлению о месте таких популяций в популяционной картине вида.

ЭКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ

Чтобы подчеркнуть важность среды обитания в формировании популяционной структуры вида и избежать ложных выводов о популяционной принадлежности выборки из-за указанных выше причин, нами был предложен иной алгоритм выделения популяционных группировок: использовать те же три оси изменчивости Р. Уэллса, но в обратном порядке (Zhivotovsky et al., 2015). А именно: 1) разбить популяции на эко-географические единицы – EGU (eco-geographic units), т.е. на популяционные группировки соответственно средовым градиентам на исследуемой части ареала вида, типам жизненных стратегий и иным негенетическим характеристикам, предположительно ассоциированным с градиентами адаптаций и барьерами межпопуляционных генных потоков (эти единицы могут рассматриваться в качестве одного из уровней популяционной иерархии в пределах больших внутривидовых группировок или же в целом по всему ареалу); 2) проверить выделенные EGU на соответствие генетическим данным, например, путем сопоставления уровня генетической дифференциации между популяциями внутри EGU и между популяциями разных EGU либо любым иным статистически адекват-

ным методом оценки межпопуляционных генетических различий. Затем можно набирать дополнительные экологические и генетические данные для популяционно-генетического исследования с целью уточнения границ EGU и входящих в них популяций.

Такой подход методологически отвечает примату экологических, географических и других селективных и изолирующих факторов в эволюционном становлении популяций, явно выраженному в популяционной трактовке понятия биогеоценоза (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, с. 30) и во взгляде на популяцию как естественно-историческую структуру (Глотов, 1975). Вместе с тем этот подход опирается на использование градиентов ведущих средовых факторов становления популяционной структуры, выраженных концепцией трех осей изменчивости (Waples et al., 2001; Waples, 2006). Кроме того, роль генетических данных, несмотря на смещение очередности их анализа, остается ведущей, так как только ими подтверждаются законность и значимость выделения эко-географических единиц путём сравнения уровня генетической дифференциации между популяциями в пределах EGU и между популяциями разных EGU.

Если генетические различия между популяциями, принадлежащими двум разным EGU, сходны по величине таковым внутри EGU, то это может быть побудительным мотивом к объединению данных EGU в одну общую единицу и к переоценке экологических и средовых факторов, первоначально выбранных для разделения таких EGU. Напротив, если выявлено отклонение генетического профиля какой-либо популяции за пределы генетического кластера своего EGU (которое обычно проверяют популяционно-генетическими критериями, например, по частотам аллелей, величине F_{ST} -статистики, местоположению на популяционном филогенетическом дереве или в пространстве главных компонент), то это еще не повод выводить эту популяцию из состава данной EGU. Такое отклонение, как обсуждалось выше, может быть обусловлено малым размером выборки, генетическим дрейфом, интродукцией из другой популяции и др.; при этом сама популяция испытывает действие тех же глобальных факторов отбора и изоляции, которые характеризуют эту эко-географическую единицу.

ПРИМЕР ВЫДЕЛЕНИЯ ЭКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЕДИНИЦ

В качестве примера рассмотрим один из видов лососевых рыб – сахалинского тайменя *Parahucho perryi*, на котором был опробован предлагаемый подход (Zhivotovsky et al., 2015). Это эндемичный вид, который обитает в основном на о-ве Сахалин, но встречается также в реках Приморья, южных Курильских островов и о-ва Хоккайдо; занесен в Красную книгу Российской Федерации и Сахалинской области, в Международный перечень видов, находящихся под угрозой исчезновения (рис. 1). Полвека назад *P. perryi* считался промысловым видом, но в настоящее время исчезает из-за деградации



Рис. 1. Сахалинский таймень (р. Даги, северо-восточный Сахалин, 2009 г.). Фото автора.

речных бассейнов и браконьерского лова. Сахалинский таймень созревает в возрасте 6–8 лет, достигает значительного возраста (отдельные особи живут 20 лет и более) и размера – более 1.5 м. Размножается в верховьях рек и в притоках. Хищник, во время нагула питается в реке, озерах, морских лагунах; в поисках пищи может выходить в прибрежье, совершая миграции до эстуариев соседних рек.

