

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФГБОУ ВО «МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
РОССИЙСКИЙ ФОНД ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

# ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

МАТЕРИАЛЫ

XII Всероссийского популяционного семинара  
*памяти Николая Васильевича Глотова (1939–2016)*

11–14 АПРЕЛЯ 2017 г.

Йошкар-Ола  
2017

ББК Е0я431  
УДК 574.3  
П 781

Редакционная коллегия:

*О. Л. Воскресенская, Д. Б. Гелашвили, Ю. Г. Суетина*

*Мероприятие проведено при финансовой поддержке  
Российского фонда фундаментальных исследований, Проект № 17-04-20070 г.*

П 781 **Проблемы популяционной биологии:** материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939–2016), Йошкар-Ола, 11–14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – 284 с.

ISBN 978-5-906949-03-5

Сборник материалов включает доклады, представленные на XII Всероссийском популяционном семинаре, посвященном памяти известного российского генетика, популяционного биолога, специалиста в области биометрии, доктора биологических наук, профессора Николая Васильевича Глотова (1939–2016).

Материалы докладов охватывают широкий круг проблем популяционной биологии: теоретические и методологические аспекты изучения популяций, структурно-динамические исследования природных и модельных популяций растений, грибов, животных и человека, включая молекулярно-генетические исследования, математические модели и статистические методы в популяционных исследованиях.

Сборник представляет интерес для биологов, медиков, экологов, сотрудников заповедников и национальных парков, преподавателей биологических дисциплин, аспирантов и студентов.

**ББК Е0я431  
УДК 574.3**

ISBN 978-5-906949-03-5

© ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет», 2017

# РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОТИП-СРЕДА В РАБОТАХ НИКОЛАЯ ВАСИЛЬЕВИЧА ГЛОТОВА

Гриценко В. В.

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева  
127434, г. Москва, Красностуденческий пр., д. 11, кв. 6  
vaceslavgricenkol@gmail.com

Николай Васильевич Глотов – основоположник анализа гетерогенности природных популяций по количественным признакам. Замечательной особенностью его исследований является рассмотрение генетической гетерогенности популяций на фоне гетерогенности среды. Известно, что поведение генетических и экологических популяционных моделей может существенно изменяться при введении фактора гетерогенной в пространстве, или (и) флуктуирующей во времени среды. На этом основывается принцип В. Людвига [Ludwig, 1950], рассматривающий гетерогенность среды как пятый самостоятельный фактор эволюции.

Однако никто до Н. В. Глотова не ставил задачу систематического выявления и оценивания взаимодействия генотип-среда в изменчивости природных популяций. Для этого, в принципе, необходимо выращивание членов родственных групп (семей или клонов), полученных от особей из природных популяций, на различных средах, с последующим измерением количественных параметров. В обработке результатов по схеме двухфакторного дисперсионного анализа смешанной модели (фиксированный и случайный факторы) выделяются компоненты изменчивости, обусловленные влиянием среды, генотипа и их взаимодействия, а также компонента остаточной или «случайной» изменчивости, создаваемая неконтролируемыми факторами. Выделение статистически значимого взаимодействия означает наличие в популяции разнообразия генотипов по их реакциям на разные среды, то есть – разнообразия их норм реакции [Глотов, 1983 а]. Графически реакции генотипов можно представить в виде кривых их фенотипического проявления на разных средах. Тогда, компонента среды отражает угол наклона средней по популяции кривой реакции; генотипическая компонента отражает степень параллельного расхождения реакций разных генотипов (семей, клонов), а компонента взаимодействия описывает степень непараллельности (перекрестных тенденций) кривых реагирования разных генотипов.

Николай Васильевич детально разрабатывал и обосновывал алгоритмы сборов материала, постановки экспериментов, и обработки результатов. В отношении необходимых для тестирования изменчивости сред он указывал два пожелания: контрастность и биологическая значимость для выбранных объектов и их параметров. Таким, например, значимым экологическим контрастом для скального и пушистого сидячецветных дубов должны быть среды с отсутствием и избытком карбоната кальция [Глотов, 1983 а]. Далее разработки Н. В. Глотова были апробированы на самых разнообразных объектах, раскрывая разные стороны и возможности метода.

