

ОБЗОРНЫЕ  
И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 502/504:574.3:575.2:57.06:58.07:591.5

Светлой памяти  
Юрия Петровича Алтухова  
и Николая Васильевича Глотова

ДВЕ ВЕТВИ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ  
СТРУКТУРЫ ВИДА – ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ:  
ИСТОРИЯ, ПРОБЛЕМЫ, РЕШЕНИЯ

© 2017 г. Л. А. Животовский

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991

e-mail: levazh@gmail.com

Поступила в редакцию 01.04.2017 г.

Дается краткая история двух различных методов изучения популяционной структуры вида. Первый метод использует экологические маркеры, характеризующие популяционно-специфичные условия среды, а также биологические характеристики исследуемых популяций. Вторым методом используются генетические маркеры: фрагменты ДНК и РНК, аллозимы и т.п. Обсуждается проблема объединения этих двух методов. Предложен двухступенчатый подход к изучению популяционной структуры вида, основанный на совместном использовании экологических и генетических маркеров. Вначале на исследуемой части ареала выделяют экогеографические единицы (ЭГЕ; EGU) соответственно средовым градиентам, типам жизненных стратегий и иным характеристикам, предположительно ассоциированным с градиентами адаптаций и межпопуляционными генными потоками. Далее, выделенные экогеографические единицы генетически тестируют по данным о множественных выборках, представляющих разные популяционные сегменты в каждой из экогеографических единиц. На основе этого подхода обсуждается понятие репрезентативности выборок относительно популяционной структуры, иерархия “EGU-популяции”, стратегии управления популяциями, выделение единиц запаса в целях оптимизации эксплуатации, воспроизводства и охраны вида.

*Ключевые слова:* вид, популяция, структура, иерархия, география, экология, ДНК-маркеры, выборка, репрезентативность, единица запаса.

DOI: 10.7868/S0016675817110133

*Популяционная структура вида – это совокупность всех его популяций с учетом их внутренней организации, иерархической соподчиненности и миграций между ними.* Знание популяционной структуры важно для решения не только теоретической проблемы организации вида, но и практических задач выделения единиц охраны, единиц воспроизводства, единиц промысла. В особенности эта проблема актуальна для видов, большинство популяций которых обитают в природных, диких условиях [1–4 и мн. др.]. В прошлом при выделении популяций в зоологических и ботанических исследованиях использовали критерии, основанные на экологических данных и морфофизиологических особенностях исследуемых группировок особей.

Происшедший за последние полвека гигантский скачок в изучении диких популяций животных и растений стал возможен благодаря использованию феномена генетического полиморфизма –

от полиморфизма белков до полиморфизма ДНК. Успехи здесь оказались столь велики, что возник вопрос: а нельзя ли просто собрать биологические пробы из разных группировок данного вида, генотипировать их по ДНК-маркерам и выявить генетические кластеры особей и выборок, оставив за экологическими характеристиками подчиненную роль? Однако даже сам вопрос уже таит в себе отрицательный ответ, ибо как без экологических данных можно предварительно выявить группировки, чтобы из них взять выборки для молекулярно-генетического исследования? Более того, изменчивость подавляющего большинства используемых сегодня ДНК-маркеров, как правило, селективно нейтральна и потому недостаточна для выявления популяционной организации вида.

Если бы у нас в руках были ДНК-данные по изменчивости всех тех адаптивных признаков, благодаря которым исследуемые группировки

оказались приспособленными каждая к своим условиям среды, то, возможно, этого было бы достаточно для выявления популяционной структуры. Но эра популяционных исследований с помощью полного набора популяционно-специфичных адаптивных ДНК-маркеров еще не наступила. И поэтому вопрос взаимодействия двух ветвей популяционных исследований — экологической и генетической — пока актуален.

В данной статье мы прослеживаем в этом курсе историю популяционных исследований, акцентируя внимание на работах российских ученых.

### ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Истоки открытия любого явления уходят в глубины лет, и любая дата условна. Начало исследований белкового полиморфизма можно датировать открытием в 1949 г. Л. Полингом с соавт. [5] химических различий между нормальной и аномальной (вызывающей серповидно-клеточную анемию) формами гемоглобина. Следующий важный шаг был сделан в 1956 г. В. Ингрэмом [6], который с помощью разработанного им метода пептидных карт — своего рода белкового фингер-принтинга (разрезания белковой цепи на фрагменты и дальнейшего их двумерного разделения электрофорезом) — показал, что нормальный и аномальный варианты гемоглобина отличаются зарядом по одному из пептидных фрагментов. Еще через год им было установлено, что разница между вариантами гемоглобина по этому фрагменту обусловлена замещением в бета-цепи аномального гемоглобина отрицательно заряженного глутамина на электрически нейтральный валин, и тем самым продемонстрировано, что мутационный процесс ведет к наследственным изменениям ферментов, если только не инактивирует их [7]. Спустя десятилетие Ч. Шоу [8] показал, что зональный электрофорез позволяет различать электрофоретические варианты у ферментов. И еще через год были опубликованы три статьи: Г. Харриса [9] и Дж. Хабби и Р. Левонтина [10, 11], с которых и начались широкие популяционные исследования белков, и потому 1966 год можно считать годом начала широкого изучения молекулярного полиморфизма популяций.

