СОДЕРЖАНИЕ

Том 142, номер 5, 2022

Лаборатории популяционной генетики им. академика Ю.П. Алтухова ИОГен РАН – 50 лет
Д. В. Политов, Е. А. Салменкова 419

Генетико-демографический анализ дифференциальной смертности и дифференциальной плодовитости как компонент естественного отбора (по материалам переписей населения России)
А. С. Грачева, Е. Ю. Победоносцева, И. Г. Удина, О. Л. Курбатова 424

Генетическое разнообразие и структура изолированной популяции Европейского Севера России по данным полноэкзомного секвенирования
Е. А. Гибитова, П. В. Добрынин, О. Ю. Наумова, С. Ю. Рычков, О. В. Жукова, Е. Л. Григоренко 442

Внутривидовая генетическая структура волка, *Canis lupus* Linnaeus, 1758 – современное состояние изученности
П. А. Казимиров, Д. В. Политов 451

Внутрипородная дифференциация аборигенной Костромской породы крупного рогатого скота на основе SNP-маркеров мясной продуктивности
И. В. Лазебная, А. В. Перчун, О. Е. Лазебный 463

Молекулярно-генетические подходы в изучении и сохранении популяционных генофондов журавлей (Gruidae, Aves)
Е. А. Мудрик, Д. В. Политов 477

Промысловое районирование и выделение районов воспроизводства дальневосточных лососей
Л. А. Животовский 487

Морфоэкологическая и генетическая дифференциация симпатрических форм сига озера Куэтсъярви (бассейн реки Пасвик, Мурманская область)
Е. М. Зубова, Н. А. Кашулин, П. М. Терентьев, В. В. Соколов, Д. В. Политов 498

Бактериальные симбионты и патогены в популяциях фитосейидных клещей (Phitoseiidae, Mesostigmata)
Б. В. Андрианов 510

Генетическая дифференциация популяций кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, Тихоокеанского региона
Ю. С. Белоконь, М. М. Белоконь, Е. А. Петрова, С. Н. Горошкевич, Д. В. Политов 518

Адаптивные стратегии и генетическая устойчивость видов рода *Spiraea* (Rosaceae) в природных популяционных системах
Т. А. Полякова 530

Contents

Vol. 142, No. 5, 2022

50th Anniversary of the Laboratory of Population Genetics named after Academician Yu.P. Altukhov of the Vavilov Institute of General Genetics of Russian Academy of Sciences
D. V. Politov, E. A. Salmenkova 419

Genetic-Demographic Analysis of Differential Mortality and Differential Fertility as Components of Natural Selection (Based on Russia's Population Census Materials)
A. S. Gracheva, E. Yu. Pobedonostseva, I. G. Udina, O. L. Kurbatova 424

The Genetic Diversity and Structure of an Isolated Population from Northern European Russia Based on Whole-Exome Sequencing Data
E. A. Gibitova, P. V. Dobrynin, O. Yu. Naumova, S. Yu. Rychkov, O. V. Zhukova, E. L. Grigorenko 442

Intraspecific Genetic Structure of the Gray Wolf, *Canis lupus* Linnaeus, 1758 – Current State of Knowledge
P. A. Kazimirov, D. V. Politov 451

Intrabreed Differentiation of the Native Kostroma Cattle Breed Based on SNP-Markers of Meat Productivity
I. V. Lazebnaya, A. V. Perchun, O. E. Lazebny 463

Molecular Genetic Approaches in the Study and Conservation of Population Gene Pools of Cranes (Gruidae, Aves)
E. A. Mudrik, D. V. Politov 477

Commercial Zoning and Delineation of Reproduction Areas of the Far East Salmon
L. A. Zhivotovsky 487

Morphoecological and Genetic Differentiation among Sympatric Forms of Whitefish in Lake Kuetsjarvi (River Pasvik Basin, Murmansk Oblast)
E. M. Zuboba, N. A. Kashulin, P. M. Terentyev, V. V. Sokolov, D. V. Politov 498

Bacterial Symbionts and Pathogens in Populations of the Phytoseid Mites (Phitoseiidae, Mesostigmata)
B. V. Andrianov 510

Genetic Differentiation of Dwarf Siberian Pine, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, Populations from the Pacific Region
Y. S. Belokon, M. M. Belokon, E. A. Petrova, S. N. Goroshkevich, D. V. Politov 518

Adaptive Strategies and Genetic Stability of Species of the Genus *Spiraea* (Rosaceae) in Natural Population Systems
T. A. Poliakova 530

EDN: ZADFFE
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 419–423

ЛАБОРАТОРИИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ ИМ. АКАДЕМИКА Ю.П. АЛТУХОВА ИОГЕН РАН – 50 ЛЕТ

© 2022 г. Д. В. Политов[1], *, Е. А. Салменкова[1]
[1]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия*
**e-mail: dmitri.p17@gmail.com*

DOI: 10.31857/S0042132422050106

Лаборатория популяционной генетики Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН в 2022 г. отмечает свой 50-летний юбилей. Лаборатория носит имя академика Ю.П. Алтухова (1936–2006), ее основателя и бессменного руководителя с момента создания в 1972 г. и до ухода из жизни Юрия Петровича в 2006 г.

Создание лаборатории было инициировано директором ИОГен АН СССР академиком Н.П. Дубининым. На место ее руководителя был приглашен Ю.П. Алтухов, на тот момент возглавлявший лабораторию генетики в Институте биологии моря Дальневосточного научного центра АН СССР. В марте 1972 г. Юрий Петрович был переведен из Владивостока в Москву и в конце того же года на Ученом совете ИОГен защитил докторскую диссертацию на тему “Популяционно-генетическое исследование структуры вида у рыб”, по материалам которой вскоре была опубликована его первая монография “Популяционная генетика рыб” (1974). Юрий Петрович к тому времени имел уже большой опыт работы в области популяционной генетики природных популяций рыб, многие из этих исследований были первыми в СССР, а некоторые не имели аналогов в мире.

Юрий Петрович родился 11 октября 1936 г. в с. Елань-Колено Воронежской области. В 1940-х гг. семья переехала в Москву, где в 1955 г. Ю.П. Алтухов поступил на отделение физиологии рыб ведущего в то время рыбохозяйственного вуза, которым являлся Мосрыбвтуз – Московский технический институт рыбной промышленности и хозяйства. Запрещенная в то время генетика официально не преподавалась, однако она вызвала большой интерес Юрия Петровича уже в студенческие годы, когда он стал работать с гибридами осетровых рыб во время летних практик. В 1959 г. Ю.П. Алтухов закончил Мосрыбвтуз и был направлен на Карадагскую биологическую станцию Академии наук Украинской ССР в Крыму, где включился в изучение популяций рыб азово-черноморского региона.

В 1964 г. по окончании аспирантуры на биофаке МГУ им. М.В. Ломоносова Юрий Петрович защитил кандидатскую диссертацию на тему “Цитофизиологический, серологический и морфологический анализ внутривидовой дифференцировки ставриды Черного моря”. В тот год генетика была реабилитирована, и исследования в этой области были официально признаны актуальными. В начале 1960-х гг. Ю.П. Алтухов принял участие в иммуногенетических исследованиях азово-черноморского анчоуса (хамсы) в экспедиции АзЧерНИРО (ныне филиал ВНИРО – Всесоюзного института морского рыбного хозяйства и океанографии), а позже в экспедиции в Северную Атлантику (договор МГУ с Полярным институтом морского рыбного хозяйства и океанографии, г. Мурманск) по изучению внутривидовой дифференциации морских окуней. Тогда впервые в истории отечественной генетики популяций с использованием инновационных для того времени серологических “генетических маркеров” был получен уникальный материал о пространственной наследственно обусловленной неоднородности важных ресурсных видов рыб.

Вскоре Ю.П. Алтухова пригласили на работу в создававшийся тогда во Владивостоке Институт биологии моря (ИБМ) ДВНЦ РАН для организации лаборатории генетики. Во владивостокский период (1967–1972 гг.) сотрудники возглавляемой Ю.П. Алтуховым лаборатории активно осваивали появившийся за рубежом новый метод исследования полиморфизма белков, отражающего полиморфизм кодирующих их генов, – электрофо-

ретический анализ, который на долгие годы стал основным в арсенале методов. Работа проводилась на организуемых тогда же экспедиционных биостанциях ИБМ непосредственно на выборках из популяций различных видов лососевых и некоторых других видов с целью выявления их внутривидовой и межвидовой генетической изменчивости. К этому времени относятся две совместные с профессором МГУ Ю.Г. Рычковым публикации Ю.П. Алтухова в "Журнале общей биологии", посвященные серьезным теоретическим обобщениям авторов, повлиявшим на развитие их дальнейших популяционных исследований. Одна из статей "Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость" (1970) обосновывает **принцип системной, иерархически структурированной организации популяций в природе**, то есть принцип подразделения природных популяций на структурные относительно изменчивые компоненты, связанные между собой обменом генами; такая организация обеспечивает эффективную адаптацию и стабильность всей системы, ее длительное существование в поколениях. Другое важное обобщение, сделанное Ю.П. Алтуховым и Ю.Г. Рычковым в 1972 г. в статье "Генетический мономорфизм вида и его возможное биологическое значение", было посвящено открытию и осмыслению **феномена мономорфных, инвариантных белков, существующих у вида наряду с полиморфными.**

С таким научным багажом Юрий Петрович вернулся в 1972 г. в Москву для организации лаборатории популяционной генетики в ИОГен АН СССР. Ее первыми сотрудниками стали Б.А. Калабушкин, Т.В. Малинина, Е.А. Салменкова, Т.А. Ракицкая (Новикова), А.Н. Милишников, Е.Я. Тетушкин, А. Гнучева, Б.В. Шиленко, первым аспирантом – Б.А. Абдуллаев с темой по хлопчатнику. Сначала лаборатория базировалась по адресу ул. Профсоюзная, 7, откуда в 1973 г. была переведена в здание, надстроенное когда-то над ушедшими в землю палатами князей Шуйских (Подкопаевский пер., 5), где проработала до весны 1976 г., осваивая электрофоретические методики на дрозофиле. Для моделирования экспериментальной популяционной системы дрозофилы, имитирующей различную структуру подразделенности и миграции, был специально сконструирован и установлен "популяционный ящик". В лаборатории появились новые аспиранты: Е.Ю. Победоносцева, А.Г. Бернашевская, Л.П. Филатова и другие. Параллельно с исследованиями лососевых рыб (тематика, унаследованная с владивостокского периода) и анализом модельных популяций дрозофилы, усилия направлялись на изучение популяций рыб из радиоактивно загрязненных водоемов в районах Восточно-Уральского радиоактивного следа на базе биостанции "Миассово", а также на работы по селекции хлопчатника. В последующие годы в коллектив лаборатории влились И.И. Сусков, О.Л. Курбатова, В.И. Слынько, В.Д. Прохоровская, С.К. Семенова, Р.И. Хильчевская, К.И. Афанасьев, Н.И. Иващенко, Л.А. Животовский и др. Одним из важных научных результатов лаборатории стала разработка по заказу Госкомитета по науке и технике Совмина СССР под руководством Н.П. Дубинина "Прогноза возможных генетических и биологических изменений в популяциях человека, флоры и фауны на 1976–1980 гг.", что привело к существенному увеличению расходов на охрану окружающей среды в бюджете стране. В дальнейшем Ю.П. Алтухов, Р.И. Хильчевская и другие сотрудники лаборатории активно участвовали в реализации программы "Человек и биосфера".

Исследования экспериментальных популяций дрозофил дали важный результат, подтвердивший сформулированную ранее концепцию системной организации популяций. Аспиранты Е.Ю. Победоносцева и А.Г. Бернашевская (Имашева) под руководством Юрия Петровича показали, что подразделенность популяции на взаимосвязанные путем миграции компоненты приводит к существенной стабилизации ее генетической структуры в ряду поколений. В дальнейшем М.Л. Бланк и Ю.П. Алтухов с помощью компьютерного моделирования получили аналогичные результаты.

Начатые во Владивостоке работы по генетике природных и искусственно воспроизводимых популяций тихоокеанских лососей продолжились в Москве. Сотрудники выезжали на Сахалин, Камчатку и в другие регионы Дальнего Востока. Совместно с коллегами из ИБМ ДВО АН СССР проводились полевые работы по сбору материала, а на базе биостанций ИБМ ДВО АН СССР ("Сокол" на Сахалине и "Радуга" на Камчатке) был развернут анализ наследования полиморфизма изоферментных систем, особенностей пространственной и временной генетической структуры популяций на разных иерархических уровнях у кеты, горбуши и нерки. Большое внимание уделялось влиянию искусственного воспроизводства, генетическим эффектам транслокаций икры между рыбоводными заводами и проявлениям естественного отбора в популяциях. Юрий Петрович (совместно с сотрудниками Сахалинрыбвода) разработал практические рекомендации для искусственного воспроизводства лососей на рыбоводных заводах с учетом структуры популяций и получил свое первое авторское свидетельство на изобретение.

С конца 1970-х гг. в лаборатории под руководством Ю.П. Алтухова были развернуты исследования полиморфизма белковых и иммуногенетических маркеров в популяциях человека. Был разработан оригинальный подход к **оценке темпов мутационного процесса на основе выявления редких электрофоретических вариантов белков в группах**

детей с различной патологией. Выявлена роль интегральных характеристик генотипа в формировании неспецифической устойчивости к заболеваниям и неблагоприятным факторам среды. Обнаружена связь гетерозиготности по моногенным маркерам с изменчивостью морфофизиологических признаков и приспособленностью. Сформулировано представление об **оптимуме гетерозиготности и роли стабилизирующего отбора в поддержании генетического разнообразия, разработан популяционно-генетический подход к проблеме адаптивной нормы** (Ю.П. Алтухов, О.Л. Курбатова, И.И. Сусков, Т.В. Малинина, Л.А. Животовский, Ю.Е. Дуброва, К.И. Афанасьев). По итогам этих работ были защищены кандидатские диссертации К.И. Афанасьевым, Ю.Е. Дубровой. Позднее на основе исследований адаптивного значения полиморфизма белков в популяциях человека Ю.Е. Дуброва защитила докторскую диссертацию. Изучение отбора против индуцированных мутаций аллозимных локусов у дрозофилы стало темой диссертации аспиранта К.В. Крутовского.

В 1990-х и 2000-х гг. проводимые исследования генетико-демографических процессов позволили определить основные угрозы генетической безопасности населения России и возможные подходы к оптимизации генетико-демографической обстановки (Ю.П. Алтухов, О.Л. Курбатова и Е.Ю. Победоносцева). Позднее О.Л. Курбатова и др. установили, что **миграция является одним из ведущих факторов популяционной динамики городского населения России.** Заслуживает упоминания совместная работа Б.А. Калабушкина и О.Л. Курбатовой, в которой была выявлена связь между показателем снижения популяционной приспособленности – частотой врожденных пороков развития у детей и уровнем загрязнения почвы тяжелыми металлами в районах Москвы.

С 1980-х гг. Юрий Петрович с сотрудниками (К.В. Крутовский, аспиранты Н.И. Гафаров, С.А. Мальцев, Д.В. Политов, Ю.С. Белоконь, М.М. Белоконь, О.П. Малюченко) приступили к исследованию популяционной генетики новых экологически и экономически важных объектов – хвойных растений. С помощью аллозимного анализа было установлено, что **в популяциях древесных растений, кажущихся непрерывными на больших пространствах ареалов, действуют те же механизмы, что в любых других популяциях животных и растений, то есть вместо неограниченной панмиксии существует система подразделенных популяций с определенной степенью изоляции.** Были представлены данные в пользу адаптивной значимости части аллозимного полиморфизма елей и сосен. Со временем масштабы этих исследований существенно расширились как в отношении разнообразия видов хвойных и других древесных, так и геногеографии и динамики популяционно-генетических процессов.

Представления о **важной роли естественного отбора в формировании генетической структуры популяций человека и природных популяций животных и растений во многом благодаря работам лаборатории Ю.П. Алтухова прочно заняли свое место в научных публикациях по популяционной генетике различных видов.** Ряд работ, в том числе по человеку, лососевым рыбам, хвойным, посвящены обнаружению роли отбора в поддержании генетического полиморфизма в популяциях и разработке конкретных подходов к выявлению отбора. Первыми в этом ряду были исследования популяционной системы нерки оз. Азабачье. Эффекты отбора, варьирующего по направлению на разных стадиях онтогенеза, в дальнейшем были открыты у горбуши и подробно исследованы в нескольких поколениях (Ю.П. Алтухов, Е.А. Салменкова, В.Т. Омельченко, Б.А. Калабушкин и др.). По инициативе и под руководством Юрия Петровича большое число работ лаборатории были посвящены выявлению **связей моногенных и полигенных, как правило, адаптивно нагруженных признаков в популяциях**. В 1995 г. Ю.П. Алтухову совместно с Л.А. Животовским и О.Л. Курбатовой за цикл работ по стабилизирующему отбору и сопряженной изменчивости моногенных и полигенных признаков в популяциях Российской академией наук была присуждена премия им. И.И. Шмальгаузена.

Начиная с аспирантской работы Б.А. Абдуллаева на сортах хлопчатника, для стабилизации сортов путем поддержания внутрисортового генетического разнообразия Юрий Петрович разработал и апробировал **метод селекции, сочетающий умеренный направленный отбор по признакам продуктивности со стабилизирующим отбором по адаптивно-значимым признакам.** Статистические подходы к реализации предложенного метода селекции были развиты совместно с Л.А. Животовским. Впоследствии этот метод оказался эффективным в поддержании породных групп каракульских овец (Н.А. Сарсенбаев), а также селекции и семеноводстве подсолнечника (А.И. Гундаев) и томатов (В.А. Жидкова). По этим разработкам были получены авторские свидетельства и патенты на способ селекции и семеноводства. С приходом в лабораторию И.Г. Моисеевой началось изучение генетического разнообразия пород кур с использованием генетико-биохимических методов. Ввиду катастрофической ситуации с естественным воспроизводством осетровых рыб на Каспии был начат генетический мониторинг искусственного размножения русского и сибирского осетров, севрюги, белуги, стерляди; появилась серия публикаций по этой тематике (Г.Д. Рябова и др.).

В 1994 г. сотрудники лаборатории приняли участие в беспрецедентной по масштабу международной научной экспедиции по Северному морскому пути “Экология тундры-94”, финансируемой Шведской академией наук, совместно с

учеными из Швеции и других стран. В экспедиции участвовали Д.В. Политов, К.И. Афанасьев, Т.В. Малинина, А.А. Махров, В.Б. Федоров. Экспедиция, базировавшаяся на научно-исследовательском судне “Академик Федоров”, прошла за одну навигацию от Санкт-Петербурга до Чаунской губы Восточно-Сибирского моря и обратно, сделав более 20 вертолетных высадок на материк. Это положило начало изучению новых групп объектов в лаборатории – сиговых рыб и арктических гольцов комплекса *Salvelinus alpinus*. Позже было проведено более 20 экспедиций по сбору материала по сиговым (сем. Coregonidae) – этой важной модельной и ресурсной группе рыб, получено несколько исследовательских грантов, разработаны аллозимные, мтДНК и микросателлитные маркеры, проанализирована их изменчивость в более чем 80 выборках сигов, муксуна, ряпушек, пеляди, чира, арктического омуля, байкальского омуля и других видов (Д.В. Политов, Н.Ю. Гордон, С.Н. Балдина). В фокусе этих исследований – механизмы формо- и видообразования, в том числе роль межвидовой гибридизации и интрогрессии, симпатрического видообразования, неконгруэнтности морфологических и молекулярных филогенетических реконструкций. В тот же период были выполнены работы по генетическим взаимоотношениям среди нескольких видов (форм) гольцов рода *Salvelinus* со спорным таксономическим статусом в условиях аллопатричного и симпатричного обитания (Е.А. Салменкова с сотрудниками ИБМ ДВНЦ РАН В.Т. Омельченко и БПИ ДВО РАН Ю.Н. Журавлевым, С.В. Шедько). Н.В. Гордеева участвовала в проведении филогеографического анализа арктического гольца Забайкалья (совместно с С.С. Алексеевым и др. сотрудниками ИБР РАН). Проведено обширное геногеографическое исследование дальневосточных гольцов – мальмы, кунджи (Н.В. Гордеева, Е.А. Салменкова). Н.В. Гордеевой изучалась филогеография, изоляция и миграция у бати- и мезопелагических рыб Южной Атлантики. Исследования популяционно-генетических процессов у акклиматизированных видов рыб – тихоокеанской горбуши, вселенной на Европейский Север, и дальневосточного пиленгаса, вселенного в бассейн Азовского моря, – осуществили Н.В. Гордеева и Е.А. Салменкова.

Е.А. Салменкова, Д.В. Политов, О.Л. Курбатова, Е.Ю. Победоносцева, Б.А. Калабушкин как соавторы участвовали вместе с другими сотрудниками ИОГен РАН в написании монографии “Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях” (2004 г., небольшой дополнительный тираж в 2005 г.). Она была подготовлена по инициативе, под редакцией и при непосредственном авторском участии Юрия Петровича Алтухова.

Начиная с конца 1990-х гг. Ю.П. Алтуховым и сотрудниками публикуется цикл работ, посвященных анализу связей популяционного генетического разнообразия (аллозимной гетерозиготности) со скоростью роста, полового созревания и продолжительностью жизни. Эти работы были последним крупным исследованием Юрия Петровича. В октябре 2006 г. после тяжелой болезни он скончался. Один из авторов этой статьи (Д.В. Политов) – ученик и сотрудник Ю.П. Алтухова стал сначала и.о., а затем заведующим лабораторией, защитив докторскую диссертацию на тему “Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии” (2007).

В развитие этих работ и в результате новых научных контактов в число объектов лаборатории вошли хищные птицы, такие как крупные соколы (М.М. Белоконь, А.В. Нечаева), белоплечий орлан и орлан-белохвост (М.М. Белоконь). Активно изучается генетическая структура природных популяций и искусственно разводимых группировок журавлей: красавки, стерха, серого, даурского и японского журавлей (Е.А. Мудрик, Д.В. Политов). Ведутся работы по анализу генетической структуры и филогеографии обыкновенной белки (М.М. Белоконь, Ю.С. Белоконь). С 2007 г. в лаборатории начались исследования генетической структуры популяций и филогеографии волка (М.С. Талала, П.А. Казимиров, А.В. Нечаева под руководством Д.В. Политова). Новый импульс популяционно-генетическим и геномным исследованиям хвойных дало возвращение в лабораторию популяционной генетики в 2013 г. К.В. Крутовского. Выполняются и планируются новые исследования генетической структуры популяций ели, сибирской кедровой сосны и других видов хвойных с помощью традиционных и современных маркеров, функциональных генов и полногеномных данных. В сотрудничестве с Пущинским филиалом Института биоорганической химии РАН разработаны тест-системы для молекулярно-генетической идентификации индивидуальных генотипов осины, березы и ивы на основе микросателлитных локусов. Активно изучается генетика популяций и филогения спирей – нового объекта из покрытосеменных растений (Т.А. Полякова, А.В. Шатохина).

За 50-летний период работы лаборатории популяционной генетики ИОГен РАН было опубликовано 11 монографий, несколько сотен научных статей. Монография Ю.П. Алтухова “Генетические процессы в популяциях” выдержала три отечественных и два зарубежных (Великобритания, Германия) издания. Книга Ю.П. Алтухова в соавторстве с Е.А. Салменковой и В.Т. Омельченко “Популяционная генетика лососевых рыб” (1997) также была издана в Великобритании (2000). Под руководством Ю.П. Алтухова защищено око-

ло 40 кандидатских и 10 докторских диссертаций. В 1996 г. Ю.П. Алтухову совместно с Ю.Г. Рычковым, Л.А. Животовским, Л.И. Корочкиным, А.А. Созиновым, Е.А. Салменковой, О.Л. Серовым, Н.П. Мертвецовым была присуждена Государственная премия РФ в области науки и техники за цикл работ "Наследственное биохимическое разнообразие, его роль в эволюции и индивидуальном развитии".

Сотрудники лаборатории осуществляют в качестве руководителей и исполнителей государственные задания, работы по грантам РФФИ, РНФ, научно-исследовательские работы в рамках госконтрактов Минобрнауки, Программы Союзного государства "ДНК-идентификация", многочисленных договоров о НИР с другими научными и производственными организациями. В годы после ухода из жизни Юрия Петровича состоялись защиты четырех кандидатских и двух докторских диссертаций, на базе лаборатории выполнялись более двух десятков бакалаврских и магистерских дипломов. Научная деятельность лаборатории популяционной генетики, основанной Ю.П. Алтуховым, руководимой им на протяжении более трех десятилетий и ныне носящей его имя, базируется на его идеях, подходах, методологии и продолжает их дальнейшее развитие, привлекая новые биологические объекты изучения и используя современные молекулярные и аналитические методы исследования. О прогрессе и перспективах этой области науки свидетельствуют привлекшие большое внимание специалистов юбилейные научные конференции по генетике популяций, организованные нашей лабораторией в связи с 75-летием (в 2011 г.) и 80-летием (в 2017 г.) со дня рождения Юрия Петровича Алтухова. Обновляемый список основных публикаций лаборатории размещен на сайте confpopgen.ru. Краткая биография и путь в науке организатора лаборатории популяционной генетики представлены в брошюре "Юрий Петрович Алтухов" (М.: Акварель, 2021), опубликованной в рамках проекта "Жизнь замечательных людей ИОГен им. Н.И. Вавилова РАН".

В этом году, юбилейном для нашей лаборатории, проводится очередная, третья по счету конференция, получившая название созвучно основному труду Юрия Петровича Алтухова "Генетические процессы в популяциях", которая состоится в ИОГен РАН с 11 октября (день рождения Ю.П. Алтухова) по 14 октября 2022 г. В сложных условиях международной политической напряженности географическая представленность участников сократилась, но из России и нескольких других стран получено более 120 заявок на участие.

В этот юбилейный год хочется пожелать большего внимания правительства к проблемам генетического скрининга и мониторинга популяционного уровня организации живой материи, поднятым в свое время Ю.П. Алтуховым. Необходимо оказывать разностороннюю поддержку как прикладным, так и фундаментальным исследованиям в области генетики природных и искусственных популяций, которые обеспечивают генетическую, экологическую, продовольственную и природоохранную безопасность страны.

Хотелось бы также добавить, что Ю.П. Алтухов в течение 10 лет и до конца жизни (1996–2006 гг.) был главным редактором журнала "Успехи современной биологии" РАН, чем мы очень гордимся, так как вклад, сделанный им в науку, трудно переоценить (Памяти Ю.П. Алтухова // Успехи соврем. биол. 2007. Т. 127. № 1. С. 111–112).

50th Anniversary of the Laboratory of Population Genetics Named after Academician Yu.P. Altukhov of the Vavilov Institute of General Genetics of Russian Academy of Sciences

D. V. Politov[a], * and E. A. Salmenkova[a]

[a] *Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: dmitri.p17@gmail.com*

In 2022, the Laboratory of Population Genetics of Vavilov Institute of General Genetics of Russian Academy of Sciences celebrates its 50th anniversary. The Laboratory is named after Academician Yuri P. Altukhov, its founder and leader for a period from establishment in 1972 to 2006 when he passed away. The paper shortly describes the path in science of Yuri P. Altukhov, the early ages of the laboratory, formation of main directions of research as well as achievements of the last years.

EDN: GFTYKV
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 424–441

УДК 575.17;599.9

ГЕНЕТИКО-ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ СМЕРТНОСТИ И ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ПЛОДОВИТОСТИ КАК КОМПОНЕНТ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА (ПО МАТЕРИАЛАМ ПЕРЕПИСЕЙ НАСЕЛЕНИЯ РОССИИ)

© 2022 г. А. С. Грачева[1, *], Е. Ю. Победоносцева[1], И. Г. Удина[1], О. Л. Курбатова[1]
[1]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия*
**e-mail: palesa@yandex.ru*

Поступила в редакцию 30.06.2022 г.
После доработки 30.06.2022 г.
Принята к публикации 30.06.2022 г.

На основе материалов демографической статистики Росстата и переписей населения проведен статистический анализ временной и межэтнической изменчивости показателей естественного воспроизводства и параметров отбора (индексов Кроу) в народонаселении СССР и РФ. Показано многократное снижение за столетний период компоненты отбора, обусловленной дифференциальной смертностью (индекс I_m). Выявлена значительная временная динамика компоненты отбора, обусловленной дифференциальной плодовитостью (индекс I_f) и продемонстрированы принципиальные отличия характера этой динамики у различных этнических групп: у нескольких групп наблюдается релаксация этой компоненты отбора, у большинства групп динамика индекса I_f отсутствует или он даже возрастает во времени. Показано, что интенсивность межгруппового отбора, основанного на межэтнических различиях в рождаемости, в масштабах СССР возрастала на протяжении полувека и была на порядок выше, чем в масштабах современной России. Обсуждаются генетико-демографические следствия выявленных тенденций.

Ключевые слова: дифференциальная смертность, дифференциальная плодовитость, индексы Кроу, внутригрупповой отбор, межгрупповой отбор, временная динамика, этнические группы, переписи населения, Россия, СССР

DOI: 10.31857/S0042132422050064

ВВЕДЕНИЕ

Проблема естественного отбора является наиболее сложной в популяционной генетике, особенно применительно к человеку (Алтухов, 2003). В ряде публикаций, появившихся в советский период, можно даже найти утверждения о том, что в современных урбанизированных популяциях человека отбор отсутствует, ибо развитие цивилизации освободило человечество от действия общебиологических закономерностей. В то же время очевидно, что наличие естественного отбора можно полностью исключить лишь в том гипотетическом случае, если в популяции отсутствует смертность до наступления репродуктивного возраста (точнее, до конца репродуктивного периода) и все индивидуумы имеют равное число потомков. Отсюда следует, что интенсивность естественного отбора в популяциях человека можно оценить на основе данных демографической статистики. Уже больше полувека назад Джеймсом Кроу (Crow, 1958) разработан такой метод, в основу которого положена фундаментальная теорема естественного отбора Р. Фишера. Индекс Кроу или индекс тотального отбора называют также индексом потенциального отбора, поскольку он дает максимально возможную оценку интенсивности отбора в предположении, что все индивидуальные различия в приспособленности обусловлены генетически. Индекс Кроу состоит из двух компонент: 1) обусловленная дифференциальной дорепродуктивной смертностью (I_m), и 2) обусловленная дифференциальной плодовитостью (I_f).

За время, прошедшее с момента опубликования работы Кроу, появились сотни публикаций, содержащих данные об индексах Кроу во многих популяциях Земного шара. Обобщение этих данных представлено в нескольких сводках (Спицына, 1993, 2006; Спицын и др., 1994; Пузырев и др. 1999; Spuhler, 1976). Нами на основе литературных и собственных данных создана база данных “Отбор”, включающая параметры отбора (индексы Кроу) в 278 популяциях различного иерархического уровня (от элементарных до национальных сообществ), проживающих на всех обитае-

мых континентах Земного шара и представленных всеми расами, лингвистическими семьями, религиозными конфессиями и хозяйственно-культурными укладами – от охотников и собирателей до жителей современных мегаполисов. Значения компоненты отбора, обусловленной дорепродуктивной смертностью, в мировом масштабе варьируют в пределах от 0.003 до 2.980 (при среднем значении $I_m = 0.363 \pm 0.022$), имея минимальные и максимальные значения в городских популяциях, разделенных во времени одним веком. Значения индекса I_f варьируют в пределах от 0.049 до 1.675, в среднем составляя 0.342 ± 0.014, то есть почти такую же величину, что и компонента, обусловленная дифференциальной смертностью (Курбатова и др., 2007; Kurbatova et al., 2005). Анализ базы данных "Отбор" в отношении временной динамики параметров отбора показал, что процесс релаксации (ослабления) отбора, обычно принимаемый как общая мировая тенденция, имеет свою специфику в популяциях разных типов и на разных ступенях общественного развития. Временная изменчивость параметров отбора была нами ранее изучена по материалам Всесоюзной переписи населения 1979 года для населения 15 союзных республик и, отдельно, для титульных национальностей этих республик (Тимаков, Курбатова, 1991). Население современной России сохранило разнообразие этнического состава – в связи с этим актуально продолжить такое исследование для реалий XXI в.

Существенно новым подходом, примененным в данной работе, является раздельное рассмотрение двух принципиально различающихся типов отбора: **внутригруппового**, основанного на межиндивидуальных различиях в приспособленности (дифференциальное размножение генотипов); и **межгруппового**, основанного на различиях в средней приспособленности популяций (дифференциальный прирост отдельных групп) (Курбатова, Победоносцева, 2004, 2009, 2017; Курбатова и др., 2007, 2012).

Изучение временной динамики параметров отбора имеет не только теоретическое значение – проблема релаксации отбора тесно связана с возможностью увеличения генетического груза популяции; наличие межгруппового отбора (межэтнических различий по темпам естественного прироста) ведет к изменению этнического состава населения и, следовательно, к динамике генофонда популяции во времени.

Цель данного исследования – сравнительный анализ временной, внутригрупповой и межгрупповой (межэтнической) изменчивости параметров отбора в масштабах России и СССР.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Интенсивность отбора, обусловленного дифференциальной смертностью (I_m), рассчитана следующим образом:

$$I_m = p_d/p_s,$$

где p_d и p_s – доля индивидуумов соответственно умерших и доживших до наступления репродуктивного возраста ($p_d + p_s = 1$).

Для оценки интенсивности отбора, обусловленного дифференциальной плодовитостью (I_f), были рассчитаны среднее число потомков, приходящееся на одну женщину с завершенным репродуктивным периодом ($\bar{k}$), и величина межсемейных различий в числе потомков, измеряемая дисперсией (V_k):

$$I_f = V_k \big/ \bar{k}^2.$$

Для расчета компоненты I_m использованы Таблицы смертности и ожидаемой продолжительности жизни населения СССР (1989) и России за 2019 г. (www.gks.ru); для расчета компоненты I_f – материалы Всесоюзной переписи населения СССР 1989 г. (ВПН-1989), материалы Всероссийских переписей населения 2002 (ВПН-2002) и 2010 гг. (ВПН-2010) (www.rosstat.gov.ru), в которых имеются данные о плодовитости возрастных когорт женщин с завершенным репродуктивным периодом. Индексы I_f и их составляющие – среднее число потомков ($\bar{k}$) и его дисперсия (V_k) рассчитаны по каждой этнической группе для 7 возрастных когорт женщин с исчерпанной плодовитостью (старше 40 лет).

Интенсивность межгруппового отбора, обусловленного межэтническими различиями в рождаемости, рассчитана по формуле:

$$I'_f = V_{\bar{k}} \big/ \bar{\bar{k}}^2,$$

где $\bar{\bar{k}}$ – среднее число потомков по всем этническим группам, $V_{\bar{k}}$ межгрупповая дисперсия плодовитости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Компонента отбора, обусловленная дифференциальной смертностью

Для России, как и для всего человечества на протяжении большей части истории, была характерна высокая детская смертность и, соответственно, высокие значения I_m. Еще в XIX в. более половины детей не доживало до возраста репродукции (Рашин, 1956) ($p_d > p_s$; $I_m > 1$).

В масштабах СССР, на протяжении всего периода его существования, компонента отбора, обусловленная дорепродуктивной смертностью, постоянно снижалась (табл. 1) и уменьшилась к концу

Таблица 1. Оценки компоненты I_m для населения СССР за период 1926–1987 гг.

Годы	Все население			Городское население			Сельское население		
	$I_{m♂}$	$I_{m♀}$	I_m	$I_{m♂}$	$I_{m♀}$	I_m	$I_{m♂}$	$I_{m♀}$	I_m
1926–1927	0.538	0.464	0.502	0.455	0.389	0.422	0.553	0.477	0.515
1938–1939	0.485	0.427	0.458	0.527	0.453	0.490	0.466	0.414	0.441
1958–1959	0.085	0.068	0.076	0.078	0.060	0.070	0.088	0.074	0.081
1969–1970	0.054	0.040	0.047	0.048	0.033	0.041	0.060	0.046	0.054
1978–1979	0.060	0.044	0.052	0.048	0.033	0.041	0.076	0.058	0.068
1986–1987	0.053	0.038	0.045	0.042	0.028	0.035	0.068	0.054	0.062

Примечание: $Im♂$, $Im♀$, Im – компонента отбора, обусловленная дифференциальной смертностью, соответственно для мужского, женского и обоих полов.

Таблица 2. Параметры дифференциальной смертности для населения РФ в 2018–2019 гг.

Параметры	1-ый вариант – p_d до 20 лет			2-ой вариант – p_d до 30 лет		
	мужчины	женщины	оба пола	мужчины	женщины	оба пола
p_d	0.01359	0.00917	0.01144	0.03118	0.01528	0.02342
p_s	0.98641	0.99083	0.98856	0.96882	0.98472	0.97658
I_m	0.01380	0.0093	0.01157	0.03218	0.01552	0.02398

Примечание: p_d – доля умерших до наступления репродуктивного периода, p_s – доля доживших до начала репродуктивного периода, I_m – компонента отбора, обусловленная дифференциальной смертностью.

1980-х гг. до $I_m = 0.04$; причем значения I_m для всех временных интервалов в городском населении были меньше, чем в сельском (кроме 1930-х гг.), а для женщин меньше, чем для мужчин (Тимаков, Курбатова, 1991). При этом даже в 1970-е и 1980-е гг. отмечались значительные, более чем четырехкратные, различия между республиками в составе СССР в значениях компоненты отбора, обусловленной дифференциальной смертностью – индекс I_m варьировал от 0.030 в БССР до 0.131 в Таджикистане (Тимаков, Курбатова, 1991). Практически во всех республиках значения I_m были больше для мужчин, чем для женщин, и для сельского населения больше, чем для городского.

Параметры дифференциальной смертности для современного населения РФ рассчитаны в двух вариантах: в первом начало репродуктивного периода принималось равным 20 годам (соответственно, p_s будет равным доле доживших до 20 лет); во втором – 30 годам, с учетом увеличения возраста деторождения в последнем поколении россиян (табл. 2). Согласно первому варианту, до 20 лет доживают почти 99% мужчин и 99% женщин. Компонента отбора, обусловленная дифференциальной смертностью, снизилась до значения $I_m = 0.01$ (для сравнения – в РСФСР в 1970-е гг. $I_m = 0.042$; в 1980-е – 0.034). Согласно второму варианту, до 30 лет доживают менее 97% мужчин и 98.5% женщин. Компонента отбора, обусловленная дифференциальной смертностью, выше, чем в 1-ом варианте – $I_m = 0.02$ (0.03 у мужчин и 0.015 у женщин), что тоже очень мало.

Компонента отбора, обусловленная дифференциальной плодовитостью. Внутригрупповой отбор

1989 г. По материалам ВПН-1989 – последней переписи, проведенной в рамках единого союзного государства – рассчитаны параметры дифференциальной плодовитости как компоненты естественного отбора (индекс Кроу) для титульных национальностей республик СССР. Индексы дифференциальной плодовитости (I_f) и их составляющие – среднее число потомков ($\bar{k}$) и его дисперсия (V_k) рассчитаны по каждой этнической группе для 7 возрастных когорт женщин с исчерпанной плодовитостью: самая старшая возрастная когорта включала женщин, родившихся до 1920 г., а самая младшая – женщин, родившихся в 1945–1949 гг.

Временная динамика параметров дифференциальной плодовитости в 15 этнических группах бывшего СССР представлена в табл. 3. Данные этой таблицы демонстрируют не только общеизвестные межэтнические (межконфессиональные) различия в рождаемости, но и принципиальные различия характера временной динамики этих показателей.

Этнические группы, представленные в табл. 3, можно условно подразделить на три категории:

Таблица 3. Параметры дифференциальной плодовитости женщин титульных национальностей союзных республик СССР, рассчитанные по материалам ВПН-1989

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f
		Русские			**Украинцы**			**Белорусы**		
40–44	1945–1949	1.744	1.057	0.347	1.942	1.234	0.327	2.026	1.308	0.319
45–49	1940–1944	1.830	1.225	0.366	1.982	1.357	0.345	2.131	1.545	0.340
50–54	1935–1939	1.890	1.393	0.390	2.006	1.540	0.383	2.240	1.852	0.369
55–59	1930–1934	2.006	1.817	0.451	2.046	1.932	0.462	2.341	2.287	0.417
60–64	1925–1929	2.096	2.378	0.541	2.023	2.209	0.539	2.416	2.959	0.597
65–69	1920–1924	2.160	3.048	0.653	2.085	2.766	0.636	2.523	3.616	0.568
>70	до 1919	2.892	5.164	0.618	2.588	4.043	0.604	3.112	4.889	0.505
		Молдаване			**Грузины**			**Литовцы**		
40–44	1945–1949	2.463	2.463	0.451	2.134	1.843	0.405	1.989	1.573	0.398
45–49	1940–1944	2.633	2.633	0.436	2.270	2.002	0.388	2.039	1.773	0.427
50–54	1935–1939	2.854	2.854	0.442	2.356	2.311	0.416	2.104	2.094	0.473
55–59	1930–1934	3.073	3.073	0.545	2.421	2.566	0.438	2.153	2.478	0.534
60–64	1925–1929	3.230	3.230	0.573	2.451	3.016	0.502	2.248	3.181	0.630
65–69	1920–1924	3.539	3.539	0.635	2.424	3.467	0.590	2.430	4.132	0.699
>70	до 1919	3.696	3.696	0.532	2.846	4.341	0.536	2.691	5.065	0.699
		Латыши			**Эстонцы**			**Армяне**		
40–44	1945–1949	1.788	1.408	0.441	1.923	1.474	0.399	2.305	2.396	0.451
45–49	1940–1944	1.707	1.425	0.489	1.851	1.531	0.447	2.681	3.136	0.436
50–54	1935–1939	1.692	1.567	0.547	1.850	1.658	0.485	2.904	3.725	0.442

Таблица 3. Окончание

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f
55–59	1930–1934	1.632	1.571	0.590	1.805	1.815	0.557	2.956	4.759	0.545
60–64	1925–1929	1.610	1.744	0.673	1.780	2.104	0.664	3.144	5.664	0.573
65–69	1920–1924	1.732	2.360	0.787	1.845	2.605	0.765	3.050	5.912	0.635
>70	до 1919	1.931	3.213	0.862	1.933	3.271	0.875	3.734	7.419	0.532
		Туркмены			**Азербайджанцы**			**Узбеки**		
40–44	1945–1949	6.367	8.549	0.211	3.908	6.086	0.398	6.009	7.823	0.217
45–49	1940–1944	7.159	10.260	0.200	4.599	7.198	0.340	6.705	9.368	0.208
50–54	1935–1939	7.354	11.060	0.205	4.989	7.807	0.314	6.925	10.360	0.216
55–59	1930–1934	7.223	11.990	0.230	5.043	8.290	0.326	6.788	11.180	0.243
60–64	1925–1929	6.505	13.220	0.312	4.732	8.982	0.401	6.162	11.900	0.313
65–69	1920–1924	5.462	14.380	0.482	4.303	8.862	0.479	5.486	12.390	0.412
>70	до 1919	4.677	12.120	0.554	4.236	8.096	0.451	4.920	11.480	0.474
		Таджики			**Казахи**			**Киргизы**		
40–44	1945–1949	6.936	10.260	0.213	4.798	7.892	0.343	6.169	9.008	0.237
45–49	1940–1944	7.507	11.610	0.206	6.086	10.020	0.271	7.232	11.210	0.214
50–54	1935–1939	7.580	11.820	0.206	6.484	10.740	0.255	7.577	12.220	0.213
55–59	1930–1934	7.293	12.070	0.227	6.481	11.620	0.277	7.345	13.210	0.245
60–64	1925–1929	6.742	12.730	0.280	5.992	12.140	0.338	6.528	13.980	0.328
65–69	1920–1924	5.997	13.340	0.371	5.492	12.310	0.408	5.603	13.560	0.432
>70	до 1919	5.495	12.710	0.421	4.734	11.560	0.516	4.948	12.690	0.518

Примечание: $\bar{k}$ – среднее число рожденных потомков, V_k – дисперсия плодовитости, I_f – индекс Кроу (компонента отбора, обусловленная дифференциальной плодовитостью). Здесь и в табл. 4 и 5.

1) расширенное воспроизводство (5–7 детей), большая межсемейная дисперсия плодовитости и невысокие значения I_f (узбеки, таджики, киргизы, туркмены, казахи); 2) суженное воспроизводство (2 и менее детей), низкая дисперсия плодовитости и высокие значения I_f (латыши, эстонцы, русские, украинцы); 3) категория с промежуточными характеристиками (армяне, грузины, азербайджанцы, молдаване, белорусы, литовцы). Среднее число потомков у русских, украинцев, белорусов, молдаван, литовцев, армян и грузин постоянно уменьшалось от старших когорт к младшим, в то время как у народов Средней Азии и азербайджанцев в течение длительного периода наблюдалось увеличение $\bar{k}$, и только в последних двух когортах этот показатель несколько снизился, но все же превышает среднюю плодовитость женщин, родившихся в начале XX в. У эстонцев и латышей динамика $\bar{k}$ выражена очень слабо. Результатом такой разнонаправленной динамики явилось увеличение межэтнических различий по показателям средней плодовитости. В самой старшей возрастной когорте $\bar{k}$ варьирует от 1.93 (латыши, эстонцы) до 5.50 (таджики), а в самой младшей – от 1.74 (русские) до 6.94 (таджики).

Наиболее выражена временная динамика межсемейной дисперсии плодовитости, которая носит однонаправленный характер в сторону уменьшения у всех этнических групп (табл. 3). В самой старшей возрастной когорте диапазон изменчивости V_k от 3.21 (латыши) до 12.71 (таджики), в самой младшей – от 1.06 (русские) до 10.26 (таджики). Самое резкое снижение V_k произошло у традиционно христианских этноконфессиональных групп – у славянских народов (в 3–5 раз за 40-летний период), а также у народов Прибалтики, армян, грузин и молдаван (в 2–3 раза), что связано с широким распространением практики планирования семьи и увеличением единообразия репродуктивного поведения. В результате для всех этих групп, кроме сельских молдаван, в младшей возрастной когорте $V_k < \bar{k}$. Практически во всех этнических группах падение дисперсии плодовитости более выражено в городском населении, чем в сельском.

Самый сложный характер временной динамики обнаруживает индекс I_f. У русских, украинцев, белорусов, молдаван и народов Прибалтики индекс I_f постепенно уменьшался, за исключением некоторого подъема в когортах 1920–1924 и 1925–1929 гг. рождения. Самое значительное падение I_f выявлено у эстонцев и латышей (за счет резкого уменьшения V_k на фоне незначительного изменения $\bar{k}$). У народов Закавказья и Средней Азии индекс I_f сначала падает, но потом возрастает в 2–3-х последних когортах. В результате такой разнонаправленной динамики межэтнические различия по величине I_f уменьшились. В самой старшей возрастной когорте диапазон изменчивости I_f от 0.421 (таджики) до 0.875 (эстонцы); в самой младшей – от 0.211 (туркмены) до 0.451 (армяне). Интенсивность внутригруппового отбора выше в городском населении, чем в сельском (кроме более молодых когорт у славянских народов, молдаван, и народов Прибалтики).

2002 г. На основе материалов ВПН-2002 создана база данных по параметрам отбора у 32-х наиболее многочисленных этнических групп РФ – для семи возрастных когорт женщин каждой национальности (годы рождения – от начала XX в. до 1962 г.). Выборочные данные по некоторым национальностям представлены в табл. 4.

Показано, что параметр $\bar{k}$ за исследованный период непрерывно снижался во всех этнических группах, кроме двух, что свидетельствует о повсеместном распространении практики планирования семьи. В самой старшей возрастной когорте (женщины, родившиеся до 1932 г.) минимальное значение $\bar{k}$ (1.40) характерно для евреев, максимальное (5.56) – для тувинцев; у русских среднее число потомков (2.09) почти достигало уровня простого воспроизводства (2.1). В самой младшей возрастной когорте (женщины 1958–1962 гг. рождения) минимальное значение $\bar{k}$ (1.45) снова характерно для евреев, максимальное (3.62) – для ингушей; у русских $\bar{k} = 1.75$. Для 7 групп (русские, украинцы, белорусы, карелы, мордва, евреи, татары) этот показатель теперь ниже необходимого даже для простого воспроизводства; для 11 групп (ингуши, чеченцы, тувинцы, народы Дагестана, алтайцы, азербайджанцы, якуты, буряты, кабардинцы, хакасы, казахи) – он свидетельствует о расширенном воспроизводстве; для остальных 14 групп (армяне, башкиры, чуваши, удмурты, марийцы, немцы, осетины, балкарцы, карачаевцы, черкесы, адыги, коми, коми-пермяки, калмыки) среднее число потомков находится на уровне простого воспроизводства. Расширенный тип воспроизводства в основном представлен народами, относящимися к мусульманской и буддистской конфессиям. Временная динамика параметра V_k однонаправленна (многократное снижение) во всех этнических группах, кроме евреев. В старшей возрастной когорте его значение варьировало от 1.00 у евреев до 11.65 у ингушей. В младшей возрастной когорте минимальное значение V_k (0.72) выявлено у мордвы, максимальное (5.93) – у ингушей. Индекс I_f не имеет выраженной тенденции к снижению (и, напротив, обнаруживает возрастание в отдельные временные периоды) в 15 этнических группах (казахи, чеченцы, ингуши, черкесы, карачаевцы, балкарцы, кабардинцы, дагестанцы, осетины, якуты, буряты, хакасы, калмыки, евреи, карелы). В остальных группах индекс I_f снижает-

Таблица 4. Параметры дифференциальной плодовитости женщин разных национальностей РФ, рассчитанные по материалам ВПН-2002

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f
		Русские			**Украинцы**			**Белорусы**		
40–44	1958–1962	1.755	0.874	0.284	1.847	0.881	0.258	1.791	0.789	0.246
45–49	1953–1957	1.809	0.944	0.289	1.903	0.971	0.268	1.875	0.933	0.265
50–54	1948–1952	1.770	0.964	0.308	1.908	1.040	0.286	1.869	1.036	0.297
55–59	1943–1947	1.719	0.981	0.332	1.883	1.077	0.304	1.910	1.103	0.302
60–64	1938–1942	1.797	1.095	0.339	1.921	1.159	0.314	1.931	1.191	0.319
65–69	1933–1937	1.871	1.278	0.365	2.024	1.389	0.339	2.005	1.386	0.345
>70	до 1932	2.088	2.111	0.484	2.228	2.173	0.438	2.278	2.322	0.448
		Чуваши			**Мордва**			**Коми**		
40–44	1958–1962	2.052	1.102	0.262	1.885	0.721	0.203	2.003	1.112	0.277
45–49	1953–1957	2.185	1.399	0.293	1.966	0.931	0.241	2.174	1.329	0.281
50–54	1948–1952	2.255	1.750	0.344	2.065	1.221	0.286	2.127	1.465	0.324
55–59	1943–1947	2.378	2.257	0.399	2.195	1.590	0.330	2.121	1.829	0.407
60–64	1938–1942	2.598	2.780	0.412	2.463	2.101	0.346	2.539	2.609	0.405
65–69	1933–1937	2.789	3.603	0.463	2.650	2.749	0.391	2.839	3.416	0.424
>70	до 1932	2.988	5.376	0.602	2.967	4.693	0.533	3.206	4.673	0.455
		Осетины			**Армяне**			**Евреи**		
40–44	1958–1962	2.060	1.482	0.349	2.143	0.991	0.216	1.451	0.983	0.466
45–49	1953–1957	2.199	1.672	0.346	2.139	1.121	0.245	1.399	0.928	0.474
50–54	1948–1952	2.253	1.784	0.352	2.161	1.249	0.268	1.373	0.715	0.379
55–59	1943–1947	2.283	1.878	0.360	2.181	1.461	0.307	1.323	0.773	0.442
60–64	1938–1942	2.339	1.962	0.359	2.321	1.731	0.321	1.345	0.790	0.437
65–69	1933–1937	2.447	2.254	0.376	2.437	1.948	0.328	1.294	0.816	0.487
>70	до 1932	2.727	3.287	0.442	2.570	2.790	0.422	1.401	1.003	0.511
		Татары			**Башкиры**			**Азербайджанцы**		
40–44	1958–1962	1.888	0.867	0.243	2.125	1.124	0.249	2.441	1.497	0.251
45–49	1953–1957	1.969	1.046	0.270	2.306	1.480	0.278	2.596	2.086	0.310
50–54	1948–1952	2.014	1.267	0.312	2.434	1.969	0.332	2.849	2.972	0.366

Таблица 4. Окончание

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f
55–59	1943–1947	2.071	1.536	0.358	2.599	2.572	0.381	3.007	4.014	0.444
60–64	1938–1942	2.339	2.040	0.373	3.079	3.499	0.369	3.376	5.086	0.446
65–69	1933–1937	2.543	2.576	0.398	3.414	4.494	0.386	3.874	6.010	0.401
>70	до 1932	2.967	4.472	0.508	3.695	6.604	0.484	3.969	6.818	0.433
		Казахи			**Народы Дагестана**			**Чеченцы**		
40–44	1958–1962	2.231	1.541	0.309	2.871	2.296	0.279	3.130	3.233	0.330
45–49	1953–1957	2.550	2.090	0.321	3.195	3.022	0.296	3.469	3.735	0.310
50–54	1948–1952	2.900	2.809	0.334	3.647	4.051	0.305	3.857	4.737	0.318
55–59	1943–1947	3.705	4.933	0.359	3.917	5.099	0.332	4.014	5.740	0.356
60–64	1938–1942	4.548	6.686	0.323	4.273	5.960	0.327	4.195	6.847	0.389
65–69	1933–1937	5.164	8.395	0.315	4.446	6.307	0.319	4.571	8.309	0.398
>70	до 1932	4.901	9.107	0.379	4.057	6.371	0.387	4.607	8.021	0.378
		Ингуши			**Кабардинцы**			**Буряты**		
40–44	1958–1962	3.617	5.932	0.453	2.371	1.721	0.306	2.401	1.902	0.330
45–49	1953–1957	4.038	6.462	0.396	2.487	1.816	0.294	2.624	2.504	0.364
50–54	1948–1952	4.439	7.353	0.373	2.616	2.227	0.325	2.840	3.185	0.395
55–59	1943–1947	4.773	8.928	0.392	2.718	2.394	0.324	2.989	3.855	0.432
60–64	1938–1942	5.234	9.916	0.362	2.972	2.918	0.330	3.571	6.150	0.482
65–69	1933–1937	5.434	11.650	0.395	3.304	3.818	0.350	3.836	6.050	0.411
>70	до 1932	5.020	11.321	0.449	3.420	4.899	0.419	3.943	7.198	0.463
		Якуты			**Калмыки**			**Тувинцы**		
40–44	1958–1962	2.428	2.485	0.422	2.148	1.535	0.333	2.880	2.299	0.277
45–49	1953–1957	2.568	3.119	0.473	2.247	1.775	0.352	3.362	3.183	0.282
50–54	1948–1952	2.600	3.412	0.505	2.287	2.024	0.387	3.739	4.020	0.288
55–59	1943–1947	2.806	3.974	0.505	2.463	2.575	0.424	4.204	5.498	0.311
60–64	1938–1942	3.406	6.075	0.524	3.380	4.067	0.356	4.696	7.356	0.334
65–69	1933–1937	3.990	8.352	0.524	3.971	5.132	0.325	5.157	9.268	0.348
>70	до 1932	4.553	10.313	0.498	4.466	6.466	0.324	5.557	10.759	0.348

Примечание: приведены данные для 21 национальности из 32-х, для которых есть данные в переписи.