Нами была проведена комплексная работа по выделению EGU сахалинского тайменя (Zhivotovsky et al., 2015) в основной части ареала вида – на о-ве Сахалин (рис. 2). Для этого мы соединили результаты двух проведенных ранее исследований. В первом, биогеографическом, исследовании вся территория Дальнего Востока была поделена на зональные провинции согласно долготным и широтным градиентам, климатическим параметрам, типам ландшафта и др. (Мартыненко, 2007). В частности, на о-ве Сахалин было выделено пять зональных провинций (рис. 2А), в основном согласно направлению стока рек (в Охотское море – восточный Сахалин или в Японское море – западный Сахалин) и типам леса в районах водосбора рек. Два последних фактора очень сильно влияют на состояние нерестилищ и, следовательно, на самый критический период жизни рыб – ранний онтогенез, когда смертность максимальна и, предположительно, может действовать значительный локальный отбор. Во втором исследовании сахалинские ихтиологи С.Н. Сафронов и В.Д. Никитин (см.: <http://www.sakhniro.ru/page/taimen/>; Zhivotovsky et al., 2015) в течение многих лет изучали сахалинского тайменя в разных бассейнах рек Сахалина (рис. 2Б), оценивая его численность и биомассу. Ими были выделены четыре экоформы по данным о численности и биомассе тайменя в разных участках реки в разные сезоны (рис. 2В). Разные экоформы имеют разный потенциал к межпопуляционным миграциям. Полярными в этом отношении являются резидентная (пресноводная) форма, которая не выходит в прибрежье и потому не может уйти в соседние реки, и анадромная форма, которая выходит в прибрежные воды и способна совершать миграции к лагунам и эстуариям других рек, возможно участвуя там в размножении. Соединив вместе оба подразделения территории

о-ва Сахалин, мы приняли полученные разбиения за EGU (рис. 2Г), которые учитывают как градиенты абиотических факторов – возможных агентов естественного отбора в популяциях этого вида, так и демографические различия между экоформами сахалинского тайменя, определяющие в том числе ограничения на межпопуляционные обмены (см.: Zhivotovsky et al., 2015).

Выделенные EGU можно рассматривать как один из уровней иерархии в популяционной организации сахалинского тайменя. Анализ генетической изменчивости по полиморфным микросателлитным маркерам показал (Zhivotovsky et al., 2015), что в общем межпопуляционном разнообразии сахалинского тайменя ($F_{ST} = 0.150$) больше половины (0.079) приходилось на различия между EGU, выделенными путем одновременного разбиения на зональные провинции и экоформы (рис. 2Г). При этом, если объединить несколько EGU, то генетические различия между укрупненными группировками уменьшаются. Например, генетические различия между зональными провинциями Сахалина без учета экоформ (рис. 2А) и различия между экоформами сахалинского тайменя без учета зональных провинций (рис. 2В) гораздо меньше: $F_{ST} = 0.048$ и 0.032 соответственно. Внутри каждой EGU все популяции сахалинского тайменя также генетически отличались друг от друга (но меньше, чем популяции из разных EGU), образуя нижний уровень популяционной иерархии. Более того, некоторые небольшие выборки из популяций с малой численностью значительно отклонялись от генетического профиля своей EGU (Zhivotovsky et al., 2015, с. 439), т.е. вели себя так, как описано в предыдущем разделе.

В исследовании по сахалинскому тайменю концепция EGU позволила не только выделить важные группы популяций, но и решить практические задачи. Например, для восстановления популяций сахалинского тайменя на о-ве Сахалин нами было предложено использовать производителей из популяций только в пределах данной EGU (Zhivotovsky et al., 2015). При проведении работ по восстановлению сахалинского тайменя в оз. Тунайча на юго-востоке о-ва Сахалин, в соответствии с нашей рекомендацией, для искусственного воспроизводства были использованы производители только из этого бассейна (личное сообщение В.Г. Самарского).