Совместно с В. В. Таракановым проведены детальные исследования на *Drosophila melanogaster* L. В них тестировали изменчивость 5 выборок из Краснодарской популяции. Семьи, полученные от природных оплодотворенных самок, выращивали на 3 питательных средах: бедной, нормальной и богатой; у полученного потомства оценивали 5 количественных признаков. В результате получено практически повсеместное проявление значимого взаимодействия генотип-среда, сопоставимого по величине с собственно генотипической межсемейной изменчивостью. Наибольшее влияние среды (порядка 80 % от общей изменчивости) отмечено для мерных признаков. При этом ошибки минимальны (5–15 %), а компоненты взаимодействия превосходят собственно генотипические (4–8 и 2–6 %, соответственно). Для счетных признаков влияние среды ниже (15–52 %), ошибки выше (30–78 %), компоненты взаимодействия несколько уступают генотипическим (0–9 и 7–16 %, соответственно). В ковариационном анализе изменчивости связей между признаками для всех парных вариантов получены чрезвычайно сходные структуры, близкие к структурам мерных признаков. Результаты высоко воспроизводимы в разных популяционных выборках. Для выяснения вопроса о распространенности в популяции генотипов, создающих взаимодействие, предложена процедура последовательной дискриминации семей, дающих наибольший вклад во взаимодействие, с анализом оставшейся совокупности. В итоге обнаружено свыше 50 % таких семей по мерным и от 8 до 25 % – по счетным признакам. В среднем, распространенность семей, дающих вклад во взаимодействие хотя бы по одному признаку, составила 74,6 %. Среди них отмечены как стабильные (инертные), так и нестабильные (реактивные) семьи [Глотов, Тараканов, 1985].

В экспериментах, проведенных совместно с В. В. Гриценко, на горно-луговом злаке овсянице Воронова (*Festuca Woronovii* Наск.) в Дагестане разработана методика экспресс-тестирования популяционной изменчивости. Собранные посемейно от материнских растений семена проращивали в рулонах фильтровальной бумаги с раствором гиббереллина (стимулирующая среда), с водой (норма) и раство-

ром нитрата аммония (ингибирующая среда). Оценивали один признак – наибольшую, в итоге проращивания, длину ростка. Доля влияния среды в общей изменчивости в данном случае достигала 84 %, как и для размерных признаков в опытах с дрозофилой. При этом ошибка минимальна (4,1 %), а компонента взаимодействия генотип-среда, уступая собственно генотипической компоненте, значима и сопоставима с ней (4,1 и 7,7, соответственно). Доля семей, существенно отклоняющихся от популяционной средней, составила 48,6 %. Сопоставление с результатами ранее проведенных опытов с клонированием и посемейными посевами овсяницы в разных экологических условиях показывает большую эффективность и скорость экспресс-тестов – 1–1,5 месяца против 2 лет [Глотов, Гриценко, 1983].

Чрезвычайно интересен проведенный Н. В. Глотовым анализ экспериментальных материалов по оценке терморезистентности клонов гидры (*Pelmatohydra oligactis* Pal.), полученных И. Н. Дрегольской. Клоны, прошедшие предварительную температурную акклимацию на 7 «холодовых» и «тепловых» режимах, подвергали действию критически высокой температуры. Оценивали длительность выживания особей. Структура изменчивости этого физиологического адаптивно важного параметра проанализирована на некотором градиенте температур акклимации. Как при понижении, так и при повышении температур относительно оптимума происходит резкое увеличение компоненты влияния среды при соответствующем уменьшении ошибки. В крайних тепловом и холодном режимах акклимации она достигает уровня, полученного для предыдущих объектов (55,4 и 85,3 %, соответственно). Компонента генотипического разнообразия клонов снижается по мере отклонения температур от оптимума. Напротив, взаимодействие генотип-среда, не проявляющееся при субоптимальных температурах, закономерно растет с удалением температурных режимов от оптимума, причем более резко в сторону повышения. При крайних температурах взаимодействие уже превосходит собственно генотипическую компоненту изменчивости (13,1–10,0 % при тепловой и 7,5–3,4 % при холодной акклимации). Это подчеркивает необходимость использования экологически контрастных сред для анализа структуры изменчивости популяций [Глотов, 1983 б].