ся. В старшей возрастной когорте его значение варьировало от 0.324 у карачаевцев и калмыков до 0.602 – у чувашей. В младшей возрастной когорте минимальное значение I_f (0.203) выявлено у мордвы, максимальное (0.466) – у евреев.

2010 г. В материалах ВПН-2010 представлены данные о рождаемости у 47 национальностей РФ. Компонента отбора, обусловленная дифференциальной плодовитостью, рассчитана для семи возрастных когорт женщин каждой национальности (годы рождения – от начала 1940-х гг. до 1970 г.). Выборочные данные по некоторым этническим группам представлены в табл. 5. В 14 этнических группах (русские, украинцы, белорусы, молдаване, грузины, евреи, татары, мордва, карелы, удмурты, чуваши, адыгейцы, корейцы, греки) среднее число потомков не достигает уровня простого воспроизводства (в ряде групп – за исключением самых старших возрастных когорт). В остальных этнических группах (немцы, марийцы, коми и коми-пермяки, чуваши, армяне, башкиры, азербайджанцы, узбеки, казахи, таджики, народы Дагестана, чеченцы, ингуши, черкесы, кабардинцы, карачаевцы, балкарцы, турки, алтайцы, тувинцы, калмыки, буряты, якуты, хакасы, корейцы, цыгане) ситуация с рождаемостью более благополучная и обеспечивает простое и даже расширенное воспроизводство (в ряде случаев – за исключением самых младших возрастных когорт). Временная динамика параметров $\bar{k}$ и V_k для всех этнических групп носит однонаправленный характер – демонстрирует тенденцию к уменьшению от старших возрастных когорт к младшим. Динамика индекса I_f носит более сложный характер. В наиболее многочисленных этнических группах наблюдается тенденция к его уменьшению, но в нескольких группах (чеченцы, ингуши, табасараны, немцы, цыгане, тувинцы) индекс даже возрастает от старших когорт к младшим. Большинство этнических групп (аварцы, лезгины, лакцы, ногайцы, адыгейцы, черкесы, балкарцы, турки, карачаевцы, таджики, осетины, молдаване, коми, якуты, буряты, калмыки, алтайцы, корейцы) не демонстрирует явной тенденции к увеличению или уменьшению индекса I_f во времени (так, у евреев значения индекса варьируют на уровне 0.4–0.5). Пространственная и временная изменчивость индекса I_f ограничивается пределами от 0.125 (турки, когорта 1941–1945 гг. рождения) до 0.514 (киргизы, когорта рождения до 1940 г.).

Компонента отбора, обусловленная дифференциальной плодовитостью. Межгрупповой отбор

В масштабах СССР для 15-ти титульных национальностей союзных республик наблюдались значительные, трех–четырехкратные, межэтнические различия в среднем числе потомков, при минимальных значениях у русских и латышей, а максимальных – у таджиков и киргизов (табл. 6). Среднее межгрупповое число потомков $(\bar{\bar{k}})$ было приблизительно равно 4. Интенсивность межгруппового отбора по плодовитости (I'_f) для когорты 1940–1944 гг. рождения сопоставима со значениями внутригруппового отбора. Но в то время как интенсивность внутригруппового отбора ослабевала, межгруппового – непрерывно возрастала в течение полувека (от $I'_f = 0.102$ для когорт дореволюционных годов рождения до $I'_f = 0.364$ для когорт, родившихся в 1940-е годы (рис. 1)). Увеличение I'_f отражало увеличение межэтнических различий в рождаемости $(V_{\bar{k}})$, которые имеют недавнее происхождение, поскольку в основном связаны с масштабами распространения мер регулирования рождаемости по мере модернизации репродуктивного поведения.

Картина динамики межгруппового отбора в масштабах современной России резко контрастирует с данными по СССР (табл. 6, рис. 1). Интенсивность межгруппового отбора по данным ВПН-2002 и ВПН-2010 на порядок ниже, чем в масштабах СССР, и постепенно снижается (от $I'_f = 0.10$ до $I'_f = 0.03$), что обусловлено многократным снижением межгрупповой дисперсии плодовитости. Если в старших возрастных когортах различия между этническими группами в средних значениях числа потомков достигали четырехкратной величины (между евреями и тувинцами), то в младшей когорте максимальные значения $\bar{k}$ (у цыган или ингушей) превышают минимальное (у евреев) лишь в 2–2.5 раза. Среднее межгрупповое число потомков для народонаселения РФ снизилось почти до 2, то есть до уровня простого воспроизводства.

Межэтнические различия в рождаемости в масштабах СССР и РФ наглядно представлены на рис. 2 и 3. Обращает на себя внимание роль конфессиональных факторов в межэтнической дифференциации по числу потомков: наиболее благоприятна ситуация с рождаемостью у этнических групп, чья культура исторически сложилась на основе мусульманской и буддийской конфессий.

ОБСУЖДЕНИЕ

Временная динамика

Общепринято представление о глобальной тенденции к релаксации отбора в популяциях человека (Terrenato et al., 1979; Cavalli-Sforza, Bodmer, 2013). Представленные данные показывают, что для населения России это в полной мере справедливо для компоненты отбора, обусловленной диффе-

Таблица 5. Параметры дифференциальной плодовитости женщин разных национальностей РФ, рассчитанные по материалам ВПН-2010

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f
		Русские			**Украинцы**			**Белорусы**		
40–44	1966–1970	1.542	0.772	0.325	1.664	0.774	0.279	1.614	0.744	0.285
45–49	1961–1965	1.675	0.791	0.282	1.776	0.797	0.253	1.736	0.735	0.244
50–54	1956–1960	1.783	0.840	0.264	1.891	0.862	0.241	1.850	0.791	0.231
55–59	1951–1955	1.803	0.895	0.275	1.935	0.912	0.244	1.895	0.873	0.243
60–64	1946–1950	1.743	0.884	0.291	1.906	0.954	0.263	1.874	0.910	0.259
65–69	1941–1945	1.766	0.960	0.308	1.937	1.035	0.276	1.972	1.030	0.265
70 и более	до 1940	1.943	1.412	0.374	2.102	1.460	0.330	2.107	1.453	0.327
		Грузины			**Мордва**			**Коми**		
40–44	1966–1970	1.646	0.974	0.360	1.665	0.689	0.248	1.808	0.949	0.290
45–49	1961–1965	1.748	1.013	0.332	1.798	0.663	0.205	1.944	0.958	0.254
50–54	1956–1960	1.830	1.121	0.335	1.916	0.760	0.207	2.103	1.113	0.252
55–59	1951–1955	1.852	1.141	0.333	1.996	0.954	0.240	2.192	1.317	0.274
60–64	1946–1950	1.825	1.191	0.358	2.069	1.192	0.278	2.140	1.484	0.324
65–69	1941–1945	1.901	1.297	0.359	2.348	1.687	0.306	2.300	1.978	0.374
70 и более	до 1940	2.072	1.634	0.381	2.785	3.011	0.388	2.932	3.125	0.363
		Цыгане			**Осетины**			**Чуваши**		
40–44	1966–1970	2.967	3.357	0.381	1.825	1.356	0.407	1.839	0.905	0.268
45–49	1961–1965	3.188	3.493	0.344	1.971	1.349	0.347	1.969	0.926	0.239
50–54	1956–1960	3.467	3.935	0.327	2.089	1.466	0.336	2.136	1.118	0.245
55–59	1951–1955	3.756	4.092	0.290	2.216	1.595	0.325	2.248	1.447	0.286
60–64	1946–1950	4.342	4.718	0.250	2.209	1.674	0.343	2.337	1.784	0.327
65–69	1941–1945	4.568	4.906	0.235	2.321	1.775	0.329	2.563	2.334	0.355

Таблица 5. Продолжение

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f
70 и более	до 1940	5.055	5.106	0.200	2.487	2.321	0.375	2.974	3.685	0.417
		Якуты			**Армяне**			**Татары**		
40–44	1966–1970	2.286	1.994	0.382	1.985	0.858	0.218	1.732	0.788	0.263
45–49	1961–1965	2.391	2.188	0.383	2.104	0.948	0.214	1.833	0.777	0.231
50–54	1956–1960	2.503	2.519	0.402	2.175	1.032	0.218	1.932	0.869	0.233
55–59	1951–1955	2.604	2.977	0.439	2.197	1.178	0.244	2.012	1.067	0.264
60–64	1946–1950	2.707	3.213	0.439	2.230	1.308	0.263	2.052	1.260	0.299
65–69	1941–1945	2.982	3.611	0.406	2.315	1.504	0.281	2.277	1.708	0.329
70 и более	до 1940	4.074	5.092	0.307	2.533	2.111	0.329	2.758	2.863	0.376
		Азербайджанцы			**Узбеки**			**Таджики**		
40–44	1966–1970	2.233	1.073	0.215	2.262	1.565	0.306	2.539	2.130	0.330
45–49	1961–1965	2.343	1.250	0.228	2.399	1.724	0.300	2.596	2.463	0.365
50–54	1956–1960	2.505	1.653	0.263	2.479	1.916	0.312	2.729	2.671	0.359
55–59	1951–1955	2.776	2.343	0.304	2.466	2.343	0.385	2.632	2.693	0.389
60–64	1946–1950	2.891	2.857	0.342	2.310	2.322	0.435	2.496	2.558	0.411
65–69	1941–1945	3.181	3.732	0.369	2.292	2.219	0.422	2.438	2.374	0.399
70 и более	до 1940	3.698	4.707	0.344	2.224	2.319	0.469	2.459	2.760	0.457
		Казахи			**Киргизы**			**Башкиры**		
40–44	1966–1970	1.945	1.093	0.289	2.384	1.885	0.332	1.983	1.053	0.268
45–49	1961–1965	2.084	1.201	0.276	2.486	2.177	0.352	2.061	0.992	0.233
50–54	1956–1960	2.358	1.607	0.289	2.478	2.284	0.372	2.194	1.124	0.233
55–59	1951–1955	2.692	2.240	0.309	2.498	2.468	0.396	2.359	1.502	0.270
60–64	1946–1950	3.158	2.966	0.297	2.539	2.601	0.403	2.487	1.964	0.318

Таблица 5. Окончание

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f	$\bar{k}$	V_k	I_f
65–69	1941–1945	4.283	4.124	0.225	2.515	3.165	0.500	2.897	2.688	0.320
70 и более	до 1940	5.195	4.487	0.166	2.535	3.301	0.514	3.565	3.971	0.312
			Чеченцы			**Кабардинцы**			**Ингуши**	
40–44	1966–1970	2.869	3.217	0.391	2.147	1.377	0.299	2.912	4.174	0.492
45–49	1961–1965	2.995	3.105	0.346	2.283	1.383	0.265	3.247	4.160	0.395
50–54	1956–1960	3.148	3.265	0.329	2.401	1.527	0.265	3.553	4.227	0.335
55– 9	1951–1955	3.388	3.660	0.319	2.501	1.835	0.293	3.795	4.347	0.302
60–64	1946–1950	3.746	4.127	0.294	2.637	2.135	0.307	4.045	4.727	0.289
65–69	1941–1945	4.071	4.532	0.273	2.831	2.528	0.315	4.535	4.946	0.240
70 и более	до 1940	4.645	5.164	0.239	3.213	3.413	0.331	4.961	5.235	0.213
			Аварцы			**Евреи**			**Тувинцы**	
40–44	1966–1970	2.558	1.926	0.294	1.385	0.897	0.468	2.455	1.753	0.291
45–49	1961–1965	2.719	2.113	0.286	1.426	0.838	0.412	2.666	1.969	0.277
50–54	1956–1960	2.933	2.456	0.286	1.453	0.851	0.403	3.057	2.410	0.258
55–59	1951–1955	3.263	3.032	0.285	1.404	0.760	0.385	3.515	3.125	0.253
60–64	1946–1950	3.554	3.532	0.280	1.362	0.726	0.391	3.917	3.518	0.229
65–69	1941–1945	3.826	4.132	0.282	1.324	0.681	0.389	4.481	4.256	0.212
70 и более	до 1940	3.927	4.722	0.306	1.350	0.788	0.432	5.162	4.474	0.168
			Буряты			**Калмыки**			**Корейцы**	
40–44	1966–1970	2.071	1.437	0.335	1.891	1.174	0.328	1.694	0.835	0.291
45–49	1961–1965	2.263	1.649	0.322	2.012	1.249	0.308	1.758	0.753	0.244
50–54	1956–1960	2.505	2.058	0.328	2.178	1.551	0.327	1.899	0.850	0.236
55–59	1951–1955	2.701	2.570	0.352	2.231	1.694	0.340	1.995	0.888	0.223
60–64	1946–1950	2.871	3.059	0.371	2.288	2.018	0.386	2.037	1.033	0.249
65–69	1941–1945	3.340	3.749	0.336	3.090	3.355	0.351	2.198	1.289	0.267
70 и более	до 1940	3.964	4.482	0.285	4.029	4.005	0.247	3.041	2.758	0.298

Примечание: приведены данные для 27 национальностей из 47, для которых есть данные в переписи.

Таблица 6. Динамика параметров межгруппового отбора, обусловленного дифференциальной плодовитостью этнических групп СССР (рассчитано по данным ВПН-1989) и России (рассчитано по данным ВПН-2002 и ВПН-2010)

Возрастная когорта, лет	Годы рождения женщин	$\bar{k}_{\min}$	$\bar{k}_{\max}$	$\bar{\bar{k}}$	$V_{\bar{k}}$	I'_f
		1989				
40–44	1945–1949	1.744 (русские)	6.936 (таджики)	3.500	3.932	0.321
45–49	1940–1944	1.707 (латыши)	7.507 (таджики)	3.894	5.513	0.364
50–54	1935–1939	1.692 (латыши)	7.580 (таджики)	4.054	5.915	0.360
55–59	1930–1934	1.632 (латыши)	7.345 (киргизы)	4.040	5.446	0.334
60–64	1925–1929	1.610 (латыши)	6.742 (таджики)	3.844	4.034	0.273
65–69	1920–1924	1.732 (латыши)	5.997 (таджики)	3.609	2.572	0.198
>70	до 1919	1.931 (латыши)	5.495 (таджики)	3.629	1.338	0.102
		2002				
40–44	1958–1962	1.451 (евреи)	3.617 (ингуши)	2.229	0.176	0.035
45–49	1953–1957	1.399 (евреи)	4.038 (ингуши)	2.388	0.274	0.048
50–54	1948–1952	1.373 (евреи)	4.439 (ингуши)	2.506	0.416	0.066
55–59	1943–1947	1.323 (евреи)	4.773 (ингуши)	2.647	0.580	0.083
60–64	1938–1942	1.345 (евреи)	5.234 (ингуши)	3.005	0.803	0.089
65–69	1933–1937	1.294 (евреи)	5.434 (ингуши)	3.288	1.005	0.093
>70	до 1932	1.401 (евреи)	5.557 (тувинцы)	3.459	0.884	0.074
		2010				
40–44	1966–1970	1.385 (евреи)	2.967 (цыгане)	2.093	0.147	0.033
45–49	1961–1965	1.426 (евреи)	3.247 (ингуши)	2.234	0.171	0.034
50–54	1956–1960	1.453 (евреи)	3.553 (ингуши)	2.403	0.235	0.041
55–59	1951–1955	1.404 (евреи)	4.212 (табасараны)	2.565	0.379	0.058
60–64	1946–1950	1.362 (евреи)	4.907 (турки)	2.713	0.642	0.087
65–69	1941–1945	1.324 (евреи)	5.654 (турки)	2.985	0.915	0.103
>70	до 1940	1.350 (евреи)	5.817 (турки)	3.404	1.069	0.092

Примечание: $\bar{k}_{\min}$ – минимальное число потомков, $\bar{k}_{\max}$ – максимальное число потомков, $\bar{\bar{k}}$ – среднее число потомков по всем этническим группам, $V_{\bar{k}}$ – межгрупповая дисперсия плодовитости, I'_f – интенсивность межгруппового отбора, обусловленного дифференциальной плодовитостью.

ренциальной смертностью. Показано, что компонента отбора I_m в народонаселении СССР, а позже России на протяжении жизни последних 4-х поколений снизилась на порядок в основном за счет снижения детской смертности, благодаря успехам здравоохранения и социального прогресса. Значение компоненты I_m в РФ к 2020 г. почти достигло минимально возможных значений (0.01) (см. табл. 2). Динамика компоненты I_f имеет выраженную межэтническую специфику: у большинства этнических групп индекс I_f уменьшается или колеблется в диапазоне от 0.2 до 0.4 (значение, близкое к среднемировому), но в нескольких группах он даже имеет тенденцию к росту. Общей тенденцией является уменьшение числа потомков и его дисперсии. Таким образом, в современном населении России, как и всех развитых стран, отбор осуществляется в основном за счет дифференциальной плодовитости (вклад I_m в тотальный отбор менее 10%).

Однако не следует забывать об элиминирующем отборе на пренатальных стадиях онтогенеза, интенсивность которого намного выше, чем на постнатальных стадиях: не менее 50–60% оплодотворенных яйцеклеток гибнет до имплантации в матку или на ранних постимплантационных стадиях; от 15 до 20% беременностей заканчиваются спонтанными абортами (Дурнев и др., 2013). Особенно важно то обстоятельство, что значительная часть этих потерь генетически обусловлена (в 90% случаев – геномными мутациями).

Основным предсказуемым следствием снижения интенсивности отбора является рост генетического груза популяции, в первую очередь – увеличение частот заболеваний с аутосомно-доминантным типом наследования (Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976), а

Рис. 1. Динамика интенсивности межгруппового отбора, обусловленного дифференциальной плодовитостью этнических групп (I_f), в масштабах СССР (рассчитано по материалам ВПН-1989) и в масштабе современной России (рассчитано по материалам ВПН-2002 и ВПН-2010).

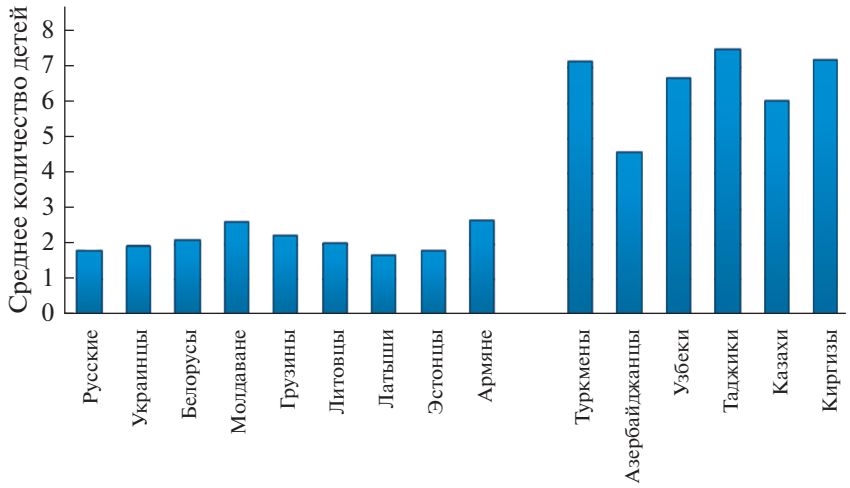

Рис. 2. Среднее число потомков у женщин титульных национальностей союзных республик СССР (рассчитано по материалам ВПН-1989 для когорты женщин 1940–1944 гг. рождения).

также дефектов мультифакториальной этиологии, нарушающих функции иммунной системы, зрительного и слухового анализаторов (Генетика человека..., 2013). Релаксация стабилизирующего отбора по антропометрическим признакам в неонатальном периоде вызовет увеличение их генотипической дисперсии (Курбатова и др., 1991; Курбатова, 2003; Terrenato et al., 1981). К так называемым **дисгенным эффектам медицины** могут приводить многие ее достижения (вакцинация, применение антибиотиков, инсулина, специальных диет, успехи детской сердечно-сосудистой и челюстно-лицевой хирургии), повышающие приспособленность генотипов, которые были бы элиминированы в условиях более жесткой среды, обусловливающей высокую интенсивность отбора.

В условиях релаксации естественного отбора особенно актуальным становится развитие предиктивной медицины и широкое внедрение методов медико-генетического консультирования и вспомогательных репродуктивных технологий, в частности, пренатальной и доимплантационной диагностики наследственных дефектов, позволяющих предотвратить рождение больного ребенка и снизить частоту аномальных генов в популяции.

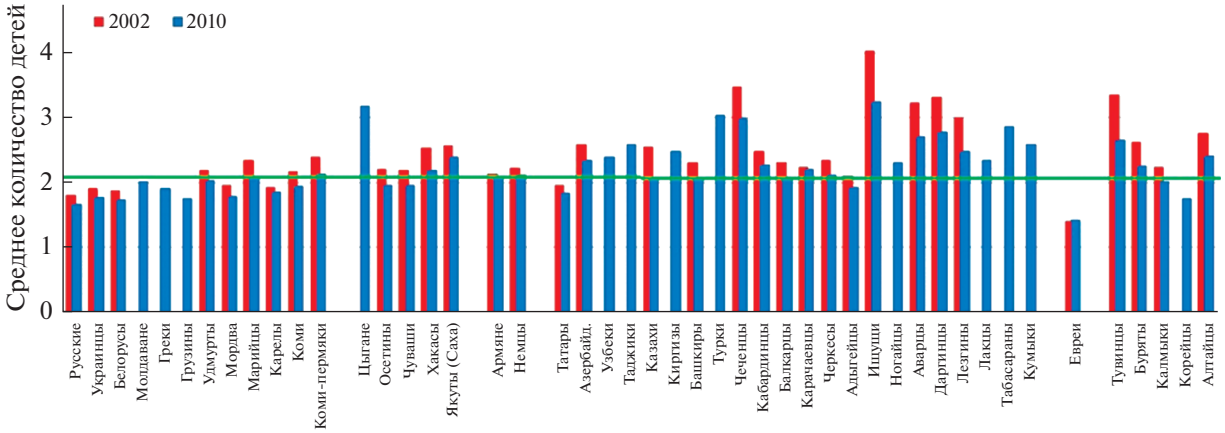

Рис. 3. Среднее число потомков у женщин наиболее многочисленных этнических групп РФ (рассчитано по материалам ВПН-2002 и ВПН-2010 для когорт женщин 1953–1957 и 1961–1965 гг. рождения соответственно). Жирной горизонтальной чертой обозначен уровень итоговой рождаемости, необходимый для обеспечения простого воспроизводства (в среднем 2.1 потомка на одну женщину).

Межгрупповой отбор

Современная демографическая картина мира характеризуется выраженными межрегиональными, межэтническими и межпопуляционными различиями в темпах естественного прироста, которые могут рассматриваться в терминах межгруппового отбора (Курбатова, Победоносцева, 2004; Курбатова и др., 2007). Межрегиональная дифференциация складывается из различий в дорепродуктивной смертности и плодовитости под воздействием ряда социальных и экологических факторов. Межэтническая дифференциация по темпам естественного прироста в пределах одного региона или даже города обусловлена в основном различиями в плодовитости этноконфессиональных групп населения, связанными с особенностями их репродуктивного поведения (возраст вступления в брак, уровень брачности и разводимости, потребность в детях), которые зависят от культурных и религиозных традиций, экономических факторов, уровня женского образования (Курбатова, 1991; Курбатова, Победоносцева, 2017). Для городских популяций развитых стран, практикующих регулирование рождаемости, в настоящее время характерна однодетная семья. В то же время в крупных городах Европы и Америки в результате притока мигрантов из развивающихся стран Азии и Африки сформировались значительные мусульманские общины, соблюдающие религиозные запреты в отношении контрацепции и абортов и имеющие в среднем по 4–6 детей. В Северной Америке наблюдаются выраженные различия в рождаемости между группами населения европейского, латиноамериканского, африканского, азиатского и местного происхождения. “Мировыми рекордсменами” по средней плодовитости в XX в. были представители христианских протестантских сект (гуттериты, мормоны) США и Канады (в среднем 8–10 живорождений). Таким образом, различия в средней плодовитости групп населения даже в пределах одной страны могут достигать 10-кратных размеров.

В человеческой истории имеется ряд интересных примеров эффектов межгруппового отбора, которые иногда приводили даже к важным политическим последствиям. Так, в Южно-Африканской республике неравномерный естественный прирост разных пластов населения (африканского происхождения, британских колонистов, буров) стал одним из аргументов для обоснования политики апартеида. В Бельгии на протяжении всего XX в. фламандцы заметно опережали по естественному приросту валлонов, что вызывало озабоченность франкоязычной прессы. Наиболее яркий пример такого демографического соревнования – так называемая война колыбелей между франкоязычными католиками и англоязычными протестантами в процессе заселения восточных провинций Канады, в ходе которой первые достигли мирового рекорда плодовитости (10.4 потомков в среднем на брак, заключенный в 1930-е гг.) (Gomila, 1975). В период 1680–1760 гг. популяция франкоканадцев удваивалась каждые 30 лет, а после английского завоевания – каждые 25 лет. Чрезвычайно высокая плодовитость франкоканадцев способствовала тому, что они сохранили себя как группу в культурном и биологическом отношении и не растворились в среде более многочисленных иноязычных мигрантов.

Согласно американскому философу Сэмуэлу Хантингтону (2003), для мира в целом определяющей демографической тенденцией будет дифференциальный естественный прирост населения отдельных культурно-религиозных макрорегионов – “цивилизаций” или “цивилизационных комплексов”. Демографическая служба ООН прогнозирует к 2050 г. увеличение удельного веса мусульманской и африканской цивилизаций на фоне сокращения конфуцианско-буддийской и христианской. При этом уменьшится в полтора раза и составит к середине XXI в. 8.9% доля населения стран с господствующей западнохристианской традицией, а демографический потенциал восточнохристианской цивилизации сократится в 2 раза и составит всего лишь 2.2% (цит. по Белокреницкий, 1999).

Приведенные примеры показывают, что динамика этнического состава населения стран, регионов и отдельных мегаполисов может быть обусловлена не только миграционными процессами, но и дифференциальным естественным приростом этноконфессиональных групп.

Значительные межэтнические различия по показателям естественного прироста были характерны и для населения бывшего СССР, а в настоящее время сохраняются в многонациональном населении РФ и ее мегаполисов (Курбатова, Победоносцева, 2004, 2017). Важным демографическим следствием является изменение национального состава популяции (Курбатова и др., 2002; Курбатова, Победоносцева, 2004). Прогноз динамики этноконфессионального состава населения РФ предполагает, что при сохранении современных различий в темпах естественного и миграционного приростов доля русских, а также евреев, немцев, народов Прибалтики будет сокращаться, а представительство народов Кавказа и Средней Азии заметно увеличиваться (см. Курбатова, Победоносцева, 2004). При этом существенно изменится соотношение христианской и мусульманской общин.

Показано, что в масштабах СССР на протяжении всего XX в. интенсивность межгруппового отбора (I'_f), в отличие от внутригруппового, возрастала и в городских популяциях была выше, чем в сельских. В масштабах современной России межэтническая дифференциация показателей рождаемости и, соответственно, величина I'_f, значительно меньше и имеют тенденцию к уменьшению, что обусловлено разными темпами модернизации репродуктивного поведения этноконфессиональных групп и отражает разные этапы “демографического перехода”.

Следует еще раз отметить, что выявленная дифференциация этнических групп по уровням естественного прироста отражает не различия в их биологической приспособленности, а влияние социокультурных и демографических факторов. Но какими бы причинами ни была обусловлена динамика этнического состава, ее наличие приводит и к динамике генофонда популяции – изменению в последующих поколениях частот тех генных маркеров, распределение которых имеет выраженную этнотерриториальную специфику. В ряде исследований уже давно предсказано влияние межгруппового отбора на мировое распределение частот генов систем групп крови ABO и Rhesus и некоторых других маркеров (Thompson, 1972; Cavalli-Sforza, Bodmer, 2013). При этом кардинальное отличие межгруппового отбора от внутригруппового состоит в том, что прогнозируемое изменение частоты какого-либо аллеля никак не связано с его селективной ценностью.

БЛАГОДАРНОСТИ

Эта статья – дань уважения и памяти Елене Юрьевне Победоносцевой, ушедшей из жизни в январе 2022 года. Елена Юрьевна работала под руководством Ю.П. Алтухова в лаборатории популяционной генетики ИОГен РАН со времени ее основания, почти 50 лет, ее вклад в разработку проблем демографической генетики неоценим.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проведено в рамках темы государственного задания ИОГен РАН № 0112-2019-0001 “Геномные исследования и генетический полиморфизм клетки, организма и популяции”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит исследований с участием живых организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.

Белокреницкий В.Я. Население мира: Что впереди? Геодемография и геополитика будущего века // Независимая газета. НГ Сценарии. 1999. № 7. С. 5.

Генетика человека по Фогелю и Мотулски. Проблемы и подходы / Ред. М.Р. Спейчер, С.Е. Антонаракис, А.Г. Мотулски; пер. с англ А.Ш. Латыпов [и др.];

научн. ред. В.С. Баранов, ред. Т.К. Кащеева, Т.В. Кузнецова. 4-е изд. СПб.: Изд-во Н–Л, 2013. 1056 с.

Дурнев А.Д., Жанатаев А.К., Шредер О.В., Середенина В.С. Генотоксические поражения и болезни // Мол. медицина. 2013. № 3. С. 3–19.

Курбатова О.Л. Генетико-демографический анализ межэтнических различий репродуктивного поведения // Тр. IV Всесоюз. школы-семинара "Демографическая политика и программа развития народонаселения в условиях суверенитета республик / Ред. Дж. Байрамов, Р.В. Татевосов. Ашхабад: Общество "Знание" Туркменистана, 1991. 22 с.

Курбатова О.Л. Концепция адаптивной нормы и ее значение для антропогенетики // Горизонты антропологии / Тр. Междунар. науч. конф. памяти акад. В.П. Алексеева. М.: Наука, 2003. С. 464–474.

Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Урбанизированные популяции // Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. Гл. 5.2. / Ред. Алтухов Ю.П. М.: Наука, 2004. С. 433–516.

Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Временная динамика показателей естественного воспроизводства и параметров отбора в этнических группах России // Вестн. новых мед. технол. 2009. Т. XVI. № 1 / Мат. XVII Междунар. конф. и дискуссионного научного клуба "Новые информационные технологии в медицине, биологии, фармакологии и экологии" Украина, Крым, Ялта–Гурзуф, 31 мая–9 июня 2009 г. М., 2009. С. 31–33.

Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю. Изменчивость параметров естественного воспроизводства и индексов Кроу в этнических группах двух крупнейших мегаполисов России // Генетика. 2017. Т. 53. №11. С. 1349–1359.

Курбатова О.Л., Ботвиньев О.К., Алтухов Ю.П. Адаптивная норма и стабилизирующий отбор по антропометрическим признакам при рождении // Генетика. 1991. Т. 27. №7. С. 1229–1240.

Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Свежинский Е.А. Влияние этноконфессиональных факторов на динамику генофонда населения Москвы // Мусульмане изменяющейся России. М.: Рос. политическая энциклопедия (РОССПЭН), 2002. С. 142–172.

Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Привалова В.А. Демографическая генетика мегапопуляций: изменчивость параметров отбора // Человек в природной и культурной среде / Тр. Третьих антропологических чтений к 75-летию со дня рождения академика В.П. Алексеева. М.: Наука, 2007. С. 277–288.

Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Гургенова Ф.Р., Булаева К.Б. Изменчивость параметров естественного воспроизводства и индекса Кроу в этнических группах Республики Дагестан // Генетика. 2012. Т. 48. № 10. С. 1221–1227.

Пузырев В.П., Эрдыниева Л.С., Кучер А.Н., Назаренко Л.П. Генетико-эпидемиологическое исследование населения Тувы. Томск: РАМН, 1999. 256 с.

Рашин А.Г. Население России за 100 лет (1811–1913 гг.). Статистические очерки. М.: Госстатиздат, 1956. 352 с.

Спицын В.А., Агапова Р.К., Спицына Н.Х. Особенности действия максимально возможного потенциального отбора в мировом народонаселении. Новые данные о структуре отбора в СНГ // Генетика. 1994. Т. 30. № 1. С. 115–118.

Спицына Н.Х. Проблемы исторической генетики. М.: РАН, 1993. 236 с.

Спицына Н.Х. Демографический переход в России: антропогенетический анализ. М.: Наука, 2006. 212 с.

Таблицы смертности и ожидаемой продолжительности жизни населения. М.: Госкомитет СССР по статистике. 1989. 302 с.

Тимаков В.В., Курбатова О.Л. Значение индексов потенциального отбора для населения СССР // Генетика. 1991. Т. 27. № 5. С. 928–937.

Хантингтон С. Столкновение цивилизаций / Пер. с англ. Велимеева Т., Новикова Ю. М.: АСТ, 2003. 603 с.

Bodmer W.F., Cavalli-Sforza L.L. Genetics, evolution and man. San Francisco: Freeman, 1976. 782 p.

Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W.F. The genetics of human populations. New York: Dover publications, 2013. 992 p.

Crow J.F. Some possibilities for measuring selection intensities in man // Hum. Biol. 1958. V. 30. P. 1–13.

Gomila J. Fertility differentials and their significance for human evolution // The role of natural selection in human evolution / Ed. F.M. Salzano. Amsterdam: North-Holand Publ. Co, 1975. P. 173–183.

Kurbatova O.L., Pobedonostseva E.Yu., Privalova V.A. Strategies of adaptation: interpopulation selection differentials // J. Physiol. Anthropol. Appl. Human Sci. 2005. V. 24. P. 363–365.

Spuhler J.H. The maximum opportunity for natural selection in some human populations // Demographic Anthropology / Ed. E. Zubrow. Albuquerque: University of New Mexico Press, 1976. P. 185–226.

Thompson E. Rates of change of world ABO blood group frequencies // Ann. Hum. Genet. 1972. V. 35. № 3. P. 357–361.

Terrenato L., Ulizzi L., San Martin A. The effects of demographic transition on the opportunity for selection: changes during last century in Italy // Ann. Hum. Genet. Lond., 1979. № 42. P. 391–399.

Terrenato L., Gravina M.F., Ulizzi L. Natural selection associated with birth weight. 1. Selection intensity and selective deaths from birth to one month of life // Ann. Hum. Genet. 1981. V. 45. P. 55–63.

https://gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/croc/perepis_itogi1612.htm (сайт Всероссийской переписи населения) https://rosstat.gov.ru/ (официальный сайт Росстата)

Genetic-Demographic Analysis of Differential Mortality and Differential Fertility as Components of Natural Selection (Based on Russia's Population Census Materials)

A. S. Gracheva[a], *, E. Yu. Pobedonostseva[a], I. G. Udina[a], and O. L. Kurbatova[a]

[a]*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: palesa@yandex.ru*

On the basis of demographic statistics from Rosstat Agency and population censuses, a statistical analysis of the temporal and interethnic variability of natural reproduction indicators and selection parameters (Crow's indices) in the population of the USSR and the Russian Federation was carried out. A multiple decrease over a hundred-year period of the selection component due to differential mortality (index I_m) was shown. Significant temporal dynamics of the selection component due to differential fertility (index I_f) was revealed, and fundamental differences in the nature of this dynamics in different ethnic groups were demonstrated: in several groups, relaxation of this selection component is observed, in most groups, the dynamics is absent or even the index I_f increases over time. It is shown that the intensity of intergroup selection, based on interethnic differences in fertility, on the scale of the USSR increased over half a century and was an order of magnitude higher than on the scale of modern Russia. The genetic-demographic consequences of the revealed trends are discussed.

Keywords: differential mortality, differential fertility, Crow's indices, intragroup selection, intergroup selection, temporal dynamics, ethnic groups, population censuses, Russia, USSR

EDN: HJDRMD
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 442–450

УДК 575;575.17

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ ПО ДАННЫМ ПОЛНОЭКЗОМНОГО СЕКВЕНИРОВАНИЯ

© 2022 г. Е. А. Гибитова[1, *], П. В. Добрынин[1, 2], О. Ю. Наумова[2], С. Ю. Рычков[2], О. В. Жукова[2], Е. Л. Григоренко[3]

[1]*Национальный исследовательский университет ИТМО, Санкт-Петербург, Россия*
[2]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия*
[3]*Научно-технологический университет "Сириус", Сочи, Россия*
**e-mail: e.gibitova@yandex.ru*

Поступила в редакцию 30.06.2022 г.
После доработки 30.06.2022 г.
Принята к публикации 30.06.2022 г.

Представлены результаты анализа экзомных вариаций в сельской популяции Европейского Севера России. Популяция, исходно возникнув как монастырское поселение, развивалась на протяжении своей полутысячелетней истории в относительной культурной и географической изоляции. Определенную уникальность популяции составляет установленная высокая превалентность в ней нарушений развития языка и речи. На основе данных полноэкзомного секвенирования жителей поселения одного поколения (дети), мы показываем, что популяция характеризуется высоким уровнем инбридинга и аутозиготности, а также значимо выраженной долей генетического груза в виде вредоносных однонуклеотидных вариантов и структурных вариаций генома. Причем, значимое большинство этих вариантов сосредоточено в локусах, контролирующих развитие ЦНС, что позволяет предполагать, что накопленный генетический груз может быть связан с высокой превалентностью нарушений речи в популяции.

Ключевые слова: Европейский Север России, изолированное сельское поселение, полноэкзомное секвенирование, мутационная нагрузка, аутозиготность

DOI: 10.31857/S0042132422050052

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы развитие технологий полногеномных исследований позволило накопить обширные данные о генетической изменчивости в глобальных, континентальных и региональных популяциях и в различных этнических группах. Это, в свою очередь, в значительной мере стимулировало прогресс в исследованиях генетических детерминант, определяющих сложные фенотипические признаки, и генетических вариантов, ассоциированных с развитием этих признаков и его нарушениями. Примером этому могут служить исследования по поиску геномных ассоциаций с уровнем кровяного давления (Ehret et al., 2016; Surendran et al., 2016), ростом (Yang et al., 2010; Wood et al., 2014), индексом массы тела (Locke et al., 2015), глобальными и специфическими когнитивными способностями (Bearden, Glahn, 2017; Lam et al., 2017) и другими сложными признаками. На сегодня опубликовано более пяти тысяч работ по полногеномному поиску ассоциаций с более чем тремя тысячами фенотипов (Watanabe et al., 2019). Эти исследования используют различные стратегии для повышения статистической силы анализа геномных сигнатур, ассоциированных с полигенными признаками, – это исследования на семейных выборках, метаанализы, популяционные исследования и, отдельно стоящие в этом ряду, исследования популяционных изолятов (Uffelmann et al., 2021). Ключевым преимуществом последнего является то, что редкие функциональные варианты могут присутствовать с более высокой частотой в такой, как правило, генетически более однородной популяции, что значительно повышает вероятность их выявления (Hatzikotoulas et al., 2014).

В данной публикации мы представляем первые генетические данные об отдельном сельском изоляте Европейского Севера России; здесь и далее исследованный изолят обозначается как популяция AZ. Популяция AZ – это жители отдаленного русского сельского поселения Архангельской области – агломерации деревень, возникновение которой связано с основанием монастыря. Поселение было основано в XV в. несколькими семья-

ми из близлежащих деревень, а за последующее столетие численность его возросла до нескольких тысяч человек, в том числе за счет иммиграции из других деревень области. На протяжение последних нескольких веков, поселение, окруженное лесами и болотами, оставалось географически и культурно относительно изолированным. С начала XX в. и по наше время оно претерпевало драматическую депопуляцию, сокращалось число деревень агломерации и общая численность поселения. Так, согласно данным переписей населения 1905 и 2020 гг., к началу XX в. численность поселения AZ составляла около 3.5 тыс. жителей, а в наши дни число зарегистрированных жителей составляет 470 человек.

Согласно реконструкции родословных в AZ, проведенной группой исследователей в 2005–2010 гг. на основе опроса населения и записей в церковно-приходских книгах (Rakhlin et al., 2011, 2013), популяция характеризуется высоким уровнем достаточно близкородственных браков. По данным этой реконструкции, основанной на более чем 6 тыс. индивидуальных записей, было показано, что около 80% насельников были связаны сложной родословной из 11 поколений, при этом свыше 70% нынешних жителей поселения связаны с этой родословной (Rakhlin et al., 2013).

Изолированность популяции AZ, ее демографическая история не являются уникальными, а, скорее, достаточно типичны для сельских регионов России и в особенности для Российского Севера. Однако, именно эта популяция вызывает особый интерес, т.к. в ней выявлена высокая превалентность нарушений развития языка и речи, которые проявляются как сложный многоаспектный наследуемый фенотип (Rakhlin et al., 2011, 2013, 2016). Это, в свою очередь, делает ее уникальным модельным объектом исследований генетических маркеров, ассоциированных с развитием языка и речи – одного из сложных когнитивных фенотипов со значимой, но до настоящего времени все еще слабо изученной, генетической компонентой (Mountford, Newbury, 2019).

В ходе работ последних трех лет, коллективом были собраны коллекция биологического материала и обширные поведенческие данные, включая детальные характеристики уровня развития языка и речи, от жителей поселения AZ. В данной публикации, в преддверие полногеномного поиска ассоциаций с целевым фенотипом, мы представляем результаты анализа экзомных вариаций в популяции AZ на выборке из одного поколения – детей, приводим сравнительные оценки генетического разнообразия популяции и накопленного в изоляте мутационного груза.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В данной работе была привлечена выборка из 108 детей из 71 семьи (все детское население AZ) в возрасте от 2 до 17 лет. В качестве источника геномной ДНК были собраны образцы слюны; образцы забирались с помощью специализированных наборов Oragene Discover OGR-500 производства DNAGenotek (Оттава, Канада). Выделение ДНК проводилось с использованием реагента prepIT.L2P с последующей преципитацией в этаноле, согласно протоколу производителя (DNAGenotek).

Полноэкзомное секвенирование и анализ данных секвенирования

Для установления геномных вариантов проводилось полноэкзомное секвенирование (WES, Whole-Exome Sequencing), в ходе которого использовалась панель и набор реагентов для экзомного обогащения TruSeq DNA Exome (hg19). Приготовление библиотек и секвенирование на платформе Illumina HiSeq4000 было проведено в Ресурсном Центре СПбГУ “БиоБанк”. При секвенировании 7–9-плексные пулы библиотек были объединены в одной дорожке HiSeq4000, что обеспечивало приблизительно стократное среднее покрытие генома (100X) — общепринятый стандарт глубины покрытия при WES (Rehm et al., 2013).

Проверка качества данных секвенирования проводилась с помощью FastQC v. 0.11.9 (Andrews, 2010) и оценки распределения k-меров (Marçais, Kingsford, 2011). Выравнивание фрагментов секвенирования и аннотирование к референсной последовательности GRCh37/hg19 проводились с использованием инструмента BWA (Burrows-Wheeler Alignment) v. 0.7.17-r1188 (Li, Durbin, 2009) с последующей сортировкой, дедупликацией и повторной калибровкой в соответствии со стандартами и рекомендациями GATK (van der Auwera et al., 2013); использовалась версия GATK 4.1.6.

Идентификация геномных вариантов

Обнаружение однонуклеоидных вариантов (Single Nucleotide Variant, SNV) проводилось с помощью HaplotypeCaller с последующей рекалибровкой вариантов с использованием VariantRecalibrator (GATK 4.1.6). Рекалибровка вариантов проводилась методом мягкой фильтрации при следующих уровнях чувствительности: 99.70 для нуклеотидных замен и 95.00 – для инсерций и делеций. Аннотация SNV к геному и референсным базам данных проводилась при помощи программ BCFtools и ANNOVAR (Wang et al., 2010).

Помимо SNV, на основе данных экзомного секвенирования и широко используемых алгоритмов сегментации были идентифицированы структурные геномные вариации или вариации числа копий

(Copy Number Variation, CNV). Выявление CNV выполнялось функцией exomecn.mops, реализованной в R-пакете cn.MOPS v. 1.32.0, при этом использовались два алгоритма сегментации: fastseg (Klambauer et al., 2012) и DNAcopy (Seshan, Olshen, 2021).

Оценка генетических характеристик популяции

Для оценки мутационной нагрузки (ML, Mutation Load) в популяции были проанализированы вредоносные миссенс-мутации и мутации с потерей функции (LoF, Loss-of-Function). Вредоносность миссенс-мутаций определялась при помощи шкалы Грантама (Grantham, 1974). Для этого набор вариантов был аннотирован программой ANNOVAR с добавлением аргумента “aamatrixfile”, мутации с индексом Грантама ≥ 150 оценивались как вредоносные. В качестве LoF рассматривались варианты в стоп-кодонах (нонсенс-мутации) и варианты, нарушающие сайты сплайсинга. Для выявления LoF-мутаций использовались алгоритм SnpEff (версия 5.1d) и встроенная база данных GRCh37.75. Индекс ML оценивался для каждого индивида раздельно для миссенс- и LoF-мутаций как отношение числа гомозиготных вариантов к общему числу альтернативных аллелей (Feng et al., 2019) по следующей формуле: ML = 2 × Nгом/(2 × × Nгом + Nгет), где Nгом – гомозиготные варианты мутаций, Nгет – гетерозиготные.

Анализ протяженных гомозиготных фрагментов в индивидуальных геномах (Runs of Homozygosity, ROH) проводился при помощи алгоритма BCFtools/RoH (Li, 2011), использующего скрытую марковскую модель для идентификации ROH – метод, широко применяемый для полноэкзомных данных (Narasimhan et al., 2016). Для статистик генетического груза и непрерывных гомозиготных участков генома была проведена стратификация популяции (из каждой семьи был оставлен только один сиблинг), и собственно анализ проводился на 71 образце. Перед анализом родственности данные были поданы на контроль качества при помощи программы plink, версия 1.9 (Purcell et al., 2007), в ходе которого был применен ряд метрик: maf 0.05, geno 0.05, hwe 0.001. Анализ степени родства индивидов на отфильтрованном наборе данных был проведен при помощи программы King, версия 2.2.4 (Manichaikul et al., 2010).

Для сравнения ряда генетических показателей в изученной популяции AZ с таковыми в генеральной популяции региона в анализ вовлекались данные полногеномного секвенирования 25 индивидов – жителей Архангельской обл., из базы данных проекта Human Genome Diversity Project (HGDP) (Bergström et al., 2020). Здесь и далее эта выборка обозначена как HGDP-группа. Для получения сопоставимых показателей полногеномные данные по HGDP-группе трансформировались в экзомные в соответствии с координатами панели, используемой для секвенирования AZ – TruSeq DNA Exome (hg19).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Степень родства и паттерны аутозиготности индивидов из популяции AZ

Согласно полученным оценкам, большая часть индивидов из популяции AZ – представителей одного поколения, являются достаточно близкими родственниками. Так, среднее значение попарного индекса родства в детской популяции AZ составило 0.105 ± 0.113, что сближается с соответствующей оценкой для родства четвертой степени или для кузенов – 0.125. Иерархический кластерный анализ индивидов на основе попарных индексов родства указывает на присутствие основного ядра наиболее близкородственных индивидов и ряд относительно дистанцированных семейных кластеров (рис. 1). Это, по-видимому, может отражать историю первичного заселения и последующих волн прироста численности популяции за счет семей – выходцев из других поселений области. Кроме того, это наблюдение согласуется с процитированными нами ранее данными исследований родословных (Rakhlin et al., 2013), согласно которым около 70% насельников AZ могут быть связаны единой родословной.

Отмеченный, условно двукомпонентный, состав генофонда AZ воспроизводится и по данным анализа протяженных участков гомозиготности (ROH) в индивидуальных геномах. На рис. 2 показано соотношение суммарной длины ROH и их количества в геномах индивидов из популяции AZ и архангельской группы сравнения HGDP. Как видно на графике, выборка HGDP, очевидно, относится к аутбредной популяции относительно большого размера, что отражается в соответствующих паттернах ROH – преобладание коротких фрагментов, суммарная длина которых не превышает 100MB (Ceballos et al., 2018). В то же время, паттерны ROH в популяции AZ разительно отличаются; здесь наблюдаются два четко выраженных кластера индивидов. Первый объединяет носителей более коротких ROH (N = 29), что обычно свойственно адмиксным популяциям. Второй, более многочисленный (N = 42), включает индивидов с преимущественно длинными ROH или большим бременем аутозиготности, что указывает на высокий уровень инбридинга в этой группе.

Мутационная нагрузка в популяции AZ

Для оценки ML в популяции мы проанализировали распределение вредоносных миссенс-мутаций (индекс Грантама ≥ 150) и LoF-мутаций (нонсенс- и сплайсинг-мутации) в экзомах индивидов из популяции AZ и из группы сравнения HGDP. В сравнении с выборкой HGDP, в популяции AZ обнару-

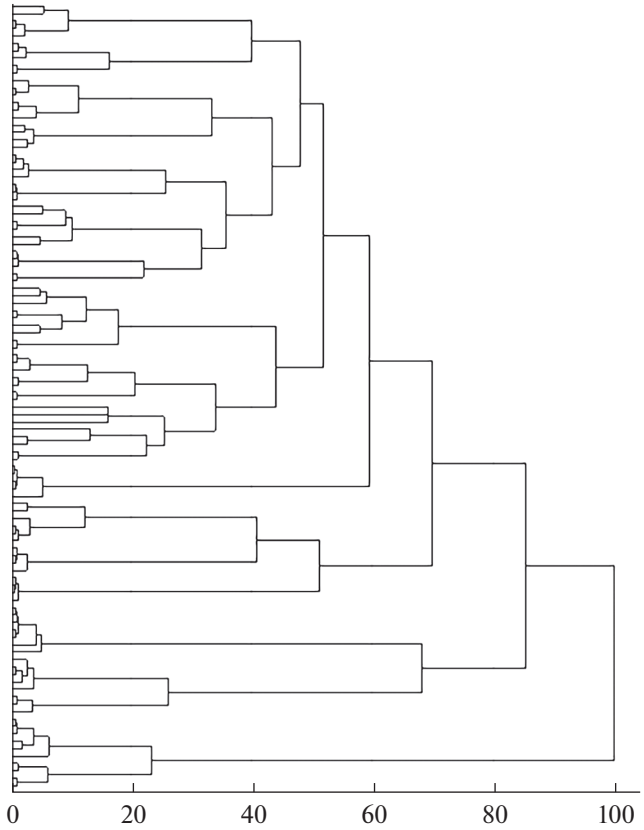

Рис. 1. Кластерный анализ индивидов из популяции AZ (N = 108 детей из 71 семьи) на основе попарных индексов родства. Для построения иерархического древа применялся метод Ворда, в качестве расстояний использовались логарифмированные значения индекса родства. Шкала расстояний дана в условных единицах.

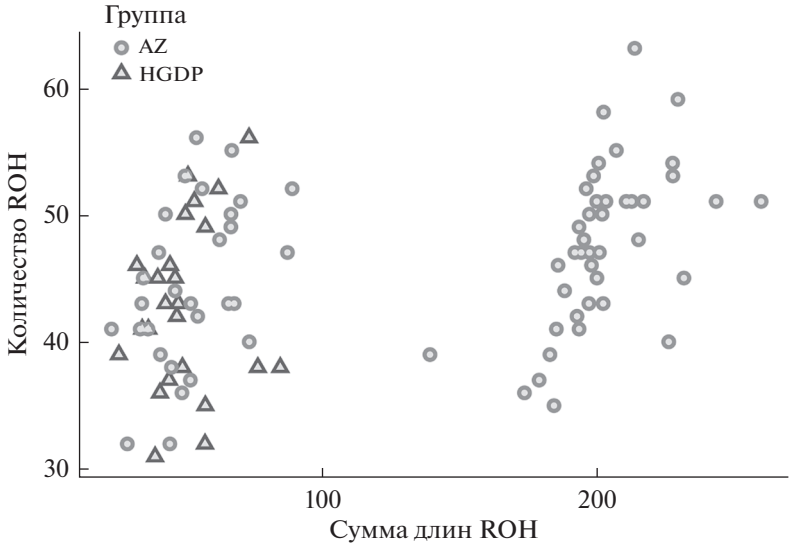

Рис. 2. Распределение индивидов (N = 71 ребенок, сиблинги исключены) из изученной популяции AZ и группы сравнения HGDP в пространстве статистик, описывающих бремя протяженных участков гомозиготности (ROH) в геномах: суммарная длина ROH (ось абцисс) и общее количество ROH (ось ординат).

Таблица 1. Статистика по распределению миссенс- и LoF-мутаций и оценки мутационной нагрузки в изученной популяции AZ и в группе сравнения HGDP

Тип мутаций	Популяция	Мутационная нагрузка, ML		Гомозиготные варианты, число		Гетерозиготные варианты, число	
		среднее ± SD	U-тест	среднее ± SD	U-тест	среднее ± SD	U-тест
Миссенс	AZ	0.725 ± 0.029	$W = 3$ $p < 0.001$	208.747 ± 9.014	$W = 1667.5$ $p < 0.001$	158.704 ± 25.471	$W = 1775$ $p < 0.001$
	HGDP	0.544 ± 0.018		229.240 ± 9.778		385.120 ± 19.424	
LoF	AZ	0.478 ± 0.041	$W = 875$ $p = 0.920$	56.409 ± 5.533	$W = 1741$ $p < 0.001$	123.113 ± 11.741	$W = 1750$ $p < 0.001$
	HGDP	0.477 ± 0.030		72.400 ± 5.745		158.520 ± 10.728	

жилось значимо более низкое абсолютное число гомозиготных и гетерозиготных вариантов миссенс-мутаций и мутаций с потерей функции (табл. 1). Это косвенно еще раз указывает на более низкое разнообразие геномных вариантов в изученной популяции AZ.

Мутационная нагрузка миссенс-вариантами для популяции AZ оказалась значимо выше, чем для HGDP-группы (U-критерий Манна–Уитни–Уилкоксона: $W = 3$, $p < 0.001$), что указывает на значимое накопление гомозиготных миссенс-мутаций в популяции AZ (табл. 1, рис. 3). В то же время, различий в нагрузке LoF-мутациями между популяциями не обнаружилось ($W = 875.0$, $p > 0.05$), что говорит о высоком селективном давлении против гомозиготных мутаций с потерей функции в обеих выборках, вне зависимости от иерархического статуса и демографической истории популяций, которые они представляют.

Для того чтобы оценить возможные функциональные последствия накопления в популяции вредоносных вариантов, для 897 генов, несущих такие SNV, был проведен анализ обогащения генных онтологий (GO, Gene Ontology). Анализ показал значимое обогащение в данной группе генов молекулярных процессов и биологических путей, вовлеченных в развитие клеток и морфогенез клеточных структур, и, в первую очередь, клеток ЦНС. Так, среди наиболее значимо перепредставленных онтологий отмечены биологические процессы, связанные с нейронной дифференциацией, морфогенезом нейронов и развитием нейрональ-

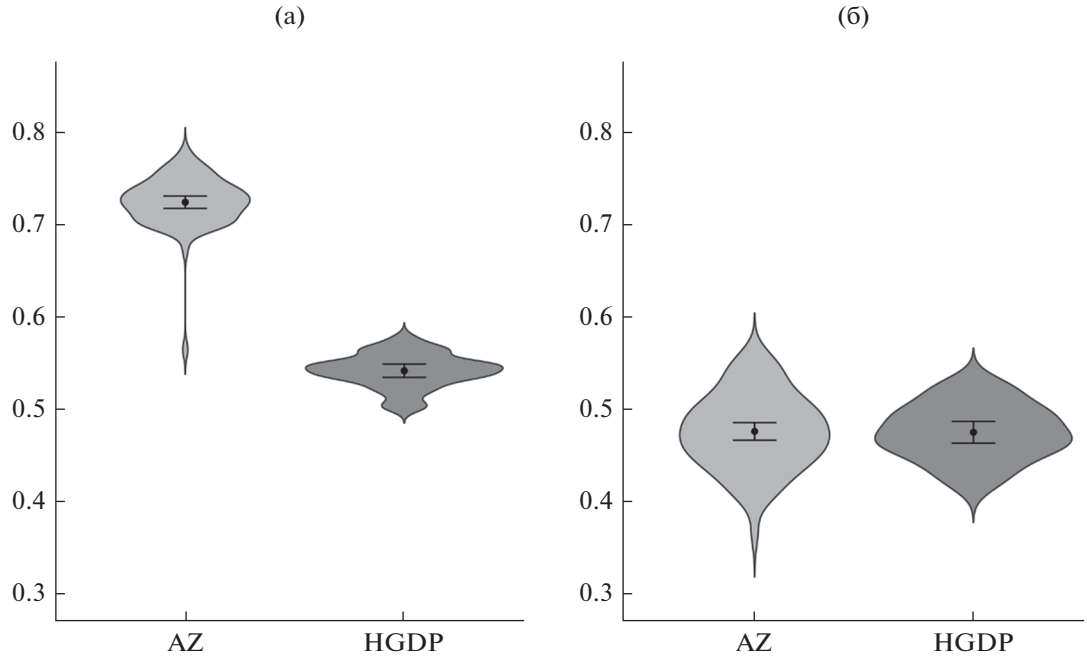

Рис. 3. Скрипичные графики, показывающие распределение индекса мутационной нагрузки, или доли гомозиготных вариантов, оцененного для вредоносных миссенс-мутаций (а) и LoF-мутаций (б) в экзомах индивидов из изученной популяции AZ и группы сравнения HGDP. Планки погрешностей показывают 95%-ные доверительные интервалы для средних.