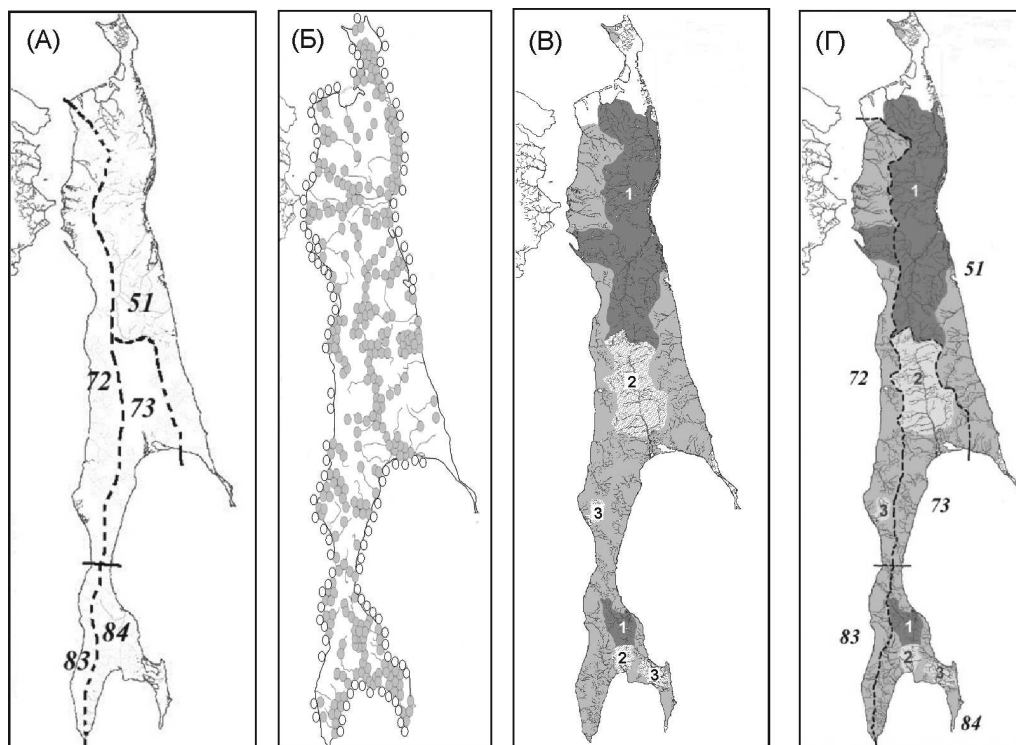


Рис. 2. Выделение эко-географических единиц сахалинского тайменя на о-ве Сахалин. А – разбиение сахалинской части ареала тайменя на зональные провинции соответственно типам ландшафта, климатическим параметрам, широте и долготе, морским бассейнам речного стока (деление и номера провинций по: Мартыненко, 2007). Б – места облова сахалинского тайменя для оценки численности в разных участках рек в разные сезоны (80 водоемов); серые кружки – вылов в верховьях рек, притоках, среднем и нижнем течении, лагунах, озерах; белые кружки – вылов в эстуариях рек и в прибрежье (по данным С.Н. Сафронова и В.Д. Никитина, см.: <http://www.sakhniro.ru/page/taimen/>; Zhivotovsky et al., 2015). В – география экоформ сахалинского тайменя по характеру распределения рыб в реке во время весенне-осеннего нагула и по их потенциальной возможности к межпопуляционным обменам (разработана В.Д. Никитиным по данным обловов, приведенным на рис. 2Б; см.: Zhivotovsky et al., 2015): 1 – лагунная форма (может выходить в прибрежье и мигрировать); 2 – резидентная форма (не выходит в солёные воды и поэтому не может мигрировать в популяции соседних рек; представлена в основном тайменем р. Поронай, центральная часть о-ва Сахалин); 3 – озерная форма (может эпизодически выходить в прибрежье); серым цветом обозначены бассейны рек, заселенных анадромной формой (с регулярным выходом в прибрежье и в эстуарии соседних рек в поисках пищи, что может привести к межпопуляционному обмену). Г – выделение EGU путем наложения зональных провинций (рис. 2А) и районов обитания разных экоформ (рис. 2В) (по: Zhivotovsky et al., 2015).

ЭКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ: СРЕДА И ГЕНЕТИКА

Иногда из-за отсутствия возможности провести планомерные полевые работы выборки для генетических исследований собирают без учета экологических, географических и иных данных, которые могли бы пролить свет на факторы популяционной адаптации. Очевидно, что генетический материал, собранный без систематизации условий среды обитания, учета жизненной стратегии данного вида и т.д., редко может репрезентативно отражать популяционную структуру. С одной стороны, такие порой случайно выхваченные из видового ареала выборки могут дать ложное представление о популяционной структуре вида (Животовский, 2013). С другой стороны, не является ли ограничительным предложенный нами подход, когда популяционная структура вида представляется через эко-географические единицы, основанные на негенетических данных, а генетическое исследование оказывается как бы вторичным? По нашему мнению, не является, так как обоснованность каждого EGU кон-

тролируется генетическими критериями (см. п. 2 определения EGU). EGU образуют предварительный костяк предполагаемой схемы популяционной структуры вида, который позволяет планировать корректный сбор выборок для генетического исследования, репрезентативно представляющих эту популяционную структуру.