В анализе структуры изменчивости признаков листа в природной популяции алычи (*Prunus divaricata* Led.), проведенном Н. В. Глотовым совместно с Л. А. Гриценко, показана возможность приблизительного выделения взаимодействия у натуральных особей без смены поколений. У постоянных модельных растений в течение 3 лет отбирали группу листьев, которую измеряли по 9 параметрам. При оценке изменчивости остаточную компоненту представляла «внутрикронная» изменчивость метамерных признаков, в качестве средовой компоненты выступало влияние условий разных лет, компонента различий между особями отражала стабильную эколого-генетическую изменчивость, взаимодействие «особи – годы» отражала соответствующую лабильную компоненту. Две последних комплексных компоненты можно хотя бы отчасти подразделить, сопоставляя изменчивость отдельных растений и особей, растущих в пределах натуральных корнеотпрысковых клонов (куртин) алычи. В «очищенной» таким образом структуре наибольшую долю составляла внутрикронная компонента (от 25 до 66 % по разным признакам). Прямое влияние условий года очень невелико, за одним исключением, определяло от 0 до 4 % изменчивости. Генотипическая изменчивость стабильно составляла от 16 до 26 %. На этом фоне взаимодействие генотип-среда проявилось практически по всем признакам и, уступая собственно генотипической компоненте, заметно превышало средовую: от 1 до 12 % [Глотов и др., 1986].

Соратник Николая Васильевича, замечательный популяционный биолог Леонид Филатович Семериков исследовал структуру изменчивости 7 признаков листа у дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). Семьи сеянцев выращивали в 4 вариантах с разными условиями температуры и минерального питания. Оценки компонент изменчивости сильно варьируют по разным признакам. Наиболее систематически выделяются влияние условий, генотипическая изменчивость и взаимодействие генотип-среда, достигавшее в максимальном случае 70 % общей изменчивости [Семериков, 1986].

Очевидно, анализ эколого-генетической структуры изменчивости популяций, разработанный Н. В. Глотовым должен иметь приложения в экологическом мониторинге. В этом отношении очень показательным исследованием изменчивости злака канареечника тростниковидного (*Phalaroides arundinacea* L.) на территории нефтедобывающего предприятия в районе г. Нефтеюганска, проведенное Л. Ф. Семериковым и Н. С. Завьяловой. Посемейный сбор семян провели на участках с сильной, средней и слабой степенью нефтяного загрязнения; для контроля взята выборка из отдаленной популяции незагрязненного места обитания. Проведен экспресс-тест аналогичный тестированию овсяницы Воронова. В выборке из места слабого загрязнения, как и в контрольной выборке, воспроизводилась полная структура, с некоторым преобладанием взаимодействия над генотипической компонентой. В выборке из места среднего загрязнения взаимодействие генотип-среда не проявилось (на 1 % уровне значимости). В выборке из условий сильного загрязнения не проявились как взаимодействие, так и генотипическая компонента изменчивости [Семериков, Завьялова, 1990; Glotov, 1992].

Таким образом, взаимодействие генотип-среда – важное и распространенное свойство популяционной изменчивости. Оно проявляется у самых различных организмов, на разных средах, по разнооб-

разным признакам. Обобщение приведенных данных показывает выявление значимого взаимодействия в 85 % случаев его анализа. В контрастных экологических условиях структура изменчивости разных организмов оказывается удивительно сходной. По словам Николая Васильевича: «...на старый вопрос генетики: чем обусловлены в популяции различия между особями, генотипом или средой? – нельзя получить ответ. Существует третья «сила» – взаимодействие генотип-среда, смысл ее в разной реакции разных генотипов на изменения условий среды» [Глотов, 1983 б].

Развитие представлений о взаимодействии генотип-среда в работах Н. В. Глотова – принципиально новый этап в познании организации жизни на популяционном уровне.

#### ЛИТЕРАТУРА

*Глотов Н. В.* Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983 а. № 1. С. 3–10.

*Глотов Н. В.* Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Ленингр. гос. ун-т, 1983 б. 288 с.

*Глотов Н. В., Гриценко В. В.* Эколого-генетическое исследование овсяницы Воронова в Дагестане // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, № 6. С. 823–830.

*Глотов Н. В., Тараканов В. В.* Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип-среда в природной популяции // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46, № 6. С. 760–770.

*Глотов Н. В., Тараканов В. В., Гриценко Л. А., Рахман М. И.* Анализ структуры внутривидовой изменчивости количественных признаков // Экология. 1986. № 3. С. 13–18.

*Семериков Л. Ф.* Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986. 140 с.

*Семериков Л. Ф., Завьялова Н. С.* Влияние нефтяных загрязнений на изменчивость популяций канареечника тростниковидного // Экология. 1990. № 2. С. 31–34.

*Glotov N. V.* Analysis of the genotype-environment interaction in natural populations // Acta Zool. Fennica, 1992. Vol. 191, № 5. P. 45–53.

*Ludwig W.* Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als funfter Evolutionsfaktor // Neue Ergeb. Probleme Zool., Klatt-Festschrift. Stuttgart. 1950. S. 516–537.