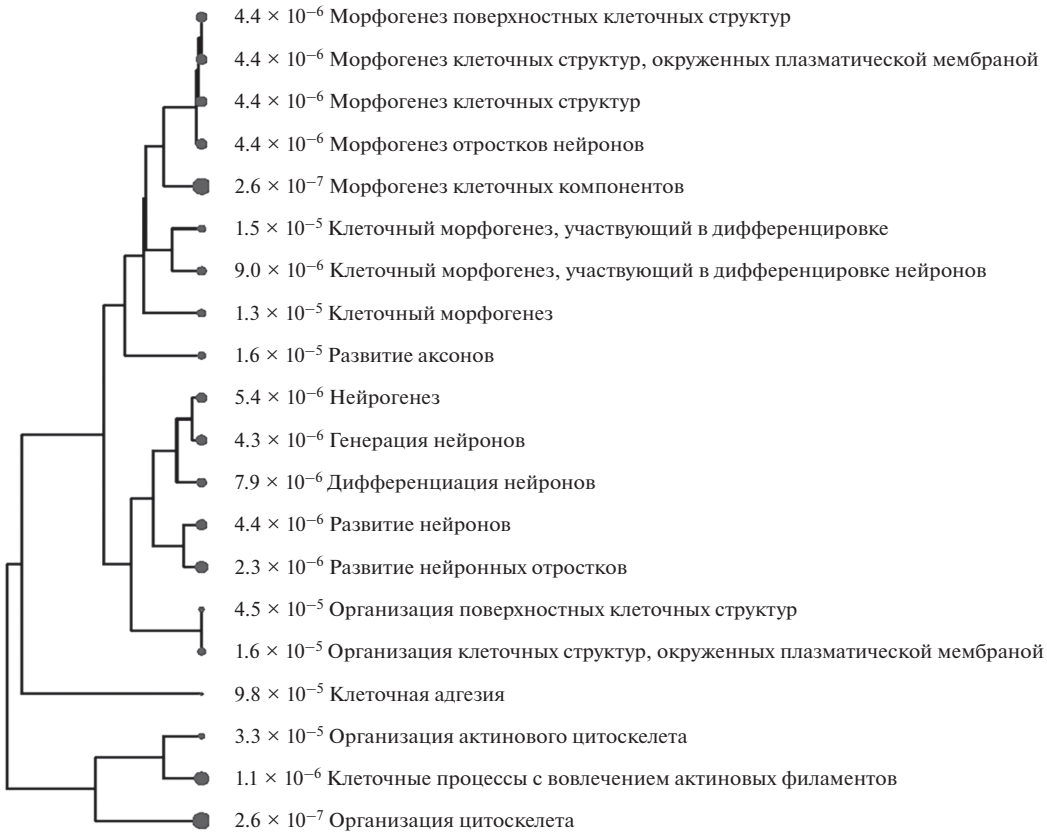

Рис. 4. Иерархическое древо, обобщающее результаты анализа обогащения по функциональной принадлежности пула генов, несущих вредоносные мутации в геномах индивидов из популяции AZ. Показаны 20 первых генных онтологий (GO) в классе “биологические процессы”, ранжированных по *p*-значениям теста перепредставленности. Размеры точек на древе отражают уровень статистической значимости теста для каждой GO; приведены *p*-значения, скорректированные на множественные сравнения. Функциональные категории сгруппированы в кластеры в соответствии с количеством общих генов. Древо построено с помощью аналитического инструмента ShinyGO (по: Ge et al., 2020, адаптировано).

ных отростков, как это отражено на рис. 4, суммирующем результаты тестов на обогащение.

Структурные геномные вариации в популяции AZ

Мы выявили свыше 20 структурных геномных вариаций в популяции AZ; для ряда локусов, несущих эти CNV, известны ассоциации с различными клиническими фенотипами (табл. 2). Среди CNV наиболее масштабных в контексте размера делеций и дупликаций и с наиболее высокой частотой в популяции AZ были отмечены вариации в следующих геномных локусах. Это – CNV в локусе 11q14.3, затрагивающие полностью белок-кодирующий ген с неизвестной на сегодня функцией *TRIM49L2*, отмеченные у порядка 70% AZ-индивидов с преобладанием делеций ($p_{дел}$ = 0.465) над дупликациями ($p_{дуп}$ = 0.235). Делеции в этом локусе известны в ассоциации с абнормальными показателями ЭЭГ головного мозга (табл. 2). Два блока распространенных CNV наблюдались на хромосоме 17. Первый – в районе гена *LGALS9C* ($p_{дел}$ = 0.265 и $p_{дуп}$ = 0.015) в локусе 17p11.2 – районе, ассоциированном с синдромом Смит–Магениса, а второй – в районе гена *KANSL1* в локусе 17q21.31 ($p_{дел}$ = 0.485 и $p_{дуп}$ = 0.103), ассоциированном с синдромом Кулена–де Вриза. Свыше 85% индивидов AZ являлись носителями CNV, преимущественно делеций ($p_{дел}$ = 0.456 и $p_{дуп}$ = 0.029), в локусе 19q13.42 – кластере высокогомологичных генов иммуноглобулин-подобных рецепторов клеток-киллеров *KIR2DL1*, *KIR3DP1*, *KIR2DL4* и *KIR2DS4*. Последние играют важную роль в регуляции иммунного ответа, как следствие, мутации в этих генах ассоциированы с широким спектром клинических фенотипов и врожденных пороков развития, таких как синдром Дуэйна и синдром Ваарденбурга.

Помимо вышеперечисленных вариаций, которые частично перекрываются (в плане генного контента) с казуальными для фенотипов CNV, был обнаружен ряд более редких в популяции и неперекрывающихся с “клиническими” CNV событий,

Таблица 2. Структурные геномные вариации (CNV) и частоты их распространения в популяции AZ

Локализация CNV		Частота CNV		Ассоциированный клинический фенотип
хромосома	координаты (hg19)	делеция	дупликация	
1p36.11	25294163-25294643	0.147	0.015	–
1p13.3	109687813-109709039	0.353	0.000	–
5q31.3	140794851-141479625	0.044	0.000	Синдром делеции 5q31.3
5q35.3	180967188-180982611	0.191	0.000	–
6p22.1	29887751-29943067	0.206	0.000	–
6p21.33	31164336-31402250	0.529	0.000	–
6p21.32	32549939-32731695	0.529	0.029	–
8p23.1	7967343-7997521	0.324	0.015	Синдром делеции 8p23.1 Синдром дупликации 8p23.1
	12115766-12182719	0.044	0.000	
	12362018-12425000	0.559	0.000	
8p11.22	39018614-39920890	0.074	0.250	–
11q14.3	89944034-89949402	0.456	0.235	Абнормальная ЭЭГ*
14q11.2	18614387-18980742	0.162	0.015	–
14q11.2	19485335-19921659	0.103	0.015	–
15q13.3	32175246-32387484	0.118	0.000	–
17p11.2	18432050-18605356	0.265	0.015	Синдром Смит–Магенис* Синдром Потоки–Лупски
17q12	38003975-38257192	0.000	0.074	Синдром дупликации 17q12
17q21.31	45435899-46337794	0.485	0.103	Синдром Кулена–де Вриза*
19p13.2	7030577-7058640	0.000	0.118	Синдром дупликации 19p13.2
19p13.2	42752685-43248646	0.074	0.000	–
19q13.42	54738512-54753052	0.456	0.029	Синдром Дуэйна Синдром Ваарденбурга*
22q11.21	18773664-18884682	0.044	0.147	Синдорм дупликации 22q11.21
	21141623-21284161	0.029	0.088	–
Xq28	154884971-154885558	0.074	0.000	Синдром делеции Xq28

Примечание: показаны аппроксимированные границы CNV. Данные об ассоциациях клинических фенотипов с CNV в хромосомных бэндах приведены по материалам базы данных MalaCards (Rappaport et al., 2013); при отсутствии ассоциированного фенотипа поставлены прочерки. При перекрывании границ казуальных перестроек с CNV, обнаруженными в AZ, фенотипы отмечены звездочкой.

таких как вариации в хромосомных бэндах 5q31.3, 8p23.1, 17q12, 19p13.2, 22q11.21 и Xq28. Все эти локусы известны в ассоциации с одноименными синдромами (табл. 2), связанными прежде всего с нарушениями и задержками психофизического развития, включая развитие речи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги проведенного нами исследования экзомных вариаций у жителей поселения AZ, следует отметить, что данная популяция может достаточно однозначно определяться не только как относительный географический изолят, но и как, в какой-то мере, изолят генетический с относительно высоким уровнем инбридинга и значимо выраженной долей генетического груза. В пользу этого свидетельствует, во-первых, распределение и высокие оценки попарного индекса родства в популяции; во-вторых, в сравнении с условно аутбредной популяцией из того же географического региона, генофонд популяции AZ отличается значимым накоплением гомозиготных миссенс-мутаций с высоким показателем предсказанной вредоносности; и, в-третьих, большинство индивидов в популяции (дети из 60% обследованных семей) характеризуются высоким уровнем аутозиготности, их индивидуальные геномы содержат относительно небольшое количество длинных фрагментов гомозиготности. Такое бремя ROH соответствует демографическому сценарию развития популяции от относительно небольшой исходной группы и при достаточно высоком уровне близкородственных связей. В целом, этот сценарий хоро-

шо соотносится с историческими свидетельствами об образовании данного поселения, в истоках которого предполагаются несколько семей из окружающих поселений.

В то же время, детальное рассмотрение индивидуальных паттернов ROH, таких статистик как отношение суммарной длины фрагментов гомозиготности к их количеству, указывает на гораздо более сложный состав генофонда популяции. Наряду с описанным выше ядром из условных потомков первопоселенцев, в популяции выделяется группа (около 40% семей) с иным паттерном ROH – носители преимущественно коротких фрагментов гомозиготности. Такой паттерн обычно связан с адмиксией, которая сопровождается объединением различных гаплотипов и уменьшением количества ROH, преимущественно коротких по размеру. Возможно, это является следствием притока в AZ, в периоды роста численности поселения за счет иммиграции, групп из популяций относительно большего размера и генетически относительно отдаленных от первопоселенцев.

В контексте предполагаемого в дальнейшем исследования геномных ассоциаций с нарушениями развития языка и речи, выявленные в AZ на основе паттернов ROH генетические кластеры, несомненно, будут нами учтены. Не исключено, что данные “субпопуляции” могут различаться в плане превалентности нарушений в целом и/или распространения форм проявления этого сложного полидоменного фенотипа. В этом же ключе, многообещающими для поиска ассоциаций видятся наблюдения, сделанные по результатам геномного аннотирования однонуклеотидных потенциально вредоносных вариантов и структурных вариантов, CNV. Первые, как показал анализ генного функционального обогащения значимо перепредставлены в генах, вовлеченных в контроль развития ЦНС. Вторые – распространенные в популяции CNV, зачастую расположены в геномных районах, структурные пертурбации в которых известны в ассоциации с целым рядом синдромов, связанных с нарушениями развития, в спектре которых и нарушения психоречевого развития.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы хотели бы выразить особую признательность детям и родителям – жителям исследованного поселения, за участие в исследовании и предоставлении биологических образцов для генетического анализа. Также, мы искренне благодарим сотрудников и студентов Лаборатории междисциплинарных исследований развития человека СПбГУ за помощь в сборе материалов в ходе экспедиционных работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена при поддержке гранта РНФ № 18-18-00451.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры, выполненные в исследовании с участием людей, соответствуют этическим стандартам институционального и/или национального комитета по исследовательской этике и Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующим изменениям или сопоставимым нормам этики. Для каждого из включенных в исследование несовершеннолетних участников было получено информированное добровольное согласие от родителей или официальных опекунов. Исследование было одобрено Этическим Комитетом СПбГУ (Протокол № 02-155 от 20 июня 2018 г.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Andrews S. FastQC: A Quality control tool for high throughput sequence data [Online] // Babraham Bioinformatics: website. 2010. URL: https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc (access date: 08.06.2022)

Bearden C.E., Glahn D.C. Cognitive genomics: searching for the genetic roots of neuropsychological functioning // Neuropsychology. 2017. № 31 (8). P. 1003–1019.

Bergström A., McCarthy S.A., Hui R. et al. Insights into human genetic variation and population history from 929 diverse genomes // Science. 2020. № 367 (6484). P. eaay5012.

Ceballos F.C., Joshi P.K., Clark D.W. et al. Runs of homozygosity: windows into population history and trait architecture // Nat. Rev. Genet. 2018. № 19. P. 220–234.

Ehret G.B., Ferreira T., Chasman D.I. et al. The genetics of blood pressure regulation and its target organs from association studies in 342,415 individuals // Nat. Genet. 2016. № 48. P. 1171–1184.

Feng S., Fang Q., Barnett R. et al. The genomic footprints of the fall and recovery of the crested ibis // Curr. Biol. 2019. № 29. P. 340–349.

Ge S.X., Jung D., Yao R. ShinyGO: a graphical gene-set enrichment tool for animals and plants // Bioinformatics. 2020. № 36. P. 2628–2629.

Grantham R. Amino acid difference formula to help explain protein evolution // Science. 1974. № 185. P. 862–864.

Hatzikotoulas K., Gilly A., Zeggini E. Using population isolates in genetic association studies // Brief. Func. Genom. 2014. № 13. P. 371–377.

Klambauer G., Schwarzbauer K., Mayr A. et al. cn.MOPS: mixture of poissons for discovering copy number variations in next-generation sequencing data with a low false discovery rate // Nucl. Acid. Res. 2012. № 40 (9). P. e69.

Lam M., Trampush J.W., Yu J. et al. Large-scale cognitive GWAS meta-analysis reveals tissue-specific neural expression and potential nootropic drug targets // Cell Report. 2017. № 21. P. 2597–2613.

Li H. A statistical framework for SNP calling, mutation discovery, association mapping and population genetical parameter estimation from sequencing data // Bioinformatics. 2011. № 27. P. 2987–2993.

Li H., Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows–Wheeler transform // Bioinformatics. 2009. № 25. PP. 1754–1760.

Locke A.E., Kahali B., Berndt S.I. et al. Genetic studies of body mass index yield new insights for obesity biology // Nature. 2015. № 518. P. 197–206.

Manichaikul A., Mychaleckyj J.C., Rich S.S. et al. Robust relationship inference in genome-wide association studies // Bioinformatics. 2010. № 26. P. 2867–2873.

Marçais G., Kingsford C. A fast, lock-free approach for efficient parallel counting of occurrences of k-mers // Bioinformatics. 2011. № 27. P. 764–770.

Mountford H.S., Newbury D.F. International handbook of language acquisition. London: Routledge, 2019. 586 p.

Narasimhan V., Danecek P., Scally A. et al. BCFtools/RoH: a hidden Markov model approach for detecting autozygosity from next-generation sequencing data // Bioinformatics. 2016. № 32. P. 1749–1751.

Purcell S., Neale B., Todd-Brown K. et al. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses // Am. J. Hum. Genet. 2007. № 81. P. 559–575.

Rakhlin N., Kornilov S.A., Kornilova T.V. et al. Syntactic complexity effects of russian relative clause sentences in children with and without developmental language disorder // Lang. Acquisition. 2016. № 23. P. 333–360.

Rakhlin N., Kornilov S.A., Palejev D. et al. The language phenotype of a small geographically isolated Russian-speaking population: implications for genetic and clinical studies of developmental language disorder // Appl. Psycholing. 2013. № 34. P. 971–1003.

Rakhlin N., Kornilov S.A., Reich J. et al. The relationship between syntactic development and theory of mind: evidence from a small-population study of a developmental language disorder // J. Neuroling. 2011. № 24. P. 476–496.

Rappaport N., Nativ N., Stelzer G. et al. MalaCards: an integrated compendium for diseases and their annotation // Database (Oxford). 2013. P. bat018.

Rehm H.L., Bale S.J., Bayrak-Toydemir P. et al. ACMG clinical laboratory standards for next-generation sequencing // Genet. Med. 2013. № 15 (9). P. 733–747.

Seshan V.E., Olshen A. DNAcopy: DNA copy number data analysis. R package version 1.66.0. [Online] // Bioconductor: website. 2021. URL: https://bioconductor.org/packages/release/bioc/html/DNAcopy.html (access date: 08.06.2022)

Surendran P., Drenos F., Young R. et al. Trans-ancestry meta-analyses identify rare and common variants associated with blood pressure and hypertension // Nat. Genet. 2016. № 48. P. 1151–1161.

Uffelmann E., Huang Q.Q., Munung N.S. et al. Genome-wide association studies // Nat. Rev. Meth. Prim. 2021. № 1. P. 59.

van der Auwera G.A., Carneiro M.O., Hartl C. et al. From FastQ data to high confidence variant calls: the Genome Analysis Toolkit best practices pipeline // Curr. Prot. Bioinform. 2013. № 43. P. 11.10.11–11.10.33.

Wang K., Li M., Hakonarson H. ANNOVAR: functional annotation of genetic variants from high-throughput sequencing data // Nucl. Acid. Res. 2010. № 38. P. e164.

Watanabe K., Stringer S., Frei O. et al. A global overview of pleiotropy and genetic architecture in complex traits // Nat. Genet. 2019. № 51. P. 1339–1348.

Wood A.R., Esko T., Yang J. et al. Defining the role of common variation in the genomic and biological architecture of adult human height // Nat. Genet. 2014. № 46. P. 1173–1186.

Yang J., Benyamin B., McEvoy B.P. et al. Common SNPs explain a large proportion of the heritability for human height // Nat. Genet. 2010. № 42. P. 565–569.

The Genetic Diversity and Structure of an Isolated Population from Northern European Russia Based on Whole-Exome Sequencing Data

E. A. Gibitova[a, *], P. V. Dobrynin[a, b], O. Yu. Naumova[b], S. Yu. Rychkov[b], O. V. Zhukova[b], and E. L. Grigorenko[c]

[a] *University of Information Technologies, Mechanics and Optics, Saint Petersburg, Russia*

[b] *Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

[c] *Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia*

**e-mail: e.gibitova@yandex.ru*

The analysis of exome variations in an isolated rural population from the North of European Russia is presented. This population originated as a monastic settlement and has a 500-year history of relative cultural and geographical isolation. A unique feature of this population is the high prevalence of speech and language disorders. Here, we perform a whole-exome study (WES) of one generation of individuals (children), where we show that the population is characterized by high levels of inbreeding, autozygosity, and genetic load including potentially deleterious single nucleotide variants (SNV) and copy number variation (CNV). Moreover, a significant majority of the SNV were found in loci controlling the central nervous system (CNS) development, and the majority of CNV were found in loci associated with developmental impairments. We assume that such a genetic load may in part underlie the high prevalence rate of speech and language disorders in the population.

Keywords: Northern European Russia, isolated rural population, whole-exome sequencing, mutation load, autozygosity

EDN: OIMBNP
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 451–462

УДК 575.174.015.3

ВНУТРИВИДОВАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВОЛКА, *Canis lupus* Linnaeus, 1758 – СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ

© 2022 г. П. А. Казимиров[1], Д. В. Политов[1, *]

[1]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия*
**e-mail: dmitri_p@inbox.ru*

Поступила в редакцию 09.07.2022 г.
После доработки 19.07.2022 г.
Принята к публикации 20.07.2022 г.

Обзор посвящен анализу популяционно-генетических исследований волка (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) с применением молекулярных подходов. Рассмотрена внутривидовая систематика вида, современное состояние внутрипопуляционного генетического разнообразия и дифференциации в разных частях ареала с фокусом на популяции Палеарктики, а также факторы, оказывающие на них влияние, в частности антропогенное воздействие. Затронуты вопросы гибридизации волка с домашними собаками.

Ключевые слова: волк, генетика популяций, внутрипопуляционная изменчивость, межпопуляционная дифференциация, подвиды, миграции, гибридизация волка с собакой

DOI: 10.31857/S0042132422050076

ВВЕДЕНИЕ

Волк, *Canis lupus* Linnaeus, 1758 – самый важный для человека из крупных хищников. Вид обитает в широком спектре условий Северного полушария в Старом и Новом Свете. При этом исторический ареал его был шире современного (Волк. Происхождение..., 1985). Состояние популяций волка в разных его частях сильно разнится, от полного истребления (Япония, большинство штатов США) или попыток реинтродукции (Йеллоустон), или естественного восстановления на ранее "зачищенных" от волка территориях (Скандинавия и др.) до процветания, увеличения численности и усиления конфликта с человеком (Россия, Казахстан, Финляндия и др.). Обитание волка в таких разных природных зонах, как арктические пустыни, тундра, экотон тундра–тайга, таежные, смешанные и широколиственные леса (в том числе горные), субальпийский пояс, лесостепи, степи, полупустыни и пустыни в определенном смысле уникально, поскольку этими условиями практически исчерпывается спектр возможных наземных биогеоценозов. Универсализм в питании и оппортунизм в репродукции (способность находить или создавать в почти любом экотопе места для размножения) у такого крупного хищника, а также широкий спектр физиолого-биохимических адаптаций, развитых до подобной степени, фактически не имеют аналогов среди млекопитающих. Кроме того, волк является активным мигрантом, и, хотя многие размножающиеся пары и семьи занимают свои участки на протяжении десятков лет, другие особи способны преодолевать сотни и даже тысячи километров в ходе натальной миграции и успешно создавать семьи на новых территориях, существенно удаленных от места рождения (Fabbri et al., 2007). В данном контексте встает вопрос о природе подобных адаптаций, ее генетических основах, практическом применении знаний о внутривидовой популяционной структуре волка. Данные об уровнях внутри- и межвидовой генетической изменчивости по молекулярно-генетическим маркерам и ее распределении по ареалу являются основой как мер контроля численности волка в регионах с его высокой численностью, так и разработки стратегии охраны генофондов при низкой плотности популяций в других регионах.

ЦЕНТР ПРОИСХОЖДЕНИЯ СОВРЕМЕННОГО ВОЛКА

Популяции древних волков существовали в Северном полушарии, по крайней мере, на протяжении 300 тыс. лет (Sotnikova, Rook, 2010). В позднем плейстоцене, в период последнего максимума оледенения, ареал волка был весьма широк. Однако на большей части Евразии и Северной Америки популяции не были представлены волком современного типа, который появился на территории Берингии около 25 тыс. лет назад и начал активно распространяться из района севера Азиатской Пацифики, вытесняя ныне вымершие плейстоценовые формы и расширяя ареал *Canis lupus* на

запад на всю Евразию и на восток в Новый Свет (Loog et al., 2020).

ВНУТРИВИДОВАЯ СИСТЕМАТИКА ВОЛКА

Вопрос внутривидового таксономического деления волка весьма объемен, в полной мере не может быть рассмотрен в данном обзоре и заслуживает отдельного самостоятельного освещения. Однако мы не считаем возможным полностью опустить его в данной статье, поэтому приводим здесь краткое описание проблемы.

С момента представления первой полноценной системы подвидов волка (Pocock, 1935), внутривидовое деление *Canis lupus* не раз пересматривалось. Так, на территории Евразии различными авторами выделялось вплоть до 15 подвидов (Гептнер и др., 1967; Волк. Происхождение..., 1985; Mech, 1974; Nowak, 1995). Большинство предложенных систем подвидового деления основываются на привязке подвидов к экологическим зонам и на ассоциированных с ними морфологических адаптациях. При этом наличие данных о расселении волков на дальние расстояния, в том числе в другие биотопы, ставит вопрос о том, какими именно механизмами – генетическими или эпигенетическими – обусловлена данная морфологическая изменчивость. Иными словами, обусловлен ли внешний облик волка, в том числе комплекс потенциально адаптивно значимых его признаков, канализацией индивидуального развития в определенных условиях среды или же это результат дарвиновского отбора в череде поколений и при частичной или полной изоляции тех или иных популяционных группировок? От того, какие факторы вызывают фенотипическое своеобразие той или иной фенотипической вариации волка, зависит в конечном итоге и решение вопроса о ее таксономическом статусе. В любом случае первым этапом в познании генетической структуры вида является анализ с помощью определения изменчивости структурных генов и некодирующей ДНК, то есть стандартных молекулярно-генетических маркеров “старого поколения”. В последние годы во многих странах и особенно для некоторых международных консорциумов появилась возможность дополнять эти данные полногеномными или полученными по панелям однонуклеотидных полиморфизмов (SNP, Single Nucleotide Polymorphisms). Эпигенетические подходы, в частности анализ дифференциальной экспрессии генов, пока весьма ограниченно применяются для определения статуса экотипов волка и его внутривидовой структуры.

Наиболее развернутая для волка Палеарктики система подвидов включает: тундряного волка *C. l. albus* Kerr 1792, обыкновенного, или лесного *C. l. lupus* (Linnaeus, 1758), иберийского *C. l. signatus*, апеннинского *C. l. italicus* Altobello, 1921, кавказского *C. l. cubanensis* Ognev 1923, степного *C. l. campestris* Dwigubski, 1804, монгольского/тибетского *C. l. chanco* Gray, 1863 и пустынного *C. l. desertorum* Bogdanov, 1882. Иногда выделяется также сибирский лесной подвид *C. l. altaicus* и некоторые другие, менее признанные. Что касается волка южных регионов Азии, где вследствие преследования человеком и исчезновения диких территорий ареал волка в XX в. оказался фрагментированным, выделяются не только подвиды (азиатский или азиатский (индийский) волк *C. l. pallipes* Sykes 1831, аравийский *C. l. arabs* Pocock 1934), но и, в частности, для Индостана, новые виды, например, гималайский (*C. himalayaensis* Aggarwal, Kivisild, Ramadevi & Singh, 2003) и индийский (*C. indica* Aggarwal, Kivisild, Ramadevi & Singh, 2003). Эти волки рассматриваются некоторыми специалистами одними из наиболее древних в Евразии на основании изменчивости их мтДНК (Aggarwal et al., 2007). Однако, следует отметить, что существуют существенные отклонения от данной системы как в сторону объединения подвидов (Corbet, 1979), так и в сторону дробительства (Суворов, Кириенко, 2008).

Широкое применение молекулярно-генетических методов также не привнесло ясности, а в некоторых случаях еще более размыло понятие подвида. В качестве примера можно привести иберийского волка *C. l. signatus*, который в одних работах рассматривается как подвид (Pires et al., 2017), в других же – как популяция (Hindrikson et al., 2017). При этом данный подвид не признается таксономическим справочником (Mammalian species..., 2005), но, в то же время, присутствует как подвид в таксономической системе NCBI (National Center for Biotechnology Information) (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?id=425934).

Как и для южноазиатских волков, при рассмотрении таксономического статуса некоторых популяций волка Нового Света дебаты выходят уже на уровень видов. Так, восточный волк или североамериканский лесной волк рассматривается одними исследователями как подвид серого волка – *Canis lupus lycaon* – или красного волка — *C. rufus lycaon* – другими же – как отдельный вид – *C. lycaon* Schreber, 1775 (Beeland, 2013). Однако, что касается волков Востока Северной Америки, давно установлено, что они представляют собой комплекс гибридных форм, образованных волком и койотом, *Canis latrans* Say, 1823, и их своеобразие представляет собой скорее результат сложных процессов интрогрессии, чем изоляции и локальной адаптации (Nowak, Federoff, 2002).

К ВОПРОСУ О ВОЛКО-СОБАЧЬИХ ГИБРИДАХ

Еще одна проблема, непосредственно связанная с изменением генетической структуры локальных популяций волка, которую мы затронем здесь лишь

поверхностно, поскольку она заслуживает отдельного тщательного обсуждения – гибридизация волка с домашними собаками *C. l. familiaris*. Возможность скрещивания волка с собаками с последующим образованием фертильных гибридов приводит к "утечке" искусственно отобранных аллелей в дикие популяции, что может привести к снижению общей приспособленности популяции (Wayne, Brown, 2001; Mallet, 2005). Частота гибридизации с собаками зависит, в том числе, от плотности популяции волка и наличия возможности взаимодействия с собаками (Mech, Boitani, 2006; Lorenzini et al., 2014). Наиболее проблемными регионами по данным факторам являются европейские популяции, в которых, как следствие, наблюдается высокая частота гибридизации с собаками (Andersone et al., 2002; Randi, Lucchini, 2002; Fabbri et al., 2014).

ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

В 2015 году в Финляндии за добычу трех волков были заключены в тюрьму 12 человек. Осужденные заявляли о своей невиновности, ссылаясь на то, что добытые животные были гибридами волка и собаки (Peltola, Heikkilä, 2018). Регулярно добываемые в Европе волки-меланисты и другие фенотипически девиантные особи, как предполагается, могут быть потомками искусственно разводимых и периодически убегающих в природу североамериканских волков или волко-собачьих гибридов с их участием, так что в целом для европейских популяций процент особей, содержащих ту или иную, иногда небольшую, пропорцию собачьих генов был оценен в 62% с помощью обширной панели SNP (Pilot et al., 2018).

Эти примеры наглядно иллюстрируют, что вопросы внутривидовой дифференциации и гибридизации представляют не только научную ценность, но имеют также значительный законодательный вес – для установления любых правил природопользования необходима возможность четко определить спектр животных, к которым применимы данные предписания.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Европа

С начала нашей эры популяция волка на территории Европы подвергалась активному антропогенному воздействию. Между средневековьем и началом XX в. расширение территорий, отведенных под сельское хозяйство, совершенствование методов добычи и придание охоте на волка хорошо организованного характера позволила полностью уничтожить популяции хищника на территории некоторых стран (Mallinson, 1978). Так, в Англии и Шотландии волк был уничтожен в 1684 г., в Ирландии – около 1970 г., во Франции – к концу 1927 г., в Дании – в 1772 г., в Баварии – в 1847 г., в Швейцарии – в конце XVIII века, в Скандинавии – в 1960 г. В Восточной Европе, Пиренейском полуострове и Италии компании по уничтожению волка имели менее организованный характер и не привели к полному уничтожению хищника (Boitani, 1995), чему способствовало, впрочем, обитание волка этих регионов в горных или обширных лесных биотопах, где он менее уязвим.

Такой мощный антропогенный пресс привел к тому, что ареал волка на территории Европы фрагментирован с хорошо обособленными популяциями. Тем не менее, способность волка к расселению на большие расстояния позволяет ему преодолевать "ничейную землю" и мигрировать между популяциями (Hindrikson et al., 2017).

Во многих популяциях Европы до сих пор наблюдается пониженное генетическое разнообразие, вызванное эффектом "бутылочного горлышка" и дальнейшим инбридингом (Wayne et al., 1992; Ellegren, 1999; Flagstad et al., 2003; Lucchini et al., 2004; Jędrzejewski et al., 2005; Liberg et al., 2005; Aspi et al., 2006; Gomerčić et al., 2010; vonHoldt et al., 2010). При этом законодательство, касающееся статуса волка и его охраны, различается в странах Европы. Этот факт добавляет напряжения к уже местами довольно острому вопросу сохранения, защиты и реинтродукции волка (Ciucci et al., 2009; Deinet et al., 2013; Reinhardt et al., 2013; Ražen et al., 2016; Åkesson et al., 2021)

Иберийский (Пиренейский) полуостров

Популяция волка на Северо-Западе Иберийского п-ва находится в шатком равновесии. На 2007 г. численность популяции оценивалась в 2500 особей по данным "Large Carnivore Initiative for Europe" (Large Carnivore Initiative for Europe > Large carnivores > Wolf (lcie.org)). Как в Португалии, так и в Испании выдвигаются аргументы о признании волка угрожаемым видом и о проведении мероприятий по его защите (Torres, Fonseca, 2016; Ordiz et al., 2022). При этом наблюдается устойчиво высокое внутрипопуляционное генетическое разнообразие. Так, в исследовании 2006 г., проведенном по 13 микросателлитным маркерам, минимальные значения ожидаемой гетерозиготности составили 0.44 (Ramirez et al., 2006), а в 2018 г. – 0.57 по 46 микросателлитам (0.48 при дроблении популяции на более мелкие кластеры) (Silva et al., 2018).

Внутри иберийской популяции наблюдается довольно интересная популяционная структура – популяция подразделена на четыре обособленных кластера. При этом каких-то явных факторов, которые могли бы ограничить миграцию особей между кластерами или как-то объяснить малые дистанции расселения, не выявлено (Silva et al., 2018). Сто-

ит отметить, что, хотя в начале XXI в. свидетельств гибридизации волка с собакой на Иберийском п-ве не было обнаружено (Ramirez et al., 2006), несколькими годами спустя уже были описаны множественные встречи волко-собачьих гибридов (Godinho et al., 2011). Хотя такие тенденции и могут свидетельствовать об увеличении антропогенного влияния на популяцию, стоит отметить малый размер выборки в работе 2006 г. – 20 диких волков, по сравнению с работой 2011 г. – 208 диких волков, а также расширенный спектр используемых в более поздней работе микросателлитных маркеров.

Италия

Итальянская популяция волка подошла крайне близко к исчезновению – в 1970-х гг. численность составляла всего около 100 особей (Mech, Boitani, 2006). Такое снижение численности вкупе с высокой степенью изолированности популяции привело к значительному снижению генетического разнообразия. Так, уровни внутрипопуляционного разнообразия, определенные по ядерным маркерам, в итальянской популяции ниже на 33–42%, по сравнению с другими европейскими популяциями – работа 2004 г. по 18 микросателлитным маркерам показала для Италии самые низкие среди исследованных восьми популяций уровни наблюдаемой (H_O) и ожидаемой (H_E) гетерозиготности (H_O для Италии 0.44 ± 0.21 при средних значениях 0.56 ± 0.09) (Lucchini et al., 2004); работа 2014 г. по широкому спектру SNP (33958 аутосомных и 651 на X-хромосоме) так же показала для итальянской популяции наименьшие уровни гетерозиготности (H_O для Италии 0.161 ± 0.010, среди других исследованных популяций только у иберийской популяции это значение меньше $0.2 - 0.173 \pm 0.010$) (Pilot et al., 2014b). Исследования митохондриальных маркеров показали в итальянской популяции присутствие двух гаплотипов (WH14 и WH19), причем оба были уникальными, не отмеченными в других регионах (Montana et al., 2017).

В конце XX в. итальянские волки реколонизировали территорию Альп, сформировав новую популяцию (Fabbri et al., 2007). В настоящее время численность альпийской популяции растет, как и внутрипопуляционное генетическое разнообразие. Данный процесс происходит, в том числе, за счет дальних миграций. Так, динамичный генетический мониторинг популяции с использованием анализа контрольного региона митохондриальной ДНК и 16 аутосомных микросателлитных маркеров показал присутствие стай, в которых наблюдаемая гетерозиготность была выше ожидаемой ($H_O = 0.79$; $H_E = 0.56$), а также случаи повышения уровня наблюдаемой гетерозиготности внутри стаи после зарегистрированных миграций (с 0.59 до 0.64) (Marucco et al., 2022).

Исследование гибридизации волков с собаками на территории Италии с использованием 18 микросателлитных маркеров и дополнительного секвенирования контрольного региона мтДНК у выявленных гибридов показал, что 6.5% волков несут гибридные генотипы. Однако авторы отмечают, что результаты сильно варьировались в зависимости от используемых маркеров (Lorenzini et al., 2014). Недавние работы выявили еще более высокие частоты гибридов – до 26% (Caniglia et al., 2020) и даже до 50% в Центральной Италии (Salvatori et al., 2019).

Динаро-Балканы

Балканский п-ов и Динарское нагорье в частности, являются местами обитания для одной из наиболее крупных популяций волка в Европе (Chapron et al., 2014). Динаро-Балканская популяция также демонстрирует одни из наивысших уровней внутрипопуляционного разнообразия, как по митохондриальным – шесть гаплотипов в Болгарии, четыре – в Хорватии, включая один уникальный, гаплотипическое разнообразие для Хорватии 0.711 ± 0.018 (Randi et al., 2000; Gomerčić et al., 2010), так и по ядерным маркерам – при анализе 18 микросателлитных маркеров H_O достигает 0.74, H_E – 0.75 (Šnjegota et al., 2018). Высокие уровни генетического разнообразия вкупе с географическим положением привели к тому, что Динаро-Балканская популяция послужила важным источником мигрантов для популяций Италии (Ražen et al., 2016).

Исследования внутрипопуляционной структуры с использованием микросателлитных маркеров показали присутствие трех генетических кластеров внутри Динаро-Балканской популяции – Словения и север Хорватии; юг Хорватии и Босния и Герцеговина; Сербия. В популяции Словении и севера Хорватии наблюдалось снижение внутрипопуляционного разнообразия, в частности эффективного размера популяции. Такие результаты соотносятся с историческими данными – популяция Словении больше других пострадала от антропогенного пресса в конце XX в. (Šnjegota et al., 2021).

Карпаты

В Карпатах также обитает одна из крупнейших европейских популяций волка, которая является важным источником генетического разнообразия для восстанавливающихся популяций Европы (Gula et al., 2009; Hindrikson et al., 2017). В ряде исследований описано разделение карпатской популяции на северный и южный генетические кластеры, как по мтДНК, так и по аутосомным микросателлитным маркерам (Pilot et al., 2006; Stronen et al., 2013, 2015), однако последние исследования с использованием массивных баз аутосомных SNP (65 000 маркеров) показали, что кластеризация

между северными и южными регионами, хотя и присутствует, недостаточно выражена для достоверного выделения двух генетических кластеров. Это же исследование показало "переходный" характер генотипов волков из Молдавии, находящейся на стыке двух кластеров – генотипы молдавских волков представляют собой смесь генотипов, относящихся к северному и южному кластерам. Оба кластера также показывают схожие уровни генетического разнообразия – $H_O = 0.230$, $H_E = 0.234$, 77.03% полиморфных локусов на юге; $H_O = 0.231$, $H_E = 0.229$, 71.18% полиморфных локусов на севере (Ericson et al., 2020).

Центральная Европа и Прибалтика

Популяции центральноевропейских равнин и балканского региона представляют собой крайне интересную популяционно-генетическую задачу – две популяции, ранее явно представлявшие собой независимые популяционно-географические единицы, вследствие расширения ареалов более не разделены географически. Стоит понимать, что определение популяционных единиц несет не только научную ценность, но и служит глубоко практической цели формирования природоохранных стратегий, где популяции являются основой для выделения единиц природопользования (Conservation units/management units). Используемая в настоящее время система популяций для территории Европы (на которую опирается и этот обзор) была предложена в 2008 г. группой экспертов "Large Carnivore Initiative for Europe" и основывается, в том числе, на характеристике ареалов и непрерывности присутствия волка на территории популяции (Linnell et al., 2008). Авторы сообщения отмечают, что границы популяций необходимо будет пересматривать в будущем по мере расширения ареалов обитания волка и расширения базы доступных данных.

В 2020 г. было выдвинуто предложение объединить центральноевропейскую и балканскую популяции в единую популяционную единицу (Gula et al., 2020). Работа основывается, в первую очередь, на том факте, что популяции связаны миграционными коридорами, а также на схожести природных условий в ареалах популяций. Работа также ссылается на ряд популяционно-генетических исследований, показывающих отсутствие разделения популяций на отдельные кластеры (Pilot et al., 2010; Czarnomska et al., 2013; Stronen et al., 2013). Чуть меньше года спустя в ответ на это предложение выходит ответная статья, поддерживающая сохранение устоявшейся системы популяций (Szewczyk et al., 2021). Авторы указывают на крайне ограниченный размер выборок с центральноевропейских равнин в статьях, на которые ссылаются Гула с соавт. (стоит также отметить, что часть авторов статьи-опровержения также участвовали в написании статей, на которые ссылается Гула с соавт.). Авторы также приводят ряд своих исследований, которые были "опущены" в работе (Gula et al., 2020) и которые демонстрируют существование двух независимых генетических кластеров – центральноевропейского и балтийского – а также существование зоны контакта этих кластеров на территории Польши (Lesniak et al., 2017; Szewczyk et al., 2019). Авторы также отмечают, что при определении популяций и связанных с ними единиц природопользования необходимо учитывать широкий спектр факторов, включая политику природопользования в разных странах и заключают, что популяционные границы, выдвинутые в работе (Linnell et al., 2008), на данный момент все еще являются оптимальными с точки зрения сохранения и регулирования численности волка.

Исследование генетического разнообразия центральноевропейских популяций с использованием 13 микросателлитных маркеров показало относительно высокие уровни ожидаемой (0.592–0.733) и наблюдаемой (0.597–0.738) гетерозиготности в регионе, где меньшие значения соответствуют недавно колонизированным регионам. Авторы также отмечают различия в уровнях генетического разнообразия внутри польской популяции, где на северо-западе наблюдаются более высокие значения гетерозиготности по сравнению с южными регионами (H_O 0.627 против 0.597), что также соотносится с разнообразием митохондриальных гаплотипов (Szewczyk et al., 2019).

Финляндия

Долгое время считалось, что финская популяция составляет единое целое с популяцией Северо-Запада России (Pulliainen, 1980; Mech, Boitani, 2006), однако более поздние работы указывают на обособленность популяций, несмотря на их географическую близость. Так, (Aspi et al., 2009) показали, что генетическая дистанция между финской и российской популяциями лишь ненамного меньше генетической дистанции между популяциями Финляндии и Скандинавского п-ва, описанных в (Seddon et al., 2006), при том, что последние разделены расстоянием в 600 км и соединены относительно узким миграционным коридором. Более поздние исследования, ориентированные на установление исторических трендов, показали, что в Финляндии идет снижение уровня генетического разнообразия волка на фоне сокращения популяции и уменьшения миграционного потока из соседствующих популяций. Так, по 12 микросателлитным маркерам 20% аллельных вариантов уникальны для проб, отобранных до 1960 г., хотя общий уровень гетерозиготности существенно не меняется и варьируется от 0.669 до 0.721 в течение XX в. Количество присутствующих митохондриальных гаплотипов снизилось с 5 до 3 в тече-

ние XX в. (Jansson et al., 2012, 2014). Авторы отмечают, что восстановление миграционных коридоров является приоритетной задачей для сохранения и восстановления генетического разнообразия в финской популяции.

Скандинавия

Популяция волка на Скандинавском п-ве была полностью уничтожена к 1960-м гг., хищник отсутствовал в регионе вплоть до спонтанной реколонизации с территории СССР в 1980-е. В 1983 г. впервые был зафиксирован случай размножения в заново образовавшейся популяции. К 2002 г. численность волков на территории Скандинавии достигла почти 100 особей (Flagstad et al., 2003). В настоящее время популяция составляет приблизительно 450 особей (Smeds et al., 2021).

Детальное изучение и массовое генотипирование особей в популяции позволило восстановить в полном объеме родословную популяции вплоть до 2012 г. (Åkesson et al., 2016). Таким образом, скандинавская популяция волка является крайне наглядным модельным примером для изучения генетических процессов в популяциях малых размеров. Так, на примере скандинавской популяции в очередной раз была продемонстрирована ключевая роль мигрантов в сохранении генетического разнообразия, особенно в малых недавно установившихся популяциях – на 26 микросателлитных маркерах было показано увеличение уровней ожидаемой гетерозиготности от 0.533 до 0.605 за последние 30 лет, а также увеличение количества аллелей в 23 из 26 локусов. При этом уровень генетического разнообразия все еще остается более низким, чем в популяциях Финляндии ($H_E = 0.734$) и России ($H_E = 0.756$) (Åkesson et al., 2016, 2021).

Интересно, что за всю историю популяции было зарегистрировано всего два случая гибридизации волка с собакой (Vilà et al., 2003; Smeds et al., 2021), а полногеномное исследование совсем не нашло свидетельств такой гибридизации (Smeds et al., 2021). Однако, нельзя исключать, что этот отрицательный вердикт следует рассматривать с учетом возможного “загрязнения” баз данных по скандинавским волкам референсными генотипами, которые значатся там “чистыми” волками, а на самом деле несут определенную долю собачьих генов. Стоит также отметить зафиксированные случаи активной охоты скандинавских волков на собак (Kojola et al., 2004).

Турция

Несмотря на широкое распространение волка на территории Турции, генетическая структура популяции на территории страны изучена относительно мало. Турецкие волки в основном включались в масштабные работы, охватывающие крупные фрагменты ареала волка Европы (Randi et al., 2000; Pilot et al., 2010, 2014a).

Целенаправленное изучение генетической структуры популяции волка на территории Турции с анализом D-петли показало присутствие 7 гаплотипов на территории страны, из которых 5 встречаются также в других частях Евразии, что позволяет предположить существование достаточно разнообразной популяции на территории страны, которая, при этом, связана миграционными путями с другими популяциями (Ibiş et al., 2016).

Кавказ

Популяция Кавказского региона находится на границе между Европой и Азией. Исследование митохондриальной ДНК показало сходные уровни генетического разнообразия на Кавказе и в популяциях Восточной Европы (Pilot et al., 2010, 2014a; Moura et al., 2014). Исследование 2014 г. (Pilot et al., 2014a) показало присутствие в регионе 9 гаплотипов (число гаплотипов для Болгарии в этом же исследовании – 11), исследование 2020 г. – 12 (из них 9 уникальных) (Shakarashvili et al., 2020). Анализ популяционной структуры выявил присутствие 2–3-х генетических кластеров в зависимости от используемых маркеров (микросателлиты или мтДНК). Исследования также показали присутствие генетического обмена как с европейскими популяциями, так и с популяциями Азии, в том числе Ближнего Востока (Pilot et al., 2014a; Shakarashvili et al., 2020). Для региона также описан высокий уровень гибридизации с собаками (Pilot et al., 2014a).

Аравийский полуостров

Популяция волка на территории Саудовской Аравии изучена относительно слабо. Долгое время данные о волках этого региона ограничивались четырьмя особями неизвестного происхождения (Ellegren, 1996; Sharma et al., 2004). В 2014 г. было опубликовано исследование, включающее в себя 104 особи, ориентированное преимущественно на определение подвидовой структуры популяции с использованием секвенирования контрольного региона мтДНК и гена цитохрома *b*, которое, однако, показало отсутствие четких генетических кластеров на территории страны. Исследование показало присутствие 20 гаплотипов по гену цитохрома, 13 – для контрольного региона с гаплотипическим разнообразием 0.887 и 0.961 соответственно (Bray et al., 2014).

Иран

Генетические исследования популяции волка в Иране показали относительно высокий уровень генетического разнообразия – уровни наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, определен-

ные по 15 микросателлитным маркерам варьировались от 0.72 до 0.92 в разных частях страны (Khosravi et al., 2013). При этом также наблюдается низкий уровень гибридизации с собаками, несмотря на благоприятные для этого условия, включая большое количество диких собак (Khosravi et al., 2013; Asadi-Aghbolaghi et al., 2014)

Гималаи

Особый интерес представляет гималайский волк, обладающий уникальными адаптациями для жизни в высокогорье (Werhahn et al., 2017). Считается, что современные гималайские волки представляют собой самостоятельную линию, отделившуюся от остальных волков во время расселения после последнего максимума оледенения (Loog et al., 2020). Современные гималайские волки выделяются в отдельную линию по комплексу маркеров, как митохондриальных, так и ядерных, при этом наблюдается регион гибридизации гималайских волков с волками окружающих популяций (Aggarwal et al., 2007; Ersmark et al., 2016; Werhahn et al., 2017, 2018, 2020).

При этом в гималайской популяции наблюдается относительно небольшой уровень генетического разнообразия. Так, H_E, оцененная по 17 аутосомным микросателлитам для гималайской популяции – 0.573, для иберийской популяции – 0.611 (Werhahn et al., 2018).

Индия

Волки п-ва Индостан также резко отличаются от волков других регионов как морфологическими признаками, так и генетически (Sharma et al., 2004; Aggarwal et al., 2007). Последние геномные исследования показали, что линия индийских волков является одной из наиболее рано дивергировавших линий волков с датами отделения ~110 тыс. л.н. В настоящее время, несмотря на имевший место в прошлом спорадический обмен мигрантами с африканскими и западно-азиатскими линиями канид, индийская линия имеет крайне низкие уровни генетического разнообразия (нуклеотидное разнообразие 0.00104 ± 0.00098, 33% генома в гомозиготном состоянии – показатели, лишь немного превышающие таковые для гималайских волков), что, вкупе с низкой численностью, делает ее одной из наиболее угрожаемых (Wang et al., 2022).

Китай

Популяции волка на территории Китая также представляют интерес с точки зрения филогении. Так, геномное исследование волков южного Китая показало, что они представляют собой самостоятельную линию, сестринскую к тибетским волкам (которые также образуют самостоятельную линию (Werhahn et al., 2017). При этом исследователи обнаружили, что один из исследованных образцов несет в себе интрогрессированые варианты от некой линии канид, более удаленной от волка, чем красный волк (*Cuon alpinus*) (Wang et al., 2019).

Россия

На территории России, по данным ФГБУ “Федеральный центр развития охотничьего хозяйства”, обитает почти 65 тыс. волков. Несмотря на довольно активное истребление волка в XX в. на территории СССР, численность его в целом оставалась на довольно высоком уровне, снижаясь лишь в отдельных районах (Волк. Происхождение..., 1985).

Долгое время популяции на территории России были охвачены генетическими исследованиями лишь фрагментарно – отдельные небольшие выборки, преимущественно с запада европейской части страны, включались в исследования, фокусирующиеся на популяциях стран Европы (Aspi et al., 2009; Sastre et al., 2011; Fan et al., 2016). В последнее десятилетие активизировалось изучение российских популяций силами отечественных ученых с использованием микросателлитных маркеров – эти исследования охватили ранее не изученные популяции Алтая и Сибири в целом (Воробьевская, Балдина, 2011; Бондарев и др., 2013; Талала и др., 2020). Также более детально, на ограниченной территории, но с привлечением сборов разных годов были изучены популяции волка центра европейской части России (Korablev et al., 2020), которые показали, что существует слабый темпоральный тренд к увеличению генетического разнообразия волка в центральной части Европейской России и невыраженность падения изменчивости после снижения численности популяции; кроме того, это исследование показало отсутствие выраженной пространственной генетической структуры на исследованной части ареала.

Проведенные исследования показывают для российского волка относительно высокие уровни генетического разнообразия, особенно в сравнении с малочисленными популяциями Европы – показатели ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности варьируются в рамках 0.61–0.91 по разным микросателлитным локусам. Такие данные позволяют говорить о российской популяции как об источнике генетического разнообразия для восстанавливающихся европейских популяций. Примером такого взаимодействия может служить реколонизация шведской популяции из СССР (Flagstad et al., 2003).

Стоит отметить, что на территории России не происходит настолько четкого разделения на популяции, как в Европе или Америке – выделяющиеся генетические кластеры перемешиваются между собой в гораздо большей степени (Талала и др.,

2020). Меньшая урбанизация территорий, особенно в Сибири, обеспечивает, во многих местах, почти беспрепятственное расселение животных. Таким образом, российские популяции, и сибирские в особенности, могут служить “полигоном” для изучения естественной популяционной структуры, минимально затронутой антропогенным влиянием и рассматриваться в качестве донорских как для естественного расселения, так и, при необходимости, для реинтродукции волка с нативной генетической структурой популяций.

На территории европейской части России наблюдается невысокая частота гибридизации волков с собаками, даже в относительно урбанизированных регионах Центральной России какие-либо следы гибридизации несут только ~3% животных (Korablev et al., 2020). Остальные регионы практически не изучены в этом отношении.

Новый Свет

История волков Нового Света, в некотором смысле, схожа с волками Европы – массовое истребление, дальнейшее восстановление и, как следствие, крайне фрагментированный ареал, особенно в южной его части, и споры относительно природоохранного статуса (Carroll et al., 2020). При этом реинтродуцированные популяции волка сохраняют относительно высокие уровни генетического разнообразия (vonHoldt et al., 2008; Ausband, 2022).

Популяционная структура волков Нового Света хорошо изучена с помощью геномных исследований. В отдельные линии выделяются восточный волк и волки Великих Озер, представляющие собой две популяции *Canis lycaon*/*C. l. lycaon*. Для них была показана интрогрессия генома койота, *C. latrans*, которая объясняет их кластеризацию отдельно от остальных волков Северной Америки.

В пределах популяций волка Северной Америки выделяются девять генетических кластеров: Мексиканский, Тихоокеанский, Йеллоустонский, Центральный, Аляскинский, Атлантический и три арктических кластера: Западно-Арктический (побережье и о-ва Виктории), Восточно-Арктический (о-в Баффинова Земля) и Полярный (о-ва Элсмир и Гренландия) (Sinding et al., 2018).

Стоит отметить, что мексиканская популяция (часто выделяемая в отдельный подвид *C. l. baileyi* Nelson & Goldman, 1929) в данный момент страдает от сокращения численности и связанной с этим потери генетического разнообразия – полногеномные исследования показывают увеличение уровня инбридинга вплоть до $F = 0.356$, в то время как для остальных популяций Северной Америки характерны значения $F = 0.005–0.03$ (Taron et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данный обзор позволяет заключить, что популяционная структура волка со времен формирования современной линии *Canis lupus* в позднем плейстоцене подвергается воздействию разнонаправленных факторов. С одной стороны, активная миграция и общие для всех популяций этого эврибионтного вида процессы естественного отбора способствуют интеграции видового генофонда. С другой стороны, фрагментация ареала и снижение в таких изолированных и часто маргинальных локальных популяциях эффективной численности вызывает усиление эффектов генетического дрейфа, а именно обеднение генофонда вследствие прохождения через “бутылочное горлышко” и изменение генетической структуры из-за случайного смещения аллельных, генотипических и гаплотипических частот при реколонизации – “эффект основателя”. Влияние человека заключается в прямом истреблении волков на тех территориях, где хищник имеет слишком высокую, по мнению человека, численность и вредит сельскому и охотничьему хозяйству, и снижение процента площади, где волк мог бы обитать за счет отведения агропромышленных, индустриальных и урбанизированных земель. Антропогенный пресс, таким образом, является ведущим фактором, который может приводить к генетическому обеднению, что и наблюдается в ряде регионов.

Из других последствий антропогенного воздействия на популяции волка можно отметить также изменение векторов естественного отбора в сторону выживания более толерантных к человеку особей (специализация на добывании сельскохозяйственных животных и собак как пищи, меньшая “застенчивость” и готовность к синантропному образу жизни), а также гибридизацию волка с домашними собаками с интрогрессией аллелей собаки в генофонд волка.