Генетические маркёры, точнее, их полиморфизм, позволяющий различать популяционные единицы, является производным тех микроэволюционных процессов, которые привели к существующей популяционной структуре вида. Конечно, если бы исследователю удалось отобрать весь комплекс генов и эпигенов, отвечающих как за адаптацию популяций к конкретным условиям среды, так и за миграционные особенности и репродуктивную изоляцию, то он имел бы в руках надежные генетические методы выявления популяций как единиц эволюции и адаптации. Однако в подавляющем большинстве случаев пока еще не удается связать сколь-нибудь значимую часть адаптивного популяционного разнообразия с конкретными ДНК-маркёрами.

Именно в обстоятельствах ограниченного знания о генетике популяционных адаптаций такие атрибуты EGU, как средовые градиенты, жизненные стратегии и т.д., выступают в качестве суррогата малоизвестных или неизвестных нам селективных давлений на геном, генных потоков и прочих факторов, сформировавших ныне существующую структуру вида. При этом EGU выступают как базовая эколого-географическая модель популяционной структуры, модель кружева ареала, подразделяющая вид на генетически более однородные части ("кружево ареала" – образное выражение К.В. Арнольди, подчеркивающее неравномерность пространственного распределения особей).

Процессы адаптации приводят к ассоциативным изменениям в разных участках генома, в том числе по селективно нейтральным генетическим маркерам, которые слабо или вовсе не ассоциированы с адаптивными морфофизиологическими и поведенческими признаками. Поэтому значимость EGU может быть подтверждена генетическими маркерами, с помощью которых тестируют и уточняют результаты выделения EGU и входящих в них популяций. Ими могут быть молекулярные маркеры: изозимы, микросателлиты, однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), экспрессируемые РНК, эпигены и др. Большинство из них селективно нейтральны или почти нейтральны, а некоторые связаны с адаптациями. Например, речные и озерные популяции пресноводной формы трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* имеют разные профили транскрибируемой РНК генов иммунного ответа вследствие адаптации к разной паразитофауне (Huang et al., 2016). Для выделения популяционных группировок могут успешно применяться не только молекулярные, но и полигенные количественные признаки и дискретные морфы (морфологические, физиологические, поведенческие). Так, изучение черешчатого дуба *Quercus robur* на Кавказе позволило выделить по признакам листа популяционные группы, некоторые из них были ранее описаны как самостоятельные виды (Глотов и др., 1981). Объединение в одном популяционном исследовании молекулярных маркеров и морфофизиологических признаков (см.: Животовский, 1984) может оказаться полезным для исследования EGU.

В рассмотренном выше примере с сахалинским тайменем мы апеллировали к широкому географическому районированию как к одному из критериев, включающему типы ландшафта, морские бассейны стока рек, температурные градиенты (вторым критерием было выделение экоформ тайменя, ассоциированных с возможностью межпопуляционных обменов). А как поступать в иных случаях, например, при изучении популяций растений в сильно пересечённой местности, где основную роль играют другие факторы (влажность, минеральное питание, затененность и т.д.), которые могут значительно меняться через несколько метров?

Ответ на поставленный вопрос сводится к необходимости систематизации условий среды обитания

популяций, входящих в EGU, например, через понятие биогеоценоза (биотопа). Разумеется, биогеоценоз обязательно должен быть основной структурной единицей во всех биохорологических исследованиях (Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966), в том числе при выделении популяций, поскольку реальные размеры биогеоценозов широко варьируют "от нескольких метров (микротапины в степях и полупустынях, березовые колки, песчаные дюны и т.д.) до нескольких километров (солончак, такыр, однородные участки степи, леса)" (Тюрюканов, 1970). Поэтому ареал популяции, как правило, неоднороден и может включать не один, а несколько биогеоценозов. Их учет с добавлением популяционно-биологических характеристик может служить важной отправной точкой для выделения EGU.

ИЕРАРХИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВИДА И ПОПУЛЯЦИИ

Отдельная EGU – это группировка популяций, сходных по параметрам среды обитания, а также по экологическим, демографическим и иным популяционно-биологическим характеристикам. В основе такого определения лежит предположение, что общность условий среды и популяционно-биологических особенностей в пределах EGU обусловила сходство микроэволюционных процессов, приведших, в свою очередь, к генетическому сходству разных популяций внутри EGU. Соответственно, большие экологические различия между EGU привели к большим генетическим различиям между их популяциями. Предполагается, что в среднем миграционный обмен между популяциями в пределах одной EGU гораздо сильнее, чем между разными EGU, что усиливает тенденцию к относительно большему генетическому сходству популяций в пределах EGU.

Концепция EGU позволяет представить следующую схему иерархической популяционной структуры вида и стратегии её изучения (рис. 3): 1) верхние уровни иерархии выделяются, в первую очередь, на основе биогеографических, экологических, демографических и других исследований, но с обязательным подтверждением генетическими данными; 2) отдельные популяции и субпопуляции образуют более низкий уровень иерархии относительно EGU. В примере с сахалинским тайменем обсуждены два уровня иерархии, выделенные на рис. 3 пунктирным прямоугольником, – EGU и составляющие их популяции. Уровней иерархии может быть гораздо больше: EGU сами могут быть частями группировок более высоких иерархических уровней, например, больших географических регионов, а популяции в пределах каждой EGU могут состоять из субпопуляций и других более мелких группировок.

Мы не обсуждаем здесь детально понятие "популяция", поскольку в данном выше определении, как и во всех известных определениях популяции, величины важнейших её параметров не приводятся, а лишь описываются: "генные потоки между популяциями малы" (на-

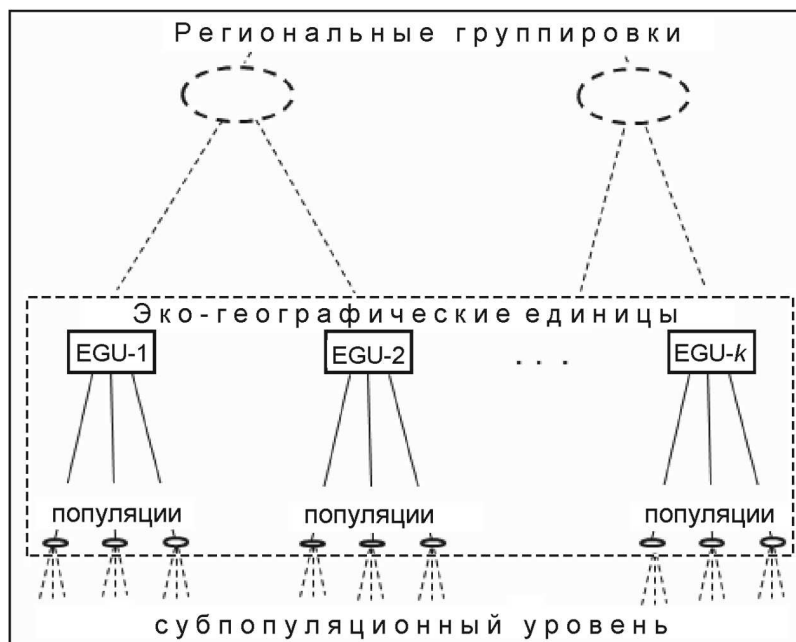


Рис. 3. Схема иерархической популяционной структуры вида с учетом эко-географических единиц.