Обусловлено это было двумя обстоятельствами. Во-первых, эти три исследователя (Г. Харрис, Дж. Хабби, Р. Левонтин) предложили легкодоступный метод электрофореза широкого спектра белков и ферментов в полиакриламидном геле (или других носителях) с последующей окраской. Во-вторых, они показали, что этим методом изучаются менделирующие признаки, отражающие внутригенный полиморфизм. В-третьих, данные о полиморфизме популяций по набору локусов

позволяли применить разработанные к тому времени теоретические модели популяционной и эволюционной генетики и оценить популяционно-генетические параметры.

Метод электрофореза быстро вошел в практику популяционных и эволюционных исследований лабораторий всего мира и привел к потрясающим открытиям. Высокий биохимический полиморфизм популяций был подтвержден для всех исследованных таксономических групп растений, животных и микроорганизмов. Заработал аппарат популяционной генетики, до того бывший больше теоретической игрушкой, а теперь оказавшийся практически мощным. Достаточно сказать о японском ученом М. Кимура, чьи теоретические работы по динамике мутаций и генетическому дрейфу в популяциях сразу стали важным фундаментом молекулярной эволюционной и популяционной генетики, а его теория нейтральности встала в один ряд с теорией Дарвина о происхождении видов [12].

Эти открытия оказались революционными для изучения популяций животных и растений. Используемые ранее в популяционных исследованиях такие генетические маркеры, как группы крови, хромосомные перестройки, морфологические и физиологические мутации, в сравнении с открытым белковым полиморфизмом оказались лишь кусочками огромного пласта внутривидовой генетической изменчивости. Более того, отпала необходимость проводить скрещивания для вскрытия внутривидовой изменчивости, что ранее сужало круг изучаемых природных таксонов до небольшого числа модельных объектов, таких как дрозофила. Стало возможным изучать генетические процессы в природных популяциях любых видов животных и растений, взяв биологические образцы и исследовав их в лаборатории на простых аппаратах для электрофореза, надежно работающих даже в полевых условиях. Добавим, что наступившая в 1990-х гг. эра секвенирования фрагментов ДНК и открытия еще более потрясающего класса полиморфизмов — микросателлитов, а за ними, в конце первого десятилетия 2000-х годов, широкогеномного спектра нуклеотидных замен (SNPs) — быстро превратила популяционную генетику в практически важную дисциплину во всех областях знаний: от картирования генов в медицине и судебно-медицинской практики до эволюционных и природоохранных исследований. Процесс этот преобразил популяционные исследования во всем мире. Что же происходило в нашей стране?

### МАРКЕРНАЯ ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА

В нашей стране метод электрофореза белков и ферментов широко распространился благодаря



Юрий Петрович Алтухов (слева) и Николай Васильевич Глотов (справа) в экспедициях со своими сотрудниками (1970-е годы); один исследует популяцию лососей, другой — популяции дубов.

энтузиазму и энергии Юрия Петровича Алтухова. В конце 1960-х гг., в организованном А.В. Жирмунским Институте биологии моря во Владивостоке, он развернул генетические исследования на тихоокеанских лососях, продолжил их в Институте общей генетики, куда перешел по приглашению Н.П. Дубинина. Вскоре деятельность Юрия Петровича была отмечена выходом первой его книги “Популяционная генетика рыб” [13], а затем “Генетические процессы в популяциях” [14]. Его лаборатория на протяжении многих лет была центром притяжения исследований биохимического полиморфизма в природных популяциях нашей страны.