Сравнительные генетические исследования на ареале в ряде случаев подтверждают обоснованность выделения подвидов (и даже новых видов) у волка, однако в отношении изученных выборок “ядра” палеарктической макропопуляции на данном этапе исследований можно заключить, что она слабо дифференцирована по молекулярным маркерам без четких границ между зонами распространения митохондриальных гаплотипов и гаплогрупп, а также комплексов микросателлитных аллелей. Что касается исследований с применением полногеномных данных или большого числа SNP, то они уже проведены для отдельных регионов, но пока практически не затрагивают наиболее обширную часть ареала палеарктического волка – Россию и страны СНГ, на которой из-за огромной слабо изученной территории актуальны до сих пор и исследования с использованием маркеров предыдущего поколения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН № 0112-2019-0001 и проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 18-04-01300.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование представляет собой обзор и выполнено без взятия биологического материала у животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарев А.Я., Воробьевская Е.А., Политов Д.В. О генетической дифферентации волка Сибири // Вестн. гос. аграр. ун-та. 2013. Т. 9. С. 49–56.

Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология / Ред. Д.И. Бибиков. М.: Наука, 1985. 608 с.

Воробьевская Е.А., Балдина С.Н. Исследование молекулярной филогеографии волка (*Canis lupus* L.) Алтая методом микросателлитных маркеров // Вестн. Моск. ун-та. Серия 16. Биология. 2011. № 2. С. 10–12.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. Млекопитающие Советского Союза. Москва: Высш. школа, 1967. 1010 с.

Суворов А.П., Кириенко Н.Н. К вопросу о внутривидовом полиморфизме волка (*Canis lupus*), обитающего на территории России // Вестн. КрасГАУ. 2008. № 3. С. 205–210.

Талала М.С., Бондарев А.Я., Захаров Е.С., Политов Д.В. Генетическая дифференциация популяций волка *Canis lupus* L. Сибири по микросателлитным локусам // Генетика. 2020. Т. 56. № 1. С. 67–77.

Aggarwal R.K., Kivisild T., Ramadevi J., Singh L. Mitochondrial DNA coding region sequences support the phylogenetic distinction of two Indian wolf species // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2007. V. 45. № 2. P. 163–172.

Åkesson M., Flagstad Ø., Aspi J. et al. Genetic signature of immigrants and their effect on genetic diversity in the recently established Scandinavian wolf population // Conserv. Genet. 2022. V. 23. P. 359–373.

Åkesson M., Liberg O., Sand H. et al. Genetic rescue in a severely inbred wolf population // Mol. Ecol. 2016. V. 25. № 19. P. 4745–4756.

Andersone Ž., Lucchini V., Ozoliņš J. Hybridisation between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers // Mamm. Biol. 2002. V. 67. № 2. P. 79–90.

Asadi-Aghbolaghi M., Rezaei H., Scandura M., Kaboli M. Low gene flow between Iranian grey wolves (*Canis lupus*) and dogs documented using uniparental genetic markers // Zool. Middle East. 2014. V. 60. https://doi.org/10.1080/09397140.2014.914708

Aspi J., Roininen E., Kiiskilä J. et al. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland // Conserv. Genet. 2009. V. 10. № 4. P. 815–826.

Aspi J., Roininen E., Ruokonen M. et al. Genetic diversity, population structure, effective population size and demographic history of the Finnish wolf population // Mol. Ecol. 2006. V. 15. № 6. P. 1561–1576.

Ausband D.E. Genetic diversity and mate selection in a reintroduced population of gray wolves // Sci. Rep. 2022. V. 12. № 1. P. 535.

Beeland T. Tracing the origins of red wolves // The secret world of red wolves: the fight to save North America's other wolf. Chapel Hill: Univ. of North Carolina Press, 2013. P. 105–123.

Boitani L. Ecological and cultural diversities in the evolution of wolf-human relationships / Ecology and conservation of wolves in a changing world. Edmonton, Alberta., Canada: Canadian Circumpolar Institute, Univ. of Alberta, 1995. P. 3–11.

Bray T.C., Mohammed O.B., Butynski T.M. et al. Genetic variation and subspecific status of the grey wolf (*Canis lupus*) in Saudi Arabia // Mamm. Biol. 2014. V. 79. № 6. P. 409–413.

Caniglia R., Galaverni M., Velli E. et al. A standardized approach to empirically define reliable assignment thresholds and appropriate management categories in deeply introgressed populations // Sci. Rep. 2020. V. 10. Art. 2862.

Carroll C., Rohlf D.J., vonHoldt B.M. et al. Wolf delisting challenges demonstrate need for an improved framework for conserving intraspecific variation under the Endangered Species Act // BioScience. 2020. V. 71. № 1. P. 73–84.

Chapron G., Kaczensky P., Linnell J.D. et al. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes // Science. 2014. V. 346. № 6216. P. 1517–1519.

Ciucci P., Reggioni W., Maiorano L., Boitani L. Long-distance dispersal of a rescued wolf from the Northern Apennines to the Western Alps // J. Wildl. Manag. 2009. V. 73. № 8. P. 1300–1306.

Corbet G.B. The mammals of the Palearctic region. A taxonomic review // J. Mammal. 1979. V. 60. № 3. P. 656–657.

Czarnomska S.D., Jędrzejewska B., Borowik T. et al. Concordant mitochondrial and microsatellite DNA structuring between Polish lowland and Carpathian Mountain wolves // Conserv. Genet. 2013. V. 14. № 3. P. 573–588.

Deinet S., Ieronymidou C., McRae L. et al. Wildlife comeback in Europe: the recovery of selected mammal and bird species / Final report to Rewilding Europe by ZSL, BirdLife International and the European Bird Census Council. London, UK: ZSL, 2013. 312 p.

Ellegren H. The genetical history of an isolated population of the endangered grey wolf *Canis lupus*: a study of nuclear and mitochondrial polymorphisms // Phil. Trans. Royal Soc. B Biol. Sci. 1996. V. 351. № 1348. P. 1661–1669.

Ellegren H. Inbreeding and relatedness in Scandinavian grey wolves *Canis lupus* // Hereditas. 1999. V. 130. № 3. P. 239–244.

Ericson H.S., Fedorca A., Toderas I. et al. Genome-wide profiles indicate wolf population connectivity within the eastern Carpathian Mountains // Genetica. 2020. V. 148. № 1. P. 33–39.

Ersmark E., Klütsch C.F.C., Chan Y.L. et al. From the past to the present: wolf phylogeography and demographic history based on the mitochondrial control region // Front. Ecol. Evol. 2016. V. 4. Art. 134. https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00134

Fabbri E., Caniglia R., Kusak J. et al. Genetic structure of expanding wolf (*Canis lupus*) populations in Italy and Croatia, and the early steps of the recolonization of the Eastern Alps // Mamm. Biol. 2014. V. 79. № 2. P. 138–148.

Fabbri E., Miquel C., Lucchini V. et al. From the Apennines to the Alps: colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population // Mol. Ecol. 2007. V. 16. № 8. P. 1661–1671.

Fan Z., Silva P., Gronau I. et al. Worldwide patterns of genomic variation and admixture in gray wolves // Gen. Res. 2016. V. 26. № 2. P. 163–173.

Flagstad Ø., Walker C.W., Vilà C. et al. Two centuries of the Scandinavian wolf population: patterns of genetic variability and migration during an era of dramatic decline // Mol. Ecol. 2003. V. 12. № 4. P. 869–880.

Godinho R., Llaneza L., Blanco J.C. et al. Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula // Mol. Ecol. 2011. V. 20. № 24. P. 5154–5166.

Gomerčić T., Sindičić M., Galov A. et al. High genetic variability of the grey wolf (*Canis lupus* L.) population from Croatia as revealed by mitochondrial DNA control region sequences // Zool. Studies. 2010. V. 49. № 6. P. 816–823.

Gula R., Bojarska K., Theuerkauf J. et al. Re-evaluation of the wolf population management units in central Europe // Wildl. Biol. 2020. V. 2020. № 2. https://doi.org/10.2981/wlb.00505

Gula R., Hausknecht R., Kuehn R. Evidence of wolf dispersal in anthropogenic habitats of the Polish Carpathian Mountains // Biodiv. Conserv. 2009. V. 18. № 8. P. 2173–2184.

Hindrikson M., Remm J., Pilot M. et al. Wolf population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management // Biol. Rev. 2017. V. 92. № 3. P. 1601–1629.

Ibiş O., Aksöyek E., Özcan S. et al. Genetic analysis of the Turkish gray wolf (*Canis lupus*) based on partial mitochondrial DNA sequences // Vertebr. Zool. 2016. V. 66. № 3. P. 427–435.

Jansson E., Harmoinen J., Ruokonen M., Aspi J. Living on the edge: reconstructing the genetic history of the Finnish wolf population // BMC Evol. Biol. 2014. V. 14. № 1. P. 1–21.

Jansson E., Ruokonen M., Kojola I., Aspi J. Rise and fall of a wolf population: genetic diversity and structure during recovery, rapid expansion and drastic decline // Mol. Ecol. 2012. V. 21. № 21. P. 5178–5193.

Jędrzejewski W., Branicki W., Veit C. et al. Genetic diversity and relatedness within packs in an intensely hunted population of wolves *Canis lupus* // Acta Theriol. 2005. V. 50. № 1. P. 3–22.

Khosravi R., Rezaei H.R., Kaboli M. Detecting hybridization between Iranian wild wolf (*Canis lupus pallipes*) and free-ranging domestic dog (*Canis familiaris*) by analysis of microsatellite markers // Zool. Sci. 2013. V. 30. № 1. P. 27–34.

Kojola I., Ronkainen S., Hakala A. et al. Interactions between wolves *Canis lupus* and dogs *C. familiaris* in Finland // Wildl. Biol. 2004. V. 10. № 2. P. 101–105.

Korablev M.P., Korablev N.P., Korablev P.N. Genetic diversity and population structure of the grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) and evidence of wolf × dog hybridisation in the centre of European Russia // Mamm. Biol. 2020. V. 101. № 1. P. 91–104.

Lesniak I., Heckmann I., Heitlinger E. et al. Population expansion and individual age affect endoparasite richness and diversity in a recolonising large carnivore population // Sci. Rep. 2017. V. 7. Art. 28128348.

Liberg O., Andrén H., Pedersen H.C. et al. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population // Biol. Lett. 2005. V. 1. № 1. P. 17–20.

Linnell J., Salvatory V., Boitani L. Guidelines for population level management plans for large carnivores. A large carnivore initiative for Europe report prepared for the European Commission (contract 070501/2005/424162/MAR/B2), 2008. 85 p.

Loog L., Thalmann O., Sinding M.H.S. et al. Ancient DNA suggests modern wolves trace their origin to a Late Pleistocene expansion from Beringia // Mol. Ecol. 2020. V. 29. № 9. P. 1596–1610.

Lorenzini R., Fanelli R., Grifoni G. et al. Wolf–dog crossbreeding: "smelling" a hybrid may not be easy // Mamm. Biol. 2014. V. 79. № 2. P. 149–156.

Lucchini V., Galov A., Randi E. Evidence of genetic distinction and long-term population decline in wolves (*Canis lupus*) in the Italian Apennines // Mol. Ecol. 2004. V. 13. № 3. P. 523–536.

Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome // Trends Ecol. Evol. 2005. V. 20. № 5. P. 229–237.

Mallinson J. The shadow of extinction: Europe's threatened wild mammals. London: Macmillan, 1978. 224 p.

Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference (3rd ed.) / Eds D. Wilson, D.A. Reeder. Baltimore, MD: Johns Hopkins Univ. Press, 2005. 2142 p.

Marucco F., Pilgrim K.L., Avanzinelli E. et al. Wolf dispersal patterns in the Italian Alps and implications for wildlife diseases spreading // Animals. 2022. V. 12. № 10. P. 1260.

Mech L.D. Canis lupus // Mammalian Species. 1974. V. 8235. № 37. P. 1.

Mech L.D., Boitani L. Wolves: behavior, ecology, and conservation. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2006. 472 p.

Montana L., Caniglia R., Galaverni M. et al. Combining phylogenetic and demographic inferences to assess the origin of the genetic diversity in an isolated wolf population // PLoS One. 2017. V. 12. № 5. P. 1–19.

Moura A.E., Tsingarska E., Dąbrowski M.J. et al. Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves // Conserv. Genet. 2014. V. 15. № 2. P. 405–417.

Nowak R.M. Another look at wolf taxonomy / Eds L.N. Carbin, S.H. Fritts, D.R. Seip., Canada, Edmonton, Alberta: Canadian Circumpolar Institute, Univ. of Alberta, 1995. P. 375–397.

Nowak R.M., Federoff N.E. The systematic status of the Italian wolf *Canis lupus* // Acta Theriol. 2002. V. 47. № 3. P. 333–338.

Ordiz A., Canestrari D., Echegaray J. Wolf conservation and management in Spain, an open debate // Front. Environ. Sci. 2022. V. 10. https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.781169

Peltola T., Heikkilä J. Outlaws or protected? DNA, hybrids, and biopolitics in a Finnish wolf-poaching case // Soc. Animal. 2018. V. 26. № 2. P. 197–216.

Pilot M., Branicki W.W., Jędrzejewski W. et al. Phylogeographic history of grey wolves in Europe // BMC Evol. Biol. 2010. V. 10. № 1. P. 104.

Pilot M., Ḍabrowski M.J., Hayrapetyan V. et al. Genetic variability of the grey wolf *Canis lupus* in the Caucasus in comparison with Europe and the Middle East: distinct or intermediary population? // PLoS One. 2014a. V. 9. № 4. P. e93828.

Pilot M., Greco C., vonHoldt B.M. et al. Genome-wide signatures of population bottlenecks and diversifying selection in European wolves // Heredity. 2014b. V. 112. № 4. P. 428–442.

Pilot M., Greco C., vonHoldt B.M. et al. Wide-spread, long-term admixture between grey wolves and domestic dogs across Eurasia and its implications for the conservation status of hybrids // Evol. Appl. 2018. V. 11. P. 662–680.

Pilot M., Jedrzejewski W., Branicki W. et al. Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves // Mol. Ecol. 2006. V. 15. № 14. P. 4533–4553.

Pires A.E., Amorim I.R., Borges C. et al. New insights into the genetic composition and phylogenetic relationship of wolves and dogs in the Iberian Peninsula // Ecol. Evol. 2017. V. 7. № 12. P. 4404–4418.

Pocock R.I. The races of *Canis lupus* // Proc. Zool. Soc. London. 1935. V. 105. № 3. P. 647–686.

Pulliainen E. The status, structure and behaviour of populations of the wolf (*Canis l. lupus* L.) along the Fenno-Soviet border // Ann. Zool. Fennici. 1980. V. 17. № 2. P. 107–112.

Ramirez O., Altet L., Enseñat C. et al. Genetic assessment of the Iberian wolf *Canis lupus signatus* captive breeding program // Conserv. Genet. 2006. V. 7. № 6. P. 861–878.

Randi E., Lucchini V. Detecting rare introgression of domestic dog genes into wild wolf (*Canis lupus*) populations by Bayesian admixture analyses of microsatellite variation // Conserv. Genet. 2002. V. 3. № 1. P. 31–45.

Randi E., Lucchini V., Christensen M.F. et al. Mitochondrial DNA variability in Italian and east European wolves: detecting the consequences of small population size and hybridization // Conserv. Biol. 2000. V. 14. № 2. P. 464–473.

Ražen N., Brugnoli A., Castagna C. et al. Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (*Canis lupus*) populations // Eur. J. Wildl. Res. 2016. V. 62. № 1. P. 137–142.

Reinhardt I., Kluth G., Nowak S., Mysłajek R.W. A review of wolf management in Poland and Germany with recommendations for future transboundary collaboration. Bonn: Bundesamt für Naturschutz (BfN) Federal Agency for Nature Conservation, 2013. 115 p.

Salvatori V., Godinho R., Braschi C. et al. High levels of recent wolf × dog introgressive hybridization in agricultural landscapes of central Italy // Eur. J. Wildl. Res. 2019. V. 65. Art. 73.

Sastre N., Vilà C., Salinas M. et al. Signatures of demographic bottlenecks in European wolf populations // Conserv. Genet. 2011. V. 12. № 3. P. 701–712.

Seddon J.M., Sundqvist A.K., Björnerfeldt S., Ellegren H. Genetic identification of immigrants to the Scandinavian wolf population // Conserv. Genet. 2006. V. 7. № 2. P. 225–230.

Shakarashvili M., Kopaliani N., Gurielidze Z. et al. Population genetic structure and dispersal patterns of grey wolfs (*Canis lupus*) and golden jackals (*Canis aureus*) in Georgia, the Caucasus // J. Zool. 2020. V. 312. № 4. P. 227–238.

Sharma D.K., Maldonado J.E., Jhala Y.V., Fleischer R.C. Ancient wolf lineages in India // Proc. Royal Soc. B Biol. Sci. 2004. V. 271. № 3. P. 2–5.

Silva P., López-Bao J.V., Llaneza L. et al. Cryptic population structure reveals low dispersal in Iberian wolves // Sci. Rep. 2018. V. 8. № 1. Art. 14108.

Sinding M.H.S., Gopalakrishan S., Vieira F.G. et al. Population genomics of grey wolves and wolf-like canids in North America // PLoS Genet. 2018. V. 14. № 11. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007745

Smeds L., Aspi J., Berglund J. et al. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations // Evol. Appl. 2021. V. 14. № 3. P. 721–734.

Šnjegota D., Stefanović M., Veličković N. et al. Genetic characterization of grey wolves (*Canis lupus* L. 1758) from Bosnia and Herzegovina: implications for conservation // Conserv. Genet. 2018. V. 19. № 3. P. 755–760.

Šnjegota D., Stronen A., Boljte B. et al. Population genetic structure of wolves in the northwestern Dinaric-Balkan region // Ecol. Evol. 2021. P. 18492–18504.

Sotnikova M., Rook L. Dispersal of the Canini (Mammalia, Canidae: Caninae) across Eurasia during the Late Miocene to Early Pleistocene // Quat. Internat. 2010. V. 212. № 2. P. 86–97.

Stronen A.V., Jedrzejewska B., Pertoldi C. et al. North-south differentiation and a region of high diversity in European wolves (*Canis lupus*) // PLoS One. 2013. V. 8. № 10. P. e76454. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076454

Stronen A.V., Jedrzejewska B., Pertoldi C. et al. Genome-wide analyses suggest parallel selection for universal traits may eclipse local environmental selection in a highly mobile carnivore // Ecol. Evol. 2015. V. 5. № 19. P. 4410–4425.

Szewczyk M., Nowak C., Hulva P. et al. Genetic support for the current discrete conservation unit of the Central European wolf population // Wildl. Biol. 2021. V. 2021. № 2. https://doi.org/10.2981/wlb.00809

Szewczyk M., Nowak S., Niedźwiecka N. et al. Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe // Sci. Rep. 2019. V. 9. № 1. Art. 19003. https://doi.org/10.1038/s41598-019-55273-w

Taron U.H., Salado I., Escobar-Rodríguez M. et al. A sliver of the past: the decimation of the genetic diversity of the Mexican wolf // Mol. Ecol. 2021. V. 30. № 23. P. 6340–6354.

Torres R.T., Fonseca C. Perspectives on the Iberian wolf in Portugal: population trends and conservation threats // Biodiv. Conservation. 2016. V. 25. № 3. P. 411–425.

Vilà C., Walker C., Sundqvist A.K. et al. Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf–dog hybrids // Heredity. 2003. V. 90. № 1. P. 17–24.

vonHoldt B.M., Stahler D.R., Bangs E.E. et al. A novel assessment of population structure and gene flow in grey wolf populations of the Northern Rocky Mountains of the United States // Mol. Ecol. 2010. V. 19. № 20. P. 4412–4427.

vonHoldt B.M., Stahler D.R., Smith D.W. et al. The genealogy and genetic viability of reintroduced Yellowstone grey wolves // Mol. Ecol. 2008. V. 17. № 1. P. 252–274.

Wang G.D., Zhang M., Wang X. et al. Genomic approaches reveal an endemic subpopulation of gray wolves in Southern China // iScience. 2019. V. 20. P. 110–118.

Wang M.S., Thakur M., Jhala Y. et al. Genome sequencing of a gray wolf from Peninsular India provides new insights into the evolution and hybridization of gray wolves // Gen. Biol. Evol. 2022. V. 14. № 2. P. evac012.

Wayne R.K., Brown D.M. Hybridization and conservation of carnivores // Carnivore Conservation / Eds J. Gittleman, S.M. Funk, D.W. Macdonald, R.K. Wayne. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 2001. P. 145–162.

Wayne R.K., Lehman N., Allard M.W., Honeycutt R.L. Mitochondrial DNA variability of the gray wolf: genetic consequences of population decline and habitat fragmentation // Conserv. Biol. 1992. V. 6. № 4. P. 559–569.

Werhahn G., Liu Y., Meng Y. et al. Himalayan wolf distribution and admixture based on multiple genetic markers // J. Biogeogr. 2020. V. 47. № 6. P. 1272–1285.

Werhahn G., Senn H., Ghazali M. et al. The unique genetic adaptation of the Himalayan wolf to high-altitudes and consequences for conservation // Glob. Ecol. Conserv. 2018. V. 16. Art. e00455.

Werhahn G., Senn H., Kaden J. et al. Phylogenetic evidence for the ancient Himalayan wolf: towards a clarification of its taxonomic status based on genetic sampling from Western Nepal // Royal Soc. Open Sci. 2017. V. 4. № 6. Art. 170186.

Intraspecific Genetic Structure of the Gray Wolf, *Canis lupus*, Linnaeus, 1758 – Current State of Knowledge

P. A. Kazimirov[a] and D. V. Politov[a, *]

[a] *Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: dmitri_p@inbox.ru*

The review covers population genetics studies of the gray wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) employing molecular approaches. Intraspecific systematics, the current state of intrapopulation genetic diversity and differentiation in various parts of the range are reviewed with special attention to populations of the Palearctic as well as to main underlying factors including anthropogenic pressure. The review also concerns the issues of wolf–dog hybridization.

Keywords: wolf, population genetics, intra-population diversity, among-population differentiation, subspecies, migrations, wolf–dog hybridization

EDN: HHGUHV
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 463–476

УДК 575.174:575.113

ВНУТРИПОРОДНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ АБОРИГЕННОЙ КОСТРОМСКОЙ ПОРОДЫ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА НА ОСНОВЕ SNP-МАРКЕРОВ МЯСНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

© 2022 г. И. В. Лазебная[1], *, А. В. Перчун[2], О. Е. Лазебный[3]

[1]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия*
[2]*Федеральный центр охраны здоровья животных, Владимир, Россия*
[3]*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук, Москва, Россия*
**e-mail: Lazebnaya@mail.ru*

Поступила в редакцию 13.07.2022 г.
После доработки 23.07.2022 г.
Принята к публикации 24.07.2022 г.

Впервые проведено исследование внутрипородной изменчивости четырех однонуклеотидных полиморфизмов генов *RORC*, *GHR*, *Lep* и *LepR*, ассоциированных с мясной продуктивностью, в пяти выборках костромской породы молочно-мясного направления селекции, а также проведено сравнение с известными данными для двух родственных друг другу мясных пород, абердин-ангусской и русской комолой. Одни и те же аллели локусов исследованных генов являлись превалирующими по частоте, как во всех выборках костромской породы, так и у привлеченных для совместного анализа двух дополнительных пород. Распределение частот генотипов во всех выборках костромской породы не отклонялось от распределения по Харди–Вайнбергу. По комплексу изученных маркеров выявлена дифференциация выборок костромской породы друг от друга и от абердин-ангусской и русской комолой пород методом многомерного шкалирования на основе попарных значений F_{ST} и с помощью *G*-теста. Анализ выборок костромской породы с двумя другими породами методом байесовской кластеризации выявил четыре латентные генетические структуры. У костромской породы встречались все типы кластеров, у абердин-ангусской и русской комолой – лишь некоторые. Установлен различный вклад исследованных локусов во внутри- и межпородную дифференциацию. Так, на внутрипородном уровне проявили себя гены *Lep* и *LepR*, на межпородном – дополнительно ген *RORC*. При этом наибольшей изменчивостью характеризовался локус гена *GHR*. В целом, по локусам исследованных генов внутрипородная изменчивость костромской породы являлась сопоставимой с межпородной. Полученные результаты обсуждаются в связи с вовлеченностью данных локусов в популяционные процессы у исследованных пород крупного рогатого скота и являются обоснованием необходимости более детального исследования внутрипородной изменчивости по SNP-маркерам, ассоциированным с селекционно-ценными признаками у всего спектра пород, независимо от их продуктивной направленности.

Ключевые слова: крупный рогатый скот, костромская порода, гены *GHR*, *Lep*, *LepR* и *RORC*, внутрипородная изменчивость

DOI: 10.31857/S0042132422050088

ВВЕДЕНИЕ

Костромская порода крупного рогатого скота (КРС) является одной из лучших российских пород молочно-мясного направления селекции. Созданная на основе местного скота Костромской обл. мисковской и бабаевской групп с последующим прилитием крови швицкой и альгаузской пород, была зарегистрирована в качестве породы в 1944 г. (Дунин, Матрос, 2014). Костромскую породу разводят в Костромской, Владимирской, Ивановской областях и в Республике Марий-Эл. Порода характеризуется высокими показателями молочной и мясной продуктивности. Ее молоко сбалансировано по содержанию жира и белка, на 100 г жира приходится около 85–90 г белка. Кроме того, молоко пригодно для изготовления качественных сыров, на что указывают и данные по преобладанию *B*-аллеля (62%) гена каппа-казеина (Перчун и др., 2012), ассоциированного с более высоким содержанием белка в молоке и выходом сыра, а также с высокой скоростью формирования белковой мицеллы и ее качеством, лучшей температурной устойчивостью (Калашникова, Труфанов, 2006; Сибагатуллин и др., 2010; Сулимова и др., 2014; Bonfatti et al., 2011).

Стоит отметить и продуктивное долголетие коров этой породы. Известны случаи хозяйственного

использования их до 20-летнего возраста. Порода отличается значительной резистентностью к ряду инфекционных заболеваний: бруцеллезу, туберкулезу и лейкозу и характеризуется быстрым ростом: среднесуточные приросты на откорме составляют до 1.5 кг при конечном убойном выходе – 55–65% (Дунин, Матрос, 2014). Как показало исследование аллелей гена главного комплекса гистосовместимости *BOLA-DRB*3, выявлена высокая суммарная частота аллелей устойчивости при низкой частоте аллелей восприимчивости к вирусу лейкоза КРС, 23.2 и 8.4% соответственно (Lazebnaya et al., 2020). У костромской породы установлено распределение частот аллелей генов *GH* и *PRL* (Лазебная и др., 2011), которые у отдельных пород ассоциированы с признаками молочной продуктивности (Лазебная и др., 2012). К концу прошлого столетия наметилась тенденция снижения породного разнообразия КРС (Алтухов и др., 2004) и численности сохранившегося аборигенного скота. В частности, поголовье костромской породы в 1974 г. составляло 865.6 тыс. коров (Сидоренко, Баранова, 2004), а к 2018 г. насчитывало только 9317 животных (Баранов и др., 2019). В то же время на фоне значительного сокращения поголовья костромской породы, с учетом ее уникальности особое значение приобрели исследования по анализу внутрипородной генетической изменчивости локусов генов, ассоциированных с молочной продуктивностью и иммунитетом (Лазебная и др., 2011; Перчун и др., 2012; Сулимова и др., 2014; Lazebnaya et al., 2020). Однако маркеры мясной продуктивности, такие как локусы генов орфанного рецептора С, связанного с рецептором ретиноевой кислоты (*RORC*, хромосома 3) и рецептора гормона роста (*GHR*, хромосома 20), а также локусы генов лептина (*Lep*, хромосома 4) и его рецептора (*LepR*, хромосома 3) до последнего времени практически не исследовали.

Ген орфанного рецептора С, связанного с рецептором ретиноевой кислоты (*RORC*), принадлежит к суперсемейству генов рецепторов стероидных и тиреоидных гормонов. Продукт гена *RORC* – белок RORγ является ДНК-связывающим транскрипционным фактором, локализованным в ядерной мембране (Hirose et al., 1994). Рецептор RORγ является ключевым регулятором дифференцировки клеток иммунной системы, циркадного ритма, обмена липидов и стероидов (Jetten, 2009). Известно о повышенной экспрессии гена *RORC* в скелетных мышцах человека (Hirose et al., 1994). Информация об эндогенных лигандах этого рецептора до сих пор противоречива (Zhang et al., 2015). Известно, что однонуклеотидный полиморфизм *RORC*:g.3984A>G (экзон 8) связан с мраморностью мяса и отложением жира у пород ангус и шотгорн (Barendse et al., 2007). Установлена частота генотипов по данной однонуклеотидной замене у такой породы, как казахская белоголовая казахстанской и российской селекции, а также у пород скота калмыцкая и монгольская хогорого (Gorlov et al., 2014).

Ген рецептора гормона роста *GHR* кодирует трансмембранный белок, являющийся членом семейства цитокиновых рецепторов первого типа, который совместно с гормоном роста участвует в регуляции постнатального роста организма (Dehkhoda et al., 2018). Известно о повышенной экспрессии гена *GHR* в жировых тканях (Glad et al., 2019). Исследована изменчивость данного гена, ассоциированного с признаками роста и репродукции у абердин-ангусской породы КРС (*Bos taurus* L., 1758) по нуклеотидной замене g.257A>G (S555G) в экзоне 10 (Fedota et al., 2017). Показана положительная корреляция мутантного *G*-аллеля с ростом мышечной массы (Fedota et al., 2017).

Гены гормона лептина (*Lep*) и рецептора лептина (*LepR*) регулируют энергетический обмен (Cirillo et al., 2008). Ген *Lep* кодирует синтезирующийся преимущественно в жировой ткани соответствующий гормон, который влияет на поддержание энергетического равновесия посредством контроля потребления пищи и расхода энергии. Кроме того, лептин регулирует иммунный ответ и репродуктивную функцию (Zhang, et al., 1994; Houseknecht et al., 1998). Установлены ассоциации полиморфизма локуса g.1127A>T (rs29004487, Y7F) гена *Lep* с весом разделанной туши у японской черной породы КРС (Kawaguchi et al., 2016), а также локуса g.115C>T (T945M) гена *LepR* с увеличением веса у быков зебувидной породы нелоре (da Silva et al., 2012).

Учитывая установленную ранее высокую изменчивость костромской породы по локусам генов *BOLA-DRB*3, *PRL*, *GH* и *CSN3*, в то же время продолжающееся падение численности животных данной породы, исследование ее внутрипородных характеристик по генам мясной продуктивности представляется важным для планирования селекционных программ одной из лучших комбинированных российских пород с сохранением ее генетического разнообразия (Сулимова и др., 2011; Лазебная и др., 2011; Lazebnaya et al., 2020).

Целью нашей работы являлось исследование SNP-маркеров генов *RORC*, *GHR*, *Lep* и *LepR* в пяти выборках костромской породы из разных стад и анализ изменчивости в сравнении с известными данными по этим маркерам у родственных друг другу мясных пород абердин-ангусской и русской комолой.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы крови

Исследовали образцы крови коров костромской породы из племенных стад: СПК “Гридино” (N = 100) и СПК “Колхоз “Родина” (N = 48) Красносельского р-на Костромской обл., племенного

репродуктора ООО “Агрофирма “Планета” (N = 48) Буйского р-на Костромской обл., ОАО “Племзавода “Караваево” (N = 125) Костромского р-на Костромской обл., а также образцы спермы быков-производителей из ОАО “Костромское” (N = = 85) по племенной работе. Далее в качестве названий выборок используем: “Гридино”, “Родина”, “Планета”, “Караваево”, “Костромское”.

Анализ полиморфизма

Определяли полиморфизм генов: рецептора ретиноевой кислоты *RORC* (DQ667048.1: хромосома 3, экзон 8, g.3984A>G), рецептора гормона роста *GHR* (AC_000177.1: хромосома 20, экзон 10, rs109300983, g.257A>G, S555G), лептина *Lep* (U50365.1: хромосома 4, экзон 2, rs29004487, g.252A>T, Y7F) и его рецептора *LepR* (AJ580801.1: хромосома 3, экзон 20, g.115C>T, T945M) с помощью полимеразной цепной реакции с последующим рестрикционным анализом по ранее описанным методикам (Gorlov et al., 2017).

Статистический анализ

Анализ данных проводили в два этапа, сначала исследовали внутрипородную изменчивость в пяти выборках костромской породы, затем изучали межпородную изменчивость с проведением совместного анализа этих выборок с двумя породами – абердин-ангусской и русской комолой. Данные о частотах генотипов, аллелей перечисленных выше локусов, а также значения статистики хи-квадрат (χ^2), и их вероятности (P) для выборок костромской породы рассчитывали в настоящей работе, а для абердин-ангусской и русской комолой пород получены из работы Горлова с соавт. (Gorlov et al., 2017). Эти две дополнительные породы использовались нами в качестве аутгруппы как породы мясного направления селекции в отличие от комбинированной костромской породы. Отметим, что абердин-ангусская порода является одной из лучших мясных пород, а недавно созданная порода русская комолая – ее гибрид с калмыцкой породой (Gorlov et al., 2017).

Рассчитывали следующие популяционно-генетические параметры: значения наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготности по уточненной формуле (uH_e); попарные внутри- и межпородные значения G-теста и индекса подразделенности Райта (F_{ST}), соответствующие им значения вероятности (P), а также проводили анализ молекулярной изменчивости (AMOVA), как отдельно по каждому маркеру, так и с учетом четырех маркеров в программе GenAlEx v.6.503. (Peakall et al., 2006, 2012). Для оценки значимости P использовали поправку на множественные сравнения Бенджамини–Хохберга (Benjamini, Hochberg, 1995).

Выявление латентных популяционно-генетических структур проводили с помощью кластерного анализа с применением алгоритма Монте-Карло по схеме марковских цепей для байесовской статистики STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) сначала у костромской породы, затем в группе с абердин-ангусской и русской комолой породами. Анализ проводили с использованием модели генетического смешения (admixture) и скоррелированности частот аллелей в разных популяциях, с учетом локализации образцов. Предварительный выбор стартовой точки марковской цепи (burn-in) проводили в течение 500000 итераций, с последующим построением марковской цепи в течение 1000000 итераций для предполагаемого числа групп в выборке K, равного от 1 до 10 в десяти повторностях для каждой величины K. Для определения истинного количества кластеров использовали метод, предложенный Эванно в 2005 г. (Evanno et al., 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение частот аллелей и генотипов исследованных генов

В табл. 1 представлена частота аллелей и генотипов по каждому из четырех локусов генов *RORC*, *GHR*, *Lep* и *LepR* в пяти выборках костромской породы, а также у абердин-ангусской и русской комолой пород, ожидаемая гетерозиготность H_e, значение хи-квадрат и соответствующая ему вероятность отклонения от распределения частот генотипов по Харди–Вайнбергу.

У всех исследованных выборок костромской породы преобладающими по частоте являлись *A*-аллели локусов *RORC*, *GHR* и *Lep* и *C*-аллель локуса *LepR*. Различались использованные локусы по уровню и диапазону частот превалирующего аллеля. Так, наименьший диапазон частоты наиболее представленного аллеля наблюдался по локусу гена *Lep* – 0.044 (от 0.925 в выборке “Костромское” – до 0.969 в выборке “Планета”). Близкий по величине диапазон выявлен и по гену *RORC* – 0.052 (от 0.833 в выборке “Планета” до 0.885 в выборке “Родина”). По использованным маркерам генов *LepR* и *GHR* установлено наибольшее варьирование частот преобладающих аллелей, с величиной диапазона 0.149 (от 0.740 в выборке “Караваево” до 0.889 в выборке “Костромское”) и 0.134 (от 0.710 в выборке “Гридино” до 0.844 в выборке “Родина”) соответственно. Приведенные в табл. 1 значения хи-квадрат и соответствующие им значения вероятности соответствия распределения частот генотипов равновесному по Харди–Вайнбергу свидетельствуют о том, что во всех выборках по всем SNP-маркерам значимых отклонений не обнаружено, в том числе и для выборки “Планета” по гену *LepR* после введения поправки

Таблица 1. Частоты аллелей и генотипов SNP-локусов генов *RORC*, *GHR*, *Lep* и *LepR*, результаты теста Харди–Вайнберга в исследованных выборках и породах

		Выборки костромской породы					Порода		
		Гридино	Планета	Родина	Караваево	Костромское	Костромская порода	Абердин-ангусская*	Русская комолая*
		Локус гена *RORC*							
Аллель	*A*	0.870	0.833	0.885	0.866	0.865	0.865	0.703	0.775
	G	0.130	0.167	0.115	0.134	0.135	0.135	0.297	0.225
Генотип	*AA*	0.750	0.688	0.771	0.740	0.729	0.738	0.475	0.616
	AG	0.240	0.292	0.229	0.252	0.271	0.255	0.458	0.317
	GG	0.010	0.021	0.000	0.008	0.000	0.007	0.068	0.067
	χ^2	0.372	0.120	0.804	0.887	2.081	3.442	0.552	0.508
	P	0.542	0.729	0.370	0.346	0.149	0.064	0.457	0.476
	H_e	0.227	0.281	0.205	0.233	0.235	0.234	0.421	0.352
		Локус гена *GHR*							
Аллель	*A*	0.710	0.729	0.844	0.728	0.747	0.741	0.763	0.750
	G	0.290	0.271	0.156	0.272	0.253	0.259	0.237	0.250
Генотип	*AA*	0.510	0.542	0.688	0.552	0.554	0.557	0.610	0.566
	AG	0.400	0.375	0.313	0.352	0.386	0.369	0.305	0.367
	GG	0.090	0.083	0.000	0.096	0.060	0.074	0.085	0.067
	χ^2	0.082	0.123	1.646	1.545	0.033	0.594	1.457	0.030
	P	0.774	0.726	0.199	0.214	0.856	0.441	0.227	0.863
	H_e	0.414	0.399	0.266	0.398	0.380	0.384	0.365	0.378
		Локус гена *Lep*							
Аллель	*A*	0.960	0.969	0.938	0.968	0.925	0.954	0.890	0.933
	T	0.040	0.031	0.063	0.032	0.075	0.046	0.110	0.067
Генотип	*AA*	0.920	0.938	0.875	0.936	0.863	0.910	0.797	0.867
	AT	0.080	0.063	0.125	0.064	0.125	0.087	0.186	0.133
	TT	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	0.002	0.017	0.000
	χ^2	0.174	0.050	0.213	0.137	0.786	0.028	0.142	0.306
	P	0.677	0.823	0.644	0.712	0.375	0.868	0.706	0.580
	H_e	0.077	0.061	0.118	0.062	0.140	0.088	0.198	0.125
		Локус гена *LepR*							
Аллель	*C*	0.785	0.781	0.885	0.740	0.889	0.803	0.992	0.875
	T	0.215	0.219	0.115	0.260	0.111	0.197	0.008	0.125
Генотип	*CC*	0.610	0.667	0.771	0.528	0.802	0.649	0.983	0.750
	CT	0.350	0.229	0.229	0.424	0.173	0.308	0.017	0.250
	TT	0.040	0.104	0.000	0.048	0.025	0.042	0.000	0.000
	χ^2	0.136	5.212	0.804	1.297	1.266	0.217	0.004	1.224
	P	0.712	0.022	0.370	0.255	0.261	0.641	0.948	0.268
	H_e	0.339	0.345	0.205	0.386	0.199	0.316	0.017	0.221

Примечание: * – все приведенные параметры для абердин-ангусской и русской комолой пород, кроме H_e (*и* H_e), получены из работы (Gorlov et al., 2017), χ^2 – значения статистики хи-квадрат, *P* – значение вероятности.

на множественные сравнения Бенджамини–Хохберга (Benjamini, Hochberg, 1995).

У абердин-ангусской и русской комолой пород преобладали частоты тех же аллелей, что и в выборках костромской породы (табл. 1). При этом по гену *GHR* частота превалирующего *A*-аллеля практически одинакова во всех исследованных выборках и породах, тогда как по генам *RORC* и *Lep* частота преобладающего *A*-аллеля в обоих случаях несколько ниже у мясных пород, особенно у абердин-ангусской. По гену *LepR* наблюдалась обратная картина: у мясных пород, особенно у абердин-ангусской, частота превалирующего *C*-аллеля выше, чем в выборках костромской породы. Более точное сравнение распределений частот аллелей с помощью *G*-теста представлено ниже.

Сравнение выборок и пород по распределению частот аллелей с помощью G-теста

Проведенный анализ на достоверность различий по распределению частот аллелей (табл. 2) между выборками костромской породы отдельно по каждому локусу с использованием *G*-теста, показал достоверные различия только по гену *LepR* между выборкой “Костромское” и выборками “Гридино” ($P = 0.008$) и “Караваево” ($P = 0.0001$), а также между “Караваево” и “Родина” ($P = 0.002$), с учетом поправки ($q = 0.015$) на множественные сравнения Бенджамини–Хохберга (Benjamini, Hochberg, 1995).

По распределениям частот аллелей гена *GHR* абердин-ангусская и русская комолая породы не отличались от выборок костромской породы. По гену *RORC* абердин-ангусская порода дифференцировалась от всех выборок костромской породы, тогда как русская комолая порода – нет, так же, как и по гену *Lep*. По этому гену абердин-ангусская порода отличалась от выборок костромской породы “Гридино”, “Планета” и “Караваево”, в то время как от выборок “Родина” и “Костромское” – нет. По гену *LepR* абердин-ангусская порода дифференцировалась от всех выборок костромской породы, тогда как русская комолая порода – только от выборки “Караваево”. Необходимо отметить, что *G*-тест показал значимую дифференциацию абердин-ангусской породы от русской комолой только по гену *LepR*. Таким образом, если по гену *GHR* не обнаружено никаких отличий между исследованными выборками и породами, то по гену *RORC* наблюдалась дифференциация выборок костромской породы от абердин-ангусской, но не от русской комолой породы. Отсутствовало различие между костромской и русской комолой породами и по гену *Lep*, тогда как абердин-ангусская порода дифференцировалась от отдельных выборок костромской породы. По гену *LepR* русская комолая порода отличалась только от выборки “Караваево”, в то время как абердин-ангусская порода дифференцировалась от всех выборок костромской породы по этому локусу. Полученные результаты свидетельствуют о значительном различии выборок костромской породы по двум исследованным маркерам генов *Lep* и *LepR*. Необходимо отметить, что наибольшей изменчивостью у костромской породы характеризовался ген *GHR*, но именно по этому гену между исследованными выборками и породами отсутствовали какие-либо отличия, так же, как и между породами, при сравнении их друг с другом после формирования объединенной выборки костромской породы. Исследованная порода без деления ее на выборки отличалась от обеих мясных пород более высокой частотой превалирующего аллеля гена *RORC* и дифференцировалась от абердин-ангусской породы, характеризуясь более высокой частотой *A*-аллеля гена *Lep* и более низкой частотой *C*-аллеля гена *LepR*, но отличий между костромской и русской комолой породами не обнаружено.

Ожидаемая гетерозиготность в выборках и породах

В целом исследованные выборки костромской породы характеризовались невысоким уровнем гетерозиготности (H_e) всех использованных локусов (табл. 1). Выявлены две группы по ширине диапазона варьирования значений H_e с узким и широким интервалами. К первой группе относились локусы генов *Lep* и *RORC*, интервал значений H_e для которых составляет соответственно 0.079 (от 0.061 в выборке “Планета” до 0.140 в “Костромское”) и 0.076 (от 0.205 в выборке “Родина” до 0.281 в выборке “Планета”). Вторую группу сформировали гены *GHR* и *LepR*, диапазоны варьирования значений H_e для которых составили соответственно 0.148 (от 0.266 в выборке “Родина” до 0.414 в “Гридино”) и 0.187 (от 0.199 в выборке “Костромское” до 0.386 в “Караваево”). Как видно, у второй группы маркеров не только интервал шире, но и выше уровень изменчивости, выраженный через ожидаемую гетерозиготность. Отметим, что у русской комолой породы значения H_e по большинству маркеров находились в указанных для костромской породы интервалах, кроме гена *RORC*, у которого значение H_e выше и составило 0.352. У абердин-ангусской породы только по гену *GHR* значение H_e не вышло за пределы выявленного у костромской породы диапазона значений данного параметра. В то время как по генам *RORC* и *Lep* значения H_e у абердин-ангусской породы выше, а по гену *LepR* – значительно ниже указанных диапазонов для этих генов у костромской породы, соответственно, 0.421, 0.198 и 0.017.

Таблица 2. Попарные значения *G*-теста и их вероятность у исследованных выборок костромской породы, абердин-ангусской и русской комолой пород

Локус гена *RORC*

		выборки костромской породы					порода	
		Гридино	Планета	Родина	Караваево	Костромское	Абердин-ангусская	Русская комолая
Выборки костромской породы	Гридино	0	0.403	0.706	1.000	1.000	0.000	0.029
	Планета	0.700	0	0.298	0.446	0.490	0.025	0.283
	Родина	0.143	1.083	0	0.624	0.625	0.001	0.031
	Караваево	0.000	0.580	0.241	0	1.000	0.000	0.031
	Костромское	0.000	0.476	0.239	0.000	0	0.001	0.048
Порода	Абердин-ангусская	12.879	5.042	10.921	13.159	11.1061	0	0.208
	Русская комолая	4.770	1.151	4.639	4.670	3.91108	1.587	0

Локус гена *GHR*

		выборки костромской породы					порода	
		Гридино	Планета	Родина	Караваево	Костромское	Абердин-ангусская	Русская комолая
Выборки костромской породы	Гридино	0	0.731	0.010	0.673	0.428	0.304	0.436
	Планета	0.118	0	0.052	1.000	0.752	0.575	0.729
	Родина	6.614	3.790	0	0.020	0.062	0.138	0.089
	Караваево	0.178	0.000	5.424	0	0.667	0.477	0.652
	Костромское	0.627	0.100	3.472	0.186	0	0.762	1.000
Порода	Абердин-ангусская	1.058	0.315	2.201	0.507	0.092	0	0.819
	Русская комолая	0.607	0.120	2.899	0.203	0.000	0.052	0

Таблица 2. Окончание

Локус гена *Lep*								
		выборки костромской породы					порода	
		Гридино	Планета	Родина	Караваево	Костромское	Абердин-ангусская	Русская комолая
Выборки костромской породы	Гридино	0	0.705	0.403	0.650	0.151	0.017	0.297
	Планета	0.143	0	0.301	1.000	0.132	0.023	0.229
	Родина	0.698	1.069	0	0.216	0.703	0.216	1.000
	Караваево	0.206	0.000	1.531	0	0.052	0.004	0.137
	Костромское	2.062	2.275	0.146	3.769	0	0.314	0.788
Порода	Абердин-ангусская	5.679	5.200	1.530	8.373	1.014	0	0.235
	Русская комолая	1.089	1.450	0.000	2.210	0.072	1.411	0
Локус гена *LepR*								
		выборки костромской породы					порода	
		Гридино	Планета	Родина	Караваево	Костромское	Абердин-ангусская	Русская комолая
Выборки костромской породы	Гридино	0	1.000	0.030	0.265	0.008	0.000	0.039
	Планета	0.000	0	0.051	0.423	0.022	0.000	0.067
	Родина	4.684	3.803	0	0.002	1.000	0.000	0.815
	Караваево	1.241	0.643	9.437	0	0.000	0.000	0.002
	Костромское	7.119	5.273	0.000	14.440	0	0.000	0.720
Порода	Абердин-ангусская	35.926	29.359	12.577	48.155	14.359	0	0.000
	Русская комолая	4.274	3.356	0.055	9.384	0.128	15.332	0

Примечание: попарные значения *G*-теста приведены ниже диагонали, их вероятность *P* – выше диагонали.

Таблица 3. Попарные значения F_{ST} и их вероятность у абердин-ангусской, русской комолой пород и исследованных выборок костромской породы

		Выборки костромской породы					Порода	
		Гридино	Планета	Родина	Караваево	Костромское	Абердин-ангусская	Русская комолая
Выборки костромской породы	Гридино	0	0.915	0.002	0.704	0.057	0.001	0.039
	Планета	0.001	0	0.043	0.821	0.17	0.001	0.272
	Родина	0.015	0.015	0	0.001	0.206	0.001	0.051
	Караваево	0.001	0.001	0.019	0	0.004	0.001	0.005
	Костромское	0.007	0.007	0.006	0.012	0	0.001	0.345
Порода	Абердин-ангусская	0.037	0.032	0.029	0.045	0.019	0	0.065
	Русская комолая	0.009	0.006	0.011	0.013	0.004	0.010	0

Примечание: попарные значения F_{ST} приведены ниже диагонали, их вероятность P – выше диагонали.

Дифференциация выборок и пород на основе значений F_{ST} по всем исследованным локусам

Дифференциация выборок костромской породы была оценена по комплексу исследованных локусов с использованием коэффициента подразделенности Райта (F_{ST}), значения которого приведены в табл. 3, а ординация выборок в пространстве двух первых шкал, выполненная на основе этих данных после коррекции значений P с учетом поправки на множественные сравнения Бенджамини–Хохберга ($q = 0.021$) (Benjamini, Hochberg, 1995), на рис. 1.

Все выборки костромской породы дифференцированы друг от друга (рис. 1). Крайнее положение по первой шкале занимают выборки “Родина” и “Караваево”. Наиболее близко к последней расположена выборка “Гридино”. Далее следуют выборки “Костромское” и “Планета”, последняя находится примерно на одинаковом расстоянии от наиболее дистанцированных друг от друга выборок “Родина” и “Караваево”. По второй шкале крайнее положение занимают выборки из “Караваево” и “Костромское”, между которыми расположены “Планета” и “Гридино” несколько сме-

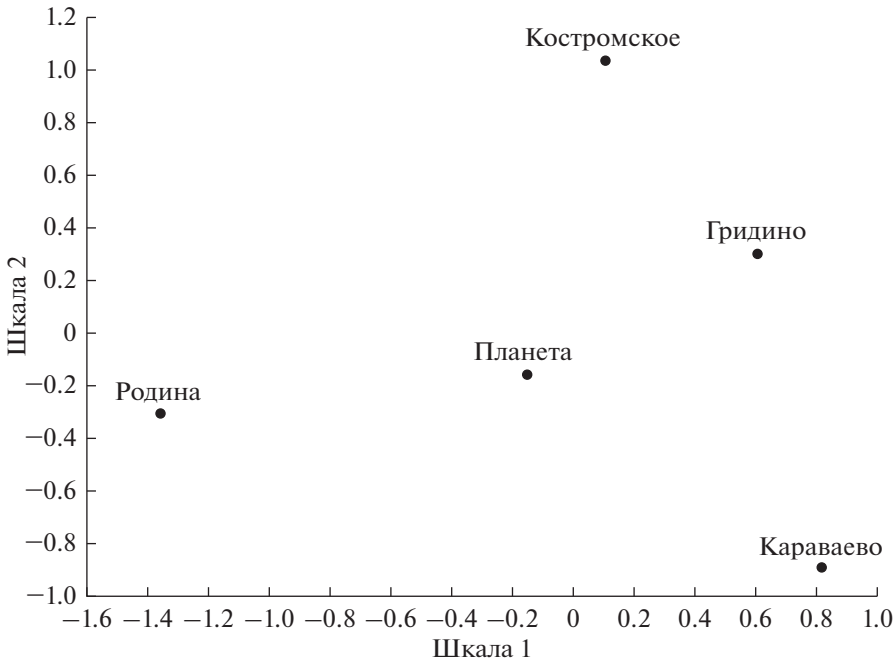

Рис. 1. Ординация выборок костромской породы в проекции двух первых шкал, выполненная методом многомерного шкалирования на основе достоверных попарных значений F_{ST}, рассчитанных по четырем маркерам.

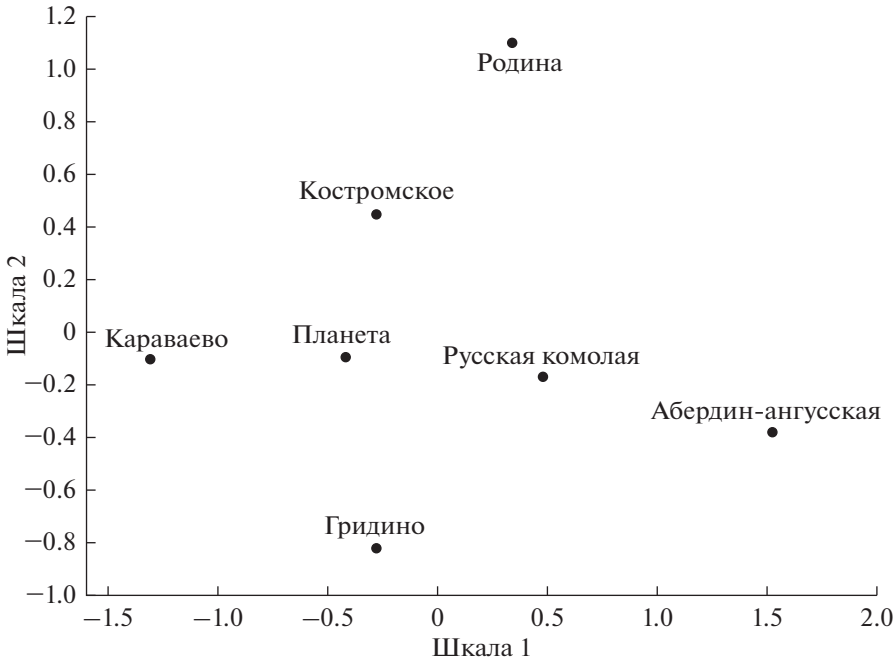

Рис. 2. Ординация выборок костромской породы совместно с абердин-ангусской и русской комолой в проекции двух первых шкал, выполненная методом многомерного шкалирования на основе достоверных попарных значений F_{ST}, рассчитанных по четырем маркерам.

щенные от центра в направлении выборок из “Караваево” и “Костромское” соответственно. К выборке “Планета” вплотную примыкает выборка “Родина” со стороны “Караваево”. Кроме того, был выполнен совместный анализ выборок костромской породы с абердин-ангусской и русской комолой породами. Его результаты в виде ординации выборок представлены на рис. 2. Некоторые межвыборочные расстояния по первой шкале у костромской породы сопоставимы с расстоянием между абердин-ангусской и русской комолой породами, или даже больше, как, например, между такими выборками костромской породы, как “Караваево” и “Родина”. Абердин-ангусская порода являлась наиболее удаленной от выборок костромской породы, в то время как русская комолая порода тяготеет на рисунке к выборкам костромской породы, особенно к выборке “Родина”. Вторая шкала дифференцирует, главным образом, выборки костромской породы.

Результаты анализа молекулярной изменчивости

Анализ молекулярной изменчивости (AMOVA), проведенный с учетом всех маркеров, выявил уровень внутрипородной дифференциации (F_{ST}) у костромской породы, равный 0.7% (d.f. = 4, P = = 0.003), вклад в которую вносят маркеры генов *Lep* и *LepR*, F_{ST} для которых равен по 1.5% для каждого из генов (d.f. = 4, P = 0.006 и d.f. = 4, P = = 0.003 соответственно). В то время, как в межпородную дифференциацию с учетом внутрипородного деления костромской породы на выборки и включения в анализ дополнительно абердин-ангусской и комолой пород, при сохранении эффекта локуса гена *Lep* (F_{ST} = 0.012, d.f. = 6, P = = 0.001), установлен более весомый вклад гена *LepR*, уровень дифференциации по которому увеличился до 3.4% (d.f. = 6, P = 0.001). Кроме того, обнаружен и вклад гена *RORC*, 2% (d.f. = 6, P = = 0.001). При этом уровень межпородной дифференциации по всем использованным маркерам составил 1.5% (d.f. = 6, P = 0.001).