сколько малы?), "значительное время изоляции" (сколько поколений?) и т.д. Достичь консенсуса в определении того, что такое популяция, невозможно, так как разные авторы делают акцент на разных факторах и процессах, определяющих понятие "популяция" (см.: Dobzhansky, 1955, 1970; Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Глотов, 1975; Мина, 1980; Waples, Gaggiotti, 2006, и мн. др.). Например, в одних случаях важно подчеркнуть экологические факторы, в других – эволюционные, с разными пороговыми оценками популяционно-генетических параметров (Waples, Gaggiotti, 2006); разные параметры взаимодействующих популяций в разных условиях среды могут вести как к разным, так и к сходным популяционным структурам (Мина, 1980); в одном и том же месте могут существовать различные временные группировки, которым разные исследователи придают разный статус (Иванков, Иванкова, 2013). Единственное, что можно априори "требовать" от выделяемой исследователем популяции – это её репродуктивное единство и генетические отличия от других популяций. Данные свойства необходимые, но недостаточные. В остальном же вопрос отнесения совокупности особей к популяции следует адресовать к компетенции конкретного исследования: соответственно, особенностям биологии вида, истории изучаемой группировки, степени фенотипического и генетического сходства и различия как между особями, так и группами особей, и т.д.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Говоря о будущем генетических работ в плане определения популяционной структуры вида, можно надеяться, что они позволят выявить геномные факторы адаптации популяций конкретного вида к конкретным

условиям среды и оценить генные потоки в исследуемой части ареала. Но это не отменяет необходимости широких полевых исследований. Предлагаемый нами подход к выделению EGU – один из путей изучения популяционной структуры вида, позволяющий уже сегодня совместить эколого-географические исследования с генетическими. Набор EGU – это, по сути, модель популяционных группировок, т.е. модель подразделения вида в заданной части ареала на популяционные группировки, которая основана на экологических, биогеографических и иных негенетических данных. Затем модель должна тестироваться и уточняться генетически. В некотором смысле это напоминает так называемую байесовскую процедуру в статистике: набор EGU – априорная популяционная структура, а после генетического тестирования – апостериорная. Провести в надлежащем объеме и с надлежащей тщательностью полевые биогеографические и экологические исследования не всегда легко и возможно, и нередко они остаются незавершенными по разным причинам. Однако иметь такую программу работ в любом случае важно: она ориентирует, что следует сделать в перспективе, ибо от полноты полевого исследования зависит адекватность выделяемых EGU.

Концепцию EGU можно также использовать для сравнения разных моделей популяционной структуры. Если существует несколько способов (моделей) разбиения популяций на EGU, то генетически более адекватной можно считать ту модель, которая обеспечивает более высокую долю различий между EGU. Например, EGU можно выделить тремя способами: по данным зоогеографического районирования или популяционно-биологического исследования, а также по совместным данным. В случае с сахалинским тайме-

нем (Zhivotovsky et al., 2015) генетическая дифференциация между EGU, выделенными по совместным данным, оказалась выше, чем между EGU, выделенными как первым, так и вторым способом. Несомненно, генетическую адекватность разбиения на EGU можно оценивать, не только апеллируя к F_{ST} но и обращаясь к другим популяционно-генетическим моделям, методам и статистикам, позволяющим вычленить популяционные единицы и оценить миграционные и иные параметры (см., например: Rannala, Mountain, 1997; Pritchard et al., 2000, и мн. др.).

Важно еще раз подчеркнуть, что, несмотря на впечатляющие достижения в геномике, роль полевых биологических, биогеоценотических, географических и других исследований в выяснении популяционной организации вида не уменьшается, а возрастает. В связи с этим уместно процитировать представление генетика-полевого об изучении природных популяций, которое, несмотря на прошедшие десятилетия, остается актуальным и ныне: "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" (Глотов, 1975).

Выделение EGU может быть связано с длительными полевыми популяционно-биологическими, биогеографическими и экологическими исследованиями на изучаемой части ареала вида. Например, рассмотренное выше исследование по сахалинскому тайменю (Zhivotovsky et al., 2015) потребовало многолетней работы ихтиологов по оценке состояния популяций многих рек; были приняты во внимание данные биогеографического районирования; сбор генетических образцов длился несколько лет, при этом был использован архивный материал из ихтиологических чешуйных книжек (в виде кусочков кожи) для ДНК-исследования. Заметим, что не обязательно исследовать генетически все популяции, входящие в EGU, зачастую достаточно ограничиться основными. Когда все выделенные EGU генетически обоснованы, к соответствующим EGU можно предварительно отнести и генетически не изученные популяции, но впоследствии необходимо подтвердить это генетическими данными.