Вначале казалось, что с помощью белковых полиморфизмов приоткроются тайны эволюции и адаптации организмов. Однако со временем все более становилось ясным, что они представляют собой в основном селективно нейтральную или слабоселективную часть внутривидовой изменчивости, и что изучаются не гены, а *маркеры генов*, что далеко не одно и то же. Эту ветвь генетики популяций, что имеет дело с маркерами генома, я бы условно назвал *маркерной популяционной генетикой* (МПГ). С разработкой методов анализа полиморфизма ДНК популяционно-генетические исследования еще больше расширились, но применительно к природным популяциям ситуация во многом осталась прежней — это была все та

же МПГ: исследовалась в основном селективно нейтральная изменчивость ДНК, хотя со временем для хозяйственно важных видов, таких как атлантическая треска и атлантический лосось, геномы которых были недавно секвенированы, стало возможным находить адаптивно нагруженные сегменты ДНК.

Но сегодня для подавляющего большинства видов так и не удалось подобраться к генам, контролирующим адаптивные морфологические, физиологические и поведенческие признаки, которые обеспечивают адаптацию к условиям производства и жизни в дикой природе.

### ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА

Начиная с 1960-х годов в нашей стране развивалась другая ветвь популяционных исследований, восходящая к работам Ю.А. Филипченко, С.С. Четверикова, А.С. Серебровского, Ф.Г. Доб(р)жанского, Н.П. Дубинина и других ученых. В эти годы благодаря Н.В. Тимофееву-Ресовскому была создана мощная отечественная школа эволюционных и популяционных биологов. В направлении изучения природных популяций их деятельность с самого начала была отмечена книгой “Очерк учения о популяциях”, написанной Н.В. Тимофеевым-Ресовским с учениками

и коллегами — А.В. Яблоковым и Н.В. Глотовым [3], и статьей Н.В. Глотова [15]. Ими развивалась, условно говоря, *фенотипическая популяционная генетика (ФПГ)*, в которой приоритет отдавался морфологическим признакам, предположительно контролируемым полигенно и являющимся отражением экологических взаимодействий. Тем самым внимание акцентировалось на характеристиках среды обитания, так как популяция обитает в определенных условиях среды и изменчивость морфофизиологических признаков является эволюционным отражением этих условий. В частности, уделялось внимание выделению биогеоценотических структур, из которых состоит любой участок ареала вида.

Концепция ФПГ особенно интенсивно развивалась для природных популяций растений благодаря географически широкому размаху работ Николая Васильевича Глотова, организовавшего такие исследования с коллегами — Л.Ф. Семериковым, М.М. Магомедмирзаевым, Л.А. Жуковой и мн. др., в разных районах страны как с древесными, так и травянистыми растениями: в Дагестане, Поволжье, на Урале, в Западной Сибири, Республике Марий Эл и др. Работы по количественной генетике в стране расширялись на другие объекты. В.А. Драгавцев [16, 17] на полях Сибири закладывает систему по изучению наследуемости признаков яровой пшеницы на основе диаллельных скрещиваний различных сортов и линий и показывает сложное наследование этих признаков вследствие высокого вклада эпистатических взаимодействий. Вводит метод фоновых признаков для выявления направления сдвига селекционного признака по коррелирующему фоновому признаку с нулевой генетической дисперсией; разрабатывает теорию лимитирующих факторов среды применительно к развитию количественных признаков растений. А.А. Жученко [18] развивает экологическую генетику сельскохозяйственных растений, а вместе с А.Б. Королем [19] — теорию рекомбинации в эволюции и селекции растений. З.С. Никоро и Э.Х. Гинзбург в Новосибирском Академгородке разрабатывают теорию количественных признаков и на ее основе — теорию селекции [20]. А.В. Яблоков [21] развертывает исследования по фенетике, изучающей распространение в популяциях дискретных фенотипических признаков (фенов), Л.А. Животовский [22] работает над мультилокусной теорией отбора.

В работах этого направления подчеркивалась важность среды обитания в становлении природных популяций и то, что изучаемые признаки были ассоциированы с адаптивной популяционной изменчивостью. Такие ассоциации характерны именно для количественных признаков, которые, согласно теории, имеют полигенную основу и могут отчасти детерминироваться адаптивно на-

груженными комплексами генов, сформированными отбором в соответствующих условиях среды и экологических взаимодействий. Однако ввиду сложностей изучения этих признаков в полевых условиях, связанных с необходимостью специальных экспериментов по установлению их генетической обусловленности и сбора специфических косвенных данных по их наследованию, анализ количественных признаков в природных популяциях не получил широкого распространения.

### ПРОБЛЕМА ВЗАИМОСВЯЗИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ

Концепция селективно нейтральных генных маркеров и концепция полигенных признаков как адаптивных маркеров требовали объединения МПГ и ФПГ. В 1948 г. Н.П. Дубинин [23] опубликовал знаковую статью по интеграции наследственного разнообразия в природных популяциях дрозофилы, однако она не получила дальнейшего развития. В 1974 г. выходит книга Р. Левонтина [24], на русском языке опубликованная 4 года спустя, в которой ответом на вопрос “Что есть единица отбора?” было: такой единицей является мультилокусная система, в которой каждый отдельный ген представляет собой лишь элемент этой системы. Аналогичный мультилокусный подход для оценки связи количественных признаков и моногенных маркеров развивал автор этих строк [22].