Байесовский кластерный анализ

Поиск латентных генетических структур (кластеров) у костромской породы был выполнен с применением байесовского анализа с учетом всех маркеров в программе STRUCTURE с использованием модели генетического смешения (admixture) и скоррелированности частот аллелей в разных популяциях. Он выявил только одну структуру (результат не приводится). Несмотря на то, что дифференциация выборок костромской породы по методу многомерного шкалирования на основе попарных значений F_{ST} и результатам AMOVA была обнаружена, байесовский анализ ее не выявил.

Совместный анализ изменчивости выборок костромской породы с абердин-ангусской и русской комолой породами по тому же спектру мар-

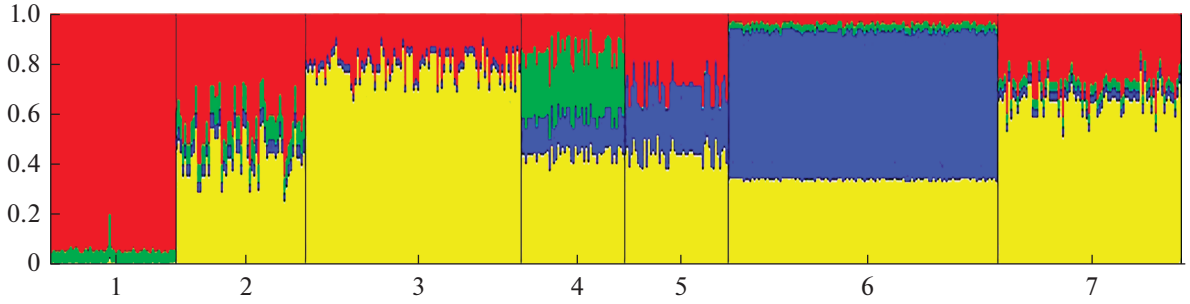

Рис. 3. Результаты байесовского кластерного анализа исследованных пород по четырем маркерам при $K = 4$. Обозначения: цифрами на оси абсцисс обозначены следующие породы и выборки: 1 – абердин-ангусская порода, 2 – русская комолая порода; выборки костромской породы: 3 – “Гридино”, 4 – “Планета”, 5 – “Родина”, 6 – “Караваево”, 7 – “Костромское”.

керов и с использованием названной выше модели кластерного анализа позволил выявить несколько латентных структур у костромской породы. Результат отражает диаграмма на рис. 3. Методом Эванно (Evanno et al., 2005) установлено наиболее вероятное число кластеров, равное четырем, которые неравномерно распределены в исследованных выборках и породах. В выборках “Гридино” и “Костромское” доминирует кластер, обозначенный на рис. 3 желтым цветом 78 и 65% соответственно, в выборках “Планета” и “Родина” он составляет по 44%. Чуть меньше, 34%, – в выборке “Караваево”. В этой же выборке доминирует кластер синего цвета, 60%. В значительно меньшей пропорции он представлен в выборках “Планета” (15%) и “Родина” (28%). Кластер зеленого цвета четко выражен только в выборке “Планета” (26%), что отличает ее от остальных выборок. Примерно с такой же частотой выявлен кластер, обозначенный красным цветом в выборках “Родина” (28%) и “Костромское” (27%), в выборках “Гридино” и “Планета” его частота ниже (19% и 15% соответственно).

Таким образом, среди выборок костромской породы по соотношению выявленных байесовским анализом кластеров наиболее сходны выборки “Гридино” и “Костромское”. Этот результат подтвержден топологией данных выборок в проекции двух первых шкал на рис. 1 по первой шкале. Все остальные выборки костромской породы отличаются как от двух названных, так и друг от друга, по соотношению кластеров разного типа.

Что касается привлеченных для совместного анализа с костромской породой двух мясных пород, высоким сходством с костромской породой обладает русская комолая. Их объединяет степень выраженности наиболее представленных кластеров, обозначенных желтым и красным цветом, доля которых только у русской комолой породы совпадает (по 43%), в противоположность абердин-ангусской породе, которая отличается значительным доминированием кластера, обозначенного красным цветом (94%). Эта порода наиболее однородна среди представленных пород, как по высокой выраженности главным образом только одного кластера, так и его равной доли у большинства исследованных животных. Высокой консолидацией особей характеризуется и выборка костромского скота из племзавода “Караваево”, однако в отличие от абердин-ангусской породы, в этой выборке костромского скота представлены преимущественно два кластера, обозначенные желтым и синим цветом.

Дерево генетических расстояний между выявленными кластерами, представленное на рис. 4, отражает характер взаимоотношений между ними. Очевидно, что первый кластер красного цвета наиболее удален от совокупности других кластеров, то есть он наиболее отличен от них, и величина его доли в той или иной выборке или породе вносит основной вклад в дифференциацию этих выборок и пород. Данный кластер максимально представлен у абердин-ангусской породы, генетически удаленной от русской комолой и еще в большей степени от выборок костромского скота. Из остальных кластеров наиболее близки кластеры синего и желтого цветов, менее сходен с ними кластер зеленого цвета. Последний в значительной доле представлен только в выборке костромского скота “Планета”. Кластер желтого цвета выявлен во всех выборках костромской породы и у русской комолой, синего цвета – в выборках “Караваево”, “Родина” и “Планета”.

Соотнесение результатов, полученных разными методами (метод многомерного шкалирования на основе попарных значений F_{ST} и кластерный анализ на основе апостериорной вероятности Байеса) с использованием всего массива данных, свидетельствует о сходном характере дифференциации исследованных пород и выборок. Оба метода показали наибольшую дифференциацию абердин-ангусской породы и выборки “Караваево” костромской породы. Они характеризуются диаметрально противоположным содержанием наиболее обособленного кластера красного цвета, как

свидетельствует рис. 4. Именно доля этого кластера в наибольшей степени соответствует уровню дифференциации исследованных выборок и пород по первой шкале (рис. 2). В соответствии с увеличением доли данного кластера (рис. 3) на ординации следом за выборкой “Караваево” костромской породы располагаются выборки “Планета”, “Гридино”, “Костромское”, “Родина”, русская комолая и абердин-ангусская породы (рис. 2). Наименьший вклад в дифференциацию, вероятно, вносят наиболее сходные кластеры 3 и 4 (рис. 4), синего и желтого цвета соответственно.

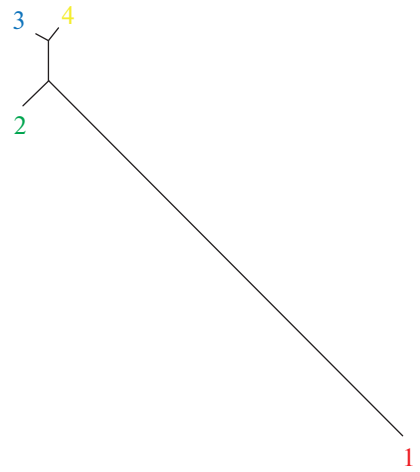

Рис. 4. Дерево кластеров, выявленных в результате байесовского кластерного анализа абердин-ангусской, русской комолой пород и выборок костромской породы, исследованных по четырем маркерам. Обозначения: цифрам соответствуют кластеры, имеющие следующие цветовые обозначение на рис. 3: 1 – кластер красного цвета, 2 – кластер зеленого цвета, 3 – кластер синего цвета, 4 – кластер желтого цвета.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование внутрипородной изменчивости у костромской породы с использованием локусов генов *RORC*, *GHR*, *Lep*, *LepR* показало наличие сходных распределений частот аллелей, а именно преобладание с той или иной степенью выраженности одних и тех же аллелей: *A*-аллелей генов *RORC*, *GHR*, *Lep* и *C*-аллеля гена *LepR*. Вместе с тем, два вида проведенного анализа, молекулярной изменчивости и многомерного шкалирования, дифференцировали выборки данной породы. AMOVA только для выборок костромской породы, проведенный с учетом всех маркеров, установил уровень внутрипородной дифференциации у этой породы равный 0.7%, при этом выявлен вклад только маркеров генов *Lep* и *LepR* (по 1.5%). Совместный анализ выборок костромской породы с мясными абердин-ангусской и русской комолой породами выявил дифференцирующий эффект наряду с генами *Lep* и *LepR*, также вклад гена *RORC*, 2%. При этом дифференцирующий уровень *LepR* вырос до 3.4%, а общий эффект всех исследованных локусов составил 1.5%.

Дифференцировать выборки костромской породы методом байесовского кластерного анализа удалось только в результате совместного исследования их с абердин-ангусской и русской комолой породами. При выявленном наиболее вероятном числе кластеров, равном четырем, наибольшей изменчивостью обладает костромская порода, в разных выборках которой наблюдается от двух до четырех основных кластеров, в то время как у одной из лучших мясных пород абердин-ангусской, представлен практически только один кластер (94%), а у русской комолой породы – два.

Таким образом, у костромской породы выявлен уровень внутрипородной изменчивости сопоставимый с межпородным, что характерно далеко не для всех пород. Так, исследованные ранее две выборки ярославской породы крупного рогатого скота не отличались друг от друга даже по столь полиморфному гену главного комплекса гистосовместимости, как ген *BOLA-DRB*3 (Lazebnaya et al., 2020).

Стоит отметить, что локус *GHR*, характеризующийся максимальной изменчивостью не обладал дифференцирующим эффектом для выборок костромской породы даже при включении в совместный анализ двух дополнительных пород, поскольку популяционная структура изменчивости этого маркера практически одинакова во всех исследованных нами выборках и породах. Это может объясняться несколькими причинами: либо эффектом основателя, так как при создании породы использовали определенное число быков-основателей и коров со специфическим соотношением частоты аллелей исследованного локуса, который они и передали по наследству, либо эффектом отбора, который мог быть, как искусственным, в случае ассоциации полиморфизма этого локуса с признаками мясной или молочной продуктивности, так и естественным, направленным против генотипов с пониженной приспособленностью, либо сочетанием этих типов отбора. Известно, что исследованная нами замена аденинового остатка на гуаниновый в положении 257 (rs109300983) в десятом экзоне гена *GHR* приводит к замене аминокислоты серин (AGC) на аминокислоту глицин (GGC) в цитоплазматическом домене рецептора гормона роста (Chakraborty et al., 2016). Несмотря на то, что обе аминокислоты являются нейтральными, но молекула глицина более компактна, поэтому, нельзя исключить влияние данной замены на конформацию рецептора. Наблюдаемое у двух мясных пород такое же соотношение частот аллелей исследованного локуса, как и в выборках костромской породы, ве-

роятно, исключает эффект основателя, так как у этих пород не могли быть одни и те же основатели. Дополнительно к этому отличить эффект основателя от эффекта отбора можно было бы генотипированием всех используемых быков-производителей и исследованием всех рожденных животных, а не только соответствующих породным требованиям, то есть прошедших бонитировку. С другой стороны, межпородные исследования КРС демонстрируют и другие соотношения частот аллелей по данному локусу. Так, у мясных пород шароле и лимузин (Trakovicka et al., 2015) частота *A*-аллеля составляла 54 и 56% соответственно, в противоположность исследованной нами костромской породе, а также породам, данные о которых представлены другими авторами, абердин-ангусской, русской комолой (Gorlov et al., 2017) и симментальской (Ardicli et al., 2017), у которых частота этого аллеля составляла 74, 76, 75 и 72% соответственно. В то же время, в двух стадах голштино-фризской породы польской селекции (Olenski et al., 2010), у айрширской породы финской селекции (Viitala et al., 2006), у абердин-ангусской породы, исследованной Федота с соавт. (Fedota et al., 2017), частота данного аллеля выше по сравнению с породами, рассматриваемыми в настоящем исследовании, и равна соответственно 83, 89, 87, 86%. Это свидетельствует о широте диапазона внутривидового разнообразия по данному локусу. Является ли установленное нами отсутствие различий частот *A*-аллеля гена *GHR* между выборками костромской породы случайным, позволил бы выяснить мониторинг внутрипородной изменчивости этого локуса у данной породы.

Высокий уровень внутрипородной дифференциации у костромской породы по локусам генов *Lep* и *LepR* можно было бы объяснить комбинированным использованием данной породы, ее селекцией по двум направлениям, молочному и мясному. Вероятно, сказывается и использование быков-производителей разной линейной принадлежности, и специфика работы с породой в племенных заводах, непосредственно осуществляющих селекционную работу, и в племрепродукторах, в которые животные поступают из разных племенных заводов. Так, наибольшая консолидация животных в выборке “Караваево” костромской породы, возможно, отражает результат длительной селекции на высокие показатели молочной продуктивности (удои, высокое содержание молочного жира и белка, пригодность молока к сыроварению), которые, как отмечает ряд авторов, у некоторых пород также ассоциированы с исследованными нами маркерами (Banos et al., 2008; Trakovická et al., 2013; Hill et al., 2016). Именно данный племзавод является историческим центром создания породы, ее совершенствования и поддержания. В репродуктор “Планета” поступали животные не только из исследованных нами племенных заводов, что, возможно, отражено в наличии у этой выборки высокой доли кластера зеленого цвета (0.256), практически отсутствующего в других выборках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследование генетической структуры пяти выборок молочно-мясной костромской породы крупного рогатого скота и двух пород мясного направления селекции по четырем локусам генов, ассоциированным с мясной продуктивностью, наглядно продемонстрировало сопоставимость уровней внутри- и межпородной изменчивости, что подтверждает представление об аборигенных породах как о породах, отличающихся большей генетической изменчивостью по сравнению с глобально распространенными унифицированными породами КРС. Соответственно, сохранение отечественных пород важно для поддержания внутривидового разнообразия, особенно в непредсказуемо меняющихся климатических условиях, способствующих изменению эпидемиологической ситуации.

При этом различные гены вносят не одинаковый вклад во внутри- и межпородную дифференциацию. Так, впервые проведенное нами исследование внутрипородной изменчивости костромского скота по отдельным и совместно использованным локусам генов *RORC*, *GHR*, *Lep*, *LepR*, ассоциированным с продуктивными признаками, показало на данном генетическом материале дифференцирующую способность локусов *Lep*, *LepR*, а также локуса гена *RORC* при анализе с группой сравнения. Полученные результаты убедительно доказывают необходимость продолжения комплексных исследований в этом направлении, что особенно важно для аборигенных пород, о генетическом разнообразии которых информации недостаточно. Дальнейший мониторинг изменчивости по маркерам селекционно-ценных признаков может стать основой для проведения исследований данных локусов с целью поиска ассоциаций с продуктивными признаками у костромской породы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке государственных программ фундаментальных исследований № 0112-2018-0003 и № 0088-2021-0019.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Образцы крови были взяты во время ветеринарного обследования животных в соответствии с правилами ветеринарной службы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л. и др. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука, 2004, 620 с.

Баранов А.В., Парамонова Н.Ю., Баранова Н.С. и др. Костромская порода крупного рогатого скота в новом столетии: состояние и перспективы // Аграр. наука Евро-Северо-Востока. 2019. Т. 20. № 6. С. 533–547.

Дунин И.М., Матрос В.П. Разведение костромской породы крупного рогатого скота в Российской Федерации / Ред. Н.С. Баранов, Н.Ю. Парамонов, Т.В. Репин. 70 лет костромской породе скота: сборник статей. Караваево: Костромская ГСХА, 2014. С. 21–24.

Калашникова Л.А., Труфанов В.Г. Влияние генотипа каппа-казеина на молочную продуктивность и технологические свойства молока коров холмогорской породы // Докл. РАСХН. 2006. № 4. С. 43–44.

Лазебная И.В., Лазебный О.Е., Рузина М.Н. и др. Полиморфизм генов гормона роста *bGH* и пролактина *bPRL* и изучение его связи с процентным содержанием жира в молоке у коров костромской породы // Сельскохоз. биол. 2011. Т. 46. № 4. С. 46–51.

Лазебная И.В., Лазебный О.Е., Максименко В.Ф., Сулимова Г.Е. Полиморфизм генов гормона роста и пролактина в связи с признаками качества молока у крупного рогатого скота ярославской породы // Сельскохоз. биол. 2012. Т. 47. № 2. С. 39–44.

Перчун А.В., Лазебная И.В., Белокуров С.Г. и др. Полиморфизм генов *CSN3, BPRL* и *BGH* у коров костромской породы в связи с показателями молочной продуктивности // Фундам. исслед. 2012. № 11–2. С. 304–308.

Сибагатуллин Ф.С., Фаизов Т.Х., Шарафутдинов Г.С. и др. Использование ДНК технологий в животноводстве // Вестн. Казанского ГАУ. 2010. Т. 15. № 1. С. 130–132.

Сидоренко В.А., Баранова Н.С. Костромичи и "Костромичка": к 60-летию создания костромской породы крупного рогатого скота (1944–2004). Кострома: Костромаиздат, 2004. 160 с.

Сулимова Г.Е., Лазебная И.В., Перчун А.В. и др. Уникальность костромской породы крупного рогатого скота с позиции молекулярной генетики // Достижения АПК. 2011. № 9. С. 52–54.

Сулимова Г.Е., Перчун А.В., Рузина М.Н., Лазебная И.В. Перспективы использования костромского скота в молочном и мясном животноводстве / Ред. Н.С. Баранов, Н.Ю. Парамонов, Т.В. Репин. 70 лет костромской породе скота: сборник статей. Караваево: Костромская ГСХА, 2014. С. 62–71.

Ardicli S., Dincel D., Samli H., Balci F. Effects of polymorphisms at *LEP, CAST, CAPN1, GHR, FABP4* and *DGAT1* genes on fattening performance and carcass traits in Simmental bulls // Arch. Anim. Breed. 2017. V. 60. P. 61–70.

Banos G., Woolliams J.A., Woodward B.W. et al. Impact of single nucleotide polymorphisms in leptin, leptin receptor, growth hormone receptor, and diacylglycerol acyltransferase (*DGAT1*) gene loci on milk production, feed, and body energy traits of UK dairy cows // J. Dairy Sci. 2008. V. 91. P. 3190–3200. https://doi.org/10.3168/jds.2007-0930

Barendse W., Bunch R.J., Kijas J.W., Thomas M.B. The effect of genetic variation of the retinoic acid receptor-related orphan receptor C gene on fatness in cattle // Genetics. 2007. V. 175. P. 843–853. https://doi.org/10.1534/genetics.106.064535

Benjamini Y., Hochberg Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing // J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol. 1990. V. 557. P. 289–300. https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x

Bonfatti V., Cecchinato A., Di Martino G. et al. Effect of κ-casein B relative content in bulk milk κ-casein on Montasio, Asiago, and Caciotta cheese yield using milk of similar protein composition // J. Dairy Sci. 2011. V. 94. № 2. P. 602–613.

Chakraborty A.D., Kumar D., Singh S.G., Sudan A. Growth hormone receptor (*GHR*) gene and its applications in livestock: a review // Agric. Rev. 2016. V. 37 (3). P. 250–254. https://doi.org/10.18805/ag.v37i3.3541

Cirillo D., Rachiglio A.M., la Montagna R. et al. Leptin signaling in breast cancer: an overview // J. Cell. Biochem. 2008. V. 105. P. 956–964. https://doi.org/10.1002/jcb.21911

Dehkhoda F., Lee C.M.M., Medina J., Brooks A.J. The growth hormone receptor: mechanism of receptor activation, cell signaling, and physiological aspects // Front. Endocrinol. (Lausanne). 2018. V. 9. Art. 35. 23 p. https://doi.org/10.3389/fendo.2018.00035

Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 2611–2620. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x

Fedota O.M., Lysenko N.G., Ruban S.Y. et al. The effects of polymorphisms in growth hormone and growth hormone receptor genes on production and reproduction traits in Aberdeen-Angus cattle (*Bos taurus* L., 1758) // Cytol. Genet. 2017. V. 51. P. 352–360. https://doi.org/10.3103/S0095452717050024

Glad CA.M., Svensson P.-A., Nystrom F.H. et al. Expression of GHR and downstream signaling genes in human adipose tissue — relation to obesity and weight change // J. Clin. Endocrinol. Metab. 2019. V. 104. P. 1459–1470. https://doi.org/10.1210/jc.2018-01036

Gorlov I.F., Fedunin A.A., Randelin D.A., Sulimova G.E. Polymorphisms of *bGH*, *RORC*, and *DGAT1* genes in Russian beef cattle breeds // Russ. J. Genet. 2014. V. 50. P. 1302–1307. https://doi.org/10.1134/S1022795414120035

Gorlov I., Sulimova G., Perchun A. et al. Genetic polymorphism of the *RORC, bGH, bGHR, LEP, LEPR* genes in Russian hornless cattle breed // 16th Internat. Sci. Conf. Engineering for Rural Development. 2017. V. 16. P. 201–206.

Hill R., Canal A., Bondioli K. et al. Molecular markers located on the *DGAT1, CAST*, and *LEPR* genes and their associations with milk production and fertility traits in Holstein cattle // Genet. Mol. Res. 2016. V. 31. 15 (1). https://doi.org/10.4238/gmr.15017794

Hirose T., Smith R.J., Jetten A.M. ROR gamma: the third member of ROR/RZR orphan receptor subfamily that is highly expressed in skeletal muscle // Biochem. Biophys. Res. Commun. 1994. V. 205. № 3. P. 1976–1983. https://doi.org/10.1006/bbrc.1994.2902

Houseknecht K.L., Baile C.A., Matteri R.L., Spurlock M.E. The biology of leptin: a review // J. Anim. Sci. 1998. V. 76. P. 1405–1420.

Jetten A.M. Retinoid-related orphan receptors (RORs): critical roles in development, immunity, circadian

rhythm, and cellular metabolism // Nucl. Recept. Signal. 2009. V. 7. P. e003.
https://doi.org/10.1621/nrs.07003

Kawaguchi F., Okura K., Oyama K. Identification of leptin gene polymorphisms associated with carcass traits and fatty acid composition in Japanese Black cattle // Anim. Sci. J. 2017. V. 88. P. 433–438.
https://doi.org/10.1111/asj.12672

Lazebnaya I.V., Perchun A.V., Lazebny O.E. Intrabreed and interbreed variation of the *BOLA-DRB3.2* gene in the Kostroma and Yaroslavl indigenous Russian cattle breeds // Immunogenetics. 2020. V. 72. P. 355–366.
https://doi.org/10.1007/s00251-020-01173-7

Olenski K., Suchocki T., Kaminski S. Inconsistency of associations between growth hormone receptor gene polymorphism and milk performance traits in Polish Holstein-Friesian cows and bulls // Anim. Sci. Pap. Rep. 2010. V. 28. P. 3.

Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. 2006. V. 6. P. 288–295.

Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // Bioinformatics. 2012. V. 28. P 2537–2539.
https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460

Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. P. 945–959.
https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945

da Silva R.C., Ferraz J.B., Meirelles F.V. et al. Association of single nucleotide polymorphisms in the bovine leptin and leptin receptor genes with growth and ultrasound carcass traits in Nellore cattle // Genet. Mol. Res. 2012. V. 11. P 3721–3728.
https://doi.org/10.4238/2012.August.17.10

Trakovická A., Moravčíková N., Kasarda R. Genetic polymorphisms of leptin and leptin receptor genes in relation with production and reproduction traits in cattle // Acta Biochim. Pol. 2013. V. 60. P. 783–787.

Trakovicka A., Moravčikova N., Nadasky R. Analysis of genetic structure within beef cattle breeds using SNPs in four candidate genes / Book of abstracts of the 66th Ann. Meeting of the Eur. Association for Anim. Production Warsaw, Poland, 31 August–4 September 2015. EAAP Book of Abstracts, V. 21. P. 237.

Viitala S., Szyda J., Blott S. et al. The role of the bovine growth hormone receptor and prolactin receptor genes in milk, fat and protein production in Finnish ayrshire // Dairy Cattle Genet. 2006. V. 173. P. 2151–2164.

Zhang Y., Proenca R., Maffei M. et al. Positional cloning of the mouse obese gene and its human homo-logue // Nature. 1994. V. 372. P. 425–432.

Zhang Y., Luo Xy., Wu Dh. Xu Y. ROR nuclear receptors: structures, related diseases, and drug discovery // Acta Pharmacol. Sin. 2015. V. 36. P. 71–87.
https://doi.org/10.1038/aps.2014.120

Intrabreed Differentiation of the Native Kostroma Cattle Breed Based on SNP-Markers of Meat Productivity

I. V. Lazebnaya[a], *, A. V. Perchun[b], and O. E. Lazebny[c]

[a]*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

[b]*Federal Centre for Animal Health, Vladimir, Russia*

[c]*Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: Lazebnaya@mail.ru*

For the first time, a study of the intrabreed variability of four single nucleotide polymorphisms of the *RORC*, *GHR*, *Lep* and *LepR* genes associated with meat productivity was carried out in five samples of the Kostroma breed of dairy and meat breeding, and a comparison was made with the known data for two related meat breeds, Aberdeen Angus and Russian polled. The same alleles of the loci of the studied genes prevailed in frequency both in all samples of the Kostroma breed and in two additional breeds involved in the joint analysis. The distribution of genotype frequencies in all samples of the Kostroma breed did not deviate from the Hardy–Weinberg distribution. According to the complex of the studied markers, differentiation of the samples of the Kostroma breed from each other and from the Aberdeen-Angus and Russian polled breeds was revealed by the method of multidimensional scaling based on pairwise F_{ST} values and using the *G*-test. Analysis of samples of the Kostroma breed with two other breeds using the Bayesian clustering method revealed four latent genetic structures. In the Kostroma breed, all types of clusters were found, in the Aberdeen-Angus and Russian polled breeds, only a few. A different contribution of the studied loci to intra- and interbreed differentiation was established. So, at the intrabreed level, the *Lep* and *LepR* genes showed themselves, and at the interbreed level, the *RORC* gene additionally manifested itself. At the same time, the *GHR* gene locus was characterized by the greatest variability. In general, in terms of the loci of the studied genes, the intrabreed variability of the Kostroma breed was comparable to that of the interbreed. The results obtained are discussed in connection with the involvement of these loci in population processes in the studied cattle breeds and substantiate the need for a more detailed study of intrabreed variability in SNP markers associated with breeding-valuable traits in the entire range of breeds, regardless of their productive orientation.

Keywords: cattle, Kostroma cattle breed, *GHR*, *Lep*, *LepR* and *RORC* genes, intrabreed variability

EDN: AJESQA
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 477–486

УДК 575.17:598.241

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ В ИЗУЧЕНИИ И СОХРАНЕНИИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ГЕНОФОНДОВ ЖУРАВЛЕЙ (Gruidae, Aves)

© 2022 г. Е. А. Мудрик[1], *, Д. В. Политов[1]
[1]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия*
**e-mail: mudrik@vigg.ru*

Поступила в редакцию 06.07.2022 г.
После доработки 16.07.2022 г.
Принята к публикации 18.07.2022 г.

Обзор посвящен направлениям и промежуточным итогам изучения популяционных генофондов журавлей с использованием молекулярно-генетических технологий. Приведены данные о таксономии и филогении семейства Gruidae, внутривидовой генетической структуре, популяционно-генетическом разнообразии и дифференциации разных видов журавлей – от наиболее многочисленных до находящихся под угрозой исчезновения. Показана эффективность применения ДНК-маркеров для анализа межвидовой гибридизации, адаптивной изменчивости, определения пола и мониторинга разведения и реинтродукции редких видов. Обсуждаются генетически обоснованные рекомендации и стратегии по сохранению популяционных генофондов журавлей в природе и искусственно созданных условиях.

Ключевые слова: Anthropoides, *Antigone*, *Grus*, *Balearica*, *Bugeranus*, *Leucogeranus*, филогеография, генетическая структура популяций, природоохранная генетика

DOI: 10.31857/S004213242205009X

ВВЕДЕНИЕ

Журавли – всем известные культовые птицы. Их удивительные танцы и песни, верность партнеру (моногамность), привязанность месту рождения и гнездования (филопатрия), большая продолжительность жизни, эффектная внешность, интеллект и интригующие миграции легли в основу многочисленных произведений культуры и искусства у разных народов мира. При всем внимании и любви человека к этим знакомым ему птицам, их биология во всем мире была практически не изученной до 1970-х гг., а антропогенное воздействие на среду обитания и неправомерная деятельность в отношении самих журавлей привели к тому, что большинство видов сейчас находится под охраной – в категориях от уязвимых до находящихся под угрозой полного исчезновения (Crane Conservation..., 2019). Разработка и развитие молекулярно-генетических методов внесли значительный вклад в изучение и сохранение журавлей. Получена новая информация о таксономическом положении этой группы птиц и филогенетических связях в семействе Журавлиные (Gruidae), внутривидовой и популяционно-генетической структуре, демографической истории, адаптивной изменчивости, межвидовой гибридизации, половой детерминации и особенностях репродуктивной сферы. Примеры индивидуальной генетической идентификации журавлей в природе и искусственных популяциях позволили выявить некоторые особенности социального поведения этих птиц. Использование молекулярно-генетических подходов в разведении и реинтродукции редких видов журавлей повышает эффективность программ по их сохранению и увеличению численности. Однако для разных видов журавлей перечисленные задачи решены неравномерно, а для некоторых – и вовсе не начаты.

Цель статьи – обзор областей применения молекулярно-генетических методов и достигнутых успехов в изучении и сохранении популяционных генофондов журавлей.

КАРИОТИП, РАЗМЕР ГЕНОМА, КОЛИЧЕСТВО ДНК У ЖУРАВЛЕЙ И ТИПЫ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ В ИХ ИЗУЧЕНИИ

Кариотип журавлей, охарактеризованный на примере американского (*Grus americana*) и двух подвидов канадского журавлей – большого (*G. canadensis tabida*) и миссисипского (*G. c. pulla*), представлен формулой 2n = 78 + 2 (78 аутосом и половые хромосомы ZZ и ZW) (Goodpasture et al., 1992;

Rasch, 2006). Количество ДНК в ядре клетки крови у самцов на 3–4% больше, чем у самок, и в среднем для всех 15 видов журавлей составляет около 1.5 пг (Rasch, 2006). Размер генома журавлей находится в пределах, установленных для других видов птиц (0.96–2.2 Гб) (Zhang et al., 2014): 1.33 Гб у черношейного (*G. nigricollis*) (Zhou et al., 2019), 1.146 Гб у японского (*G. japonensis*) (Lee et al., 2020) и 1.13 Гб у восточного венценосного (*Balearica regulorum*) (Zhang et al., 2014). Отметим, что геном птиц гораздо меньше, чем у остальных позвоночных животных, предположительно для более быстрой регуляции генов во время управляемого полета (Zhang et al., 2014).

Молекулярно-генетические маркеры, используемые для изучения разных аспектов биологии живых организмов, можно поделить на селективно нейтральные, изменчивость которых не подвержена действию отбора и не связана с адаптацией, и функционально значимые – находящиеся под действием естественного отбора и определяющие адаптацию и устойчивость организмов. К первой группе относятся прямые и опосредованные маркеры изменчивости ДНК (ядерные микросателлитные локусы, частично – однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), селективно нейтральные аллозимные локусы, митохондриальная ДНК), ко второй – гены-кандидаты устойчивости к неблагоприятным воздействиям среды, преселектированные SNP, гены иммунного ответа, селективно нагруженные аллозимы. Кроме того, на раннем этапе развития молекулярных технологий использовались неспецифические (анонимные) мультилокусные маркеры (RAPD, ISSR), роль которых сводилась к “фингерпринтингу” и оценке уровней дивергенции без непосредственной возможности определять, в какой части генома локализованы полиморфизмы. Вышеупомянутые классы маркеров в той или иной степени разработаны для изучения разных видов журавлей. Наиболее современные исследования полных геномов (Zhou et al., 2019; Lee et al., 2020) и транскриптомов (Ye et al., 2021) журавлей пока единичны.

Первые данные о генетической структуре и филогении журавлей были получены с помощью ДНК–ДНК-гибридизации (Ingold et al., 1989; Krajewski, 1989), аллозимов (Dessauer et al., 1992), минисателлитного анализа (Love, Deininger, 1992) и ДНК-фингерпринтинга (Longmire et al., 1992; Tokarskaya et al., 1994, 1995, 1999). Сейчас эти маркеры не используются, но они стали основой для дальнейшего развития исследований с применением секвенирования мтДНК и анализа специфических маркеров ядерной ДНК, по которым получен основной массив данных по внутривидовой генетической структуре и межвидовых взаимоотношениях журавлей.

ТАКСОНОМИЯ И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА ЖУРАВЛИНЫЕ (Gruidae)

Таксономия отряда Журавлеобразных (Gruiformes) неоднократно подвергалась ревизии. В настоящее время с помощью сочетания методов морфологической систематики и молекулярной филогении установлено, что отряд представлен пятью семействами: Пастушковые (Rallidae), Журавлиные (Gruidae), Арамовые (Aramidae), Трубачи (Psophiidae) и Лапчатоногие (Heliornithidae) (Fain et al., 2007).

К. Линней выделял шесть видов журавлей, которые были отнесены им к роду цапель (*Ardea*), что в настоящее время представляет чисто исторический интерес. Долгое время использовалась система, основанная на морфологии, в которой выделялись роды *Balearica* (венценосные журавли), *Bugeranus* (сережчатый журавль), *Anthropoides* (красавка и африканская красавка), а все остальные виды объединялись в род *Grus* (Peters, 1934). Близкая к современной классификация 15 видов журавлей была составлена Арчибальдом (Archibald, 1976) на основе сходства унисонального крика их представителей. Последующие филогенетические реконструкции с использованием морфологических и молекулярно-генетических маркеров, включая байесовскую кластеризацию полных митохондриальных геномов (Krajewski et al., 2010), внесли лишь некоторые уточнения в систему Арчибальда (Krajewski, 2019).

Согласно кластеризации митохондриальных геномов, семейство Журавлиные представлено двумя монофилетическими подсемействами – Венценосные журавли (Balearicinae) и Журавли (Gruinae), дивергировавшие 31–37 млн лет назад в позднем олигоцене с последующим разделением видов в неогене (Krajewski et al., 2010). Внутри Gruinae 12–14 млн лет назад произошло отделение стерха, что послужило основанием вывести этот вид из рода *Grus* в род *Leucogeranus*. Остальные виды подсемейства формируют четыре клады: 1) Canadensis – канадский журавль (*Grus canadensis*); 2) Antigone – индийский (*G. antigone*), австралийский (*G. rubicunda*) и даурский (*G. vipio*) журавли; 3) сестринские таксоны *Bugeranus* (сережчатый журавль) + *Anthropoides* (красавка); и 4) Americana – японский (*Grus japonensis*), американский (*G. americana*), серый (*G. grus*), черношейный (*G. nigricollis*) и черный (*G. monacha*) журавли (табл. 1). Внутри клады Americana раньше всех дивергировал японский журавль (7.6–9.0 млн лет назад), а остальные четыре вида сформировались в течение последних 4 млн лет (Krajewski et al., 2010). И хотя авторы считают свой филогенетический анализ корректным, они не настаивают на его окончательности, поскольку в нем задействовано лишь по одному митохондриальному геному от каждого вида (15 видов = 15 особей = 15 геномов).

Таблица 1. Таксономия современных видов журавлей по митохондриальному геному (по: Krajewski et al., 2010; Krajewski, 2019)

Отряд Gruiformes (Bonaparte, 1854) – Журавлеобразные
Семейство Gruidae (Vigors, 1825) – Журавлиные
Подсемейство Balearicinae (Brasil,1913) – Венценосные журавли
Род *Balearica* (Brisson, 1760):
B. pavonina (Linneaus,1758) – западный венценосный журавль
B. regulorum (Bennett, 1833) – восточный венценосный журавль
Подсемейство Gruinae (Vigors,1825) – Журавли
Род *Leucogeranus* (Bonaparte, 1855):
L. leucogeranus (Pallas, 1773) – стерх
Род *Bugeranus* (Gloger, 1841):
B. carunculatus (Gmelin, 1789) – сережчатый журавль
Род *Anthropoides* (Vieillot, 1816):
A. paradisea (Lichtenstein, 1793) – африканская красавка
A. virgo (Linneaus, 1758) – красавка
Род *Grus* (Pallas, 1766):
Группа Canadensis:
G. canadensis (Linnaeus, 1758) – канадский журавль
Группа Antigone:
G. antigone (Linneaus, 1758) – индийский журавль
G. rubicunda (Perry, 1810) – австралийский журавль
G. vipio (Pallas, 1811) – даурский журавль
Группа Americana:
G. japonensis (Muller, 1776) – японский журавль
G. americana (Linneaus, 1758) – американский журавль
G. grus (Linneaus, 1758) – серый журавль
G. monacha (Temminck, 1835) – черный журавль
G. *nigricollis* (Przhewalsky, 1876) – черношейный журавль

Не исключено, что филогенетическое дерево журавлей изменится при анализе митохондриальных геномов большего количества особей от каждого вида, а также при секвенировании полных ядерных геномов (Krajewski, 2019). Изменения тем более вероятны, что данная молекулярная филогения не совсем согласуется с филогенией по морфологии грудины, которая подтверждает раннюю дивергенцию стерха, однако указывает на близость к нему клады Bugeranus + Anthropoides, что не соответствует кластеризации по митохондриальному геному (Mayr et al., 2020). Таким образом, комплексные таксономические исследования Журавлиных, включающие как морфологические, так и современные полногеномные данные, еще не завершены.

ВНУТРИВИДОВАЯ ТАКСОНОМИЯ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ

Из 15 видов журавлей подвиды описаны только у пяти: двух венценосных, канадского, серого и индийского. Молекулярные исследования показали, что выделение подвидов у журавлей по морфологическим признакам и/или географическому принципу не всегда поддерживается генетическими различиями.

У наиболее распространенного в мире канадского журавля (*Grus canadensis*) охарактеризовано шесть подвидов: три мигрирующих (малый *G. c. canadensis*, канадский *G. c. rowani* и большой *G. c. tabida*) с увеличивающейся численностью и три оседлых (миссисипский *G. c. pulla*, флоридский *G. c. pratensis* и кубинский *G. c. nesiotis*), являющихся редкими и уязвимыми. Особенностью канадского журавля является то, что разные мигрирующие подвиды гнездятся на общей территории и используют общие пролетные пути, поэтому во внутривидовой структуре *G. canadensis* выделяют шесть мигрирующих популяций, которые могут быть представлены одним, двумя или тремя подвидами (Crane Conservation..., 2019). Филогеографический анализ на основе контрольного регио-

на мтДНК выявил у канадского журавля наличие двух генетических линий, разошедшихся около 1.5 млн лет назад и не соответствующих современному представлению о подвидах и популяциях. Первая линия представлена *C. c. canadensis*, а вторая – остальными пятью подвидами – как оседлыми, так и мигрирующими (Rhymer et al., 2001). Поставлено под сомнение выделение подвида *G. c. rowani* в связи с его генетической неотличимостью от *G. c. tabida* (Rhymer et al. 2001; Glenn et al., 2002; Petersen et al., 2003). Генетическая подразделенность (F_{ST}) всех подвидов обеих генетических линий у канадского журавля оказалась значительной и в среднем составила 0.48 (Rhymer et al., 2001), чего нельзя сказать о сером журавле.

У серого журавля (*G. grus*), второго в мире по распространенности после канадского, выделяют четыре подвида: западный (*G. g. grus*), восточный, (*G. g. lilfordi*), закавказский (*G. g. archibaldi*) и тибетский (*G. g. korelovi*) (Ильяшенко, 2011). Первые два – многочисленные дальние мигранты, контактирующие между собой в Предуралье и междуречье Волги и Урала, тогда как два другие подвида малочисленны и ранее считались изолированными. Ареал закавказского подвида в Армянском нагорье удален от южной границы распространения восточного серого журавля более чем на 1 тыс. км, а сам подвид рассматривается как оседлый или кочующий (Crane Conservation..., 2019). Представители тибетского подвида, гнездящегося в высокогорьях на границе Восточного и Центрального Тянь-Шаня, совершают короткие миграции в южном направлении на расстояние около 400 км (Ильяшенко и др., 2018). Анализ изменчивости контрольного региона мтДНК выявил очень короткую генетическую дистанцию (0.3–1.1%) между этими подвидами, вероятно, указывающую на недавнее формирование морфологических различий, не отразившихся на генетическом разнообразии серого журавля в разных частях ареала (Haase, Ilyashenko, 2012).

У индийского журавля (*G. antigone*) описаны три ныне живущих подвида: индийский (*G. a. antigone*), восточный (*G. a. sharpii*) и австралийский (*G. a. gillae*), а также вымерший филиппинский (*G. a. luzonica*) (Crane Conservation..., 2019). Представители вида являются оседлыми и кочующими птицами. Ранее приводились сведения о клинальной генетической изменчивости подвидов *G. antigone* (Jones et al., 2005a), однако, по более современным данным анализа микросателлитных локусов и контрольного региона мтДНК, австралийский подвид, отделившийся около 37.5 тыс. лет назад (Wood, Krajewski, 1996), существенно отличается от индийских журавлей в Южной и Юго-Восточной Азии (Nevard et al., 2020b). Согласно Джонсу с соавт. (Jones et al., 2005a), в среднем генетическая подразделенность подвидов *G. antigone* по микросателлитам составляет $F_{ST} = 0.21$; по данным Неварда с соавт. (Nevard et al., 2020b) – от 0.086 до 0.280.

У восточного венценосного журавля (*Balearica regulorum*) выделяют восточноафриканский (*B. r. gibbericeps*) и южноафриканский (*B. r. regulorum*) подвиды, у западного венценосного (*B. pavonina*) – суданский (*B. p. ceciliae*) и западноафриканский (*B. p. pavonina*), но исследование их генетической структуры с использованием молекулярно-генетических методов никогда не проводилось.

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

Межвидовая гибридизация журавлей в природе отмечается в местах совместного гнездования, на пролетах и зимовках и описана для нескольких видов. Молекулярно-генетические методы предоставляют единственную надежную возможность идентификации межвидовых гибридов в нескольких поколениях, в том числе при возвратных скрещиваниях.

В случае с серым (*Grus grus*) и черным (*G. monacha*) журавлями, образование смешанных пар вероятнее всего происходит в зоне контакта ареалов этих видов в Юго-Западной Якутии и Амурской области, где количественно преобладает черный журавль, а для серого журавля, находящегося на границе гнездовой части ареала, может быть недостаток партнеров своего вида. Однако это не исключает того, что формирование смешанных пар может происходить на общих местах зимовки или миграционных путях (Дегтярев, Антонов, 1990). В Южной Африке засвидетельствована встреча пары, образованной особями африканской красавки (*Anthropoides paradisea*) и сережчатого журавля (*Bugeranus carunculatus*), с гибридными птенцами (Johnson, 1985). Однако эти явления не носят массового характера и пока не изучены с генетической точки зрения, в отличие от масштабной гибридизации австралийского подвида индийского журавля (*Grus antigone gillae*) с австралийским журавлем (*G. rubicunda*) в Австралии. Случайный сбор перьев в местах совместной кормежки этих журавлей позволили с помощью микросателлитного анализа выявить в 10 раз больше гибридных особей, в том числе бэккроссов, чем было определено визуально по промежуточным морфологическим признакам (Nevard et al., 2020a). Воспроизводство фертильного потомства и интрогрессивная гибридизация между многочисленным австралийским журавлем и сокращающим численность австралийским подвидом индийского, которую невозможно контролировать в природе, грозит ассимиляцией генофонда последнего на территории Австралии и в перспективе полным исчезновением.

Искусственную межвидовую гибридизацию иногда практикуют в экспериментальных целях. В 1990 г. для проверки качества спермы стер-

хов (*Leucogeranus leucogeranus*) после криоконсервации и для установления возможности гибридизации этого вида с даурским журавлем (*G. vipio*) (Максудов, Панченко, 2002) с помощью искусственного осеменения самок *G. vipio* были получены жизнеспособные гибриды с морфологическими признаками обоих видов, но вопрос их фертильности не был изучен, поскольку из-за своей чрезмерной агрессивности эти птицы содержались по одиночке. Спустя 20 лет с использованием микросателлитного анализа были установлены родители двух оставшихся в живых гибридов, поскольку при рождении птенцы не были помечены (Мудрик и др., 2015а). Важным стал эксперимент по искусственному осеменению самки стерха спермой серого журавля (*G. grus*), в результате чего был получен птенец с промежуточными морфологическими признаками. Его фенотип был описан для идентификации таких гибридов в природе, поскольку гибридизация стерха и серого журавля возможна в местах гнездования и на пролете западной популяции стерха (Kashentseva, Postelnykh, 2013). Птенец оказался самцом, который в течение нескольких лет успешно скрещивается в неволе с самкой серого журавля, что является свидетельством фертильности таких гибридов (Кашенцева, 2020). Потомство гибридного самца, внешне почти не отличающееся от серых журавлей, предоставляет уникальный материал для изучения процессов интрогрессии генов стерха при подобном сценарии гибридизации.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЖУРАВЛЕЙ

По данным, полученным для большинства видов журавлей по ядерным микросателлитным локусам и мтДНК, прослеживается тенденция, указывающая на более низкое генетическое разнообразие и более выраженную генетическую дифференциацию у немигрирующих видов, подвидов и популяций по сравнению с мигрирующими. Так, уровень наблюдаемой гетерозиготности (H_O) по микросателлитным локусам у немигрирующих индийского (Jones et al., 2005a), сережчатого (Jones et al., 2006), восточного венценосного (Meares et al., 2008), австралийского (Miller et al., 2019), а также двух оседлых подвидов канадского (Jones et al., 2010) и немигрирующей островной популяции японского (Sugimoto et al., 2015) журавлей находится в пределах от 0.275 до 0.548. У дальних мигрантов, таких как стерх (Мудрик и др., 2014а), красавка (Mudrik et al., 2018), серый (Мудрик и др., 2015в) и даурский (Мудрик и др., 2022) журавли, а также мигрирующая континентальная популяция японского журавля (Zou et al. 2010; Sun et al., 2020), этот показатель находится в пределах от 0.638 до 0.739. Вероятно, более низкая генетическая изменчивость оседлых популяций по сравнению с мигрирующими связана с их размером и плотностью, а также ограниченным потоком генов. Однако наиболее очевидными причинами обеднения генофондов у некоторых видов журавлей являются резкие сокращения численности в их эволюционной истории. К таким видам относится самый редкий в мире журавль – американский, мигрирующая популяция которого была практически истреблена в США к середине XX в. и восстановлена с помощью разведения в неволе с 15 до 505 особей (по состоянию на 2017 г.) (Арчибальд, 2021). Уровень наблюдаемой гетерозиготности по микросателлитным локусам у этого вида невысокий (H_O = 0.455) (Jones et al., 2010), а по данным мтДНК, в результате прохождения через “бутылочное горлышко” американский журавль утратил более 2/3 гаплотипов (Glenn et al., 1999). Похожая ситуация произошла и с немигрирующей популяцией японского журавля на о. Хоккайдо, которая также подверглась истреблению человеком в конце XIX в. и была восстановлена из 20 до 1500 особей, однако в настоящее время весь ее генофонд представлен всего лишь тремя гаплотипами контрольного региона мтДНК (Akiyama et al., 2017b).

Примеры, связанные с влиянием человека на численность журавлей, отражают недавнее и очевидное для нас прошлое. Современный биоинформатический анализ полных геномов позволяет заглянуть далеко вглубь эволюционной истории видов и отследить демографические события, происходившие в далеком прошлом в связи с изменениями климата на планете. Так, установлено, что 0.4 млн лет назад у восточного венценосного журавля, обитающего в Африке, наблюдался пик численности (Lee et al., 2020), а у азиатских видов – черношейного (Zhou et al., 2019) и японского (Lee et al., 2020) журавлей – произошел резкий спад численности, свидетельствующий о неблагоприятной окружающей среде для их существования в тот период. Для черношейного журавля также было установлено, что он повторно прошел через “бутылочное горлышко” 75 тыс. лет назад, в результате чего его численность еще больше сократилась (Zhou et al., 2019).

В отношении внутривидовой генетической дифференциации журавлей также просматривается тенденция, связанная с подвижностью особей. Чаще всего мигранты характеризуются более низкой генетической дифференциацией по сравнению с оседлыми представителями, что, вероятно, обусловлено потоком генов и возможностью изменения пролетных путей, мест зимовки и гнездований. Значения показателя межпопуляционной подразделенности F_{ST} по микросателлитным локусам у мигрирующих серого (Мудрик и др., 2015в; Haase et al., 2019), даурского (Мудрик и др., 2022), канадского (Jones et al., 2005b) журавлей и красав-

ки (Mudrik et al., 2018) находятся в пределах от 0.011 до 0.060. По контрольному региону мтДНК значение F_{ST} для мигрирующих черного (Zhang et al., 2012), канадского (Rhymer et al., 2001) и даурского (Мудрик и др., 2022) журавлей, стерха (Ponomarev et al., 2004) и красавки (Mudrik et al., 2022) составляет от –0.007 до 0.075. У немигрирующих видов значение F_{ST} по микросателлитам может достигать 0.282 (индийский журавль, Nevard et al., 2020b), а по мтДНК – 0.450 (сережчатый журавль, Jones et al., 2006). Большие генетические различия ($F_{ST} = 0.480$) установлены между мигрирующими и немигрирующими подвидами канадского журавля (Rhymer et al., 2001), а между континентальной и островной популяциями японского журавля они слабые ($F_{ST} = 0.025$) (Zou et al., 2007), вероятно, из-за общего обеднения генофонда этого вида.

АДАПТИВНЫЕ ГЕНЫ

Данные о полиморфизме и функциях адаптивных генов у журавлей пока находятся в стадии накопления. Наиболее разработанная тема – это изучение изменчивости генов главного комплекса гистосовместимости (MHC – major histocompatibility complex), обеспечивающего иммунный ответ организма на болезни и действие патогенов. Строение этих генов у журавлей было охарактеризовано в 1990-е гг., тогда же были разработаны и методы их опосредованного анализа (Jarvi et al., 1995, 1999). Обнаружено, что разнообразие MHC у редкого флоридского подвида канадского журавля больше, чем у американского, что свидетельствует о меньшей приспособленности последнего (Jarvi et al., 2001). Позже были клонированы и секвенированы аллели MHC у 13 видов журавлей (Kohyama et al., 2015) и установлено, что островная популяция японского журавля характеризуется меньшим количеством аллелей и более низкой изменчивостью по MHC, чем континентальная (Akiyama et al., 2017a; Xu et al., 2022), и это в очередной раз подтвердило скудость ее генофонда. Анализ экспрессии генов MHC показал, что главным органом иммунного ответа у журавлей (на примере японского) является селезенка (Ye et al., 2021).

Современные методы секвенирования полных геномов позволяют устанавливать гены, непосредственно связанные с адаптацией к определенным факторам. Так, у черношейного журавля, обитающего в Гималаях, обнаружены адаптивные варианты генов приспособленности к гипоксии и устойчивости к ионизирующему излучению, необходимые для жизни в условиях высокогорья (Zhou et al., 2019). Анализ генома японского журавля позволил установить гены, отвечающие за большую продолжительность жизни у этой группы птиц (Lee et al., 2020).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ В ПРИРОДНЫХ И ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Поскольку у журавлей отсутствует половой диморфизм, точное определение пола даже у взрослых особей нуждается в проверке с помощью ДНК-маркеров, а для эмбрионов, птенцов и неполовозрелых журавлей это единственная возможность диагностики полового статуса (Мудрик и др., 2013а). Определение пола актуально как для изучения журавлей в природе, так и для их искусственного разведения. У птиц гетерогаметным полом является самка (половые хромосомы ZW), а гомогаметным – самец (ZZ). Идентификация пола заключается в выявлении полиморфизма маркеров пола на женской половой хромосоме. В качестве наиболее распространенных маркеров пола у журавлей используют ген хромохеликазы *CHD* (Нестеренко, Кашенцева, 2015; Griffiths et al., 1996) и уникальную последовательность EE0.6 (Мудрик и др., 2013а,б, 2015б, 2018; Itoh et al., 2001; Bao et al., 2009).

Вопрос соотношения полов как важной биологической характеристики популяций у журавлей практически не изучен. В потомстве японских журавлей в Питомнике редких видов журавлей Окского заповедника соотношение полов смещено в сторону самок (Нестеренко, Кашенцева, 2015), а в потомстве стерхов это соотношение из года в год близко к равновесию (Мудрик и др., 2015б). В потомстве красавки в природе выявлена тенденция к преобладанию самок (Мудрик и др., 2018), а среди птенцов, ювенильных и взрослых серых журавлей на осенних скоплениях в Центральной России идентифицировано больше самцов (Маркин и др., 2019). Очевидно, что соотношение полов в потомстве разных видов журавлей зависит от факторов, нуждающихся в более глубоком изучении на репрезентативном биологическом материале.

РАЗВЕДЕНИЕ И РЕИНТРОДУКЦИЯ РЕДКИХ ВИДОВ ЖУРАВЛЕЙ

Молекулярно-генетические методы играют важную роль в искусственном разведении редких видов и подвидов журавлей, предназначенном для увеличения их численности в природе путем реинтродукции. С помощью мониторинга генетического разнообразия искусственных популяций и контроля скрещиваний генетически неродственных особей достигается поддержание резервного генофонда вида с минимизацией рисков получения инбредного потомства. Пионером и примером успешности такой программы по сохранению и восстановлению в природе стал американский журавль. Данные о генетическом разнообразии и родстве всех особей учитываются при разведении и внесены в Международную племенную книгу

этого вида (Jones et al., 2002), так же, как и редкого миссисипского подвида канадского журавля (Henkel et al., 2011).

Программа разведения и реинтродукции эндемика России стерха создана по аналогии и по методикам, разработанным для американского журавля. В частности, основным способом получения потомства стерхов является искусственное осеменение импринтированных на человека самок спермой разных самцов. Отцовство птенцов в этих случаях определяется с помощью анализа ДНК (Jones, Nicolich, 2001). С использованием микросателлитных локусов в искусственной популяции стерха установлено, что в группе производителей из первого и второго поколений сохраняется высокий уровень гетерозиготности, свойственный исходному генофонду птиц-основателей природного происхождения, однако происходит снижение аллельного разнообразия и увеличение степени родства, что вызывает необходимость пополнения данной популяции новыми особями, предпочтительнее всего из природы (Мудрик и др., 2014б). Анализ отцовства у птенцов стерха, полученных в результате множественного искусственного осеменения, показал, что сперматозоиды этого вида журавлей могут сохранять жизнеспособность в половых путях самки до момента оплодотворения почти 15 сут. (Мудрик и др., 2016). Оценка генетического разнообразия размножающихся журавлей с целью реинтродукции осуществляется также для восточного подвида индийского журавля в Тайланде (Sankhom et al., 2018).