Эко-географические единицы и составляющие их популяции – это продукт микроэволюционной динамики, и поэтому выяснение их истории должно быть составной частью исследования популяционной организации вида. Яркий пример такого рода: определяя популяционную структуру дубов Северного Кавказа, исследователи обратили внимание на гетерогенность разных участков леса по возрасту насаждений и смогли выяснить её причины, используя архивные материалы XIX века о заселении этих территорий и вырубках леса (Верещагин и др., 1971). Затем авторы изучили изменчивость признаков листа у скального дуба *Q. petraea* с помощью четырехфакторного иерархического дисперсионного анализа, подразделяя пробные площади (более 20) одного участка леса на Северном Кавказе (по 50 деревьев с каждой площади, по 3 листа с дерева) на факторы истории (старые естественные дубравы и новые антропогенные дубяки), экологии (типы леса), популяции и особи, с целью выделения популяционной структуры данного участка леса и оценки вклада каждого из факторов в её становление (Глотов и др., 1975). Интродукция новых видов также дает нам возможность воссоздать историю расселения популяций и исследовать их популяционную структуру в новом ареале. Историю многих природных популяций невозможно документировать напрямую, однако она может быть связана с геологическими и климатическими процессами с известной датировкой, которые приводят к разрушению старых и образованию новых изоляционных барьеров между популяциями. Например, последнее потепление способствовало расширению ареалов многих видов гидробионтов из их рефугиумов и в то же время привело к изменению факторов дифференциации вследствие образования новых островов и проливов из-за подъема уровня океанов. Должны учитываться и антропогенные процессы, если они меняют среду обитания (следовательно, и спектр адаптаций) или изменяют генные потоки; искусственное воспроизводство биоресурсов тоже относится к их числу.

К каким видам применима концепция EGU? Для сахалинского тайменя, как и для других водных организмов, размножение и развитие (и возможный отбор) которых протекают в пресной воде, по крайней мере, в раннем онтогенезе, естественным первичным популяционным подразделением является озеро, река или приток большой реки. При этом гидрологические характеристики водоемов, популяционно-биологические параметры обитающих в них популяций и физические ограничения на миграцию особей из одной популяции в другую являются основой для выделения EGU. Для видов с сезонными и более длительными миграциями основой для выделения EGU могут быть места размножения и раннего развития, на которые приходится большая часть естественного отбора; хотя возможны непростые ситуации, например, для морских гидробионтов с планктонной личинкой. Для наземных животных и растений границы EGU могут задаваться градиентами температур, влажно-

сти, типом ландшафта, биогеоценотическим окружением и т.д. (см. обсуждение в предыдущих разделах этой статьи). Немаловажно также, что для видов с бесполом или преимущественно вегетативным размножением или с высокой степенью самооплодотворения, для которых проблематично определить популяцию (см.: Тимофеев-Ресовский и др., 1973, с. 44), выделение EGU может оказаться удобным способом выявления популяционных группировок. Подход к исследованию популяционной структуры вида на основе EGU объединяет полевые биогеографические и популяционно-биологические исследования с популяционно-генетическим анализом, что особенно актуально сейчас, когда широкогеномные исследования позволяют вести поиск генетических маркеров, ассоциированных с адаптивными популяционными характеристиками и с условиями среды, в которых обитают популяции.