Однако ответа на вопрос, как объединить эти два подхода, МПГ и ФПГ, в целях исследования именно *природных популяций*, дано не было. И по-прежнему эти две ветви исследований в нашей стране развивались независимо и изолированно друг от друга. Можно только пожалеть, что продуктивные научные направления, возглавляемые школами Ю.П. Алтухова и Н.В. Глотова и их коллегами, фактически не пересеклись и не дали плодотворного гибрида.

С начала 1990-х гг. исследования природных популяций в нашей стране резко пошли на убыль из-за “бутылочного горлышка” в финансировании научных исследований.

### НОВАЯ ЭРА В ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ: ОБЪЕДИНЕНИЕ ГЕНЕТИКИ И ЭКОЛОГИИ

Тем временем в мировой науке усилились поиски комбинированных подходов к объединению экологических и генетических данных при изучении природных популяций, в частности в природоохранных целях. В 1991 г. Р. Уэплс [25], обсуждая введенное О. Райдером [26] понятие эволюционно значимой единицы (ESU, evolutionary significant unit), определил ее двумя критериями:

она репродуктивно изолирована от других подобных единиц, представляет собой важный эволюционный компонент вида (что эквивалентно эволюционной интерпретации в определении популяции Н.В. Тимофеевым-Ресовским с соавт. [3]). На основе ESU были рассмотрены две концепции сохранения природного биоразнообразия [25, 27–29 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.

Однако прямо применить на практике концепцию эволюционно значимых единиц было не реально из-за невозможности оценить непосредственно адаптивные генетические и эволюционные процессы. Поэтому были предложены разнообразные подходы к использованию доступных экологических характеристик, которые могли бы быть ассоциированы с адаптивностью популяций. Этого можно достичь, например, выделяя на ареале вида важные экологические градиенты и разбивая вид на соответствующие группировки [27]. Или использовать подход ландшафтной генетики: очертить географические районы, границы между которыми обеспечивают репродуктивную изоляцию между обитающими в них популяциями, и увязать данную информацию с популяционно-генетической дифференциацией [30–32]. Или выделить “проектируемые единицы” [33]: сначала выявить группировки особей путем анализа разных признаков (морфологических, поведенческих, нейтральных генетических маркеров и др.), а затем доказать их филогенетическую и иную значимость и оценить различия особей разных единиц. Наиболее подходящая практическая процедура выделения ESU была разработана Р. Уэлсом с соавт. [34–36], в соответствии с которой эволюционно значимая единица выражалась в терминах генетики, жизненных стратегий и среды. Соответственно ими было предложено анализировать популяционные данные следующим образом: 1) использовать вначале генетические данные и построить популяционное дерево (например, по данным о генетических расстояниях между выборками); 2) затем подразделить это дерево на основе имеющихся демографических, экологических и других данных.

Однако популяционные деревья и иные графические представления взаимного расположения выборок или составляющих их особей, статистические методы анализа групповой и индивидуальной генетической изменчивости и прочие методы анализа могут дать смещенное местоположение отдельных групп особей в пространстве генетических координат. Такая смещенность может быть вызвана разными причинами:

сильным генетическим дрейфом вследствие эффекта “бутылочного горлышка” или эффекта “основателя”;

межпопуляционными обменами особей;

искусственным воспроизводством, если оно изменило генетический состав воспроизводимой части популяции, или интродукцией особей из генетически отличающихся группировок;

низкой представительностью этих популяций среди исследуемых выборок (одной-двумя выборками вместо множественных выборок);

небольшим числом ДНК-маркеров, так как по каждому из них независимо идут популяционно-генетические процессы – мутации, дрейф и пр.;

малым объемом выборки, вследствие чего частоты аллелей и генотипов в выборках могут случайно сильно отклониться от реальных популяционных профилей;

неадекватностью кластеризации и других методов анализа данных; и т.д.

Все указанные причины способны привести к большим отклонениям популяционно-генетических оценок и неточному представлению о месте некоторых группировок в популяционной картине вида.

## ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ КАК ВОЗМОЖНАЯ ОСНОВА ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА

Как уже было отмечено, более полное понимание популяционной структуры связано с изучением факторов адаптации популяций к среде обитания и миграционных отношений между популяциями. Вместе с тем мало что известно о генетике адаптаций даже для хорошо изученных видов. Поэтому мы вынуждены довольствоваться косвенными данными об адаптивных наследственных различиях между популяциями, их “суррогатами”. В качестве таких суррогатов можно использовать следующие два типа маркеров.

