

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

**ИЗУЧЕНИЕ И РАЗВИТИЕ НАУЧНОГО НАСЛЕДИЯ Н. В. ГЛОТОВА:
НОРМА РЕАКЦИИ ГЕНОТИПА И ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОТИП-СРЕДА
В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

Тараканов В. В.^{1,2}, Тихонова И. В.³

1 – Западно-Сибирское отделение Института леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – филиал Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН», 630082, г. Новосибирск, а. я. 45, ул. Жуковского, 100/1;

2 – Новосибирский государственный аграрный университет, 630039, г. Новосибирск, ул. Добролюбова, 160;

3 – Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук, 660036, г. Красноярск, Академгородок, д. 50, стр. 28

tarh012@mail.ru; selection@ksc.krasn.ru

Центральное место в творчестве Николая Васильевича Глотова занимала проблема оценки генетической гетерогенности природных популяций по количественным признакам [Глотов, 1979; 1983 а-в; 1984 и др.]. Очевидными достоинствами количественных признаков он считал, во-первых, их сложную генетическую обусловленность, что при включении в исследования большого числа признаков гарантировало охват значительной части генома, во-вторых, их селективность и хозяйственную значимость, что позволяло анализировать полученные данные в эволюционном и селекционном аспектах, в-третьих, уникальную возможность оценки разнообразия норм реакции генотипов (взаимодействия «генотип-среда»). При этом он неоднократно обращался к разработке методов, пригодных для изучения генетического потенциала «неудобных» для классического генетического анализа лесобразующих видов древесных растений, отличающихся длительным жизненным циклом, большими размерами особей и гигантскими ареалами [Глотов и др., 1981; 1987; 1998; Видякин, Глотов, 1999; Глотов и др., 2015]. С этой целью он использовал аппарат биометрической генетики, вычлняя в изменчивости признаков эффекты «родственных групп» (семей, клонов), условий среды и взаимодействия данных факторов – как в естественных условиях обитания популяций, так и в специальных посемейных (поклоновых) «экспресс-тестах», осуществляемых на контрастных экологических фонах. Для изучения разнообразия норм реакции генотипов в естественных условиях обитания популяций им был обоснован анализ распределения подеревных оценок метамерной (внутрикронной) изменчивости, реализованный его соратником Л. Ф. Семериковым на видах дубов [1986].

По результатам инициированных им исследований Николай Васильевич сделал по меньшей мере 2 крупных обобщения [Glotov, 1992]: 1) влияние взаимодействия «генотип-среда» на изменчивость признаков сопоставимо с аддитивными эффектами генотипов, хотя имеет место определенная признако-

специфичность; 2) при тестировании генотипов в различных экологических условиях вклад взаимодействия «генотип-среда» в изменчивость признаков возрастает пропорционально контрастности условий.

В настоящей статье будут рассмотрены основные результаты, полученные нами в развитие некоторых идей Николая Васильевича Глотова преимущественно на сосне обыкновенной *Pinus sylvestris* L. Исследования осуществлялись с 1987 г. по настоящее время на клоновых плантациях и испытательных культурах плюс-деревьев этого вида, созданных в условиях лесостепи Западной Сибири, и в лабораторных условиях [Тараканов и др., 2001].

Хвойные вечнозеленые виды семейства Pinaceae – очень удобный объект для оценки нормы реакции деревьев на «внутрикронные» экологические и онтогенетические факторы. Это обусловлено выраженной метамерностью их строения. При соответствующей организации сбора материала (например, хвои) внутри кроны дерева можно вычленить компоненты ненаследственной изменчивости, обусловленные различиями в возрасте побегов, порядке ветвления, метеоусловиях различных лет, микроусловиях среды в разных частях кроны (например, различиями в освещенности с южной и северной сторон) и др., а также компонент, обусловленный «шумами в развитии». Крайне интересен вопрос о том, насколько наследуются эти компоненты.

Для ответа на него на клоновой плантации у каждого из 160 привитых 10-летних деревьев 16-ти клонов сосны были оценены 4 компонента дисперсии длины хвои (общий объем выборки составил 4 800 хвоинок, по 30 на каждое дерево): 1) между годами (побегами разных лет); 2) между побегами одного года; 3) между пучками хвои внутри побегов; 4) между хвоинками внутри пучков. Далее каждый из компонентов рассматривали как признак и осуществляли по ним однофакторный дисперсионный анализ с оценкой долей влияния клонов [Глотов и др., 1982]. Результаты показали, что влияние клонов на метамерные компоненты дисперсии высоко достоверно во всех случаях ($P < 0,001$) и обуславливает 12–21 % общей изменчивости. Это сопоставимо с наследуемостью длины хвои как таковой, которая составляет 16,1 %. Не вдаваясь в вопрос о различиях в природе исследуемых компонентов (это представляет самостоятельный интерес), отметим, что полученный результат подтверждает правомерность анализа метамерных дисперсий для оценки разнообразия норм реакции генотипов в природных популяциях.