ПРИРОДООХРАННАЯ ГЕНЕТИКА (ЗАКЛЮЧЕНИЕ)

Перечисленные направления в изучении журавлей с применением молекулярно-генетических маркеров, безусловно, способствуют выработке рекомендаций и стратегий по сохранению этих уязвимых видов птиц. Так, угроза ассимиляции генов австралийского подвида индийского журавля в результате его гибридизации с австралийским журавлем вызывает необходимость создания резервного “чистого” генофонда этого подвида в неволе (Nevard et al., 2020a). Отсутствие значимых генетических различий между западной и восточной популяциями стерха (Tokarskaya et al., 1994; Ponomarev et al., 2004), а также между островной и континентальной популяциями японского журавля (Sugimoto et al., 2015; Akiyama et al., 2017b) обосновывают не только вынужденную необходимость, но и возможность восстановления практически утраченной западной популяции *L. leucogeranus* и крайне генетически обедненной островной популяции *G. japonensis* с помощью птиц из других, более благополучных и при этом не сильно дивергировавших популяций этих видов. В отношении японского журавля обогащение островной популяции за счет континентальной тем более не принципиально, поскольку с использованием генетического анализа был установлен факт естественного объединения птиц из этих популяций на о. Хоккайдо (Kawasaki et al., 2022). Мониторинг генетического разнообразия и контроль скрещиваний в искусственной популяции стерха позволяют поддерживать резервный генофонд этого российского эндемика и получать генетически здоровое потомство для реинтродукции (Мудрик и др., 2014а,б, 2015а). Практически истребленная мигрирующая популяция американского журавля была восстановлена в природе во многом благодаря разработке и внедрению молекулярно-генетических технологий (Glenn et al., 1999; Jones, Nicolich, 2001; Jones et al., 2002). Индивидуальная генетическая паспортизация редких видов журавлей в питомниках и центрах разведения позволяет выявлять факты незаконной торговли птицами из природы (Meares et al., 2008). Вместе с тем, генетические исследования не выносят вердиктов в отношении изменения подходов к сохранению редких подвидов журавлей (на примере канадского, серого) на основании их слабых генетических отличий от более многочисленных подвидов, поскольку любая уязвимая популяция должна рассматриваться как самостоятельная природоохранная единица (Rhymer et al., 2001; Haase, Ilyashenko, 2012). Однако в завершение стоит подчеркнуть неравномерность молекулярно-генетических исследований разных видов журавлей. Так, некоторые виды (венценосные и черношейный журавли, африканская красавка) абсолютно не изучены в популяционно-генетическом отношении, тогда как для японского журавля разработано максимальное количество молекулярных-генетических маркеров и передовые технологии анализа полных геномов и транскриптомов. В России гнездятся семь видов журавлей из 15. Наши исследования на данный момент охватывают природные популяции красавки (Мудрик и др., 2018; Mudrik et al., 2018, 2022), серого (Мудрик и др., 2015в) и даурского (Мудрик и др., 2022) журавлей, а также искусственную популяцию стерха (Мудрик и др., 2014а, б, 2015а,б), однако мы были вынуждены ограничиваться использованием традиционных маркеров (микросателлитные локусы, мтДНК). Хочется пожелать российским ученым достигнуть перехода на новый геномный технологический уровень в изучении и сохранении этих знаковых и любимых человечеством птиц.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН № 0112-2019-0001.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арчибальд Д. Статус журавлей мира в 2021 г. // Журавли Евразии (распространение, биология). 2021. Вып. 6. С. 31–54.

Дегтярев В.Т., Антонов А.К. Факт гнездования смешанной пары серого и черного журавлей в Юго-Западной Якутии // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 8. С. 153–155.

Ильяшенко В.Ю. О систематике серого журавля // Журавли Евразии (биология, распространение, миграция, управление). 2011. Вып. 4. С. 93–103.

Ильяшенко Е.И., Белялов О.В., Ильяшенко В.Ю. и др. Результаты мечения журавлей на оз. Тузколь, Казахстан, в 2017 г. // Инф. бюл. Раб. группы по журавлям Евразии. 2018. № 14. С. 89–101.

Кашенцева Т.А. Размножение гибрида серого журавля и стерха // Инф. бюл. Раб. группы по журавлям Евразии. 2020. № 15. С. 99–102.

Максудов Г.Ю., Панченко В.Г. Получение межвидового гибрида журавлей методом искусственного осеменения замороженно-оттаянной спермой // Изв. РАН. Сер. биол. 2002. № 2. С. 243–247.

Маркин Ю.М., Постельных К.А., Кондракова К.Д. и др. Результаты мечения серых журавлей *Grus grus* GPS-GSM-передатчиками в 2016–2018 гг. // Тр. Окского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 38. Рязань: ГУП РО “Рязанская областная типография”, 2019. С. 52–57.

Мудрик Е.А., Горошко О.А., Сурмач С.Г. и др. Однородность генофонда западной и восточной популяций даурского журавля *Antigone vipio* на разных пролетных путях // Генетика. 2022. Т. 58. № 5. С. 570–580.

Мудрик Е.А, Ильяшенко Е.И., Джамирзоев Г.С. и др. Соотношение полов у птенцов красавок (*Anthropoides virgo* Linneaus, 1758) прикаспийской гнездовой группировки // Генетика. 2018. Т. 54. Приложение. S54–S57.

Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Гамбург Е.А. и др. Неинвазивный метод идентификации пола птенцов журавлей по ДНК из капиллярных сосудов аллантоиса // Онтогенез. 2013а. Т. 44. № 5. С. 372–376.

Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Гамбург Е.А., Политов Д.В. Определение пола у десяти видов журавлей с помощью ДНК-маркера EE0.6 // Генетика. 2013б. Т. 49. № 12. С. 1254–1257.

Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Гамбург Е.А., Политов Д.В. Генетическая паспортизация и идентификация стерхов (*Grus leucogeranus* Pallas) в искусственно созданных условиях // Изв. РАН. Сер. биол. 2014а. Т. 41. № 3. С. 219–227.

Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Постельных К.А. и др. Генетическое разнообразие и родство в разных поколениях искусственной популяции стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Генетика. 2014б. Т. 50. № 11. С. 1345–1353.

Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Политов Д.В. Интеграция молекулярно-генетических подходов в программу создания резервного генофонда редкого вида журавлей стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Успехи соврем. биол. 2015а. Т. 135. № 2. С. 139–147.

Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Постельных К.А. и др. Соотношение полов в потомстве искусственной популяции стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Генетика. 2015б. Т. 51. № С. 12. С. 1439–1443.

Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Редчук П.С., Политов Д.В. Данные по микросателлитной изменчивости подтверждают низкую генетическую дифференциацию западного и восточного подвидов серого журавля (*Grus grus* L.) // Мол. биол. 2015в. Т. 49. № 2. С. 297–304.

Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Политов Д.В. Длительное сохранение сперматозоидов у стерха (*Grus leucogeranus* Pallas): анализ отцовства и родства при искусственном осеменении // Онтогенез. 2016. Т. 47. № 3. С. 131–137.

Нестеренко О.Н., Кашенцева Т.А. Преобладание самок в потомстве японских журавлей и его возможный адаптивный механизм // Роль заповедников России в сохранении и изучении природы / Мат. юбил. науч.-практ. конф., посвященной 80-летию Окского гос. природного биосферного заповедника, пос. Брыкин Бор, 07–10 сентября 2015 г. Рязань: НП “Голос губернии”, 2015. С. 250–254.

Akiyama T., Kohyama T., Nishida C. et al. Genetic variation of major histocompatibility complex genes in the endangered red-crowned crane // Immunogenetics. 2017a. V. 69. № 7. P. 451–462.

Akiyama T., Momose K., Onuma M. et al. Low genetic variation of red-crowned cranes on Hokkaido island, Japan, over the hundred years // Zool. Sci. 2017b. V. 34. № 3. P. 211–216.

Archibald G.W. Crane taxonomy as revealed by the unison call // Crane research around the world / Eds J.C. Lewis, H. Masatomi. Baraboo, Wisconsin: Int. Crane Foundation, 1976. P. 225–251.

Bao W.B., Wu S.L., Zhang H.X. Sex identification of seven species of cranes in China by PCR // J. Anim. Vet. Adv. 2009. V. 8. № 6. P. 1137–1140.

Crane Conservation Strategy / Eds C.M. Mirande, J.T. Harris. Baraboo, Wisconsin, USA: Int. Crane Foundation, 2019. 454 p.

Dessauer H.C., Gee G.F., Rogers J.S. Allozyme evidence for crane systematics and polymorphisms within populations of Sandhill, Sarus, Siberian, and whooping cranes // Mol. Phyl. Evol. 1992. V. 1. P. 279–288.

Fain M.G., Krajewski C., Houde P. Phylogeny of “core Gruiformes” (Aves: Grues) and resolution of the Limpkin–Sungrebe problem // Mol. Phyl. Evol. 2007. V. 43. № 2. P. 515–529.

Glenn T.C., Thompson J.E., Ballard B.M. et al. Mitochondrial DNA variation among wintering midcontinent Gulf Coast sandhill cranes // J. Wildl. Manag. 2002. V. 66. № 2. P. 339–348.

Glenn T.C., Wolfgang S., Braun M.J. Effects of a population bottleneck on Whooping Crane mitochondrial DNA variation // Conserv. Biol. 1999. V. 13. № 5. P. 1097–1107.

Goodpasture C., Seluja G., Gee G. Karyotype and identification of sex in two endangered crane species // North Am. Crane Workshop Proc. 1992. P. 2019–2224.

Griffiths R., Daan S., Dijkstra C. Sex identification in birds using two *CHD* genes // Proc. Royal Soc. B Biol. Sci. 1996. V. 263. № 1374. P. 1251–1256.

Haase M., Ilyashenko V. A glimpse on mitochondrial differentiation among four currently recognized subspecies of the common crane *Grus grus* // Ardeola. 2012. V. 59. № 1. P. 131–136.

Haase M., Höltje H., Blahy B. et al. Shallow genetic population structure in an expanding migratory bird with high breeding site fidelity, the Western Eurasian Crane *Grus grus grus* // J. Ornith. 2019. V. 160. P. 965–972.

Henkel J.R., Jones K.L., Hereford S.G. et al. Integrating microsatellite and pedigree analyses to facilitate the captive management of the endangered Mississippi sandhill crane (*Grus canadensis pulla*) // Zoo Biol. 2011. №. 30. 1–14.

Ingold J.L., Vaughn J.C., Guttman S.I., Maxson L.R. Phylogeny of the cranes (Aves: Gruidae) as deduced from DNA-DNA hybridization and albumin micro-complement fixation analyses // Auk. 1989. V. 106. № 4. P. 595–602.

Itoh Y., Suzuki M., Ogawa A. et al. Identification of the sex of a wide range of Carinatae birds by PCR using primer sets selected from chicken EE0.6 and its related sequences // J. Hered. 2001. V. 92. № 4. P. 315–321.

Jarvi S.I., Gee G.F., Miller M.M., Briles W.E. A complex alloantigen system in Florida sandhill cranes, *Grus canadensis pratensis* – evidence for the major histocompatibility (B) system // J. Hered. 1995. V. 86. № 5. P. 348–353.

Jarvi S.I., Goto R.M., Gee G.F. et al. Identification, inheritance, and linkage of B-G-like and MHC class I genes in cranes // J. Hered. 1999. V. 90. № 1. P. 152–159.

Jarvi S.I., Miller M.M., Goto R.M. et al. Evaluation of the Major histocompartibility complex (MHC) in cranes: applications to conservation efforts // Proc. of the Eight North American Crane Workshop, 11–14 January 2000, Albuquerque, New Mexico, USA. 2001. P. 223.

Johnson D. Hybridisation between Wattled and Blue cranes // Bokmakierie. 1985. № 37. P. 126.

Jones K.L., Nicolich J.M. Artificial insemination in captive whooping cranes: results from genetic analyses // Zoo Biol. 2001. V. 20. P. 331–342.

Jones K.L., Barzen J.A., Ashley M.V. Geographical partitioning of microsatellite variation in the Sarus crane // Anim. Conserv. 2005a. V. 8. № 1. P. 1–8.

Jones K.L., Glenn T.C., Lacy R.C. et al. Refining the Whooping Crane Studbook by incorporating microsatellite DNA and leg-banding analyses // Conserv. Biol. 2002. V. 16. № 3. P. 789–799.

Jones K.L., Henkel J.R., Howard J.J. et al. Isolation and characterization of 14 polymorphic microsatellite DNA loci for the endangered Whooping Crane (*Grus americana*) and their applicability to other crane species // Conserv. Genet. Res. 2010. V. 2. № 1. P. 251–254.

Jones K.L., Krapu G., Brandt D., Ashley M.V. Population genetic structure in migratory sandhill cranes and the role of Pleistocene glaciations // Mol. Ecol. 2005b. V. 14. P. 2645–2657.

Jones K.L., Rodwell L., McCann K.I. et al. Genetic conservation of South African wattled cranes // Biol. Conserv. 2006. V. 127. № 1. P. 98–106.

Kashentseva T., Postelnykh K. The morphology of hybrid of Eurasian and Siberian cranes // Proc. VIIth European Crane Conference "Breeding, Resting, Migration, and Biology", Stralsund, Germany, October 14–17. 2013. P. 109–113.

Kawasaki E., Hasebe M., Hwang J.-H. et al. Origin of a pair of red-crowned cranes (*Grus japonensis*) found in Sarobetsu Wetland, northwestern Hokkaido, Japan: a possible crossbreeding between the island and the mainland population // J. Vet. Med. Sci. 2022. V. 84. 2. P. 233–237.

Kohyama T., Akiyama T., Nishida C. et al. Isolation and characterization of major histocompatibility complex class II B genes in cranes // Immunogenetics. 2015. V. 67. P. 705–710.

Krajewski C. Phylogenetic relationships among cranes (Gruiformes: Gruidae) based on DNA hybrydization // Auk. 1989. V. 106. P. 603–618.

Krajewski C. Phylogenetic taxonomy of cranes and the evolutionary origin of the Whooping crane // Whooping cranes: biology and conservation: biodiversity of the world: conservation from genes to landscapes / Eds J.B. French, S.J. Converse, J.E. Austin. Cambridge: Academic Press, 2019. P. 17–24.

Krajewski C., Sipiorski J.T., Anderson F.E. Complete mitochondrial genome sequences and the phylogeny of cranes (Gruiformes: Gruidae) // Auk. 2010. V. 127. № 2. P. 440–452.

Lee H., Kim J., Weber J.A. et al. Whole genome analysis of the red-crowned crane provides insight into avian longevity // Mol. Cells. 2020. V. 43. № 1. P. 86–95.

Longmire J.L., Gee G.F., Hardekopf C.L., Mark G.A. Establishing paternity in Whooping cranes (*Grus americana*) by DNA analysis // Auk. 1992. V. 109. № 3. P. 522–529.

Love J., Deininger P. Characterization and phylogenetic significance of a repetitive DNA sequence from Whooping cranes (*Grus americana*) // Auk. 1992. V. 109. № 1. P. 73–79.

Mayr G., Lechner T., Böhme M. A skull of a very large crane from the late Miocene of Southern Germany, with notes on the phylogenetic interrelationships of extant Gruinae // J. Ornith. 2020. V. 161. P. 923–933.

Meares K., Dawson D., Horsburgh G. et al. Characterisation of 14 blue crane *Grus paradisea* (Gruidae, Aves) microsatellite loci for use in detecting illegal trade // Conserv. Genet. 2008. V. 9. P. 1363–1367.

Miller A.D., Veltheim I., Nevard T. et al. Microsatellite loci and the complete mitochondrial DNA sequence characterised through next-generation sequencing and *de novo* genome assembly, and a preliminary assessment of population genetic structure for the Australian crane, *Antigone rubicunda* // Avian Biol. Res. 2019. V. 12. № 2. P. 49–58.

Mudrik E.A., Ilyashenko E.I., Goroshko O.A. et al. The Demoiselle crane (*Anthropoides virgo*) population genetic structure in Russia // Vavilov J. Genet. Breed. 2018. V. 22. № 5. P. 586–592.

Mudrik E.A., Ilyashenko E.I., Ilyashenko V.Y. et al. Genetic diversity and differentiation of the widespread migratory Demoiselle Crane, *Grus virgo*, on the northern

edge of the species' distribution // J. Ornith. 2022. V. 163. P. 291–299.

Nevard T., Haase M., Archibald G. et al. The sarolga: conservation implications of genetic and visual evidence for hybridization between the brolga *Antigone rubicunda* and the Australian sarus crane *Antigone antigone gillae* // Oryx. 2020a. V. 54. № 1. P. 40–51.

Nevard T., Haase M., Archibald G. et al. Subspecies in the Sarus Crane Antigone antigone revisited; with particular reference to the Australian population // PLoS One. 2020b. V. 15. № 4. P. e0230150.

Peters J.L. Check-list of birds of the World. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press., 1934. V. 2. 401 p.

Petersen J.L., Bischof R., Krapu G.L., Szalanski A.L. Genetic variation in the midcontinental population of Sandhill cranes, *Grus canadensis* // Biochem. Genet. 2003. V. 41 № 1/2. P. 1–12.

Ponomarev A., Tatarinova T., Bubyakina V. et al. Variation of mitochondrial DNA D-loop sequences in the endangered Siberian crane *Grus leucogeranus* Pallas // Conserv. Genet. 2004 V. 5. P. 847–851.

Rasch E. Genome sizes of cranes (Aves: Gruiformes) // J. Morphol. 2006. V. 267. P. 1429–1432.

Rhymer J.M., Fain M.G., Austin J.E. et al. Mitochondrial phylogeography, subspecific taxonomy, and conservation genetics of sandhill cranes (*Grus canadensis;* Aves: Gruidae) // Conserv. Genet. 2001. V. 2. P. 203–218.

Sankhom R., Warrit N., Wiwegweaw A. Screening and application of microsatellite markers for genetic diversity analysis of captive eastern sarus crane *Grus antigone sharpii* Blanford, 1895 in Thailand // Zoo Biol. 2018. V. 37. № 5. P. 310–319.

Sugimoto T., Hasegawa O., Azuma N. et al. Genetic structure of the endangered red-crowned cranes in Hokkaido, Japan and conservation implications // Conserv. Genet. 2015. V. 16. P. 1395–1401.

Sun C.-H., Liu H.-Y., Xu P., Lu C.-H. Genetic diversity of wild wintering red-crowned crane (*Grus japonensis*) by microsatellite markers and mitochondrial cyt *b* gene sequence in the Yancheng reserve // Anim. Biotechnol. 2020. P. 1–6.

Tokarskaya O.N., Kalnin V.V., Panchenko V.G., Ryskov A.P. Genetic differentiation in a captive population of the endangered Siberian crane (*Grus leucogeranus* Pall.) // Mol. Gen. Genet. 1994. V. 245. № 5. P. 658–660.

Tokarskaya O.N., Petrosyan V.G., Kashentseva T.A. et al. DNA fingerprinting in captive population of the endangered Siberian crane (*Grus leucogeranus*) // Electrophoresis. 1995. V. 16. № 9. P. 1766–1770.

Tokarskaya O.N., Petrosyan V.G., Kashentseva T.A. et al. Analysis of relatedness and genetic diversity in Siberian Cranes *Grus leucogeranus* by DNA fingerprinting // Vogelwelt. 1999. V. 120. № P. 383–389.

Wood T.C., Krajewski C. Mitochondrial DNA sequence variation among the subspecies of sarus crane (*Grus antigone*) // Auk. 1996. V. 113. № 3. P. 655–663.

Xu N., Ye W., Sun C. et al. Genetic diversity and differentiation of MHC class I genes in red-crowned crane populations // Front. Ecol. Evol. 2022. V. 10. Art. 898581.

Ye W., Xu W., Xu N. et al. Comprehensive transcriptome characterization of *Grus japonensis* using PacBio SMRT and Illumina sequencing // Sci. Rep. 2021. V. 11. № 1. P. 1–10.

Zhang G., Li C., Li Q. et al. Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation // Science. 2014. V. 346. № 6215. P. 1311–1320.

Zhang L., Zhou L., Dai Y. Genetic structure of wintering Hooded Cranes (*Grus monacha*) based on mitochondrial DNA D-loop sequences // Chinese Birds. 2012. V. 3. № 2. P. 71–81.

Zhou C., Yu H., Geng Y. et al. A high-quality draft genome assembly of the Black-necked Crane (*Grus nigricollis*) based on nanopore sequencing // Gen. Biol. Evol. 2019. V. 11. № 12. P. 3332–3340.

Zou H.F., Dong H.Y., Kong W.Y. et al. Characterization of 18 polymorphic microsatellite loci in the red-crowned crane (*Grus japonensis*), an endangered bird // Anim. Sci. J. 2010. V. 81. № 4. P. 519–522.

Zou H., Dong H., Zheng D. Genetic variation level among three populations of the Red-crowned Crane in Zhalong National Nature Reserve // J. Northeast For. Univer. 2007. V. 35. P. 57.

Molecular Genetic Approaches in the Study and Conservation of Population Gene Pools of Cranes (Gruidae, Aves)

E. A. Mudrik[a], * and D. V. Politov[a]

[a]*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: mudrik@vigg.ru*

The aim of this paper is to review research areas and intermediate results of the study of cranes' population gene pools using molecular genetic techniques. Data on taxonomy and phylogeny of the Gruidae family, intraspecific genetic structure, population genetic diversity and differentiation of crane species from the most numerous to critically endangered are presented. The effectiveness of the use of DNA markers for the analysis of interspecific hybridization, adaptive variability, sex determination and monitoring of breeding and reintroduction of rare species is shown. Genetically based recommendations and strategies for the conservation of crane's population gene pools in nature and captivity are discussed.

Keywords: Anthropoides, *Antigone*, *Grus*, *Balearica*, *Bugeranus*, *Leucogeranus*, phylogeography, population genetic structure, conservation genetics

EDN: VWRXBH
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 487–497

УДК 004.91:502.2:502.35:504.74:574:574.3:575.174:575.857:597.552.51:597.553.2:639.211

ПРОМЫСЛОВОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ И ВЫДЕЛЕНИЕ РАЙОНОВ ВОСПРОИЗВОДСТВА ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ЛОСОСЕЙ

© 2022 г. Л. А. Животовский[1, 2, *]

[1]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия*
[2]*ВНИИ рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва, Россия*
**e-mail: levazh@gmail.com*

Поступила в редакцию 26.06.2022 г.
После доработки 26.06.2022 г.
Принята к публикации 28.06.2022 г.

Тихоокеанские лососи (горбуша, кета, нерка и др.) являются одними из важнейших промысловых объектов Дальнего Востока России – ежегодный вылов составляет от 300 до 500 тыс. тонн. Нерестятся в реках и пресных озерах на огромной территории – от Чукотки до Южных Курил и Приморья. Организация и контроль их промысла и воспроизводства опираются на рыбопромысловое районирование их видового ареала. Действующее государственное промысловое районирование делит морские акватории на районы промысла (зоны и подзоны), в которых ведется основная добыча лососей (и других видов) и по которым даются ежегодные прогнозы возврата и формируется рыбопромысловая статистическая отчетность. Сухопутная граница зон и подзон определяется вдоль береговой линии морского побережья по уровню максимального прилива, и таким образом нерестовые бассейны тихоокеанских лососей оказываются неохваченными промысловым районированием. Поэтому параллельно требуется районирование лососевых нерестовых рек и озер в целях соотнесения с промысловым районированием и разработкой стратегии воспроизводства и сохранения этих экономически важных видов анадромных рыб. Предложен общий алгоритм деления территории и населяющей ее флоры и фауны на экогеографические районы (ЭГР) на основе ряда экологических и географических критериев. Соответственно, территория Дальнего Востока России была поделена на более чем 30 ЭГР, которые можно принять за территориальные комплексы нерестовых озерно-речных систем (дополняя каждый из них прилегающей полосой прибрежья, куда скатывается смолтифицированная молодь), где размножаются и переживают ранний, критический период жизни следующие поколения лососей и формируется основной потенциал их численности. Показано, что экогеографические районы во многом соответствуют районам промысла тихоокеанских лососей. Это означает, что вопросы промысла и воспроизводства взаимоувязаны для региональных стад лососей, воспроизводящихся в данном экогеографическом районе, и потому подлежат единому плану управления. Применительно к конкретному виду лососевых рыб, территориальную сеть ЭГР можно далее подразделить на экогеографические единицы (ЭГЕ), принимая во внимание экологические и генетические различия между популяционными группировками. ЭГЕ могут рассматриваться как базовые единицы воспроизводства данного вида. Далее, совокупность многовидовых ЭГЕ для всех видов лососей (и, возможно, других гидробионтов) в данном ЭГР образует экогеографическую агрегацию (ЭГА), которую можно интерпретировать как единицу управления всеми биологическими ресурсами в данном экогеографическом районе.

Ключевые слова: Дальний Восток, лососевые рыбы, тихоокеанские лососи, экогеографические районы, экогеографические единицы, экогеографические агрегации, единицы запаса, воспроизводство, экология, биогеография, перевозки оплодотворенной икры

DOI: 10.31857/S004213242205012X

ВВЕДЕНИЕ

Динамика запасов дальневосточных (тихоокеанских) лососей рода *Oncorhynchus* определяется двумя основными факторами, которые мы можем оценить для каждой отдельной популяции: воспроизводством в озерно-речных системах и промысловым изъятием (Никольский, 1974; Рикер, 1979; Бирман, 1985; Шевляков и др., 2021). Кроме того, динамика их численности в высокой степени зависит от уровня смертности во время ската и в ранний морской период (в лиманах, эстуариях рек и прибрежных водах): он может быть велик из-за температурных градиентов, недостатка корма и хищничества рыбами и птицами (Шунтов, Темных, 2008; Шевляков и др., 2019; Карпенко, Бонк, 2020 и др.), но его трудно оценить для конкретных популяций.

Основными районами морского и океанического нагула являются высокопродуктивные воды северной части Тихого океана с прилегающими Беринговым, Охотским и Японским морями (Pacific salmon, 1991; Глубоковский, 1995; Шунтов, Темных, 2008; Карпенко, Бонк, 2020). Согласно действующему районированию промыслов Федерального Агентства по рыболовству РФ, все морские акватории Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна делят на промысловые зоны и подзоны (Приказ..., 2019; Правила..., 2022). В прибрежных водах Камчатки, Сахалина и других регионов Дальнего Востока они дополнены своими, более дробными промысловыми районами, в которых ведется основная добыча лососей и по которым даются ежегодные прогнозы подхода и формируется рыбопромысловая статистическая отчетность (Шевляков и др. 2019; Лососи-2021; Лососи-2022).

Важно отметить, что сухопутная граница зон (подзон) определяется вдоль береговой линии по уровню максимального прилива (Правила..., 2022), и таким образом лососевые озерно-речные нерестовые бассейны оказываются неохваченными промысловым районированием. Кроме того, подразделение морской акватории на зоны и подзоны было связано исторически с организацией контроля за добычей водных биологических ресурсов и поэтому в первую очередь следовало административным границам краев, областей и автономных образований и было единым для всех видов морских биоресурсов. В то же время, большое значение придавалось и придается биологическим данным о распределении видов по акватории, мощности их нерестовых подходов для организации промысла, а также о пропуске рыб в реки для обеспечения их естественного и искусственного воспроизводства (Глубоковский и др., 2010, 2011, 2012; Зиничев и др., 2012; Леман и др., 2015; Животовский, Смирнов, 2018; Шевляков и др., 2019). При этом биологическое представление о единице запаса тихоокеанских лососей как локальной популяции отдельного нерестового бассейна (Коновалов, 1980; Алтухов, 1989; Иванков, Иванкова, 2020) или более крупной группировки вида (Глубоковский, 1995; Животовский, 2016а; Животовский и др., 2022б) входит в противоречие с оценкой запасов для больших рыбопромысловых зон (подзон).

В связи с этим, в плане видения стратегии управления запасами тихоокеанских лососей, необходимо сопоставить друг с другом карты промысловых районов и районов их воспроизводства, чтобы совместить взгляды на стада лососей как с точки зрения организации промысла, так и с позиции популяционной организации видов. Для этого мы сводим воедино наши работы по эколого-географическому районированию видовых ареалов и популяционно-генетическому подразделению видов.

РАЙОНЫ ПРОМЫСЛА ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

В целях адекватного сопоставления границ промысловых районов и районов воспроизводства дальневосточных лососей мы рассматриваем границы морских промысловых зон и подзон по конечным их точкам на побережье, а районы воспроизводства – по морским устьям речных бассейнов (детали – ниже).

На рис. 1 приведена карта-схема промысловых районов согласно директивным документам Агентства по рыболовству РФ (Приказ..., 2019), путинным прогнозам ВНИРО (Лососи-2021, Лососи-2022), научным публикациям (Балыкин и др., 2014: рис. 3 и 4; Антонов и др., 2016: рис. 1 и табл. 4; Шевляков и др., 2019), а также материалам, любезно предоставленным нам Е.А. Шевляковым (ТИНРО) и В.Н. Леманом (ВНИРО).

ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ И РАЙОНЫ ВОСПРОИЗВОДСТВА ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

Современный характер земной поверхности и распределение на ней видовых ареалов определяется как геологической историей местности, так и предысторией этих видов, которые эволюционно адаптировались в ходе сопутствующих географических, гидрологических и климатических преобразований. Поэтому биологические виды в природе в ходе эволюции подразделились на популяционные группировки соответственно географическому распространению и условиям обитания, ландшафтной структуре их ареалов, а также экологическим особенностям (срокам и местам размножения, разобщенностью популяций друг от друга, миграционными обменами между ними и пр.). Поэтому представляется важным поделить территорию (акваторию), где обитает исследуемая группа видов, на районы, согласно их экологии и географии. Эти районы можно назвать биогеографическими (Животовский и др., 2022б), или **экогеографическими районами** (**ЭГР**). Деление территории на экогеографические районы может быть полезным для разработки стратегии управления природными биологическими ресурсами, так как к каждому ЭГР “привязаны” свои популяционные группировки. Это имеет и теоретический интерес, ибо подразделенность вида и его ареала связана с вопросами популяционной структуры вида.

Основной частью видовых ареалов, где надо проводить экогеографическое районирование, является та, на которую приходятся размножение и ранний, критический период развития и роста следующего поколения. Для тихоокеанских лососей и других лососевых рыб – это нерестовые озерно-речные системы, а для проходных и полупро-

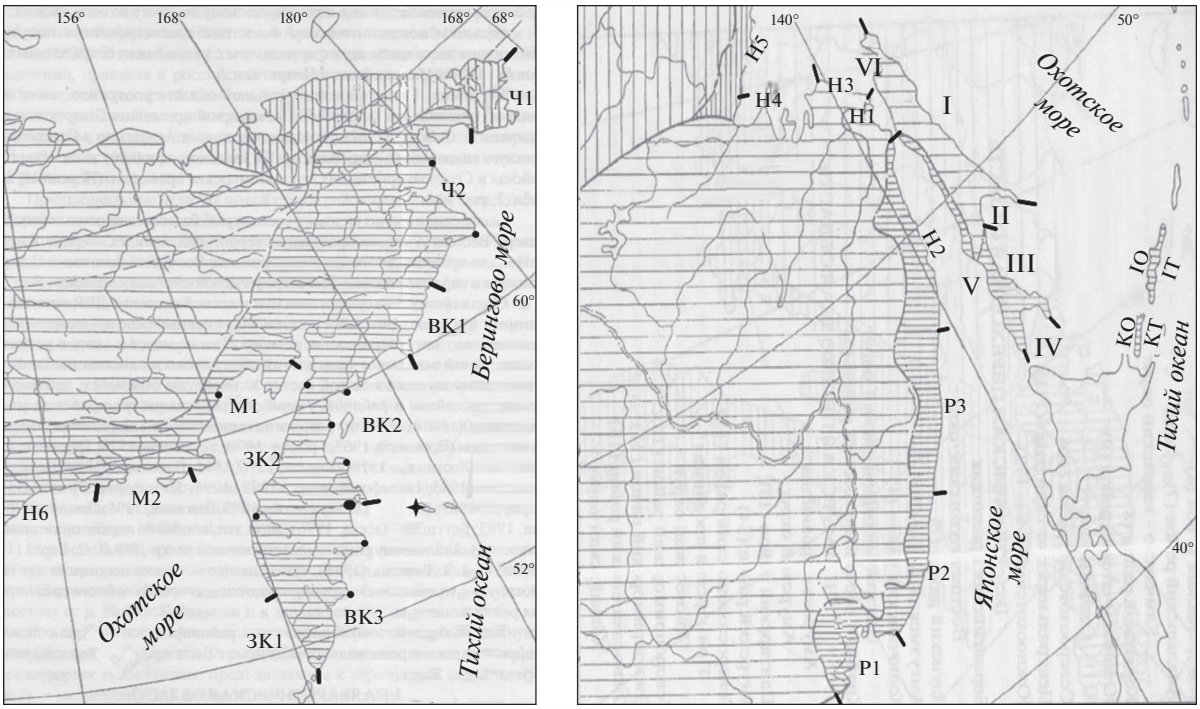

Рис. 1. Промысловые зоны с учетом рекомендуемых локальных районов берегового вылова тихоокеанских лососей. Слева и справа – соответственно, северная и южная части Дальнего Востока России. Зоны и подзоны отграничены друг от друга черточками по береговой линии и обозначены символами; локальные районы промысла (группы рыболовных участков – РЛУ) в пределах зоны (подзоны) разделены на карте черными точками (по: Шевляков и др., 2019; Шевляков (лично. сообщ.)). Ч1: Чукотская зона; Ч2: Западно-Беринговоморская зона (ЗБЗ) в границах Чукотского АО (группы РЛУ: зал. Креста (северная часть ЗБЗ: от м. Беринга до южной береговой границы Иультинского р-на Чукотки), средняя часть ЗБЗ (до м. Наварина, в т.ч. Анадырский лиман, бухты Угольная и Ушакова, лагуна Орианда)), южная часть ЗБЗ (от м. Наварина до адм. границы ЧАО, в т.ч. Мейныпильгынская озерно-речная система и р. Хатырка); ВК1: южная часть ЗБЗ в границах Камчатского края (до м. Олюторский); ВК2: Карагинская подзона (группы РЛУ: Корфо-Олюторская (включая заливы Олюторский и Корфа), Карагинский залив (северная часть: до бухт Оссора и Карага включительно), Карагинский залив (южная часть: до м. Озерной), зал. Озерной); ВК3: Петропавловско-Командорская подзона (ПКЗ) (группы РЛУ: р. Камчатка (жирная точка в районе устья), заливы Камчатский, Кроноцкий и Авачинский (и далее на юг), а также о. Беринга (крестик)); ЗК1: Камчатско-Курильская подзона (в границах п-ва Камчатка); ЗК2: Западно-Камчатская подзона (ЗКП) в границах Камчатского края (группы РЛУ: южная часть ЗКП (до р. Ича включительно), средняя часть ЗКП (до р. Лесная включительно), Пенжинский залив (р. Рекиники и далее по береговой линии до зоны М1)); М1: Западно-Камчатская подзона в границах Магаданской обл. (группы РЛУ в зал. Шелихова: Гижигинская, Ямская); М2: Северо-Охотоморская зона в границах Магаданской обл. (включая Тауйскую губу); Н3, Н4, Н5, Н6: Северо-Охотоморская зона (соответственно: Сахалинский залив, Тугуро-Чумиканский, Аяно-Майский и Охотский районы Хабаровского края); Н1: Река Амур и Амурский лиман (осенняя и летняя расы кеты раздельно); Н2, Р1, Р2, Р3: Подзона Приморье (соответственно: север Приморья в границах Хабаровского края (от м. Лазарева до м. Золотой), северное Приморье в границах Приморского края (от м. Золотой до м. Елагина), центральное Приморье (от м. Елагина до м. Поворотный), южное Приморье (зал. Петра Великого)); I, II, III, IV: Восточно-Сахалинская подзона (соответственно: северо-восточный Сахалин (от м. Елизаветы до м. Терпения), зал. Терпения (от м. Терпения до м. Соймонова), юго-восточный Сахалин (от м. Соймонова до м. Анива), зал. Анива (от м. Анива до м. Крильон)); V, VI: Западно-Сахалинская подзона (соответственно: юго-западный Сахалин (от м. Крильон до м. Погиби), северо-западный Сахалин (от м. Погиби до м. Елизаветы)); КО, КТ, IO, IT: Южно-Курильская зона (соответственно: о-ва Кунашир (К) и Итуруп (I) с различением охотоморской (О) и тихоокеанской (Т) подзон).

ходных видов – еще и прибрежные воды. Потенциал следующего поколения определяется успешностью нереста родителей, выживанием при инкубации икры в нерестовых буграх и во время личиночного периода, на которые приходится большая часть потерь. В эту часть ареала входит еще и узкая полоса прибрежного мелководья, на которое также приходится значительная смертность во время раннего периода морского нагула, особенно для видов с коротким речным периодом – горбуши и кеты. (При заводском разведении часть указанных потерь снимается за счет как низкой смертности при инкубации икры, так и подкормки мальков и задержки их выпуска до прогрева воды в прибрежье; однако под вопросом остается их смертность во время и после ската в море в сравнении с природной, “дикой” рыбой вследствие их возможно худшей адаптации к жизни в природе).

Экологические условия в местах размножения и задаваемые ими векторы адаптации определяют выживание и формирование генофонда следующе-

го поколения. Такой подход к экогеографическому районированию территории отвечает “биогеографическим индикаторам” Г.У. Линдберга (1972), которые маркируют как геологическую историю территории, так и заселяющую ее флору и фауну. Таковыми могут быть “во-первых, типично пресноводные рыбы, имеющие прерванные ареалы распространения и представляющие собой *объекты биологического изучения*, и, во-вторых, геоморфологически хорошо изолированные друг от друга речные системы, представляющие собой *объекты географического изучения*” (Линдберг, 1972, с. 16; курсив авт. – Л.Ж.). Приведем алгоритм районирования территории Дальнего Востока России, реализующий этот подход.

В качестве исходной, базовой сетки подразделения лососевых водоемов Дальнего Востока используем **ихтиогеографическое районирование**, предложенное В.А. Черешневым (1998) на основе распределения ихтиофауны пресноводных бассейнов (в его терминологии – зоогеографическое районирование), которое является своего рода подразделением на территориальные (пресноводные) экосистемы. Затем эту сетку мы дополнили второй, бассейновой сеткой, в соответствии с которой территория подразделяется водоразделами крупных речных систем. Это так называемый **бассейновый принцип** районирования территории, согласно которому водосборный бассейн реки рассматривается как интегральная единица естественной организации ландшафта (Корытный, 1974, 2017; Augerot, 2005 и др.). Кроме того, в каждом территориальном комплексе ихтиогеографическую и бассейновую сетки следует дополнить своими, локальными сетками экологического и физико-географического районирования территории (см. далее). (В зависимости от поставленной задачи можно привлекать и другие подразделения территории – например, по малакофауне (Прозорова, 2001), паразитарной фауне рыб (Колпаков и др., 2007), растительному покрову (Крестов, 2006), ландшафтам (Ганзей, 2010), макроэкологическим координатам (Мартыненко, Бочарников, 2008) – с использованием ГИС-технологий анализа картографической информации (Афонин, Соколова, 2018; Животовский, Османова, 2019)).

Все эти сетки (по ихтиофауне, водоразделам, другим эколого-географическим критериям), наложенные друг на друга, подразделяют данную территорию на **экогеографические районы** (**ЭГР**). В понятие “ЭГР” для тихоокеанских лососей мы включаем примыкающую к нему полосу прибрежного мелководья (до глубин 10 м, личн. сообщ. Е.А. Шевлякова), где проходит самый ранний период адаптации молоди к условиям морской среды.

Следуя приведенному алгоритму районирования территории путем последовательного наложения ихтиогеографической, бассейновой и других сеток (см. Животовский, 2016а; Животовский и др., 2022б), мы поделили нерестовые водоемы Дальнего Востока на следующие ЭГР (рис. 2)[1].

Перечень экогеографических районов Дальнего Востока России (по рис. 2). Было выделено более 30 ЭГР. Крайний Восточно-Чукотский (номер 5 на рис. 2) и Конергинский (6) ихтиогеографические районы взяли в точности те же самые, что были даны И.А. Черешневым (1998), без дальнейшего их дробления. Анадырский ихтиогеографический район (7) разделили соответственно водоразделам и стоку рек: 7W охватывает бассейн р. Анадырь и реки, впадающие в Анадырский залив. Корякский (8) и южнокамчатский (9) районы были далее подразделены по Срединному хребту, а на юге полуострова – по Восточному хребту, образовав четыре ЭГР: северо-западный (8W), северо-восточный (8E), юго-западный (9W) и юго-восточный (9E). Дополнительно, район 8W разделили по р. Пенжина на два подрайона – 8Ww и 8We. При этом бассейн р. Пенжина (возможно, бассейн Пенжинского лимана) выделили в отдельный подрайон 8P как разделяющий оба указанных подрайона. Отдельный статус кеты р. Пенжина подтверждается генетическими данными при сравнении с другими популяциями кеты; возможно, в верховьях рек Пенжина и Анадыря могли случаться перехваты их притоков друг другом (М.В. Шитова, личн. сообщ.), что могло способствовать обменам между беринговоморскими и охотоморскими стадами и эволюционно отразиться на их нынешнем генетическом сходстве друг с другом (Варнавская, 2006; Животовский и др., 2010, 2022б).

Остров Беринга также был выделен как отдельный район – 9B. Ихтиогеографические районы 10–12 оставили без изменения. Шантарский ихтиогеографический район (13) возможно далее поделить на два подрайона (Удско-Тугурский и Ульбанский), однако требуются дальнейшие исследования (см. Животовский и др., 2021). В Амурском районе (14) мы выделили Амуро-Амгуньский (14') и Амуро-Уссурийский (14") экогеографические районы Нижнего Амура, принимая экологическую классификацию бассейна р. Амур (Симонов, Егидарев, 2015). Северосахалинский ихтиогеографический район (15) далее поделили (с учетом основных водоразделов) на северо-западный Сахалин (15W), северо-восточный Сахалин (15E) и зал. Терпения (15S). Североприморский ихтиогеографический район (16) разделили на северное Приморье (16P) и западный Сахалин (16S), а южноприморский ихтиогеографический район (17), с учетом классификации Г.Н. Курганского и В.Г. Марков-

[1] Все вместе эти критерии экогеографического районирования территории относятся к компетенциям биогеографии (Воронов и др., 2003) и популяционной биологии (Яблоков, 1987), синтез которых выливается в направление, названное **популяционной биогеографией** (Животовский, Османова, 2019).

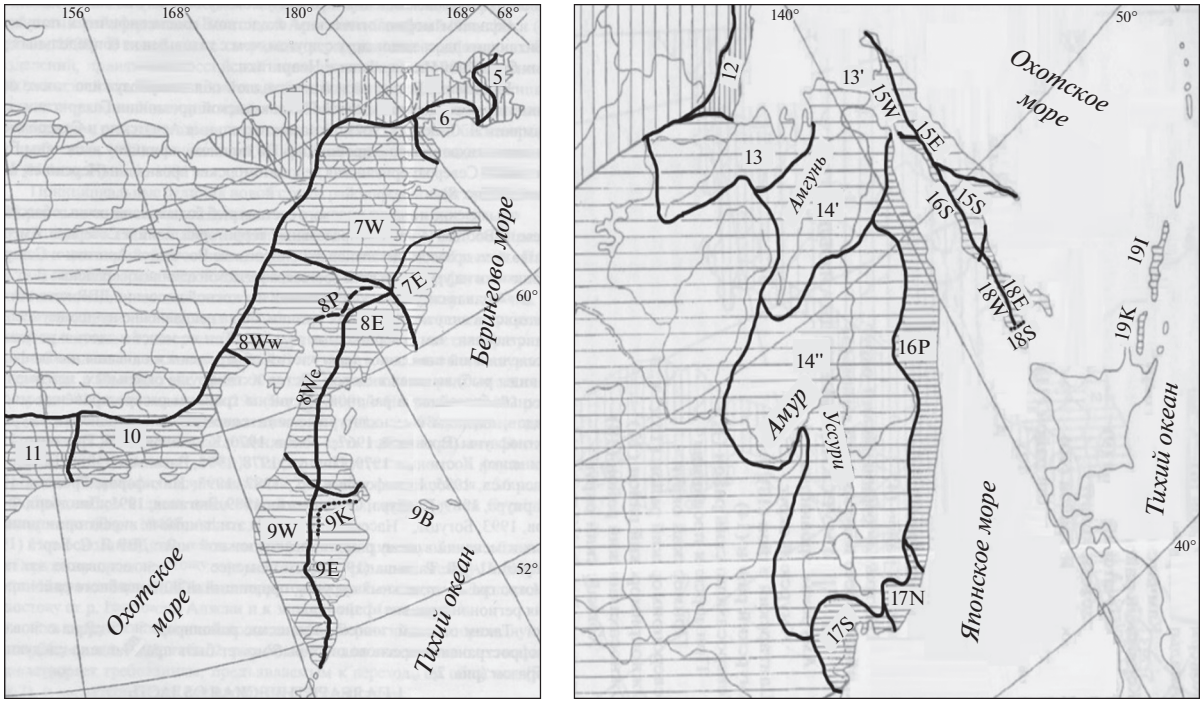

Рис. 2. Экогеографическое районирование озерно-речных систем Дальнего Востока России (см. текст). Числовая нумерация в названиях экогеографических районов взята соответственно ихтиогеографической сетке по И.А. Черешневу (1998: рис. 2, 3). Слева и справа – соответственно северная и южная части Дальнего Востока.

цева (2005), – на южное Приморье, охватывающее зал. Петра Великого вместе с зал. Находка (17S), и центральное Приморье (17N), включая бассейн р. Аввакумовка на севере района. Южносахалинский район (18) разделили на юго-западный Сахалин (18W) и юго-восточный Сахалин вместе с зал. Анива (18E)[2]. Кроме того, мы отдельно выделили южную оконечность п-ва Крильон (18S), которая отличается микроклиматом от остальной части южного Сахалина благодаря северной ветви теплого Цусимского течения (Кантаков, 1999; Дьяков, 2006а,б). И, наконец, Курильский ихтиогеографический район (19) делится на кунаширский (19K) и итурупский (19I) ЭГР, так как по ландшафтной классификации о-ва́ Кунашир и Итуруп разделяются физико-географической границей, проходящей по проливу Екатерины между ними (Ганзей, 2010); более дробное деление озерно-речных бассейнов южнокурильских островов дано в (Животовский и др., 2022а).

Кроме того, в качестве отдельного ЭГР выделяется бассейн р. Камчатка (9K) на основе генетических критериев: выборки кеты отсюда четко отличаются от кеты окружающего района 9E (Животовский и др., 2010, 2022б); также нерка р. Камчатка генетически отличается от нерки остальных бассейнов п-ва Камчатка (Животовский и др., 2019). На этом же основании классифицируем бассейн р. Поронай как отдельный ЭГР – 15P (Сахалин, зал. Терпения; не показан на рис. 2 ввиду нехватки места на карте по причине ее масштаба) – только здесь размножается редкая на Сахалине летняя форма кеты, генетически отличная от осенней формы (Животовский и др., 2017).

СООТВЕТСТВИЕ ПРОМЫСЛОВЫХ И ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКИХ НЕРЕСТОВЫХ РАЙОНОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Сопоставление районов промысла и ЭГР воспроизводства тихоокеанских лососей (рис. 1 и 2) показывает их удовлетворительное соответствие. А именно:

5 ~ Ч1, 6 ~ залив Креста (Ч2); 7W ~ средняя часть ЗПЗ (Ч2); 7E ~ южная часть ЗПЗ (Ч2 и ВК1); 8E ~ ВК2; 9K ~ р. Камчатка, 9B ~ о. Беринга, 9E ~ ВК3, 9W ~ ЗК1 и южная часть ЗК2 (до м. Каматан, включая р. Тигиль); 8We ~ северная часть ЗК2 (от м. Каматан до р. Пенжина); 8P ~ р. Пенжина (бассейн Пенжинской губы); 8Ww ~ северная часть М1 (от р. Пенжина до Гижигинской губы включительно); 10 ~ М2 и часть М1, 11 ~ Н6,

[2] Имеет смысл далее поделить район 18E на собственно юго-восточный Сахалин (18E-SE: до м. Анива на юге) и зал. Анива (18E-A: за вычетом района 18S), так как морские бассейны стока их рек сильно различаются гидрографически (в частности, благодаря теплому течению Соя в акватории зал. Анива, в отличие от холодных охотских вод восточного побережья); такое экогеографическое деление отвечает также промысловым районам III и IV (рис. 1).

12 ~ H5, 13 ~ H4, 13' ~ H3, 14' и 14" ~ H1, 15E ~ I, 15W ~ V, 15S ~ II, 15P ~ Поронай, 18E ~ III и IV (см. сноску 2), 18W ~ южная часть V, 16S ~ северная часть V, 19K ~ Кунашир, 19I ~ Итуруп.

Укажем, что полного совпадения промысловых и экогеографических районов нет, потому что деление территории на ЭГР основано на географических, экологических и биологических размерностях, в то время как промысловые зоны и районы отчасти следуют административным границам. Поэтому одна промысловая зона может включать более чем один ЭГР, а один ЭГР может пересекать административные границы. Например, ЭГР 7E (рис. 2) включает камчатский и чукотский промысловые районы – ВК1 и часть Ч2 (рис. 1). А Ч2 включает экогеографические районы 6, 7W и часть 7E (рис. 2). Отметим, однако, что локальные промысловые районы (рис. 1) лучше отвечают экогеографическим районам, поскольку они выделяются как группы смежных лососевых водоемов – РЛУ (рыболовный участок) на основе опыта и многолетних наблюдений за конкретными стадами лососей (Шевляков и др., 2019). Например, в промысловом районе Ч2 выделены три основных группы РЛУ (рис. 1), которые соответствуют упомянутым ЭГР 6, 7W и 7E.

Выявленная соразмерность промысловых и нерестовых районов говорит о том, что вопросы управления стадами тихоокеанских лососей (промыслом, воспроизводством и, естественно, их сохранением) взаимоувязаны друг с другом и потому подлежат единому плану управления водными биоресурсами. Причем это следует отнести не только к отдельному виду тихоокеанских лососей, но и ко всем их видам, воспроизводящимся в данном ЭГР.

ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ ВИДА И ПРОБЛЕМА ПЕРЕВОЗОК ОПЛОДОТВОРЕННОЙ ИКРЫ ДЛЯ ЗАВОДСКОГО РАЗВЕДЕНИЯ

Применительно к данному конкретному виду лососевых рыб, территориальную сеть ЭГР можно далее использовать, выделяя популяционные группировки этого вида – так называемые **экогеографические единицы** (**ЭГЕ**). Каждая ЭГЕ данного вида определяется как группа генетически сходных популяций (обычно – из одного ЭГР[3]), объединенных друг с другом возможными генными потоками или общим происхождением; при этом разные ЭГЕ разобщены репродуктивно и поэтому их можно статистически отличить друг от друга по экологическим и генетическим маркерам (Животовский, 2016б, 2021; Животовский и др., 2022б; Zhivotovsky et al., 2015). Выявленные ЭГЕ могут рассматриваться как базовые единицы воспроизводства генофонда данного вида. С теоретических позиций ЭГЕ образуют важный иерархический уровень популяционной структуры вида (Животовский, 2016б, 2021).

Можно образно сказать, что “экогеографическая единица данного вида – это природное тело, скомпонованное из эколого-географических характеристик ареала и биологических признаков составляющих его популяций” (Животовский, 2021, с. 112).

Популяционно-генетическая верификация ЭГЕ основана на следующем статистическом критерии: большие генетические различия между популяциями разных ЭГЕ и малые генетические различия между популяциями внутри ЭГЕ (Животовский, 2021; Животовский и др. 2022б). Добавим к сказанному, что разные экологические формы и расы одного вида имеют различную наследственную основу и поэтому формируют разные ЭГЕ даже в пределах одного ЭГР. Например, летняя и осенняя расы кеты (*O. keta*) в р. Поронай (о. Сахалин) или в Амуре значительно отличаются друг от друга по ДНК-маркерам и поэтому их популяции образуют разные ЭГЕ (Животовский и др., 2021); то же самое относится к речной и озерной формам этого вида (Животовский и др., 2022а).

На рис. 3 приведен схематически алгоритм выделения ЭГЕ, начиная с первого этапа районирования, каковым является деление территории на ЭГР – безотносительно видовой принадлежности (рис. 3а, б). Рис. 3в–е демонстрируют алгоритм второго этапа выделения ЭГЕ конкретного биологического вида.

Данный выше алгоритм выделения ЭГЕ уже применялся к конкретным видам лососевых рыб: сахалинскому тайменю, *Parahucho perryi* Brevoort (Zhivotovsky et al., 2015); кете, *Oncorhynchus keta* Walbaum (Животовский, 2019; Животовский и др., 2021, 2022а,б); нерке, *O. nerka* W. (Животовский и др., 2022, в печати). При этом каждую отдельную ЭГЕ можно трактовать как единицу запаса вида со своими географическими и экологическими границами, популяции которой подчинены единому плану управления – управления воспроизводством, промыслом и сохранением (Животовский, 2016, 2017; Животовский и др., 2022б); о других определениях единицы запаса у лососей см.: (Карпенко, 2013; Шевляков и др., 2019; Иванков, Иванкова, 2020; Карпенко, Бонк, 2020 и др.).

Следует особо подчеркнуть, что в настоящее время быстро растут масштабы заводского разве-

[3] Данная ЭГЕ может включать популяции из двух или более разных ЭГР, если между ними имеются значительные генные потоки – межпопуляционные миграции (см. ЭГЕ-1.4 на рис. 3е). Например, дальневосточная горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) подвержена порой значительным миграционным потокам между соседними и даже удаленными районами, приводящим к формированию больших группировок в географически широких пределах (Глубоковский, Животовский, 1986), перемещению рыб между разными регионами (Каев, Животовский, 2017), образованию внутрирегиональных макрогруппировок (Шевляков, Дедерер, 2022).