1. *Экологические маркеры* (параметры среды обитания, а также жизненные стратегии и деление на расы, особенности поведения, питания и репродукции, миграционные отношения между популяциями, иные биологические характеристики популяций). Плюс экологических маркеров в том, что они могут быть ассоциированы с факторами адаптации популяций. Минус же их на сегодня – почти полное отсутствие знания об их генетических ассоциациях.

2. *Генетические маркеры* (ДНК-маркеры, секвенированные фрагменты генов, аллозимы, группы крови, наследуемые эпигеномные и транскриптомные вариации и пр.). Их плюс в том, что они представляют геном, а минус – что на сегодняшний день уровне знания внутри- и межпопуляци-

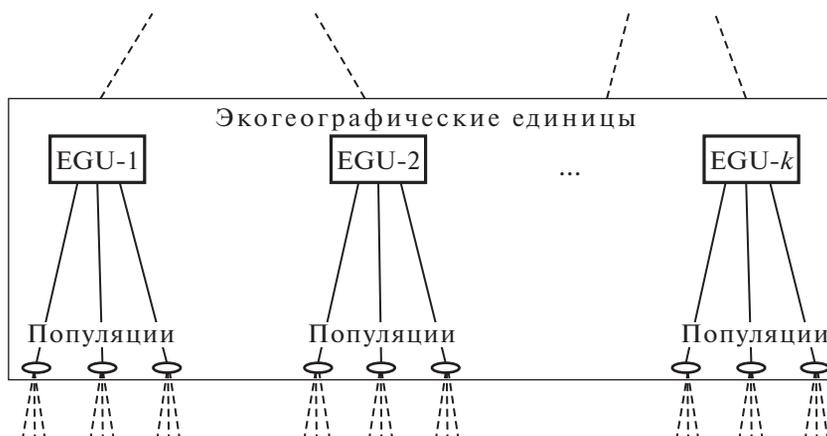


Рис. 1. Экогеографический и популяционный уровни иерархии.

онная изменчивость имеющихся генетических маркеров в подавляющем большинстве селективно нейтральна или почти нейтральна, т.е. не связана с дифференциальной адаптацией популяций (со временем, по мере накопления информации, этот “минус” будет уменьшаться).

Выделять и сравнивать популяции только по экологическим маркерам недостаточно, так как редко можно строго научно доказать, что выявляемые по ним различия между популяциями наследственно обусловлены. Исследовать же только генетические маркеры также недостаточно из-за указанных выше нередких смещений в оценках популяционно-генетических параметров, обусловленных особенностями популяционно-генетической динамики, и нередко низкой представительности выборок по отношению к популяционной структуре вида.

Нами был предложен следующий двухступенчатый подход к изучению популяционной структуры вида, основанный на совместном использовании экологических и генетических данных [37, 38]:

1) вначале выделяют на ареале вида **экогеографические единицы** (ЭГЕ, или EGU) соответственно средовым градиентам в исследуемой части ареала, типам жизненных стратегий, выделенным расам и экоформам, иным биологическим характеристикам, предположительно ассоциированным с градиентами адаптаций или межпопуляционными генными потоками;

2) выделенные экогеографические единицы **генетически тестируют** по данным о множественных выборках, репрезентативно представляющих разные популяционные сегменты в каждой из этих EGU, путем сравнения генетической дифференциации между популяциями внутри EGU и между популяциями разных EGU, а также на основе других генетических параметров, с соответствующей популяционно-биологической интерпретацией.