Значительный интерес в рассматриваемом контексте представляет также анализ изменчивости годовых приростов ствола деревьев по высоте и диаметру. Изменчивость между приростами разных лет обусловлена двумя факторами – возрастной динамикой (онтогенетический фактор) и варьированием метеоусловий в разные годы (экологический). Ниже будет рассмотрен подход, позволяющий с некоторым приближением вычленить экологический компонент. Но вначале приведем данные дисперсионного анализа радиального прироста ранней и поздней древесины у 141 привитых деревьев на 28-летней клоновой плантации [Тихонова и др., 2012; 2015]. Изменчивость приростов расчленили на компоненты: межклоновый (генотипический), межгодовой (эколого-онтогенетический), взаимодействия «клоны-годы» и остаточный (внутриклоновый, преимущественно экологической природы) (табл. 1).

Таблица 1

Доли влияния факторов (%), вычисленные по результатам дисперсионного анализа годовых радиальных приростов древесины

Источник изменчивости	ШГК	ШРД	ШПД	ДПД
Клоны	13,6 ***	12,2 ***	12,1 ***	10,8 ***
Годы	31,5 ***	34,5 ***	18,6 ***	24,8 ***
Клоны-годы	6,0 ***	6,6 ***	0,9	2,1 **
Остаточный	48,9	46,7	68,4	62,3
Итого	100,0	100,0	100,0	100,0

Примечания: ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$. ШГК, ШРД, ШПД – ширина годового кольца, ранней и поздней древесины соответственно; ДПД – доля поздней древесины.

Большая часть изменчивости радиальных приростов древесины обусловлена вкладом ненаследственных компонентов «годы» и «остаточный», на которые в сумме приходится около 80–85 %. Взаимодействие «клоны-годы» может составлять до половины от эффектов генотипических различий. Отметим, что похожий результат получен и при анализе годовых приростов по высоте ствола [Тараканов, 1983]. По некоторым признакам – напр., по индексу формы шишек, компонент взаимодействия «клоны-годы», отражающий взаимодействие «генотип-среда», может даже превышать собственно генотипический. Это подтверждает на нашем материале вывод Н. В. Глотова [1992] о большом разнообразии норм реакции генотипов в природных популяциях, обусловленном генетической гетерогенностью.

Вернемся к проблеме вычленения собственно экологической изменчивости из компонента «годы». Она может быть решена аппроксимацией у отдельных деревьев зависимости «прирост-возраст» с последующим нахождением изменчивости нормированных отклонений (индексов прироста) от линии регрессии. Еще больший интерес представляет анализ связи индексов прироста с динамикой метеоусловий. Используя его, можно ответить на вопрос о том, в какой мере наследуется связь «прирост-метеоусловия».

На той же клоновой плантации для каждого дерева оценили коэффициент корреляции между индексами прироста и некоторыми значимыми для роста сосны метеофакторами. Полученные коэффициенты использовали как исходные данные для оценки влияния клонов в однофакторном дисперсионном анализе. В 33-х случаях было обнаружено достоверное влияние клонов, обуславливающее 8–45 % общей изменчивости показателей климатического отклика. Например, средние на клон коэффициенты корреляции между индексом позднего прироста древесины и суммой осадков за вегетационный период варьировали по клонам от $-0,126 \pm 0,084$ ($n = 8$) у клона № 76, до $+0,471 \pm 0,042$ ($n = 7$) у клона № 41. Очевидно, что выявленная межклоновая изменчивость по климатическому отклику вскрывает генетическую гетерогенность природных популяций и может быть использована при отборе на засухоустойчивость.

Хвойные растения удобны не только для изучения метамерной изменчивости, но и для посемейных экспресс-тестов на контрастных экофонах. Анализ распределения норм реакции генотипов на стадии всходов представляет несомненный теоретический и практический интерес, особенно при экологически осмысленном подборе экофонов. В связи с проблемой «лес и нефть» осуществляли лабораторное тестирование семей ряда видов древесных растений на субстратах с различным содержанием отходов бурения и нефти. Экспресс-тесты вскрывают генетический потенциал вида по устойчивости к экстремальным экофонам (табл. 2) и позволяют выделить наиболее адаптивные генотипы со «стабильным» типом реакции [Глотов, Тараканов, 1985].