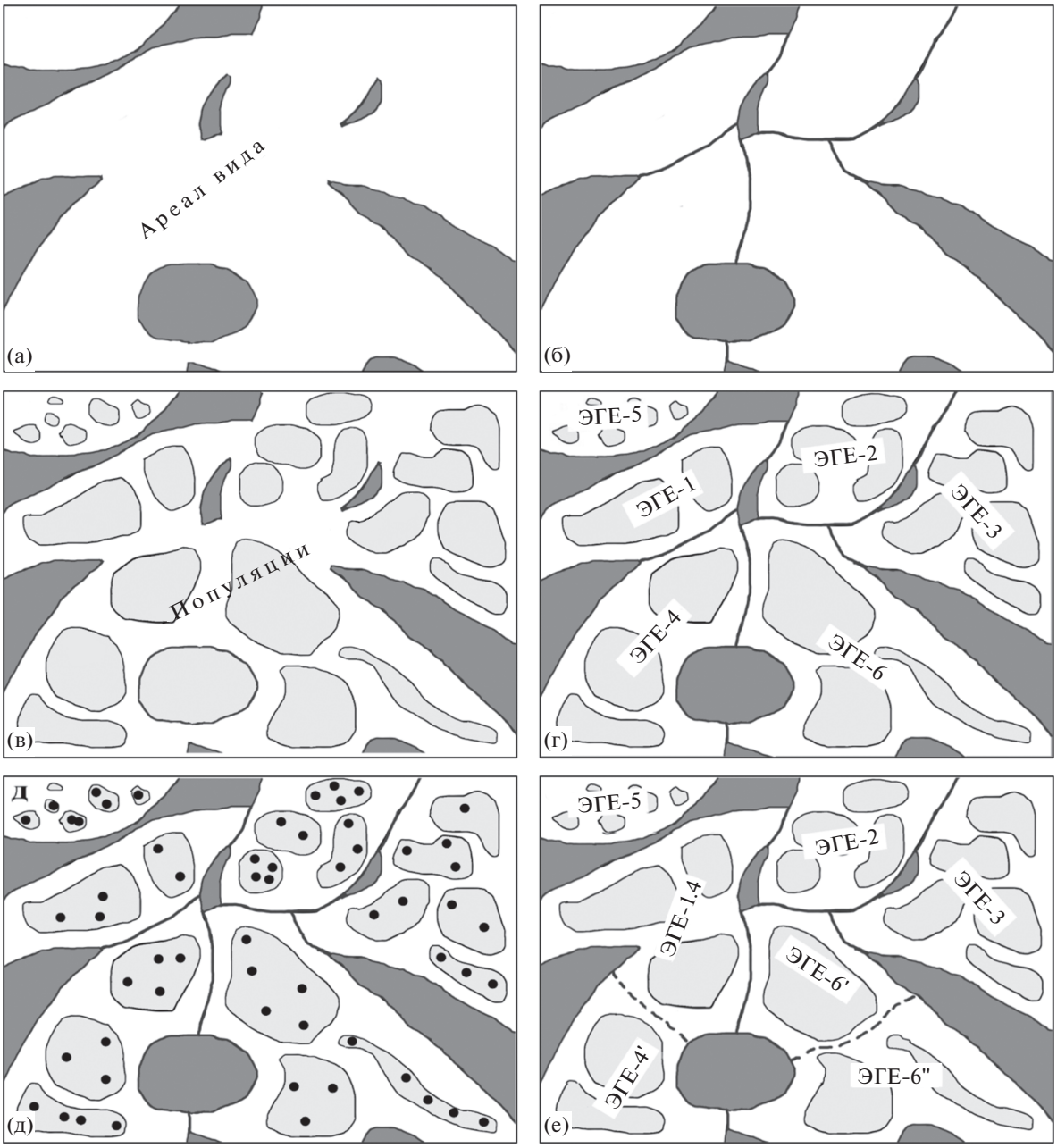

Рис. 3. Двухэтапный алгоритм экогеографического районирования и выделения ЭГЕ (по: Животовский, Османова, 2022). Этап I. Деление территории на ЭГР: а – территория (акватория), на которой обитают данный вид или виды (темно-серым цветом закрашены места пессимума – лишенные необходимых условий существования для этих видов); б – территория районируется: подразделяется экологическими и географическими границами на ЭГР в соответствии с ихтио- и/или ботанико-географическими и иными делениями видовых ареалов, водоразделами между крупными озерно-речными системами, морскими бассейнами стока рек и др. (см. текст); Этап II. Выделение внутривидовых ЭГЕ: в – каждый вид на этой территории состоит из локальных группировок (популяций), разобщенных друг от друга разными причинами: географическим положением, размножением в несовпадающие сроки, принадлежностью к разным экосистемам и экотипам, экологическими требованиями, ограничениями на генные потоки, вызванные стреингом – межпопуляционными обменами и т.п.; г – популяции данного вида объединяются в ЭГЕ соответственно своему ареалу, ЭГР (на рис.: ЭГЕ-1–6) и биологическим особенностям вида (наличием экологических и сезонных форм, степенью разобщенности популяций друг от друга, интенсивностью межпопуляционных обменов (генных потоков) и др.)); д – популяции исследуются по генетическим маркерам (каждая популяция представляется набором выборок, обозначенных на рис. черными точками); е – в результате сопоставления разных ЭГЕ и составляющих их популяций на предмет их генетического сходства друг с другом проводится валидация выделенных ЭГЕ, в процессе которой одни ЭГЕ остаются неизменными, другие могут быть далее поделены на генетически различные группировки (на рис.: ЭГЕ-4 и ЭГЕ-6, их разделение обозначено пунктирными линиями), третьи – объединены при отсутствии значительных генетических различий между ними (на рис.: ЭГЕ-1.4).

дения дальневосточных лососей (Глубоковский и др., 2010; Леман и др., 2015; Каев и др., 2021; Klovach et al., 2021). Поэтому, на фоне изъятия производителей из процесса естественного нереста, параллельно с ростом числа и мощностей ЛРЗ (лососевый рыбоводный завод), наблюдается рост объемов перевозок оплодотворенной икры из эффективных рыбоводных заводов в менее эффективные. Однако неконтролируемые перевозки оплодотворенной икры между ЛРЗ вносят негативные эффекты, поскольку интенсивные генные потоки из экологически и генетически отличных популяций-доноров могут значимо изменить сложившийся генофонд популяции-реципиента, который был эволюционно адаптирован к условиям своей озерно-речной экосистемы (Салменкова и др., 1983; Шитова и др., 2009; Зиничев и др., 2012; Животовский, Смирнов, 2018; Животовский и др., 2022а). Это позволяет установить ограничения на перевозки оплодотворенной икры между ЛРЗ. В частности, нежелательны перевозки между популяциями из разных ЭГЕ, а также между ЛРЗ из разных ЭГР (если они не объединены миграционными потоками, см. сноску 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Цель нашей работы – показать, что современные теоретические концепции генетики природных популяций о первостепенной важности учета эколого-географической структуры ареала (Животовский, 2021) имеют не только фундаментальное значение для исследования популяционной структуры вида, но и определяющую практическую роль применительно к промысловым видам. Поэтому представим краткую сводку-резюме основных принципов, рассмотренных в этой статье.

Первый принцип: выделение экогеографических районов (ЭГР). ЭГР – это часть территории, на которой имеются годные для воспроизводства и пресноводного нагула озерно-речные системы, отграниченная от других ее частей экосистемными, бассейновыми и иными экологическими и географическими границами. В ЭГР мы включаем также прилегающую к нему полосу морского прибрежья, где в общих чертах окончательно формируется потенциал следующего поколения (см. стр. 490).

Экогеографическое районирование нерестового ареала дальневосточных лососей (рис. 2) было проведено безотносительно наличия или отсутствия в каждом ЭГР того или иного вида. Например, во всех ЭГР Дальнего Востока (рис. 2) нерестятся кета (*Oncorhynchus keta*) и горбуша (*O. gorbuscha*). Однако, другой вид этого рода – чавыча (*O. tshawytscha*) нерестится в азиатской части ареала только в Камчатском крае, и незначительные следы ее имеются на Чукотке (Шевляков и др., 2019). Так что для чавычи Дальнего Востока достаточно ограничиться камчатскими и чукотскими ЭГР, а остальные экогеографические районы на рис. 2 следует формально посчитать за районы пессимума для этого вида (ср. рис. 3а, б).

Второй принцип: выделение экогеографических единиц (ЭГЕ). Понятие ЭГЕ относится к конкретному виду: это группа генетически схожих популяций (обычно – в пределах одного ЭГР, но не обязательно (см. ЭГЕ-1.4 на рис. 3е и сноску 3)). При недостатке генетических данных, в качестве кандидата на ЭГЕ следует брать все популяции данного вида в данном ЭГР.

В заключение отметим, что совокупность многовидовых ЭГЕ для всех видов лососей (и, возможно, других гидробионтов) в данном ЭГР образует **экогеографическую агрегацию (ЭГА)**, которую можно интерпретировать как единицу управления всеми биологическими ресурсами в данном районе (см. Османова и др., 2019; Животовский, Османова, 2019, 2020). Понятие экогеографической агрегации может быть практически полезным, тем более что каждая ЭГА территориально и биологически сопряжена с районом промысла и объектами промысла. Данный подход позволяет использовать создаваемые теоретические схемы устройства видов и экосистем в природе для сугубо практических задач управления природными биологическими ресурсами – их воспроизводством, промыслом и сохранением.

Еще раз подчеркнем, что границами ЭГР (а также границами ЭГЕ и ЭГА) являются не пределы административных образований, а водоразделы, средовые градиенты, рубежи экосистем, миграционные преграды, что формирует их как реальные природные объекты. При этом один административный район может включать более чем один ЭГР, а один ЭГР может пересекать административные границы (см. с. 492 и сноску 3). Более того, границами административного деления территории на области и районы нередко являются русла нерестовых рек, в то время как, в соответствии с принципами экогеографического районирования, бассейн каждой реки должен входить целиком в тот или иной ЭГР. Поэтому в целях рационального использования запасов лососевых рыб и других гидробионтов существующая государственная система районирования и управления рыболовством должна перестроиться так, чтобы управлять водными биологическими ресурсами как природными биологическими объектами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен М.К. Глубоковскому, В.И. Карпенко, В.Н. Леману, Е.А. Шевлякову, Г.О. Османовой за обсуждение проблемы, предоставленные материалы и полезные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гостемы ГЗ 0112-2019-0002 (подтема “Эколого-генетическая структура вида”).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Конфликт интересов отсутствует.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.

Антонов Н.П., Кловач Н.В., Орлов А.М. и др. Рыболовство в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2013 г. // Тр. ВНИРО. 2016. Т. 160. С. 133–211.

Афонин А.Н., Соколова Ю.В. Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС. СПб: Изд-во ВВМ, 2018. 121 с.

Балыкин П.А., Бонк А.А., Старцев А.В. Оценка состояния запасов и управление промыслом морских рыб (на примере минтая, сельди и сайры). Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2014. 68 с.

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей М.: Агропромиздат, 1985. 208 с.

Варнавская Н.В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2006. 487 с.

Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А., Мяло Е.Г. Биогеография. М.: Академкнига, 2003. 407 с.

Ганзей К.С. Ландшафты и физико-географическое районирование Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2010. 214 с.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.

Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. 1986. № 2. С. 39–44.

Глубоковский М.К., Павлов Д.С., Леман В.Н. и др. Методические рекомендации по организации РХЗЗ на примере лососевых рыб Дальнего Востока России // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. М.: Изд-во ВНИРО, 2010. С. 98–122.

Глубоковский М.К., Тарасюк С.Н., Зверькова Л.М. и др. Сырьевая база российского рыболовства в 2011 году (районы российской юрисдикции). М.: ВНИРО, 2011. 497 с.

Глубоковский М.К., Тарасюк С.Н., Зверькова Л.М. и др. Сырьевая база российского рыболовства в 2012 году (районы российской юрисдикции). М.: ВНИРО, 2012. 512 с.

Дьяков Б.С. Межгодовая изменчивость циркуляции морских вод в Татарском проливе в летнее время // Изв. ТИНРО. 2006а. Т. 144. С. 281–299.

Дьяков Б.С. О циркуляции вод в Татарском проливе в весеннее время // Изв. ТИНРО. 2006б. Т. 146. С. 205–212.

Животовский Л.А. Провизорное районирование единиц запаса кеты Дальнего Востока России // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 11. 2016а. С. 193–198.

Животовский Л.А. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // Биол. моря. 2016б. Т. 42. № 5. С. 323–333.

Животовский Л.А. Две ветви исследований популяционной структуры вида – экологическая и генетическая: история, проблемы, решения // Генетика. 2017. Т. 53. С. 1244–1253.

Животовский Л.А. Экогеографические единицы и единицы запаса вида в пресноводных экосистемах (на примере кеты о. Сахалин) // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола: Изд-во Марийского гос. ун-та. 2019. С. 276–278.

Животовский Л.А. Генетика природных популяций. (Министерство науки и высшего образования, ИОГен им. Н.И. Вавилова РАН). Йошкар-Ола: Типография “Вертикаль”, 2021. 600 с.

Животовский Л.А., Османова Г.О. Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола: Вертола, 2019. 128 с.

Животовский Л.А., Османова Г.О. Экогеографические единицы и охрана внутривидового разнообразия // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 124–136.

Животовский Л.А., Османова Г.О. Экогеографические единицы вида / Первый Московский молодежный ботан. форум и X конф., посвященная памяти профессора А.К. Скворцова. ГБС РАН. 2022. https://gbsad.ru/vid-v-estestvennyh-granicah-areala-i-za-ih-predelami (дата обращения: 29.05.2022).

Животовский Л.А., Смирнов Б.П. Стратегия воспроизводства тихоокеанских лососей в Сахалинской области // Вопр. рыболовства. 2018. Т. 19. № 3. С. 285–299.

Животовский Л.А, Лапшина А.Е., Михеев П.Б. и др. Дивергенция сезонных рас кеты (*Oncorhynchus keta*) рек Амур и Поронай: экология, генетика, морфология // Биол. моря. 2017. Т. 43. С. 284–292.

Животовский Л.А., Павлов С.Д., Афанасьев К.И. и др. Генетическая дифференциация популяций жилой и проходной нерки п-ва Камчатка: эволюционный статус жилой нерки Кроноцкого озера // Биол. моря. 2019. Т. 45. № 6. С. 412–421.

Животовский Л.А., Подорожнюк Е.В., Кульбачный С.Е. и др. Экогеографические единицы и единицы запаса кеты *Oncorhynchus keta* Амурской зоогеографической провинции // Вопр. ихтиол. 2021. Т. 61. С. 432–440.

Животовский Л.А., Рубцова Г.И., Шитова М.В. и др. База микросателлитных ДНК-данных по кете Дальнего Востока России // Реализация “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения

тихоокеанских лососей". Владивосток: ТИНРО-центр, 2010. Бюл. № 5. С. 53–63.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Каев А.М. и др. Эколого-географическая и генетическая дифференциация и единицы запаса кеты (*Oncorhynchus keta*) южных Курильских островов // Вопр. ихтиол. 2022а. Т. 62. С. 335–344.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др. Популяционная структура кеты Дальнего Востока России: биогеографическая классификация, генетическая дифференциация и экогеографические единицы вида // Генетика. 2022б. Т. 58. С. 438–449.

Зиничев В.В., Леман В.Н., Животовский Л.А., Ставенко Г.А. Теория и практика сохранения биоразнообразия при разведении тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 2012. 238 с.

Иванков В.Н., Иванкова Е.В. Эколого-темпоральная дифференциация, единицы запаса и сохранение популяционного разнообразия анадромных рыб // Биол. моря. 2020. Т. 46. С. 85–90.

Каев А.М., Животовский Л.А. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад // Вопр. ихтиол. 2017. Т. 57. С. 264–274.

Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А. К вопросу об эффективности крупномасштабного разведения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) на острове Итуруп (Курильские острова) // Биол моря. 2021. Т. 47. № 6. С. 411–420.

Кантаков Г.А. Результаты биоокеанографических исследований в проливе Лаперуза в 1995–1998 гг. // Вестн. Сахалин. музея. 1999. № 6. С. 305–311.

Карпенко В.И. Оценка состояния запасов и управление промыслом тихоокеанских лососей на Камчатке. Петропавловск-Камчатский: Камчат. гос. техн. ун-т, 2013. 64 с.

Карпенко В.И., Бонк А.А. Тихоокеанские лососи р. *Oncorhynchus* (биология, состояние запасов, управление). Петропавловск-Камчатский: Камчатский гос. техн. ун-т, 2020. 180 с.

Колпаков Н.В., Герасев П.И., Пугачев О.Н. Моногенеи (Monogenea; Platyhelminthes) как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. I. Введение // Изв. ТИНРО. Т. 150. 2007. С. 238–249.

Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука. 1980. 237 с.

Корытный Л.М. Речной бассейн как геосистема // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1974. № 42. С. 33–38.

Корытный Л.М. Бассейновая концепция: от гидрологии к природопользованию // Геогр. и природ. ресурсы. 2017. № 2. С. 5–16.

Крестов П.В. Растительный покров и фитогеографические линии Северной Пацифики: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2006. 42 с.

Курганский Г.Н., Марковцев В.Г. Биологические и технические основы разведения лососей в Приморском крае // Изв. ТИНРО / Сб. науч. тр. Владивосток, 2005. Т. 141. С. 225–334.

Леман В.Н., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // Тр. ВНИРО. 2015. Т. 153. С. 105–120.

Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические обоснования гипотез. Ленинград: Наука, 1972. 548 с.

Лососи-2021 (Прогноз промысловой обстановки, распределения, возможного изъятия гидробионтов на Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне – путинный прогноз). Федеральное агентство по рыболовству. Тихоокеанский филиал ФГБНУ "Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии" (ТИНРО). Владивосток: ВНИРО, 2021. 102 с.

Лососи-2022 (Прогноз промысловой обстановки, распределения, возможного изъятия гидробионтов на Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне – путинный прогноз). Федеральное агентство по рыболовству. Тихоокеанский филиал ФГБНУ "Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии" (ТИНРО). Владивосток: ВНИРО, 2022. 119 с.

Мартыненко А.Б., Бочарников В.Н. Экологическое районирование Дальнего Востока // Изв. РАН. Сер. географ. 2008. № 2. С. 76–84.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая промышленность, 1974. 447 с.

Османова Г.О., Богданов Г.А., Животовский Л.А. Выделение многовидовых экогеографических агрегаций редких видов растений в целях организации охраняемых природных территорий (на примере флоры Республики Марий Эл) // Экология. 2019. Т. 50. С. 373–377.

Правила рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна. Приказ Министерства сельского хозяйства Российской Федерации от 6 мая 2022 г. № 285.

Приказ об утверждении правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна. Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. Документ № 267 от 23 мая 2019 г.

Прозорова Л.А. Особенности распространения пресноводной малакофауны на Дальнем Востоке России и его биогеографическое районирование // Сб. "Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова". Владивосток: ДВО РАН, 2001. Вып. 1. С. 112–125.

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979. 408 с.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Победоносцева Е.Ю. и др. Популяционно-генетический анализ эффективности перевозки икры курильской кеты на югозападный Сахалин // Генетика. 1983. Т. 19. С. 1660–1667.

Симонов Е.А., Егидарев Е.Г. Бассейн реки Амур: характеристика и особенности использования водных ресурсов // Комплексная эколого-экономическая оценка развития гидроэнергетики бассейна реки Амур. Всемирный фонд дикой природы. Москва. 2015.

https://amurinfocenter.org/upload/iblock/40f/kompleksnaya-ekologo_ekonomicheskaya-otsenka-razvitiya-gidroenergetiki-basseyna-reki-amur.pdf (30.12.2019). С. 21–32.

Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1998. 131 с.

Шевляков Е.А., Дедерер Н.А. Динамика численности и внутрипопуляционная структура горбуши западного и северо-восточного побережий Камчатки // Изв. ТИНРО. 2022. Т. 202. С. 369–389.

Шевляков Е.А., Фельдман М.Г., Островский В.И. и др. Ориентиры и оперативная оценка пропуска производителей на нерестилища как инструменты перспективного и краткосрочного управления запасами тихоокеанских лососей в реках дальневосточного рыбохозяйственного бассейна // Известия ТИНРО. 2019. Т. 196. С. 23–62.

Шевляков Е.А., Фельдман М.Г., Канзепарова А.Н. Модели запас–пополнение, ориентиры управления и правила регулирования промысла для основных чукотских стад нерки и кеты // Известия ТИНРО. 2021. Т. 201. С. 735–751.

Шитова М.В., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. и др. Микросателлитная изменчивость заводских популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) о. Сахалин // Вопр. рыболовства. 2009. Т. 10. С. 102–115.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: ТИНРО, 2008. 481 с.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.

Augerot X. Atlas of Pacific salmon. Berkeley: Univ. of California Press, 2005. 151 p.

Klovach N., Leman V., Gordeev I. The relative importance of enhancement to the production of salmon on Iturup Island (Kuril Islands, Russia) // Rev. Aquac. 2021. V. 13. P. 664–675.

Pacific salmon life histories / Eds C. Groot, L. Margolis. Vancouver: UBC Press, 1991. 564 p.

Zhivotovsky L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D. et al. Ecogeographic 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.

Commercial Zoning and Delineation of Reproduction Areas of the Far East Salmon

L. A. Zhivotovsky[a, b, *]

[a] *Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

[b] *Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia*

**e-mail: levazh@gmail.com*

Pacific salmon (pink salmon, chum salmon, sockeye salmon, etc.) are one of the most important commercial objects of the Russian Far East – an annual catch is from 300 to 500 thousand tons. They spawn in rivers and freshwater lakes on a vast territory – from Chukotka to the Southern Kuriles and Primorye. The organization and control of their fishing and reproduction are based on zoning of their species range. The current federal commercial zoning divides the marine waters into fishing areas (zones and subzones) in which salmon (and other species) are mainly harvested and for which annual forecasts of the return are given and fishing statistical reports are formed. The shore border of zones and subzones is determined along the coastline of the seashore by the level of the maximum tide, and thus the spawning sites of Pacific salmon are not covered by the commercial zoning. Therefore, in parallel, delineation of salmon spawning rivers and lakes is required to correlate with commercial zoning and develop a strategy for the reproduction and conservation of these economically important species of anadromous fish. A general algorithm is suggested for dividing the territory, as well as the flora and fauna inhabiting it, into ecogeographic regions (EGRs) based on a number of ecological and geographical criteria. Accordingly, the territory of the Russian Far East was parsed into more than 30 EGRs, which can be taken as terrestrial complexes of spawning lake-river systems (complementing them with the adjacent marine waters, where to the smoltified juveniles roll down), where the next generations of salmon reproduce and survive an early, critical period of life, and where the main potential of their abundance is formed. It is shown that the ecogeographic areas mainly correspond to the fishing areas of Pacific salmon. This means that the issues of fishing and reproduction are interrelated for regional salmon stocks reproducing in this ecogeographic area, and therefore are subject to a unified management plan. In relation to a given species of salmon fish, the territorial network of the EGRs can be further subdivided into ecogeographic units (EGUs), taking into account ecological and genetic differences between population groupings. EGUs can be considered as the basic units of reproduction of this species. Further, the set of multi-species EGUs for all salmon species (and possibly other organisms) within a given EGR forms an ecogeographic aggregation (EGA), which can be interpreted as a management unit of all biological resources in a given ecogeographic area.

Keywords: Russian Far East, salmonid fish, Pacific salmon, ecogeographic areas, ecogeographic units, ecogeographic aggregations, stock units, reproduction, ecology, biogeography, transfer of fertilized eggs

EDN: DWTVRP
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 498–509

УДК 575.174.015.3

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СИМПАТРИЧЕСКИХ ФОРМ СИГА ОЗЕРА КУЭТСЪЯРВИ (БАССЕЙН РЕКИ ПАСВИК, МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2022 г. Е. М. Зубова[1, *], Н. А. Кашулин[1], П. М. Терентьев[1], В. В. Соколов[2], Д. В. Политов[2, **]

[1]*Институт промышленной экологии Севера Кольского научного центра Российской академии наук, Мурманская обл., Апатиты, Россия*

[2]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия*

**e-mail: seelewolf84@yandex.ru*

***e-mail: dmitri_p@inbox.ru*

Поступила в редакцию 15.07.2022 г.
После доработки 23.07.2022 г.
Принята к публикации 25.07.2022 г.

Исследование посвящено морфоэкологическому и генетическому анализу дифференциации форм сига *Coregonus lavaretus* L. *sensu lato* (Teleostei: Salmoniformes: Coregoninae) оз. Куэтсъярви, расположенного в нижнем течении одной из крупнейших на севере Европы озерно-речной системы Инари–Пасвик (бассейн Баренцева моря). Выявлено четыре формы сига: медленно и быстрорастущая среднетычинковая и медленно и быстрорастущая малотычинковая. Показано, что на фоне выраженных и устойчивых различий по числу жаберных тычинок, форме головы, скорости роста и трофическим особенностям дифференциация по частотам аллозимных локусов практически отсутствует. Результаты подтверждают анализ многолокусных аллозимных генотипов с помощью байесовской кластеризации в программе Structure, который не выявил различий в доле исходных кластеров между формами. В качестве объяснения наблюдаемой картины мы рассматриваем недавнюю и неполную изоляцию описанных форм, фенотипические различия которых могут определяться эпигенетическими особенностями.

Ключевые слова: сиг, популяционная структура, симпатрические формы, морфология, питание, скорость роста, аллозимы, дифференциация

DOI: 10.31857/S0042132422050131

ВВЕДЕНИЕ

Распространенный в водоемах Фенноскандии сиг *Coregonus lavaretus* (L.) *sensu lato* (Teleostei: Salmoniformes: Coregoninae) демонстрирует широкий фенотипический полиморфизм с выраженной трофической специализацией форм, результирующей в формировании как аллопатрических, так и симпатрических популяций, различающихся по морфологии, жизненному циклу, использованию ниш и генетическим показателям (Kahilainen et al., 2004, 2007, 2009, 2014; Østbye et al., 2005; Kahilainen, Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2008, 2010, 2013; Harrod et al., 2010; Præbel et al., 2013; Zubova et al., 2022 и др.). Наиболее выраженная экологическая дивергенция у европейского сига (от 2 до 4 форм) наблюдается в больших и глубоких озерах, расположенных в бассейнах крупных рек Северной Фенноскандии (Kahilainen, Østbye, 2006; Häkli et al., 2018; Hayden et al., 2021; Zubova et al., 2022). Эти озера характеризуются относительно равномерным распределением местообитаний, различающихся экологическими условиями, более высокой продуктивностью, по сравнению небольшими озерами, и низким видовым разнообразием ихтиофауны (Østbye et al., 2006; Siwertsson et al., 2010; Hayden et al., 2021; Zubova et al., 2022).

В этом плане оз. Куэтсъярви, расположенное в нижнем течении одной из крупнейших на севере Европы озерно-речной системе Инари–Пасвик (бас. Баренцева моря), является уникальным объектом, поскольку в этом относительно небольшом и интенсивно загрязняемом сточными водами металлургического комбината водоеме обитает полиморфная популяция сига, поддерживающая высокую численность, несмотря на значительную токсичность водной среды (Лукин, Кашулин, 1991; Кашулин, Решетников, 1995; Зубова и др., 2019; Nøst et al., 1991; Amundsen et al., 1993, 1997, 1999, 2006; Moiseenko et al., 1994; Bøhn, Amundsen, 1998; Lukin et al., 2003; Kahilainen et al., 2004, 2007, 2009, 2014; Østbye et al., 2005; Kahilainen, Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2008, 2010; Harrod et al., 2010; Præbel

et al., 2013; Hayden et al., 2021; Zubova et al., 2022). В результате деятельности металлургического комбината “Печенганикель” в водах (Кашулин и др., 2013; Ylikörkkö et al., 2014) и донных отложениях (Кашулин и др., 2013; Dauvalter, Rognerud, 2001; Dauvalter et al., 2011) озера отмечаются чрезвычайно высокие концентрации тяжелых металлов. Выделяемые в этом водоеме четыре формы сига различаются как стратегиями жизненного цикла, так и местами обитания (Зубова и др., 2019). Они различаются совокупностью пластических и меристических признаков, размерно-весовыми показателями и, соответственно, темпами линейного роста: крупный малотычинковый – быстрорастущий сиг с небольшими глазами, полунижним или конечным ртом, острым рылом; мелкий малотычинковый – медленнорастущий сиг с большими глазами, нижним ртом, тупым рылом; крупный среднетычинковый – быстрорастущий сиг с небольшими глазами, полунижним или конечным ртом и мелкий среднетычинковый – медленнорастущий сиг с выраженными большими глазами, верхним ртом. Мелкий малотычинковый сиг преимущественно обитает в профундальной зоне водоема, мелкий среднетычинковый – в пелагиали; крупные мало- и среднетычинковые – в литорали (Зубова и др., 2019; Zubova et al., 2022).

В то же время до конца не выяснены степень сегрегации форм и механизмы пополнения популяции. Анализ многолетней динамики соотношений экологических форм сига и их характеристик в различные периоды исследования в оз. Куэтсъярви (Zubova et al., 2020) позволяет выдвинуть предположение о существовании единой полиморфной популяции сига, включающей несходных особей, скрещивание между которыми высоко вероятно, так и о группе репродуктивно изолированных субпопуляций (Мина, 1986). Окончательный вывод невозможно сделать без современных генетических методов исследования.

Цель настоящей работы – изучение морфоэкологической и генетической дифференциации симпатрических форм сига оз. Куэтсъярви.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика водоема. Оз. Куэтсъярви является частью озерно-речной системы пограничной р. Пасвик, с которой соединяется небольшой протокой (рис. 1). По форме это удлиненное озеро ледникового происхождения длиной – 11.6 км и наибольшей шириной – 2.8 км. Площадь озера – 17.0 км^2, максимальная глубина – 37 м. Показатель условного водообмена равен 1.55. Озеро является одним из самых загрязненных в Мурманской обл. (Кашулин и др., 1999, 2013; Zubova et al., 2020). Через р. Колос-йоки поступает основная часть сточных вод комбината “Печенганикель” (закрыт в 2022 г.). Основными загрязняющими элементами являлись Ni, Cu и Co, а также сопутствующие халькофильные элементы – Pb, As, Cd и Hg. Также большое влияние на окружающую среду оказывали токсичные соединения, выбрасываемые в атмосферу и осаждающиеся на территории водосбора. Вода в озере является слабощелочной со средними значениями общей минерализации – 69.0 мг/л, щелочности – 286 мкэкв/л. Концентрации Ni и Cu составляют 133 (110–161) мкг/л и 14.5 (10.4–22.0) мкг/л соответственно (Dauvalter et al., 2011; Zubova et al., 2020). Это превышает фоновые уровни содержания в поверхностных водах Мурманской обл. Ni (более чем в 200 раз) и Cu (в 20 раз) (Kashulin et al., 2017). По содержанию биогенных элементов, определяемому сбросом коммунальных сточных вод пгт. Никель, озеро характеризуется как эвтрофное. Наибольшая концентрация $P_{общ.}$ (до 17 мкг/л) и $N_{общ.}$ (до 337 мкг/л) отмечается в летний период (Zubova et al., 2020).

В составе фитопланктона Куэтсъярви увеличилась доля цианопрокариот и зеленых водорослей наряду с сокращением численности диатомовых и золотистых водорослей. При этом средняя биомасса фитопланктона в несколько раз превышает фоновые значения и соответствует β-мезотрофному трофическому статусу. Зоопланктон озера отличается аномально высокими количественными характеристиками. Общая численность организмов составляет до 722.8–1254.3 тыс. экз/м^3, биомасса – до 1.3–3.5 г/м^3 (переходный от α- к β-мезотрофному). Количество видов зообентоса превышает 20, среди которых доминируют хирономиды (60–80%). Численность бентофауны в прибрежной зоне составляет в среднем 1680 экз./м^2, биомасса 7.5 г/м^2 (β-мезотрофный трофический статус). Основу литоральных сообществ зообентоса формируют хирономиды, субдоминанты – ручейники и полужесткокрылые. С увеличением глубины разнообразие фауны и количественные показатели зообентоса снижается. Основу донной фауны глубоководных участков оз. Куэтсъярви формируют хирономиды и олигохеты. Численность зообентоса в зоне профундали составляет в среднем 506 экз./м^2, биомасса – 2.1 г/м^2 (олиготрофный трофический статус) (Zubova etal., 2020).

Ихтиофауна озера включает восемь аборигенных видов, относящихся к шести семействам рыб: кумжа *Salmo trutta*, сиг, хариус *Thymallus thymallus*, щука *Esox lucius*, окунь *Perca fluviatilis*, налим *Lota lota*, гольян *Phoxinus phoxinus*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*. Следует отметить инвазивный вид – европейскую ряпушку *C. albula*, интродуцированную с 1960-х гг. в финском оз. Инари и впоследствии (с начала 1990-х гг.) распространившуюся по всему бассейну р. Пасвик (Кашулин и др., 1999; Amundsen et al., 1999; Zubova et al., 2022).

Сбор и анализ выборок сига. Рыбу отлавливали в сентябре 2015 и 2020 гг. жаберными сетями во всех

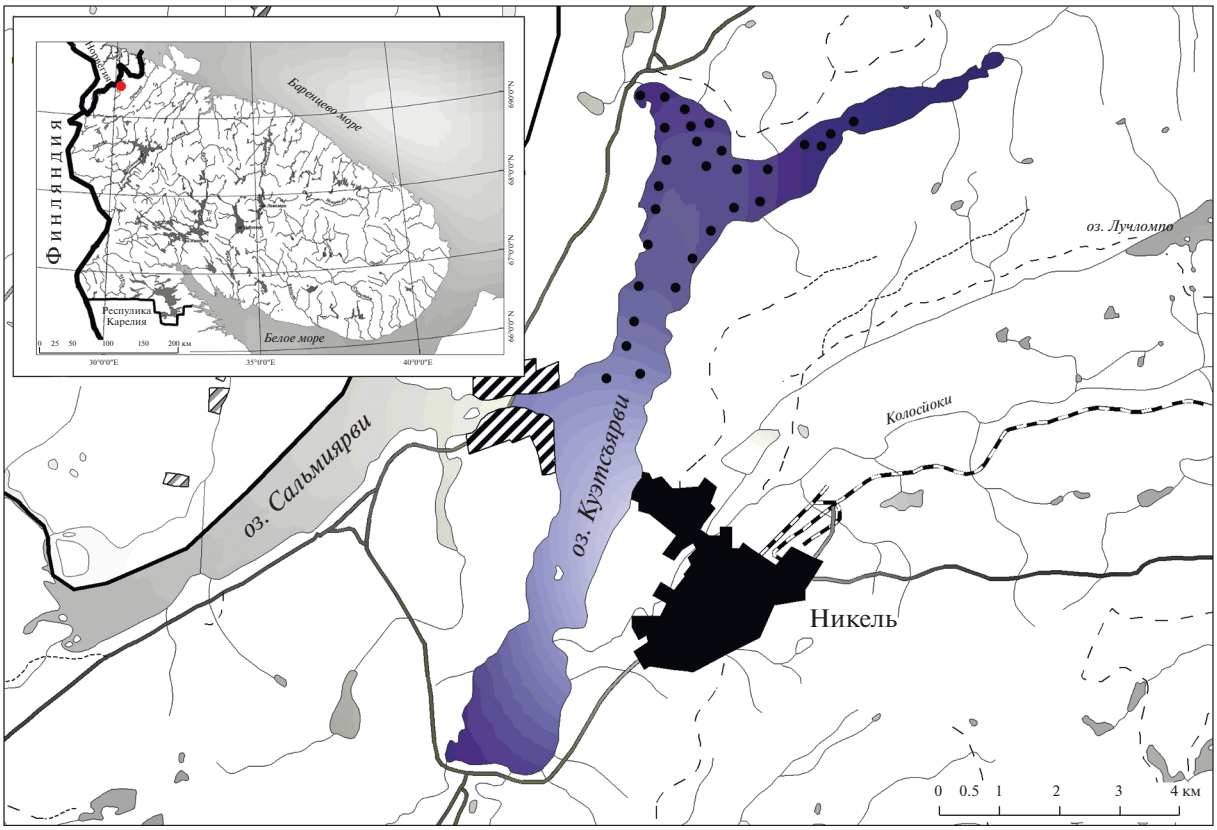

Рис. 1. Карта-схема оз. Куэтсъярви и места сбора выборок сига (●) в 2015 и 2020 гг. На врезке – положение оз. Куэтсъярви на карте Кольского п-ва.

трех экологических зонах озера (литоральной, пелагической и профундальной). В литоральной зоне (на глубине 1.5–3 м) использовались сети длиной 25 м и высотой 1.5 м с ячеями 10, 12, 16, 18, 20, 30, 35, 40, 45, 50, 55 и 60 мм (для ловли рыбы длиной ≥ 5 см). Сети устанавливали группами по 1–2 штуки перпендикулярно берегу на участках с песчано-гравийными отмелями и крупными валунными отложениями. В профундальной зоне с глубинами более 18 м ставили до 10 сетей с различным сочетанием размеров ячеи в одной группе. В пелагиали водоема использовали плавные многоячеистые жаберные сети Nordic высотой 3 м и длиной 30 м, состоящие из секций по 2.5 м со стандартным набором ячей. Всего было выловлено 250 экземпляров сига. Рыбу фотографировали для морфологических исследований (Бочкарев и др., 2013; Мелехин и др., 2021; Kahilainen, Østbye, 2006) и далее обрабатывали по стандартной методике (Сидоров, Решетников, 2014). Для выделения внутривидовых группировок подсчитывали тычинки на первой жаберной дуге (табл. 1) и измерялись их размеры (Правдин, 1966). Сравнение выборок проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента. Исследование темпов линейного роста сига по чешуе проводилось, согласно методике Е.М. Зубовой (Зубова, 2015) (табл. 1). Для изучения питания рыб желудки сигов извлекались и фиксировались в 70%-ном растворе этилового спирта с последующим анализом их содержания (Методическое..., 1974). Рацион сигов преимущественно исследовался у особей размером более 10 см, что снижает влияние сдвигов онтогенетических ниш (Sandlund et al., 1992). Пищевые объекты идентифицировали (по возможности) до уровня семейства или рода (Определитель..., 2000, 2001, 2016). Для характеристики спектра питания использовали *IR* – показатель относительной значимости: $IR = (Fi\text{-}Pi/\Sigma FiPi) \times 100\%$, где: *Fi* – частота встречаемости каждого компонента пищи, *Pi* – доля по массе; значение *i* изменяется от 1 до n (n – количество видов пищевых компонентов в пищевом комке) (Popova, Reshetnikov, 2011).

Аллозимный анализ. Для выявления электрофоретической изменчивости аллозимов использовали методику электрофореза в крахмальном геле, описанную ранее более подробно (Politov et al., 2002). Ткани скелетных мышц и печени для аллозимного анализа замораживали сначала на −20°С, затем, после транспортировки в лабораторию (на базе лаб. популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН), хранили на −70°С до проведения электрофореза. Ферменты экстрагировали

Таблица 1. Характеристика использованного ихтиологического материала из оз. Куэтсъярви (суммарно 2015 и 2020 гг.)

Исследование	Число рыб, n
Линейно-весовых характеристик	250
Жаберного аппарата	247
Возраста	250
Темпа линейного роста	250
Содержимого желудков	91
Пластических и меристических признаков (число прободенных чешуй в боковой линии)	199
Изоферментных генетических маркеров	159

в буфере PIPES (Aebersold et al., 1987) путем механической гомогенизации в 1.5 мл пробирках типа “эппендорф” и инкубации при +4°C в течение ночи. Перед внесением в гель гомогенаты центрифугировали в настольной центрифуге с охлаждением (Eppendorf 5317R) при 13000 об./мин в течение 10 мин. Электрофорез проводили в 13%-ном крахмальном геле (частично гидролизованный крахмал приготовляли сами в лаборатории) в горизонтальных камерах при 180°C с контролем миграции по метке бромистого. Для разделения использовали три буферные системы (табл. 2). После электрофореза тонкие (1–1.5 мм) срезы геля окрашивали с помощью стандартных рецептов гистохимического окрашивания (Aebersold et al., 1987) для выявления специфической ферментативной активности в зонах локализации аллозимов. Локусы обозначали в соответствии с номенклатурой Шекли с соавт. (Shaklee et al., 1990).

Статистический анализ аллозимной изменчивости. Для изменчивых локусов матрица генотипов была обработана в надстройке для электронной таблицы MSExcel – GenAlEx 6.503 (Peakall, Smouse, 2006, 2012). Рассчитаны аллельные и генотипические частоты, аллельное разнообразие, наблюдаемая (H_O) и ожидаемая (H_E) гетерозиготности, внутрипопуляционный (F) и межпопуляционный (F_{ST}) коэффициенты инбридинга. Дальнейший анализ матрицы многолокусных генотипов по изменчивым локусам проводили в программе Structure v2.3.4 (Pritchard et al., 2000) со следующими рекомендованными для симпатрических выборок параметрами и опциями (Falush et al., 2003; Hubisz et al., 2009): модель наследования –“admixture”; частоты аллелей скоррелированы, период “разогрева” 100000 итераций, основной цикл 1000000 итераций, флаг UsePopInfo = 0. Наиболее вероятное число исходных кластеров k определялось по методу Эванно (Evanno et al., 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав уловов. В 2015 г. в уловах из оз. Куэтсъярви доминировал сиг (70%), субдоминантными видами были речной окунь (16%) и европейская ряпушка (12%). В 2020 г. доля сига в уловах составила всего 35%, тогда как численность речного окуня значительно увеличилась, и его доля в уловах стала достигать 37%. В 2020 г. было выловлено всего 2 экземпляра европейской ряпушки (1% от уловов).

Морфометрия. Распределение сигов по числу тычинок на первой жаберной дуге имеет явную бимодальность (рис. 2) – моды со средним значением 22.9 ± 0.26 (размах изменчивости от 17 до 31) и 32.6 ± 0.23 (от 27 до 42) можно считать малотычинковой (далее *sr*) и среднетычинковой (*mr*) формами соответственно. Тычинки этих форм также отличаются внешним видом. *Sr*-сиги имели утолщенные и короткие тычинки, *mr*-сиги – тонкие и удлиненные. Соотношение форм сига в пробах составило в среднем 2 : 1 в пользу *mr*.

Морфометрический анализ позволил выделить дополнительные группы сигов, отличающиеся строением головы. Среди *sr*-сигов встречались особи: 1) с большими глазами, нижним ртом, тупым рылом (далее *sr1*); 2) с меньшими глазами, полунижним или конечным ртом, острым рылом (*sr2*). Среди сигов *mr* встречались особи: 1) с ярко выраженными большими глазами, верхним ртом (*mr1*); 2) с меньшими глазами, полунижним или конечным ртом, острым рылом (*mr2*). Однако выделенные группы сига *sr2* и *mr2* практически не различались по морфологии отделов головы, и их идентификация основывалась только на строении жаберного аппарата. Соотношение четырех групп сигов было следующим: *sr1* – 34% (84 особи): *sr2* – 3% (8 особей), *mr1* – 33% (82 особи), *mr2* – 30% (76 особей). Большая часть сигов *sr1* (74%) была поймана в профундальной зоне озера, *sr2* были одинаково представлены как в литорали, так и в профундали (по 50%); в пелагиали было выловлено 61% *mr1*, в литорали – 63% *mr2*.

В табл. 3 представлены 2 счетных и 17 пластических морфологических признаков сигов оз. Куэтсъярви и их масса. Половые различия по этим признакам не обнаружены.

Структура жаберного аппарата (число жаберных тычинок на первой жаберной дуге, относительная длина центральных жаберных тычинок) у

Таблица 2. Ферментные и буферные системы, использованные для электрофоретического разделения, и интерпретируемые кодирующие аллозимные локусы

Ферментная система	Аббревиатура	Номер по Е. С.	Буферная система	Ткань	Локусы
Аконитатгидратаза	ACO	4.2.1.3	A1	M	*ACO-1**
					*ACO-2**
Алкогольдегидрогеназа	ADH	1.1.1.1	B	L	*ADH**
Креатинкиназа	CK	2.7.3.2	B	M	*CK-A1,2**
				M	*CK'(CK-3*)*
Эстераза	EST	3.1.1.*	B	L	*EST-1**
Флуоресцентная эстераза (эстераза D)	EST-D	3.1.*.*	B	M	*EST-D**
Глюкозо-6-фосфатизомераза	GPI-A	5.3.1.9	B	M	*GPI-A1,2**
	GPI-B			L	*GPI-B1**
				L, M	*GPI-B2**
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа	G3PDH	1.1.1.8	A1, A2	L	*G3PDH-1,2**
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	A2	M	*IDHP-1,2**
				L	*IDHP-3,4**
Идитолдегидрогеназа	IDDH	1.1.1.14	B	L	*IDDH-1,2**
Лактатдегидрогеназа	LDH	1.1.1.27	B	M	*LDH-A1,2**
					*LDH-B1,2**
НАД-зависимая малатдегидрогеназа	sMDH-A	1.1.1.37	A1	L,M	*sMDH-A1,2**
	sMDH-B			M, L	*sMDH-B1,2**
	mMDH				*mMDH**
НАДФ-зависимая малатдегидроганаза (малик-экзим)	mMEP	1.1.1.40	A1	M	*mMEP-1,2**
	sMEP				*sMEP-3,4**
6-фосфоглюконатдегидрогеназа	6-PGDH	1.1.1.44	A1, A2	M	*6-PGDH**
Фосфоглюкомутаза	PGM	5.4.2.2	B	M	*PGM-1**
				M, L	*PGM-2**
Супероксиддисмутаза	mSOD	1.15.1.1	B	L	*mSOD**
	sSOD			L, M	*sSOD**

Примечание: ткани: M – белая скелетная мышца, L – печень. Буферные системы: A1 – морфолин-цитратная, pH 6.3 (Clayton, Tretiak, 1971), A2 – морфолин-цитратная, pH 8.0 (Clayton, Tretiak, 1971), B – трис-цитрат, pH 8.5 (гелевый буфер) / LiOH-боратная, pH 8.1 (электродный буфер) (Ridgeway et al., 1970).

четырех групп сигов различалась ($p = 0.05$) и уменьшалась следующим образом: *mr1* > *mr2* > *sr2* > *sr1* (табл. 2). Выделенные группы сигов имели разные ($p = 0.01$) средние линейно-весовые показатели: *sr1* > *mr2* > *sr1* > *mr1* (табл. 2). Наиболее полный анализ морфологичских характеристик четырех внутривидовых группировок сига оз. Куэтсъярви представлен в работе Е.М. Зубовой (2019).

Возрастной состав, особенности линейно-весовых показателей и созревание. Группы *sr1* и *sr2* были представлены особями в возрасте от 1+ до 9+ и от 2+ до 6+ лет соответственно. У первых преоб-

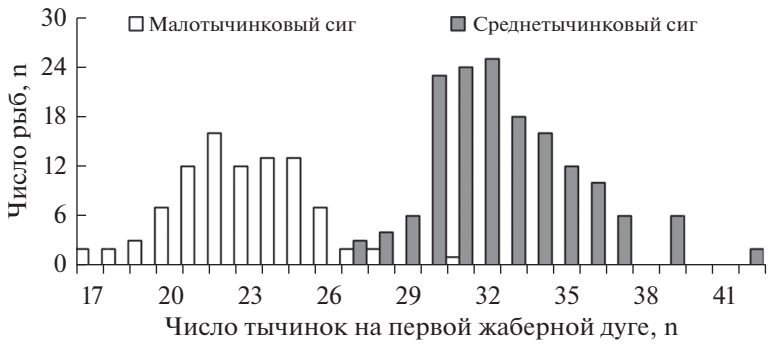

Рис. 2. Распределение особей сига по числу тычинок на первой жаберной дуге в оз. Куэтсъярви в 2015 и 2020 гг.

Таблица 3. Значения некоторых промеров тела внутривидовых группировок европейского сига из оз. Куэтсъярви в 2015 и 2020 гг.

Признаки	*sr1*	*sr2*	*mr1*	*mr2*
Длина (*FL*), мм	168 ± 3.47	243.0 ± 19.0	116.4 ± 1.68	205.1 ± 5.35
Масса, г	53 ± 3.40	187.4 ± 45.58	14.9 ± 0.86	109.7 ± 10.87
Число тычинок на первой жаберной дуге, n	22.7 ± 0.28	24.8 ± 0.45	33.3 ± 0.35	31.9 ± 0.27
Длина наибольшей жаберной тычинки, % от длины жаберной дуги	10.8 ± 0.20	12.1 ± 0.53	20.0 ± 0.37	15.8 ± 0.31
Число прободенных чешуй в боковой линии, n	84.2 ± 0.52	91.0 ± 2.04	84.3 ± 0.47	90.0 ± 0.56
	% FL			
Длина жаберной дуги	12.0 ± 0.16	11.1 ± 0.18	12.7 ± 0.14	11.2 ± 0.12
Длина рыла	4.5 ± 0.08	4.3 ± 0.28	4.8 ± 0.09	4.2 ± 0.09
Горизонтальный диаметр глаза	5.4 ± 0.08	4.3 ± 0.22	6.1 ± 0.06	4.6 ± 0.06
Вертикальный диаметр глаза	5.3 ± 0.16	4.5 ± 0.57	6.0 ± 0.09	4.7 ± 0.14
Заглазничный отдел головы	10.7 ± 0.14	9.7 ± 0.32	10.3 ± 0.15	9.6 ± 0.13
Длина верхней челюсти	5.9 ± 0.09	5.1 ± 0.28	7.2 ± 0.12	5.3 ± 0.09
Длина нижней челюсти	8.6 ± 0.13	7.9 ± 0.37	10.1 ± 0.14	8.1 ± 0.13
Длина головы	19.9 ± 0.24	17.8 ± 0.82	21.1 ± 0.30	17.7 ± 0.24
Высота головы у затылка	14.8 ± 0.12	13.3 ± 0.23	14.4 ± 0.09	13.4 ± 0.09
Наибольшая высота тела	21.3 ± 0.22	22.0 ± 0.85	19.0 ± 0.17	20.5 ± 0.22
Наименьшая высота тела	6.7 ± 0.04	7.3 ± 0.18	6.4 ± 0.03	6.8 ± 0.04
Длина спинного плавника	16.7 ± 0.25	16.5 ± 0.56	16.0 ± 0.28	15.6 ± 0.21
Длина грудного плавника	16.6 ± 0.30	14.6 ± 0.62	15.9 ± 0.27	13.9 ± 0.20
Длина брюшного плавника	14.0 ± 0.26	13.0 ± 0.64	13.4 ± 0.25	12.8 ± 0.20
Длина анального плавника	9.6 ± 0.18	8.9 ± 0.38	8.8 ± 0.17	8.6 ± 0.16

Примечание: в таблице представлены средние значения признаков и их ошибки.

ладали рыбы в возрасте 2+ и 5+–6+ лет (70%), а у вторых – преобладающий возраст неизвестен из-за малочисленности рыб. Наблюдаемая длина и масса сигов *sr2* были достоверно выше ($p = 0.001$) во всех возрастах по сравнению с *sr1* (рис. 3а, б). Кроме того, *mr1* и *mr2* были представлены особями в возрасте от 1+ до 10+ и от 1+ до 9+ лет соответственно. У первых в уловах преобладали рыбы в возрасте от 2+ до 4+ лет (91%), у вторых – от 2+ до 5+ лет (82%). Как и у *sr*-сигов размерно-весовые показатели сига *mr2* были выше ($p = 0.001$) во всех возрастных группах по сравнению с сигом *mr1* (рис. 3а, б). При изучении индивидуальных темпов линейного роста у *sr*- и *mr*-сигов, начиная со второго–третьего года жизни, были обнаружены медленнорастущие (*sr1* и *mr1*) и быстрорастущие (*sr2* и *mr2*) группировки (рис. 3в). Самые медленнорастущие сиги *mr1* начинают созревать при наименьших размерах и массе, по сравнению с другими внутривидовыми группами сигов оз. Куэтсярви – при длине тела 100–104 мм и массе 7–8 г в возрасте 2+ лет, чаще – при средней длине 118 мм и массе 15 г в возрасте от 2+ до 4+ лет. Быстрорастущие особи *mr2* созрели при крупных размерах тела: при длине 160–325 мм и массе 41–403 г в возрасте от 2+ до 3+ лет и при средней длине 242 мм и массе 185 г. г в возрасте от 4+ до 6+ лет. Медленнорастущие *sr1* начинают созревать при длине 116–135 мм и массе 14–22 г в возрасте от 2+ до 3+ лет и при средней длине 177 мм и массе 60 г в возрасте 2+ лет и 5+–6+ лет. Среди быстрорастущих *sr2* половозрелых особей обнаружено не было.

Особенности питания. Питание у *sr1*- (длиной 93–238 мм) и *mr1*- (119–248 мм) форм сигов было близким и в основном включало личинок и куколок хирономид (*Chironomus*, *Micropsetra*, *Procladius*, *Psectrocladius*, *Sergentia*, *Strictochironomus*). Значение индекса относительной значимости (далее *IR*) для хирономид у первых достигало 81%, у вторых – 78% (рис. 4а, в). В составе пищевого комка у *mr1*-сига кроме хирономид были обнаружены только ракушечные раки (*Cypridopsis*) (*IR* = 11%) (рис. 4в), у *sr1*-сига – зоопланктонные организмы (чаще веслоногие ракообразные *Acanthocyclops*, а также ветвистоусые ракообразные *Eurycercus* и представители отряда *Cyclopoida*), двустворчатые моллюски (*Euglesa*) (рис. 4а).

У немногочисленного *sr2*-сига (240–407 мм) в оз. Куэтсъярви бóльшее значение в питании име-

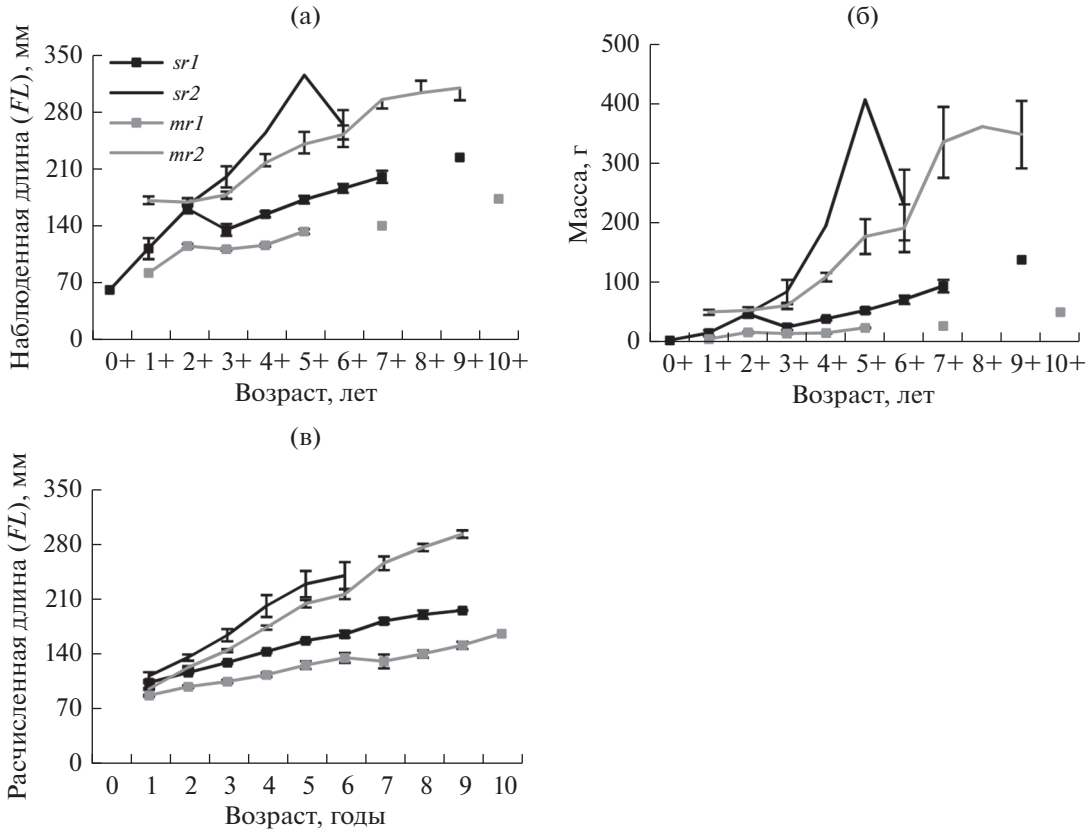

Рис. 3. Средние значения наблюденной длины (*FL*), мм (а), массы, г (б) и расчисленной длины (*FL*), мм (в) различных внутривидовых группировок сига в оз. Куэтсъярви в 2015 и 2020 гг. Здесь и рис. 4, табл. 4: *sr1* – медленнорастущий (мелкий) малотычинковый сиг, *sr2* – быстрастущий (крупный) малотычинковый сиг, *mr1* – медленнорастущий (мелкий) среднетычинковый сиг, *mr2* – быстрастущий (крупный) среднетычинковый сиг.

ли личинки и куколки ручейников родов *Athripsodes*, *Molanna* и *Mystacides*. Величина *IR* для них достигала 94% (рис. 4б). Небольшое значение в питании этой формы сига имели двустворчатые (*Euglesa*) и брюхоногие моллюски (*Limnea*, *Valvata*), личинки хирономид (*Diamesa*, *Procladius*, *Strictochironomus*), икра рыб и зоопланктонные организмы (*Acanthocyclops*) (рис. 4б).