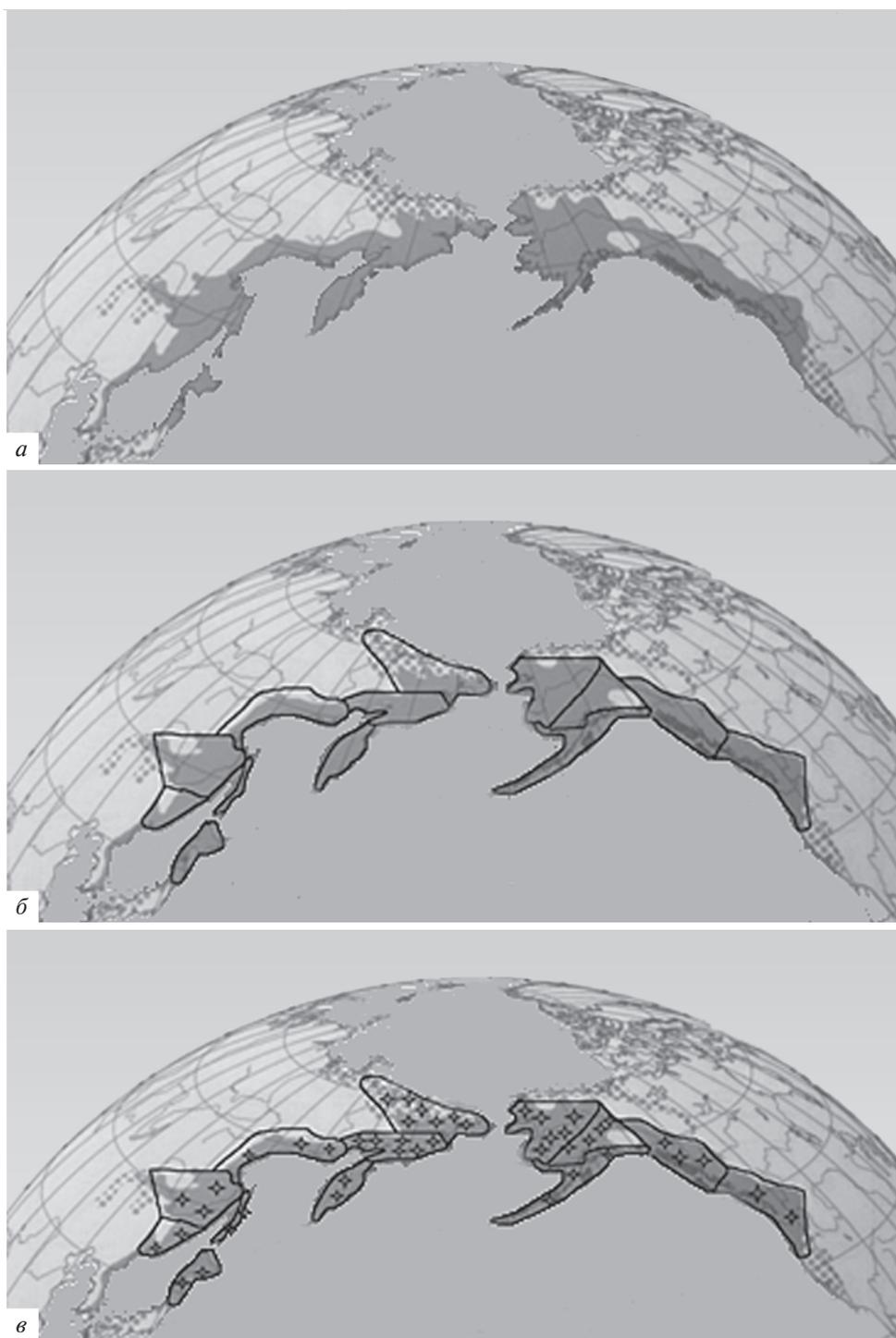
После генетического подтверждения и окончательного выделения экогеографических единиц можно говорить о выделении в популяционной структуре вида как минимум двух иерархически организованных уровней популяционной структуры: уровня экогеографических единиц (EGU) и уровня их популяций (рис. 1). Не исключаются при этом еще более крупные и более мелкие уровни. Возможно также, что популяции внутри каждой EGU обмениваются между собой заметными генными потоками.

Соответственно этим двум уровням могут различаться подходы к управлению популяциями. Например, можно рассмотреть следующую стратегию управления внутри и между экогеографическими единицами:

1) *внутри EGU*: охрана, промысел и воспроизводство популяций одной экогеографической единицы регулируются координированно, при необходимости принимая во внимание средовые, экологические и генетические особенности каждой из составляющих популяций; восстановление отдельной популяции должно основываться на генетических ресурсах самой популяции, а в крайнем случае привлекать ресурсы популяций той же EGU, но не из других EGU;

2) *между разными EGU*: охрана, промысел и воспроизводство должны проводиться отдельно в каждой из EGU, независимо друг от друга; перевозки между популяциями разных EGU запрещаются.

Такая стратегия была предложена для целей охраны и воспроизводства краснокнижного вида лососевых рыб – сахалинского тайменя [37].



**Рис. 2.** Схема исследования популяционной структуры вида: *а* – ареал условного вида (темная прибрежная полоса); *б* – подразделение ареала на экогеографические единицы; *в* – выборки из экогеографических единиц в целях их анализа по ДНК-маркерам, морфофизиологическим и другим признакам (показаны звездочками).

## РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТЬ ВЫБОРОК ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА

Важнейшим этапом в исследовании популяционной структуры вида является сбор первичного материала и биологических образцов. В соответствии с представленным здесь подходом взятие выборок можно схематично представить в виде двух этапов. Первый этап — это предварительное подразделение исследуемой части видового ареала на эко-географические единицы (EGU), а второй — сбор выборок из этих EGU (рис. 2).

При этом важна *репрезентативность выборок по отношению к популяционной структуре вида*, т.е. чтобы число разных выборок было достаточно большим и чтобы выборки покрывали все выделенные экогеографические единицы. Идеально, чтобы каждая исследованная популяция каждого EGU была бы представлена не одной, а несколькими выборками, лучше — не менее чем тремя. Это позволило бы охватить возможную временную и пространственную гетерогенность, а также давала бы определенную гарантию против случайных отклонений, которым могут быть подвержены разовые выборки. (Само собой разумеется, что репрезентативность каждой отдельной выборки в смысле ее объема также желательна, хотя и не всегда выполнима — например, для редких или труднодоступных видов.) В то же время репрезентативность выборок по отношению к популяционной структуре вида — важнейшее требование при планировании сбора материала в поле, в частности нацеливая на сбор образцов из разных частей территории или акватории, занимаемой популяцией, с учетом хронологической структуры ареала, экологических особенностей и миграционных отношений между разными популяциями<sup>1</sup>.

## ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ЕДИНИЦА И ЕДИНИЦА ЗАПАСА ВИДА

Экогеографическая единица может оказаться удобным стартом для решения практической задачи выделения единицы запаса (management unit), которая включала бы в себя близкие популяции в целях разработки единой стратегии управления этими популяциями. При усиливающемся сегодня антропогенном давлении на природу это необходимо делать как для экономически важных видов, так и для находящихся под угрозой исчезновения редких и охраняемых видов животных и растений. Дадим определение единицы запаса — *это группировка особей данного*

*вида, состоящая из одной или нескольких соседних популяций, объединенных: общими условиями среды; сходными биологическими признаками; единым планом управления (планом воспроизводства, промысла, охраны).*

Экогеографическая единица, объединяющая популяции на основе общих эколого-географических особенностей и возможных миграционных обменов между этими популяциями, может стать удобным объектом для выделения единицы запаса. Действительно, с одной стороны, экогеографическая единица биологически обосновывает, почему данные популяции группируют в одну единицу запаса. С другой стороны, она очерчивает географические границы единицы запаса, что удобно для практических целей реализации стратегии управления данной единицей запаса: ее эксплуатацией, ее воспроизводством, ее охраной. Соответственно, разные единицы запаса могут управляться и регулироваться независимо от других единиц запаса данного вида.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несомненно, подход к изучению популяционной структуры вида на основе выделения эко-географических единиц и вытекающее отсюда условие репрезентативности выборок требуют углубленного исследования биологии вида и многолетних детальных полевых работ, что трудно выполнимо в реальных экспедиционных условиях. Однако этот подход ориентирует исследователя на широту, глубину и длительность изучения обследуемой части ареала вида. Это также диктует важность обращения к архивным данным, которые могут снабдить дополнительной информацией для выделения экогеографических единиц и даже обеспечить материалом для ДНК-анализов в виде сохранившихся биологических образцов. В организационном плане это требует объединения специалистов разного профиля (экологов, генетиков, зоологов, ботаников, биогеографов и др.) для исследования популяционной структуры вида и решения как теоретических проблем организации биологического вида, так и практических задач оптимизации усилий по промыслу, охране и воспроизводству составляющих его популяций.

Работа была поддержана отчасти грантами Программы Президиума РАН “Генофонды” № 0112-2015-0008 и РФФИ № 15-04-02511 и 15-29-02421.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
2. Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 46. С. 1456–1469.

<sup>1</sup> Мы оставляем за рамками обсуждения чрезвычайно значимую для многих задач популяционной биологии достаточную представленность в выборках самцов и самок, особей разного возраста и прочих когорт [4].

3. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
4. Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 132 с.
5. Pauling L., Itano H.A., Singer S.J., Wells I.C. Sick cell anaemia, a molecular disease // *Science*. 1949. V. 110. P. 543–548.
6. Ingram V.M. A specific chemical difference between globins of normal and sickle-cell anemia hemoglobins // *Nature*. 1956. V. 178. P. 792–794.
7. Ingram V.M. Gene mutations in human hemoglobin: The chemical difference between normal and sickle hemoglobin // *Nature*. 1957. V. 180. P. 326–328.
8. Shaw C.R. Electrophoretic variation in enzymes // *Science*. 1965. V. 149. P. 936–943.
9. Harris H. Enzyme polymorphisms in man // *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B*. 1966. V. 164. P. 298–310.
10. Hubby J.L., Lewontin R.C. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura* // *Genetics*. 1966. V. 54. P. 577–594.
11. Lewontin R.C., Hubby J.L. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura* // *Genetics*. 1966. V. 54. P. 595–609.
12. Kimura M. The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge: Cambr. Univ. Press., 1983. 367 p.
13. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 245 с.
14. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 280 с.
15. Глотов Н.В. Популяция как естественно-историческая структура: Генетика и эволюция популяций растений // *Вопр. общ. теории и количествен. феноетики*. Вып. 1. Махачкала: Дагестан. фил. АН СССР, 1975. С. 17–25.
16. Драгавцев В.А. (ред.) Теория отбора в популяциях растений. Новосибирск: Наука, 1976. 264 с. (колл. моногр.).
17. Драгавцев В.А. (ред.) Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1978. 275 с. (колл. моногр.).
18. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиогенез, агробиогенез). Кишинев: Штиинца, 1980. 587 с.
19. Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.
20. Гинзбург Э.Х., Никоро З.С. Разложение дисперсии и проблемы селекции. Новосибирск: Наука, 1982. 168 с.
21. Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 132 с.
22. Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 182 с.
23. Дубинин Н.П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций // *Журн. общ. биологии*. 1948. Т. 9. С. 203–244.
24. Lewontin R.C. The genetic basis of evolutionary change. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1974. (Перевод: Левонтин П. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.)
25. Waples R.S. Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of “species” under the Endangered Species Act // *Mar. Fish Rev*. 1991. V. 53. P. 11–22.
26. Ryder O.A. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies // *Trends Ecol. Evol*. 1986. V. 1. P. 9–10.
27. Moritz C. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it // *Syst. Biol*. 2002. V. 51. P. 238–254.
28. Allendorf F.W., Luikart G.H., Aitken S.N. Conservation and the genetics of populations. Chichester: Wiley and Sons, 2012. 664 p.
29. Funk W.C., McKay J.K., Hohenlohe P.A., Allendorf F.W. Harnessing genomics for delineating conservation units // *Trends Ecol. Evol*. 2012. V. 27. P. 489–496.
30. 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. V. 17. P. 2382–2396.
31. 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. V. 19. P. 3760–3772.
32. Sork V.L., Waits L. Contributions of landscape genetics approaches, insights, and future potential // *Mol. Ecol*. 2010. V. 19. P. 3489–3495.
33. COSEWIC. Guidelines for recognizing designatable units. 2015. [http://www.cosewic.gc.ca/eng/sct2/sct2\\_5\\_e.cfm](http://www.cosewic.gc.ca/eng/sct2/sct2_5_e.cfm).
34. Waples R.S., Gustafson R.G., Weitkamp L.A. et al. Characterizing diversity in Pacific salmon // *J. Fish Biol*. 2001. V. 59 (suppl. A). P. 1–41.
35. Waples R.S. Distinct population segments // *The Endangered Species Act at Thirty*. V. 2: Conserving biodiversity in human-dominated landscapes. Washington, D.C.: Island Press, 2006. P. 127–149.
36. 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. V. 15. P. 1419–1439.
37. 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. V. 16. P. 431–441.
38. Животовский Л.А. Популяционная структура вида: Эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // *Биология моря*. 2016. Т. 42. С. 323–333.

## **Two Branches—Ecological and Genetic—in Studying the Species Population Structure: History, Problems, and Solutions**

**L. A. Zhivotovsky**

*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia  
e-mail: levazh@gmail.com*

This paper presents a brief history of two different methods for studying the species population structure. The first method employs ecological markers that characterize population-specific environmental conditions, as well as biological features of populations. The second one involves genetic markers: DNA and RNA fragments, allozymes, etc. The problem of combining these two methods is discussed. A two-step approach is suggested for studying the species population structure using both the ecological and genetic markers. Firstly, the studied part of the species range is subdivided into so-called ecogeographic units (EGUs) according to environmental gradients, life strategies, and other characteristics that presumably associate with adaptation gradients and interpopulation gene flows. Secondly, the EGUs are tested genetically by using the data on multiple population samples that represent population segments within each of the ecogeographic units. The notion of representative samples with respect to the population structure, hierarchy of EGUs—populations, strategies of population management, and selection of the management units for optimizing exploitation, reproduction, and conservation of species fragments are discussed on the basis of this approach.

*Keywords:* species, population, structure, hierarchy, geography, ecology, DNA markers, sampling, representativeness, management unit.