Автор глубоко признателен Н.В. Глозову (Марийский государственный университет), М.В. Мине и А.В. Яблокову (Институт биологии развития РАН), А.Г. Осинину (Биологический факультет МГУ) за обсуждение статьи и полезные замечания и предложения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Верецагин А.В., Глозов Н.В., Семерилов Л.Ф. К истории дубовых лесов северо-западного Кавказа // Биосфера и её ресурсы. М.: Наука. 1971. С. 218–236.
- Глозов Н.В. Популяция как естественно-историческая структура // Генетика и эволюция популяций растений. Вып. 1: Вопросы общей теории и количественной фенетики. Махачкала: Дагестан. фил. АН СССР. 1975. С. 17–25.
- Глозов Н.В., Семерилов Л.Ф., Верецагин 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.
- Глозов Н.В., Семерилов Л.Ф., Казанцев В.С., Шутилов В.А. Популяционная структура *Quercus robur* (Fagaceae) на Кавказе // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 10. С. 1407–1418.
- Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука. 1984. 182 с.
- Животовский Л.А. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*) // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53. С. 371–376.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 173. С. 103–118.
- Левонтин Р. Адаптация // Эволюция. М.: Мир. 1981. С. 241–264.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 1968. 597 с.
- Мартыненко А.Б. Провизорное районирование Дальневосточного федерального округа Российской Федерации для зоогеографических целей // Чтения памяти А.И. Куренцова. Владивосток: Дальнаука. 2007. Вып. 18. С. 29–47.
- Мина М.В. Популяции и виды в теории и в природе // Уровни организации биологических систем. М.: Наука. 1980. С. 20–40.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1966. Т. 71, № 1. С. 123–132.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глозов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 1973. 277 с.
- Тюрюканов А.Н. Некоторые аспекты учения о биосфере и биогеоценозах // Науч. докл. высш. школы. Биол. н. 1970. № 4. С. 46–52.
- Allendorf F.W., Luikart G.H., Aitken S.N. Conservation and the genetics of populations. Chichester: Wiley and Sons. 2012. 664 p.
- COSEWIC. Guidelines for recognizing designatable units. 2015. http://www.cosewic.gc.ca/eng/sct2/sct2_5_e.cfm
- Dionne M., Caron F., Dodson J.J., Bernatchez L. Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: the interaction of gene flow and local adaptation // Mol. Ecol. 2008. Vol. 17. P. 2382–2396.
- Dobzhansky Th. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1955. Vol. 20. P. 1–15.
- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. New York: Columbia Univ. Press. 1970. 505 p.
- Fraser D.J., Weir L.K., Bernatchez L. et al. Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis // Heredity. 2011. Vol. 106. P. 404–420.
- Funk W.C., McKay J.K., Hohenlohe P.A., Allendorf F.W. Harnessing genomics for delineating conservation units // Trends Ecol. Evol. 2012. Vol. 27. P. 489–496.
- Gagnaire P.-A., Normandeau E., Côté C. et al. The genetic consequences of spatially varying selection in the panmictic American eel (*Anguilla rostrata*) // Genetics. 2012. Vol. 190, no. 2. P. 725–736.
- Huang Y., Chain F.J.J., Panchal M. et al. Transcriptome profiling of immune tissues reveals habitat-specific gene expression between lake and river sticklebacks // Mol. Ecol. 2016. Vol. 25. P. 943–958.
- Manel S., Joost S., Epperson B.K. et al. Perspectives on the use of landscape genetics to detect genetic adaptive variation in the field // Mol. Ecol. 2010. Vol. 19. P. 3760–3772.
- Moritz C. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it // Syst. Biol. 2002. Vol. 51. P. 238–254.
- Pearse D.E., Miller M.R., Abadía-Cardoso A., Garza J.C. Rapid parallel evolution of standing variation in a single, complex, genomic region is associated with life history in steelhead/rainbow trout // Proc. Roy. Soc. London. B. 2014. Vol. 281, no. 1783. P. 20140012.
- Perrier C., Bourret V., Kent M.P., Bernatchez L. Parallel and non-parallel genome-wide divergence among replicate population pairs of freshwater and anadromous Atlantic salmon // Mol. Ecol. 2013. Vol. 22. P. 5577–5593.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. Vol. 155. P. 945–959.
- Rannala B., Mountain J.L. Detecting immigration by using multilocus genotypes // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1997. Vol. 94. P. 9197–9201.
- Sork V.L., Waits L. Contributions of landscape genetics approaches, insights, and future potential // Mol. Ecol. 2010. Vol. 19. P. 3489–3495.

- Waples R.S.* Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of "species" under the Endangered Species Act // *Mar. Fish Rev.* 1991. Vol. 53. P. 11–22.
- Waples R.S.* Distinct population segments // *The Endangered Species Act at Thirty. Vol. 2: Conserving biodiversity in human-dominated landscapes.* Washington, D.C.: Island Press. 2006. P. 127–149.
- Waples R.S., Gaggiotti O.* What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity // *Mol. Ecol.* 2006. Vol. 15. P. 1419–1439.
- Waples R.S., Gustafson R.G., Weitkamp L.A.* et al. Characterizing diversity in Pacific salmon // *J. Fish Biol.* 2001. Vol. 59 (suppl. A). P. 1–41.
- Yang J., Weedon M.N., Purcell S.* et al. Genomic inflation factors under polygenic inheritance // *Eur. J. Hum. Genet.* 2011. Vol. 19. P. 807–812.
- Zhivotovsky L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D.* et al. Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen *Parahucho perryi* // *Conserv. Genet.* 2015. Vol. 16. P. 431–441.