Таблица 2

Доли влияния факторов, вычисленные по результатам дисперсионного анализа всхожести семян и размеров всходов 10 семей сосны, тестируемых на контрольном и опытном (с добавлением 7 % нефти) песчаных субстратах

Источник изменчивости	Всхожесть	Сброс семенных колпачков	Общая длина всхода	Длина корешка
Семьи	10,0	10,1	8,2	15,6
Условия	53,8	72,2	64,9	41,2
Семьи-Условия	10,6	5,8	3,6	8,2
Остаточный	25,6	11,9	23,3	35,0
Итого	100,0	100,0	100,0	100,0

Примечание: влияние факторов и их взаимодействия значимо при $P < 0,001$ во всех случаях.

Экспресс-тесты по устойчивости проростков сосны к токсичным метаболитам патогенного гриба *Fusarium moniliforme* Sheld. выявили удивительную «буферную» способность взаимодействий «генотип-среда», которые маскируют эффекты экофонов разнонаправленностью реакций различных генотипов [Никитина и др., 2012].

В заключение отметим, что по нашему мнению тестирование популяционных выборок с вычленением эффектов взаимодействия «генотип-среда» может применяться для локализации границ популяций. Теоретически, включение генотипов из разных популяций в одну выборку должно приводить к «всплеску» взаимодействий «генотип-среда» [Тараканов, 1983]. Этот и другие актуальные вопросы по рассмотренной теме, рожденные гением Н. В. Глотова, предстоит решить в ходе дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Видякин А. И., Глотов Н. В. Изменчивость количества семян у сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. 1999. № 3. С. 170–176.
- Глотов Н. В. О генетической гетерогенности природных популяций по количественным признакам // Проблемы экологии Прибайкалья: тез. докл. к республиканскому совещанию. II–III. Иркутск, 1979. С. 39–41.
- Глотов Н. В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Ленингр. гос. ун-т, 1983 а. 33 с.
- Глотов Н. В. Количественная оценка взаимодействия генотип-среда в природной популяции // Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. Ереван: АН Арм. ССР, 1983 б. С. 187–199.
- Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983 в. № 1. С. 3–10.
- Глотов Н. В. Разнообразие норм реагирования генотипов в природной популяции // Микроэволюция. Сб. тез. I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции. М., 1984. С. 8–9.

- Глотов Н. В., Видякин А. В., Тараканов В. В.** Оценка генетической гетерогенности популяций лесообразующих видов древесных растений: методические принципы отбора деревьев и популяций, комплексность и этапность исследований // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы 4-го междунар. совещания (Барнаул, Россия, 24–29 августа 2015 года). Красноярск: ИЛ СО РАН, 2015. С. 37–38.
- Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н.** Биометрия. Л.: ЛГУ, 1982. 264 с.
- Глотов Н. В., Семериков Л. Ф., Казанцев В. С., Шутилов В. А.** Популяционная структура *Quercus robur* (Fagaceae) на Кавказе // Ботанический журнал. 1981. Т. 66, № 10. С. 1407–1418.
- 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.
- Никитина С. М., Шатунова М. П., Тараканов В. В., Кальченко Л. И.** Ростовые реакции сосны обыкновенной на токсические метаболиты гриба *Fusarium moniliforme* // Известия СПб. ЛТА., 2012. Вып. 200. Катаевские чтения. С. 264–274.
- Семериков Л. Ф.** Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986. 140 с.
- Семериков Л. Ф., Глотов Н. В., Животовский Л. А.** Пример эффективности анализа обобщенной дисперсии количественных признаков древесных растений // Экология. 1987. № 3. С. 22–26.
- Семериков Л. Ф., Исаков Ю. Н., Тараканов В. В., Семериков В. Л., Глотов Н. В.** О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России // Лесохозяйственная информация: научно-технич. информац. сб. М.: ВНИИЦ лесресурс, 1998. Вып. 9. С. 3–12; Вып. 10. С. 29–40.
- Тараканов В. В.** Наследуемость уровня метамерной изменчивости в популяциях хвойных пород // Генетика. 1994. Т. 30 (Приложение). С. 158.
- Тараканов В. В., Демиденко В. П., Ищутин Я. Н., Бушков Н. Т.** Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. 230 с.
- Тараканов В. В.** Структура изменчивости, селекция и семеноводство сосны обыкновенной в Сибири: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Красноярск, 2003. 44 с.
- Тихонова И. В., Тараканов В. В., Кнорре А. А.** Вклад генотипических и метеорологических факторов в изменчивость годичных приростов древесины на клоновой плантации сосны // Экология. 2012. № 3. С. 163–169.
- Тихонова И. В., Тараканов В. В., Кнорре А. А., Тихонова Н. А.** Наследуемость климатического отклика у клонов сосны обыкновенной в условиях Среднеобского бора // Экология. 2015. № 6. С. 411–419.
- Glotov N. V.** Analysis of the genotype-environment interaction in natural populations // Acta Zool. Fennica. 1992. Vol. 191, № 5. P. 45–53.