Питание *mr2*-сига (130–307 мм) в оз. Куэтсъярви было более разнообразным, чем у предыдущих трех форм сига этого озера и включало представителей 9 групп беспозвоночных животных и рыбу (табл. 4г). Вклад в питание *mr2*-сига зоопланктонных и бентосных организмов был почти одинаковым, значение *IR* составляло 51.23 и 45.02% соответственно (рис. 4г). Зоопланктонные организмы были представлены как веслоногими (*Acanthocyclops*), так и ветвистоусыми (*Alona*, *Bosmina*, *Camptocercus*, *Eurycercus*) ракообразными. Среди макрозообентосных организмов наибольшую роль в питании играли личинки и куколки ручейников (*Agraylea*, *Athripsodes*, *Mystacides* и *Phryganea*) (*IR* = 34.13%). На долю личинок и куколок хирономид (*Ablabesmya*, *Chironomus*, *Cricitopus*, *Mallochohella*, *Microtendipes*, *Palpomia*, *Procladius*, *Prodiamesa*, *Psectrocladius*, *Sergentia*, *Strictochironomus*) приходилось 10.15% *IR* (рис. 4г). Двустворчатые и брюхоногие моллюски (*Euglesa*, *Limnea*, *Valvata*) составляли менее 1% *IR*. В желудках данной формы сига также встречались воздушные насекомые отрядов жесткокрылые (Carabidae) и перепончатокрылые (Myrmicinae, Sphecidae) (рис. 4г). Девятииглая колюшка была обнаружена у *mr2*-формы сига длиной 275 мм.

Аллозимный анализ. По мономорфным локусам во всех выборках, соответствующих разным формам сигов оз. Куэтсъярви, были зафиксированы одинаковые аллели. По полиморфным локусам во всех выборках доминировали одни и те же аллели, различия в частотах были минимальны и не значимы (по точному критерию Фишера). Абсолютная разница в частотах для сравнений, включающих малочисленную выборку малотычинкового крупного сига, достигала нескольких десятых, однако это объясняется малой численностью этой выборки.

Значения показателей аллельного разнообразия N_a и N_e, наблюдаемой и ожидаемой гетерози-

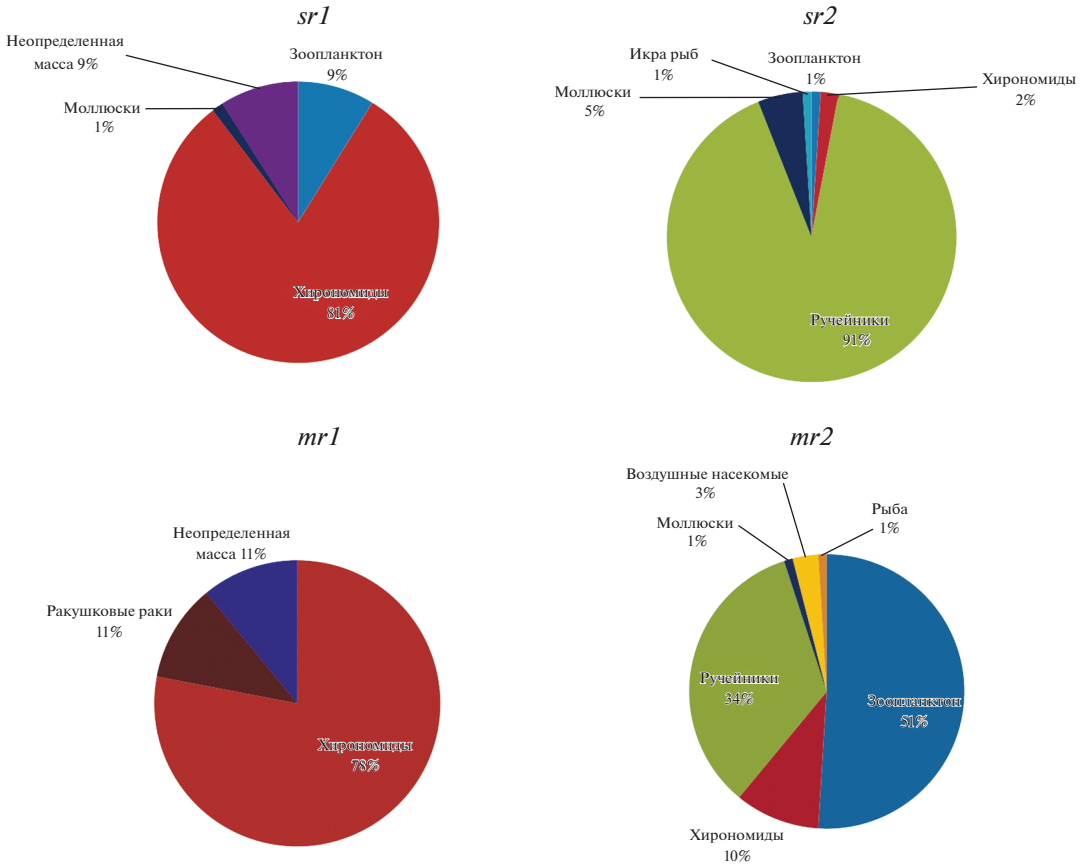

Рис. 4. Питание различных внутривидовых группировок сига, согласно индексу относительной значимости (*IR*, %) в оз. Куэтсъярви в 2015 и 2020 гг.

готности также были близкими в выборках исследованных форм сигов (табл. 4).

Среднелокусное значение показателя межпопуляционной подразделенности F_{ST} составило 0.024, то есть более 97% изменчивости обнаружено в пределах симпатрических форм, и лишь менее 3% между ними. При анализе матрицы попарных значений F_{ST} можно заключить, что минимальные различия составили 0.012–0.013 между двумя *mr*-формами и между *mr2* и *sr1*. Более высокий уровень различий *sr2*-формы (0.02–0.03) может быть объяснен малым объемом выборки и случайными отклонениями от истинной популяционной частоты в изученной выборке.

Результаты байесовского анализа подразделенности по многолокусным аллозимным генотипам показал практически полное отсутствие дифференциации, оптимальное число кластеров по Эванно – $k = 2$, при этом все выборки показали равную долю кластеров в генотипах составляющих их особей (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, в оз. Куэтсъярви сиг представлен четырьмя экологическими формами: *sr1*, *sr2*, *mr1*, *mr2*. Четыре выделенные группы сигов различаются по набору пластических и меристических признаков, размерно-весовым показателям и, соответственно, по скорости линейного роста. Наши результаты близки к полученным ранее по сигу из озер верхнего и среднего течения р. Пасвик (Бьёрнватн, Инари, Скрюккенбухта, Ваггетем, Муддусъярви, Паадар, Лангфьордватнет): медленнорастущий малотычинковый сиг *sr1* оз. Куэтсъярви соответствует *SSR* (мелкий малотычинковый сиг); быстрорастущий малотычинковый сиг *sr2* – *LSR* (крупный малотычинковый сиг); медленнорастущий среднетычинковый сиг *mr1* – *DR* (многотычинковый сиг); быстрорастущий среднетычинковыйсиг *mr2* – *LDR* (крупный многотычинковый сиг) (Kahilainen et al., 2004, 2007, 2009, 2014, 2017; Østbye et al., 2005; Kahilainen, Østbye, 2006; Harrod et al., 2010; Siwertsson et al., 2008, 2010; Præbel et al., 2013; Thomas et al., 2019). При этом среднее число тычинок на первой жаберной дуге у *sr1* (*SSR*)

Таблица 4. Показатели внутрипопуляционного аллельного и генного разнообразия в выборках четырех форм сига оз. Куэтсъярви

Выборка		N	Na	Ne	H_O	H_E	uH_E	F
mr2	Среднее	48	1.938	1.283	0.180	0.191	0.193	0.053
	Ошибка		0.063	0.066	0.040	0.039	0.039	0.051
mr1	Среднее	47	2.000	1.261	0.164	0.179	0.181	0.091
	Ошибка		0.091	0.067	0.039	0.036	0.037	0.084
sr2	Среднее	7	1.625	1.284	0.143	0.175	0.188	0.142
	Ошибка	0.000	0.125	0.088	0.043	0.046	0.049	0.098
sr1	Среднее	54	1.938	1.279	0.189	0.190	0.192	0.042
	Ошибка	0.000	0.063	0.064	0.043	0.038	0.038	0.056
Среднее по выборкам	Среднее	39 (всего 156)	1.875	1.277	0.169	0.184	0.188	0.076
	Ошибка	2.352	0.047	0.035	0.020	0.019	0.020	0.035

Примечание: N – численность выборки, Na – число аллелей в среднем на локус, Ne – эффективное число аллелей, H_O – наблюдаемая гетерозиготность, H_E – ожидаемая из равновесия Харди–Вайнберга гетерозиготность, uH_E – несмещенная оценка гетерозиготности, F – внутрипопуляционный коэффициент инбридинга, $F = (H_E - H_O)/H_E$.

увеличивается от верховьев р. Пасвик к низовьям: с 17 (оз. Муддусъярви) до 23 тычинок (оз. Куэтсъярви). У других групп сигов из разных частей системы число тычинок на первой жаберной дуге варьирует незначительно: у *sr2* (*LSR*) оно составляет в среднем от 23 до 25, у *mr1* (*DR*) – от 33 до 36, у *mr2* (*LDR*) – от 32 до 34. Это приводит к тому, что четыре выявленные группы сигов из оз. Куэтсярви по количеству тычинок на первой жаберной дуге наиболее близки, чем из других участков р. Пасвик.

Экстерьерные признаки выделенных внутривидовых групп сигов в озерах системы р. Пасвик играют функциональную роль в питании и перемещении рыб, приуроченных к определенным зонам озера (Kahilainen, Østbye, 2006). Высокая специализация *sr*- и *mr*-сигов на питании зообентосом и зоопланктоном соответственно в верхнем и среднем течении Пасвика, как в летнее-осеннее, так и в зимнее время (Kahilainen et al., 2005; Siwertsson et al., 2013; Hayden et al., 2021), не обнаруживается нами у сигов в оз. Куэтсъярви. Возможной причиной перекрывания спектров питания мелких форм сигов *sr1* и *mr1* является низкая численность и биомасса ракообразного зоопланктона в озере, в результате чего *mr1*-сиги переходят на обильные корма, доступные для данной формы – личинки и куколки хирономид (Zubova et al., 2020). Процент интродуцированной ряпушки в оз. Куэтсъярви по уловам 2020 г. составил всего 1% (2 экземпляра), что вряд ли может послужить причиной смещения ниши у *mr1*-сига в озере (Zubova et al., 2022), как это наблюдалось в озерах Тьеребухта (верхнее течение р. Пасвик) и Скрюккенбухта (нижнее течение р. Пасвик), где численность ряпушки была высокой (Kelly et al., 2022). Высокая

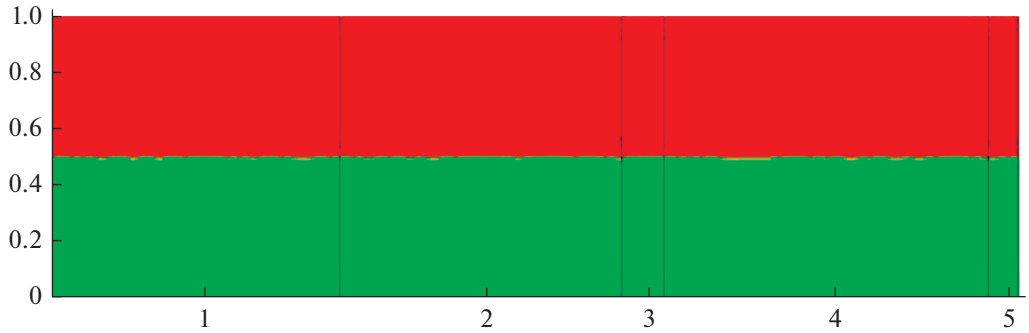

Рис. 5. Результаты анализа Байесовской кластеризации в программе Structure в виде столбчатой диаграммы частот исходных кластеров. Формы сигов: 1 – *mr2*, 2 – *mr1*, 3 – *sr2*, 4 – *sr1*; 5 – форма не определена.

численность и биомасса литорального макрозообентоса в исследуемых водоемах системы р. Пасвик, возможно, создает благоприятные условия для питания в данной экологической зоне водоема Куэтсъярви как для *sr2*-, так и для *mr2*-форм сигов. Известно, что при обилии пищи в водоеме спектры питания разных видов рыб широко перекрываются (Мина, 1986). На основе полученных данных мы можем также утверждать, что *mr2*-форма сига выглядит как более универсальная, по сравнению *sr2*-формой, так как может эффективно питаться как макрозообентосом, так и зоопланктоном, а при достижении определенных размеров переходит на хищничество.

Результаты анализа генетических данных – полиморфизма аллозимных локусов ядерной локализации – свидетельствуют о крайне низкой степени дифференциации изученных симпатрических форм по определенному набору аллозимных локусов. Рассмотрим возможные сценарии такой ситуации существования морфологически и экологически различающихся форм при гомогенности частот аллелей по многим локусам. Можно предполагать, что ныне существующие расы произошли недавно из одной предковой популяции, давшей в озере “букет” форм, которые репродуктивно не изолированы. При наличии нескольких экологических, в первую очередь трофических, ниш они поддерживают оптимальный для этих ниш фенотип в четырех вариантах – быстро- и медленнорастущие, бентофаг и планктофаг. Не исключено, хотя и маловероятно, что в озеро было несколько последовательных вселений аллопатрически возникших слабо дивергировавших морфологических форм, которые, не утратив своего фенотипического своеобразия, подвержены потоку генов между собой в результате скрещиваний и интрогрессировали до такой степени, что исходная дифференциация утрачена. Нужно отметить, что исследований, которые подтвердили или опровергли бы нерест обнаруженных форм сигов оз. Куэтсъярви на разных нерестилищах или в разные сроки, пока не проводилось. Но в любом случае, даже если они имеют какие-то различные предпочтения при размножении и частично изолированы, поток генов явно перекрывает эти процессы и в результате генофонд интегрируется в единую популяцию. Можно также объяснить наблюдаемую морфоэкологическую дифференциацию без частотных различий по структурным локусам эпигенетическими причинами, то есть дифференциальной экспрессией генов, примеров чему для симпатрических популяций сигов описано уже достаточно много (Derome, Bernatchez, 2006; Bychenko et al., 2014 и др.).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Н.Ю. Гордон за помощь при проведении электрофоретических экспериментов и П.А. Казимирову за консультации и помощь при статистической обработке данных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках бюджетных тем НИР 0112-2019-0001 (проведение аллозимного анализа – ИОГен РАН) и № 122011300123-8 (описание гидрохимических и гидробиологических характеристик озера – ИППЭС КНЦ РАН) и частично поддержана из средства гранта РНФ № 19-77-10007 (сбор биологических проб на озере в 2020 г. – ИППЭС КНЦ РАН).

КОНФЛИКТИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Отбор биоматериала осуществлен с учетом этических стандартов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Политов Д.В. Дополнительные возможности сбора и регистрации морфологических данных у рыб // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень: Госрыбцентр, 2013. С. 32–36.

Зубова Е.М. Линейный рост европейского сига *Coregonus lavaretus* (L.) в антропогенно-модифицированных водоемах европейской субарктики (на примере Мурманской области): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Апатиты: ИППЭС КНЦ РАН, 2015. 28 с.

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. Биотическая симпатрия сига *Coregonus lavaretus* (L.) оз. Куэтсъярви (система р. Пасвик, Мурманская область) // Принципы экологии. 2019. Т. 8. № 2. С. 29–51.

Кашулин Н.А., Решетников Ю.С. Накопление и распределение никеля, меди и цинка в органах и тканях рыб в субарктических водоемах // Вопр. ихтиол. 1995. Т. 35. С. 687–697.

Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.-А. Рыбы пресноводных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1999. 142 с.

Кашулин Н.А., Даувальдар В.А., Денисов Д.Б. и др. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области // Вестн. МГТУ. 2013. Т. 16. С. 98–107.

Лукин А.А., Кашулин Н.А. Состояние ихтиофауны водоемов в приграничной зоне СССР и Норвегии. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1991. 50 с.

Мелехин А.В., Бочкарев Н.А., Кашулин Н.А. и др. Фотодокументация морфологических данных у рыб // Вестн. Кольского научного центра РАН. 2021. Т. 13. № 2. С. 30–36.

Мина М.В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 193 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые насекомые / Ред. С.Я. Цалолихин. СПб.: Наука, 2000. 997 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые / Ред. С.Я. Цалолихин. СПб.: Наука, 2001. 825 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Ред. В.Р. Алексеев, С.Я. Цалолихин. М.; СПб.: КМК, 2016. 457 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.

Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: КМК, 2014. 346 с.

Aebersold P.B., Winans G.A., Teel D.J. et al. Manual for starch gel electrophoresis: a method for the detection of genetic variation / NOAA Tech. rep. NMFS 61, U.S. Dept. of commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Washington, D.C., 1987. 19 p.

Amundsen P.A., Staldvik F., Lukin A. et al. Ecology and heavy metal contaminations in the fish communities of the Pasvik River System. Report. Norwegian College of Fishery Science, Univ. of Tromsø, Norway, 1993. 29 p.

Amundsen P.A., Staldvik F.J., Lukin A.A. et al. Heavy metal contamination in freshwater fish from the border region between Norway and Russia // Sci. Total Environ. 1997. V. 201. P. 211–224.

Amundsen P.-A., Staldvik F.J., Reshetnikov Yu.S. et al. Invasion of vendace (*Coregonus albula*) in a subarctic watercourse // Biol. Conserv. 1999. V. 88. P. 405–413.

Amundsen P.A., Kashulin N.A., Koroleva I.M. et al. Environmental monitoring of fish in the Paz watercourse. Norway, NCFS: Univ. of Tromsø, 2006. 48 p.

Bøhn T., Amundsen P.-A. Effects of invading vendace (*Coregonus albula* L.) on species composition and body size in two zooplankton communities of the Pasvik River System, Northern Norway // J. Plankton Res. 1998. V. 20. P. 243–256.

Bychenko O.S., Sukhanova L.V., Azhikina T.L. et al. Differences in brain transcriptomes of closely related Baikal coregonid species // Biomed. Res. Int. 2014. V. 2014. ID857329.

Clayton J.W., Tretiak D.N., Kooyman A.H. Genetics of multiple malate dehydrogenase isozymes in skeletal muscle of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) // J. Fish. Res. Board. Can. 1971. V. 28. P. 1005–1008.

Dauvalter V., Rognerud S. Heavy metals pollution in sediment of the Pasvik River drainage // Chemosphere. 2001. V. 42. P. 9–18.

Dauvalter V., Kashulin N., Sandimirov S. et al. Chemical composition of lake sediments along a pollution gradient in a Subarctic watercourse // J. Environ. Sci. Health. Part A. 2011. V. 46. P. 1020–1033.

Derome N., Bernatchez L. The transcriptomics of ecological convergence between 2 limnetic coregonine fishes (Salmonidae) // Mol. Biol. Evol. 2006. V. 23. № 12. P. 2370–2378.

Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Mol. Ecol. 2005. V. 14. № 8. P. 2611–2620.

Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies // Genetics. 2003. V. 164. № 4. P. 1567–1587.

Hayden B., Harrod C., Thomas S., Kahilainen K. Winter ecology of specialist and generalist morphs of European whitefish, *Coregonus lavaretus*, in subarctic northern Europe // J. Fish Biol. 2021. P. 1–11.

Harrod C., Mallela L., Kahilainen K. Phenotype-environment correlations in a putative whitefish adaptive radiation // J. Anim. Ecol. 2010. V. 79. P. 1057–1068.

Häkli K., Østbye K., Kahilainen K. et al. Diversifying selection drives parallel evolution of gill raker number and body size along the speciation continuum of European whitefish // Ecol. Evol. 2018. V. 8. P. 2617–2631.

Hubisz M.J., Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information // Mol. Ecol. Res. 2009. V. 9. № 5. P. 1322–1332.

Kahilainen K.K., Østbye K. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. 2006. V. 68. P. 63–79.

Kahilainen K.K., Malinen T., Tuamaala A., Lehtonen H. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. 2004. V. 64. P. 418–434.

Kahilainen K.K., Alajärvi E., Lehtonen H. Planktivory and diet-overlap of densely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in a subarctic lake // Ecol. Fresh. Fish. 2005. V. 14. P. 50–58.

Kahilainen K.K., Malinen T., Tuomaala A. et al. Empirical evaluation of phenotype–environment correlation and trait utility with allopatric and sympatric whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), populations in subarctic lakes // Biol. J. Linn. Soc. 2007. V. 92. P. 561–572.

Kahilainen K.K., Malinen T., Lentonen H. Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake // Ecol. Fresh. Fish. 2009. V. 18. P. 481–490.

Kahilainen K., Patterson W., Sonninen E. et al. Adaptive radiation along a thermal gradient: preliminary results of habitat use and respiration rate divergence among whitefish morphs // PloS One. 2014. V. 11. P. 1–12.

Kahilainen K.K., Thomas S.M., Nystedt E.K.M. Ecomorphological divergence drives differential mercury bioaccumulation in polymorphic European whitefish (*Coregonus lavaretus*) populations of subarctic lake // Sci. Tot. Environ. 2017. V. 599–600. P. 1768–1778.

Kashulin N.A., Dauvalter V.A., Denisov D.B. et al. Selected aspects of the current state of fresh water resources in the Murmansk Region, Russia // J. Environ. Sci. Health Part A. 2017. V. 52. P. 921–929.

Kelly B., Amundsen P.-A., Power M. Trophic niche segregation among native whitefish and invasive vendace in a north Norwegian lake system // Ecol. Fresh. Fish. 2022. V. 31. P. 143–153.

Lukin A., Dauvalter V., Kashulin N. et al. Assessment of copper–nickel industry impact on a subarctic lake ecosystem // Sci. Tot. Environ. 2003. V. 306. P. 73–83.

Moiseenko T., Mjelde M., Brandrud T. et al. Pasvik River watercourse, Barents region: pollution impacts and ecological responses / Investigation in 1993 Institute of

North Industrial Ecology Problems (Russia), Norwegian Institute for Water Research (Norwey) / NIVA-report OR-318, Oslo, 1994. P. 1–87.

Nøst T., Yakovlev V., Berger H.M. et al. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway / NINA Scientific Report 26. Trondheim, Norway: Norwegian Institute for Nature Research, 1991. 41 p.

Østbye K., Naesje T.-F., Bernatchez L. et al. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Femud, Norway // J. Evol. Biol. 2005. V. 18. P. 683–702.

Østbye K., Bernatchez L., Næsje T.F. et al. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. 2006. V. 14. P. 4371–4387.

Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. 2006. V. 6. P. № 1. P. 288–295.

Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update // Bioinformatics. 2012. V. 28. № 19. P. 2537–2539.

Politov D.V., Gordon N.Y., Makhrov A.A. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian *Coregonus* species / Biology and Management of Coregonid Fishes, Archiv für Hydrobiologie Special Issues // Adv. Limnol. 2002. V. 57. № P. 21–34.

Popova O.A., Reshetnikov Yu.S. On complex indices in studying fish nutrition // J. Ichthyol. 2011. V. 51. P. 712–717.

Præbel K., Knudsen R., Siwertsson A. et al. Ecological speciation in postglacial European whitefish: rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats // Ecol. Evol. Res. 2013. V. 15. P. 4970–4986.

Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155 (2). P. 945–959.

Ridgeway Y.J., Sherburne S.W., Lewis R.D. Polymorphisms in the esterases of Atlantic herring // Trans. Am. Fish. Soc. 1970. V. 99. P. 147–151.

Sandlund O.T., Næsje T.F., Jonsson B. Ontogenetic changes in habitat use by whitefish, *Coregonus lavaretus* // Environ. Biol. Fish. 1992. V. 33. № 4. P. 341–349.

Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Trans. Amer. Fish. Soc. 1990. V. 119. P. 283–292.

Siwertsson A., Knudsen R., Amundsen P.-A. Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations // Adv. Limnol. 2008. V. 63. P. 229–240.

Siwertsson A., Knudsen R., Kahilainen K. et al. Sympatric diversification as influenced by ecological opportunity and historical contingency in a young species lineage of whitefish // Evol. Ecol. Res. 2010. V. 12. P. 929–947.

Siwertsson A., Knudsen R., Præbel K. et al. Discrete foraging niches promote ecological, phenotypic and genetic divergence in sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus*) // Evol. Ecol. 2013. V. 27. P. 547–564.

Thomas S.M., Kainz M.J., Amundsen P.-A. et al. Resource polymorphism in European whitefish: analysis of fatty acid profiles provides more detailed evidence than traditional methods alone // PloS One. 2019. V. 14. P. 1–23.

Ylikörkkö J., Christensen G.N., Kashulin N. et al. Environmental challenges in the joint border area. Rep. 41. Centre for economic development, transport and the environment for Lapland. Kokkola: Juvenes Print, 2015. 175 p.

Zubova E.M., Kashulin N.A., Dauvalter V.A. et al. Long-term environmental monitoring in an arctic lake polluted by metals under climate change // Environments. 2020. V. 7. P. 1–24.

Zubova E., Kashulin N., Terentjev P., Melekhin A. Diversity and distribution of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) in watercourse of northwestern Russia // Polish Polar Res. 2022. V. 43. P. 69–99.

Morphoecological and Genetic Differentiation among Sympatric Forms of Whitefish in Lake Kuetsjarvi (River Pasvik Basin, Murmansk Oblast)

E. M. Zuboba[a], *, N. A. Kashulin[a], P. M. Terentyev[a], V. V. Sokolov[b], and D. V. Politov[b], **

[a] *Institute of Industrial Ecology of the North Kola Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Murmansk oblast, Apatity, Russia*

[b] *Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: seelewolf84@yandex.ru*

***e-mail: dmitri_p@inbox.ru*

The study is devoted to the morphoecological and genetic analysis of the differentiation among forms of the whitefish *Coregonus lavaretus* L. *sensu lato* (Teleostei: Salmoniformes: Coregoninae) of Lake Kuetsjarvi, located in the lower course of one of the largest lake-river systems in northern Europe, Inari-Pasvik (Barents Sea basin). Four forms of whitefish have been identified: slow and fast growing medium-rakered and slow and fast growing sparsely-rakered. It was shown that, against the background of pronounced and stable differences in the number of gill rakers, head shape, growth rate, and trophic peculiarities, there is practically no differentiation in the frequencies of allozyme loci.The results are confirmed by the analysis of multilocus allozyme genotypes using Bayesian clustering in the Structure software, which did not reveal differences in the proportion of initial clusters between forms. As an explanation for the observed pattern, we consider the recent and incomplete isolation of the described forms, the phenotypic differences of which can be determined by epigenetic features.

Keywords: whitefish, population structure, sympatric forms, morphology, nutrition, growth rate, allozymes, differentiation

EDN: WGHYNL
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 510–517

УДК 576.6:579.881

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ СИМБИОНТЫ И ПАТОГЕНЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ФИТОСЕЙИДНЫХ КЛЕЩЕЙ (Phitoseiidae, Mesostigmata)

© 2022 г. Б. В. Андрианов*
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия
**e-mail: andrianovb@mail.ru*

Поступила в редакцию 30.06.2022 г.
После доработки 30.06.2022 г.
Принята к публикации 30.06.2022 г.

С помощью методов ДНК-идентификации и метабаркодинга охарактеризован микробиом фитосейидных клещей, выявлены симбиотические и патогенные виды микроорганизмов, связанных с фитосейидными клещами факультативно и облигатно. Микробиом клещей состоит из кишечных бактерий и грибов и внутриклеточных бактерий и микроспоридий, обычных у фитосейидных клещей. Как и в случае других групп членистоногих, инфекция фитосейидных клещей внутриклеточными симбиотическими бактериями *Wolbachia* и *Cardinium* вызывает в популяции клещей сдвиг в соотношении полов в пользу самок и цитоплазматическую несовместимость между инфицированными и неинфицированными популяциями клещей одного вида. Использование внутриклеточных симбиотических бактерий открывает возможность получения биоконтрольных популяций, состоящих исключительно из самок, не способных скрещиваться с дикими представителями своего вида, что существенно для избегания распространения патогенных бактерий. В биоконтрольных популяциях фитосейидных клещей с помощью ДНК-диагностики выявлены патогенные бактерии и микроспоридии, устранение которых может повысить жизнеспособность и эффективность применения фитосейидных клещей в практике сельского хозяйства.

Ключевые слова: Wolbachia, ITS, цитоплазматическая несовместимость, метабаркодинг, биоконтрольные популяции

DOI: 10.31857/S0042132422050039

ВВЕДЕНИЕ

Систематика фитосейидных клещей

Семейство фитосейидных клещей (Phitoseiidae) является объектом многочисленных исследований различных аспектов своей биологии, в связи с большим практическим значением некоторых его представителей (Gerson et al., 2003). Семейство включает более 2557 видов мелких (менее 1 мм) хищных клещей, распространенных всесветно, кроме Антарктиды (Demite et al., 2014, 2022; Tixier et al., 2020). Систематика группы претерпела ряд ревизий, в ходе которых известные виды относили к разным родам, что привело к появлению многочисленных синонимов у применяемых в практике сельского хозяйства видов клещей (Chant, McMurtry, 2007). В качестве примера можно привести список синонимов трех широко применяемых видов. *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt, 1951) – синонимы: *Typhlodromus occidentalis* или *Galendromus occidentalis*; *Neoseiulus californicus* (McGregor, 1954) – синонимы: *Amblyseius californicus*, *Typhlodromus californicus*; *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans, 1930) – синонимы: *Typhlodromus cucumeris*, *Typhlodromus thripsi*, *Amblyseius cucumeris*, *Typhlodromopsis cucumeris*, *Neoseiulus coprophilus*, *Neoseiulus bellinus*, *Neoseiulus thripsi*, *Neoseiulus cucumeris*. Состояние систематики других видов фитосейидных клещей аналогичное (Tixier et al., 2011; Tsolakis et al., 2012). Так как в настоящее время нет возможности провести унификацию названий фитосейидных клещей, в обзоре используются названия видов из оригинальных работ.

Биология биоконтрольных популяций фитосейидных клещей

Фитосейиды питаются в основном растительноядными клещами, а также трипсами, белокрылками и другими, сравнимыми с ними по размеру представителями микрофауны. В периоды голодания клещи способны выживать, питаясь пыльцой растений и сладкими выделениями листьев и тлей (McMurtry et al., 2013). Особое значение имеет способность ряда видов фитосейид эффективно предотвращать вспышки численности паутинных клещей в условиях закрытого грунта. Для борь-

бы с вредителями стабильные биоконтрольные популяции ряда видов фитосейидных клещей поддерживают на протяжении многих лет в условиях искусственного разведения. Поддержание высокой жизнеспособности биоконтрольных популяций фитосейидных клещей является актуальной задачей. Фитосейиды эффективны в подавлении численности растительноядных клещей, так как скорость роста популяции фитосейид больше скорости роста популяции растительноядных клещей. В оптимальных условиях популяция *Neoseiulus californicus* удваивается каждые 4 дня (Marafeli et al., 2014). Индивидуальное развитие включает стадию яйца, откладываемого на субстрат, личинки, которая обычно не питается и малоподвижна, протонимфы, дейтонимфы и взрослой особи. За свою жизнь самка откладывает до 70 очень крупных, в сравнении с размером клеща, яиц. Характер питания протонимф и дейтонимф не отличается от питания взрослых форм клещей (Abdalla et al., 2001; Hoy, 2011). Клещи и их нимфы очень подвижны, активно ищут жертву и для питания им достаточно одной особи жертвы. С этим связано второе преимущество, определяющее успех фитосейидных клещей, в сравнении с другими агентами биоконтроля. Этим преимуществом является их способность питаться вредителями на начальной стадии роста их популяции, пока плотность популяции вредителя очень низка и растениям не нанесен существенный ущерб.

Системы размножения фитосейидных клещей

Основными системами размножения в группе фитосейидных клещей является арренотокия и парагаплоидия (Cruickshank, Thomas, 1999). Для различения этих стратегий требуются детальные исследования кариотипа самцов и самок. У *Metaseiulus occidentalis* взрослые самки имеют хромосомный набор $2n = 6$, а взрослые самцы гаплоидны $n = 3$, что указывает на арренотокию, но так как самцы развиваются из оплодотворенных яиц, то потеря одного хромосомного набора должна происходить в ходе эмбриогенеза, что позволяет определить систему размножения *Metaseiulus occidentalis* как парагаплоидию (Hoy, 1979; Nelson-Rees et al., 1980). Для популяций фитосейидных клещей характерно численное преобладание самок. Доля самок у разных видов и в разных биоконтрольных популяциях различается от 52 до 97%. Обычно находится в интервале 75–90% (Dyer, Swift, 1979). У большинства видов самки не способны давать жизнеспособное потомство без оплодотворения (Колодочка, 1975; Hoy, 2011). Тем не менее, при разведении разных видов фитосейид регулярно обнаруживаются линии без самцов или с единичными самцами. Впервые партеногенез у фитосейид был обнаружен у *Amblyseius elongatus* (Kennett, 1958). Преимущественно партеногенетически размножается *Amblyseius herbarius* и *Neoseiulus tunus* (Колодочка, 1974; Ana et al., 2017). Самцы у этих видов изредка встречаются. У *Amblyseius agrestis* и *Amblyseius aurescens* самцы не наблюдались при разведении в течение полугода. Этим видам свойственен настоящий партеногенез или телитокия (Колодочка, 1975; Гапонюк, 1989). Распределение телитокии у фитосейид не связано с экологическими особенностями. *Amblyseius agrestis* обитает в лесной подстилке, тогда как *Amblyseius aurescens* и *Neoseiulus tunus* встречаются на листьях винограда, сои, дикорастущих растений и питаются паутинными клещами (Гапонюк, 1989; Ana et al., 2017).

С точки зрения разведения биоконтрольных популяций телитокия крайне желательна, так как позволяет выращивать только самок, которые эффективнее поедают вредителей, кроме того при телитокии нет риска скрещивания клещей с близкими видами или особями своего вида, но цитоплазматически не совместимыми с данной биоконтрольной популяцией. Такие неэффективные скрещивания не только бесплодны, но и создают риск инфицирования биоконтрольной популяции бактериальными патогенами. В настоящее время для получения партеногенетических популяций фитосейидных клещей применяется поиск популяции с нужными свойствами в природе. Вероятность существования партеногенетической популяции в природе у данного вида обосновывается наличием этих популяций у других видов фитосейидных клещей. Такой поиск может быть трудоемким и неэффективным. Тестирование 13100 самок *Metaseiulus occidentalis* из 59 лабораторных линий и изолятов из природы не выявило партеногенетической популяции (Hoy, Cave, 1986).

Микробиом фитосейидных клещей

У ряда видов фитосейидных клещей известны внутриклеточные симбиотические бактерии *Wolbachia*, *Cardinium* и *Spiroplasma*, вызывающие сильный сдвиг в соотношении полов в сторону самок и потенциально способные вызывать партеногенез (Breeuwer, Jacobs, 1996; Johanowicz, Hoy, 1996; Weeks et al., 2003; Enigl, Schausberger, 2007; Hoy, Jeyaprakash, 2008; Wu, Hoy, 2012a; Sourassou et al., 2014; Famah et al., 2014). Кроме сдвига в соотношении полов, внутриклеточные бактерии могут вызывать у фитосейидных клещей одностороннюю или двустороннюю цитоплазматическую несовместимость (Johanowicz, Hoy, 1996; Wu, Hoy, 2012b). Наиболее полно изучена цитоплазматическая несовместимость, вызванная бактериями у клещей *Metaseiulus occidentalis* и *Neoseiulus paspalivorus*. Клещи используются для контроля численности кокосового клеща. Разные биоконтрольные популяции клещей *Metaseiulus occidentalis* и *Neoseiulus paspalivorus* инфицированы разными внутриклеточными бактериями из родов *Cardinium* и *Wolba-*

chia. Если состав бактерий различается между линиями, то наблюдается цитоплазматическая несовместимость и потомства не образуется. Обработка антибиотиками позволяет устранить цитоплазматическую несовместимость и получить межлинейные гибриды, в том числе от линий из географически удаленных местообитаний, что указывает на незначительность генетических отличий популяций клещей одного вида в разных частях ареала и решающую роль бактериальных симбионтов в развитии цитоплазматической несовместимости (Sourassou et al., 2014).

Так как внутриклеточные симбиотические бактерии инфицируют как фитосейидных клещей, так и паутинных клещей, возникает вопрос о возможности межвидового переноса бактерий между видами клещей от жертвы к хищнику. Получены некоторые данные в пользу данного предположения. Сравнительный анализ микробиома *Metaseiulus occidentalis* и его жертвы – двупятнистого паутинного клеща *Tetranychus urticae* выявил *Wolbachia* у обоих видов. *Wolbachia* из этих клещей принадлежат к одной группе, что следует из сравнения нуклеотидных последовательностей трех генов *Wolbachia*: *16S rRNA*, *wspA* и *wspB*. Эти гены оказались идентичны у хищника и его жертвы, что предполагает недавний горизонтальный перенос *Wolbachia* (Hoy, Jeyaprakash, 2005).

Аналогичные результаты получены при сравнительном анализе гена *Wolbachia 16S rRNA* в экспериментальной системе хищник–жертва *Neoseiulus cucumeris–Tyrophagus putrescentiae* (Pekas et al., 2017).

Биоконтрольные популяции фитосейид могут заражаться не только симбиотическими бактериями, но и бактериальными патогенами от своих жертв, что может резко снизить жизнеспособность биоконтрольной популяции. Хроническая инфекция биоконтрольных популяций *Phytoseiulus persimilis* бактерией *Acaricomes phytoseiuli* приводит к снижению продолжительности жизни и плодовитости клещей, а также к малой активности клещей в поедании паутинных клещей, что делает такие биоконтрольные популяции неэффективными или безответственными (non-responding) (Gols et al., 2007). Эти данные указывают на необходимость регулярного контроля микробиоты биоконтрольных популяций фитосейид, устранения патогенов и субклонирования популяций для сохранения ими полезных свойств.

МИКРОБИОМ СИСТЕМЫ ХИЩНИК–ЖЕРТВА

Применение методов полногеномного секвенирования и метабаркодирование ДНК микробиома позволили охарактеризовать микробиом отдельных представителей фитосейидных клещей. Микробиом клещей состоит из кишечных бактерий и грибов и внутриклеточных бактерий и микроспоридий, обычных у фитосейидных клещей (Bjornson, Keddie, 1999; Becnel et al., 2002; Olsen, Hoy, 2002; Hoy, Jeyaprakash, 2008). Для понимания процесса формирования микробиома фитосейидных клещей необходимо включить в рассмотрение не только самих фитосейидных клещей, но и их жертв. Работ, в которых использован такой комплексный подход пока немного и их следует рассмотреть подробнее. В работе (Pekas et.al., 2017) проанализирована система, образованная хищным клещом *Neoseiulus cucumeris* и его жертвой — удлиненным гнилостным клещом *Tyrophagus putrescentiae*. Для описания были взяты две популяции *Neoseiulus cucumeris*: одна – массового разведения и вторая, лабораторная, – с признаками заболевания неизвестной природы. В каждой из популяций хищники и их жертвы обитали совместно и их разделяли перед анализом. Всего получено и отсеквенировано шесть библиотек *16S rRNA*-генов *Neoseiulus cucumeris* по три из каждой популяции и шесть библиотек *16S rRNA*-генов *Tyrophagus putrescentiae*. Хищники и их жертвы разделялись перед получением библиотек и анализировались раздельно. Полученные данные сравнивались с сиквенсами трех библиотек *16S rRNA*-генов *Tyrophagus putrescentiae*, которые поддерживались в чистой культуре без хищных клещей. Всего идентифицировано 75 видов бактерий. Как и ожидалось, большинство видов бактерий были малочисленными и представленными не во всех библиотеках. Такие виды можно рассматривать как случайные. Виды, найденные во всех шести проанализированных выборках *Neoseiulus cucumeris*, представлены в табл. 1.

Основой микробиома *Neoseiulus cucumeris* является обычная сапрофитная бактерия *Staphylococcus kloosii*. На ее долю приходится 72 и 61% всех бактерий в обеих популяциях *Neoseiulus cucumeris*. Еще 12 и 14% приходится на *Staphylococcus saprophyticus*. Эти бактерии по существу и составляют кишечную микрофлору клещей. Интересно, что они полностью отсутствуют у гнилостных клещей в чистой культуре, но появляются в значительном количестве — 40% при совместном обитании. Логично предположить, что гнилостные клещи заражаются от экскрементов *Neoseiulus cucumeris*, которые содержат эти бактерии. Среди постоянно встречающихся бактерий *Neoseiulus cucumeris* выявляется необычно много внутриклеточных симбиотических бактерий. К ним относятся: *Solitalea-like*, *Wolbachia*, *Cardinium*, *Blattabacterium-like*, и возможно *Bartonella queenslandensis*. Тем не менее, вероятно, что ни одной из этих бактерий нет в составе постоянного микробиома этих линий *Neoseiulus cucumeris*, так как они могут попадать в клещей с пищей. Именно эти виды бактерий составляют основу микробиома растительноядного клеща *Tyrophagus putrescentiae*. Эти клещи при куль-

Таблица 1. Массовые виды бактерий, ассоциированных с *Neoseiulus cucumeris*

Вид бактерии	GenBank ID. Последовательности *16S rRNA*-гена с максимальным сходством с новыми последовательностями клещей	Сходство, %	Экологическая группа
Staphylococcus kloosii	NR_024667	99	Сапрофит
Staphylococcus cohnii	NR_037046	99	Сапрофит
Staphylococcus saprophyticus	NR_074999	99	Сапрофит
Staphylococcus lentus	NR_043418	99	Сапрофит
Bartonella queenslandensis	NR_116176	95	Малоизучен. Виды из рода *Bartonella*, факультативно внутриклеточные бактерии
Solitalea-like (Sphingobacteriales)	Нет последовательностей с высоким сходством	–	Внутриклеточный симбионт
Wolbachia sp. *wRi*	NR_074437	99	Внутриклеточный симбионт
Wolbachia endosymbiont	NR_074127	97	Внутриклеточный симбионт
Bacillus cereus	NR_074540	99	Сапрофит
Cardinium (Cytophagales)	Нет последовательностей с высоким сходством	–	Внутриклеточный симбионт
Brevibacterium siliguriense	NR_115086	97	Сапрофит
Brevibacterium iodinum	NR_026241	98	Сапрофит
Kocuria koreensis	NR_116745	96	Оппортунистический патоген
Blattabacterium-like (Flavobacteriaceae)	Нет последовательностей с высоким сходством	–	Внутриклеточный симбионт

тивировании в чистой культуре имеют микробиом, на 99% состоящий из различных внутриклеточных симбиотических бактерий. Многие из них остаются не изученными, нет и зарегистрированных последовательностей этих видов в базе данных GenBank.

Существенных отличий микробиома здоровой и больной популяции *Neoseiulus cucumeris* в данном исследовании не было обнаружено. *Brenneria salicis* (GenBank ID: NR_114714) – единственный вид бактерий, который был найден только в больной популяции с низкой плотностью и отсутствовал в здоровой. Кроме того, эта фитопатогенная бактерия, вызывающая заболевание ксилемы у растений, отсутствовала в чистой культуре гнилостного клеща, но при совместном культивировании с *Neoseiulus cucumeris* гнилостный клещ заражался ей, и она обнаруживалась в его микробиоме с низкой плотностью (около 2% всей бактериальной популяции). Возможно, *Brenneria salicis* патогенна не только для растений, но и для членистоногих.

Примечательно почти полное отсутствие у *Neoseiulus cucumeris* типичных для человека кишечных бактерий. Бактерии из родов *Escherichia*, *Lactococcus*, *Leuconostoc* и *Propionibacterium* присутствуют в числе 75 идентифицированных видов бактерий, но в очень малых количествах.

Таким образом, при подробном рассмотрении микробиомов хищных клещей и их жертв – растительноядных клещей наблюдаются радикальные отличия. Их микробиомы в норме не имеют ничего общего, тогда как при рассмотрении только списков выявленных видов бактерий можно сделать вывод о существенном сходстве микробиомов хищника и его жертвы и активном заимствовании симбиотических бактерий фитосейидными клещами от своих жертв. Такой случай был подробно исследован в системе *Metaseiulus occidentalis–Tetranychus urticae* (Wu, Hoy, 2012b). Паутинный клещ стабильно инфицирован *Wolbachia*, а у *Metaseiulus occidentalis* определяется инфекция двумя внутриклеточными бактериями *Wolbachia* и *Cardinium*. Обе бактерии выявляются на всех стадиях развития, включая стадию яйца. На этом основании был сделан вывод о недавнем горизонтальном переносе *Wolbachia* от паутинного клеща к хищному (Hoy, Jeyaprakash, 2005). Но если модифицировать протокол тестирования бактерий, включив стадию голодания 72 ч перед выделением суммарной ДНК из клещей и промыть яйца 0.3%-ным раствором гипохлорита натрия перед выделением ДНК, то *Wolbachia* не будет определена, а *Cardinium* будет выявляться, что указывает на то, что именно *Cardinium* является внутриклеточным симбионтом *Metaseiulus occidentalis* и ответственен за феномен цитоплазматической несовместимости у этого вида (Wu, Hoy, 2012a), а вывод о межвидовом переносе *Wolbachia* в данном случае не подтвердился.

Вероятно, все виды фитосейидных клещей инфицированы внутриклеточными бактериями. Ин-

Таблица 2. Стабильные симбиотические системы фитосейид бактерий и микроспоридий

Вид фитосейидного клеща	Микроорганизм	Симптомы персистенции бактерии или микроспоридии в популяции клещей	Источник
Phytoseiulus persimilis	Бактерия *Acaricomes phytoseiuli*	Накопление двулучепреломляющих кристаллов в ногах. Инфицированные клещи малоподвижны и не проявляют охотничьего поведения в ответ на химические сигналы растений поврежденных паутинными клещами (синдром отсутствия реакции). Клещи заражаются от больных клещей и от их испражнений	Schütte et al., 2006, 2008 Gols et al., 2007
Phytoseiulus persimilis	Бактерия *Rickettsiella phytoseiuli*	Обнаруживается в линиях клещей лабораторного разведения, но не у клещей из природных популяций. Инфекция бессимптомна	Šut'áková, 1994
Neoseiulus cucumeris, *Neoseiulus barkeri*	Микроспоридия	Сокращение продолжительности жизни, сокращение плодовитости. Передача патогена преимущественно вертикальная, но возможно заражение при контакте со спорами и больными клещами.	Beerling, van der Geest, 1991a,b
Metaseiulus occidentalis	Микроспоридия *Oligosporidium occidentalis*	Сдвиг соотношения полов в сторону самок. Морфология клещей без нарушений, но активность инфицированных клещей снижена. Передача возбудителя вертикальная и горизонтальная при каннибализме	Olsen, Hoy, 2002 Becnel et al., 2002
Metaseiulus occidentalis	Бактерия *Serratia marcescens*, *Rickettsia*-like bacteria, *Enterobacter*, *Bacteroidetes*	Нарушение пищеварения и прилипание клещей к субстрату	Hoy, Jeyaprakash, 2005, 2008
Phytoseiulus persimilis	Микроспоридия *Microsporidium phytoseiuli*	Сдвиг соотношения полов в сторону самок. Сокращение продолжительности жизни, плодовитости и потребления добычи. Передача возбудителя преимущественно вертикальная	Bjornson, Keddie, 1999 Olsen, Hoy, 2002
Euseius fnlandicus	*Cardinium*	Неизвестно	Enigl, Schausberger, 2007
Neoseiulus californicus	*Spiroplasma*	Неизвестно	Enigl, Schausberger, 2007
Metaseiulus occidentalis	*Cardinium*	Цитоплазматическая несовместимость	Wu, Hoy, 2012a
Neoseiulus paspalivorus	*Wolbachia*, *Cardinium*	Цитоплазматическая несовместимость	Famah et al., 2014

тегральное рассмотрение всех внутриклеточных микроорганизмов с помощью микроскопии, без определения видов микроорганизмов, показывает, что все три случайно отобранных вида фитосейид: *Phytoseiulus persimilis*, *Typhlodromips swirskii* и *Neoseiulus cucumeris* содержат бактерии в клетках кишечника, мальпигиевых сосудах и грибоподобные организмы (возможно микроспоридии) – в клетках наружных покровов ног и идиосомы (Sumner-Kalkun et al., 2020). Из этой работы следует, что любая биоконтрольная популяция фитосейид является тройственным симбиозом, образованным клещом, бактериями и грибоподобными организмами. Симбиоз есть всегда, но иногда он включает патогены, а иногда обеспечивает высокую жизнеспособность клещей.

СИМБИОЗ ФИТОСЕЙИДНЫХ КЛЕЩЕЙ, БАКТЕРИЙ И МИКРОСПОРИДИЙ

В данном обзоре не рассматриваются грибные патогены фитосейидных клещей, хотя грибные инвазии обычны в популяциях клещей. Часто их причиной становятся неспециализированные виды грибов, поражающие широкий спектр членистоногих разного систематического положения. Такие инвазии можно считать случайным явлением. Бактериальные патогены, микроспоридии и внутриклеточные симбиотические бактерии более специфичны, и связи в такой симбиотической системе более стабильны. Виды фитосейидных клещей, для которых доказана персистенция определенных бактерий и микроспоридий, перечислены в табл. 2.

В инфицированных микроспоридиями популяциях фитосейидных клещей, как правило, присутствуют как зараженные, так и свободные от инфекции особи. Поэтому расчищение популяции путем субклонирования от одной самки с последующим микроскопическим тестом на наличие микроспоридий в тканях полученных сублиний клещей является наиболее эффективным методом (Bjornson, Keddie, 2001; Olsen, Hoy, 2002). Другим эффективным методом устранения микроспоридий из популяции клещей является тепловая обработка. При выращивании клещей *Metaseiulus occidentalis* при температуре 32–35°C в течение нескольких дней происходит инактивация микроспоридий, в результате чего отложенные обработанной самкой яйца на содержат возбудителя и от них можно получить чистую линию (Olsen, Hoy, 2002).

Пробиотические бактерии, стимулирующие скорость роста популяции и повышающие устойчивость клещей, изучены мало. Сообщалось о повышенной плодовитости *Metaseiulus occidentalis*, инфицированных *Cytophaga–Flavobacterium* (Weeks, Stouthamer, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение микробиома клещей создает основу для совершенствования биоконтрольных популяций фитосейидных клещей и повышения эффективности их применения для защиты растений и создания биоконтрольных популяций клещей с заданными свойствами. Очищение биоконтрольных популяций от патогенных микроорганизмов может быть достигнуто с помощью пробиотической диеты, применения антибиотиков и субклонирования популяций. Дальнейшие исследования внутриклеточных симбиотических бактерий *Wolbachia* и *Cardinium* и искусственное заражение линий фитосейидных клещей симбиотическими бактериями может позволить получить партеногенетические линии клещей, более эффективные и стабильные, в качестве агентов биоконтроля.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках научного проекта № 22-24-00727.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит исследований с участием живых организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гапонюк И.Л. Обнаружение телитокии у хищного клеща *Amblyseius aurescens* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Вестн. зоол. 1989. Т. 4. С. 82.

Колодочка Л.А. Случай телитокии у хищного клеща *Amblyseius herbarius* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Экология. 1974. Т. 4. С. 95.

Колодочка Л.А. Случай телитокии у хищного клеща *Amblyseius agrestis* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Вестн. зоол. 1975. Т. 2. С. 84–85.

Abdalla A.A., Zhang Z., Masters G.J., McNeill S. Euseius finlandicus (Acari: Phytoseiidae) as a potential biocontrol agent against *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae): life history and feeding habits on three different types of food // Exp. Appl. Acarol. 2001. V. 25. P. 833–847. https://doi.org/10.1023/a:1020431531446

Ana C.C.C., Peterson R.D., Felipe S.R.A. et al. Complementary description of *Neoseiulus tunus* (De Leon) (Acari: Mesostigmata: Phytoseiidae) and observation on its reproductive strategy // Acarologia. 2017. V. 57. P. 591–599. https://doi.org/10.24349/acarologia/20174178

Becnel J.J., Jeyaprakash A., Hoy M.A. et al. Morphological and molecular characterization of a new microsporidian species from the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) (Acari, Phytoseiidae) // Invert. Pathol. 2002. V. 79. P. 163–172.

Beerling E.A.M., van der Geest L.P.S. Microsporidiosis in mass-rearings of the predatory mites *Amblyseius cucumeris* and *A. barkeri* (Acarina: Phytoseiidae) // Proc. Exp. Appl. Entomol. 1991a. V. 2. P. 157–162.

Beerling E.A.M., van der Geest L.P.S. A microsporidium (Microspora: Pleistophoridae) in mass-rearings of the predatory mites *Amblyseius cucumeris* and *A. barkeri* (Acarina: Phytoseiidae): analysis of a problem // IOBC/WPRS Bull. 1991b. V. 14. P. 5–8.

Bjornson S., Keddie B.A. Effects of *Microsporidium phytoseiuli* (Microsporidia) on the performance of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) // Biol. Control. 1999. V. 15. P. 153–161.

Bjornson S. Keddie B.A. Disease prevalence and transmission of *Microsporidium phytoseiuli* infecting the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) // J. Invert. Pathol. 2001. V. 77. P. 114–119. https://doi.org/10.1006/jipa.2001.5008

Breeuwer J.A.J., Jacobs G. Wolbachia: intracellular manipulators of mite reproduction // Exp. Appl. Acarol. 1996. V. 20. P. 421–434.

Chant D.A., McMurtry J.A. Illustrated keys and diagnoses for the genera and sub-genera of the Phytoseiidae of the World. West Bloomfeld: Indira Publishing House, 2007. 220 p.

Cruickshank R.H. Thomas R.H. Evolution of haplodiploidy in dermanyssine mites (Acari: Mesostigmata) // Evolution. 1999. V. 53. P. 1796–1803.

Demite P.R., McMurtry J.A., de Moraes G.J. Phytoseiidae Database: a website for taxonomic and distributional information on phytoseiid mites (Acari) // Zootaxa. 2014. V. 3795. P. 571–577.

Demite P.R., de Moraes G.J., McMurtry J.A. et al. Phytoseiidae Database 2019. Available at: http://www.lea.esalq.usp.br/phytoseiidae / Accessed 15 Aug. 2022.

Dyer J.G., Swift F.C. Sex ratio in field populations of phytoseiid mites (Acarina: Phytoseiidae) // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 72. Iss. 1. P. 149–154. https://doi.org/10.1093/aesa/72.1.149

Enigl M., Schausberger P. Incidence of the endosymbionts *Wolbachia, Cardinium* and *Spiroplasma* in phytoseiid mites and associated prey // Exp. Appl. Acarol. 2007. V. 42. P. 75–85.

Famah S.N., Hanna R., Breeuwer J.A. et al. The endosymbionts *Wolbachia* and *Cardinium* and their effects in three populations of the predatory mite *Neoseiulus paspalivorus* // Exp. Appl. Acarol. 2014. V. 64. P. 207–221. https://doi.org/10.1007/s10493-014-9820-0

Gerson U., Smiley R.L., Ochoa T. Mites (Acari) for pest control. Oxford, UK: Blackwell Science, 2003. 539 p.

Gols R., Schutte C., Stouthamer R. et al. PCR-based identification of the pathogenic bacterium, *Acaricomes phytoseiuli*, in the biological control agent *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) // Biol. Control. 2007. V. 42. P. 316–325. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.06.001

Hoy M.A. Parahaploidy of the "arrhenotokous" predator, *Metaseiulus occidentalis* (Acarina: Phytoseiidae) demonstrated by x-irradiation of males // Entomol. Exp. Appl. 1979. V. 26. P. 97–104.

Hoy M.A. Agricultural acarology: introduction to integrated mite management. Boca Raton: CRC Press, 2011. 430 p. https://doi.org/10.1201/b10909

Hoy M.A., Cave F.E. Screening for thelytoky in the parahaploid phytoseiid, *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) // Exp. Appl. Acarol. 1986. V. 2. P. 273–276.

Hoy M., Jeyaprakash A. Microbial diversity in the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) and its prey, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) // Biol. Control. 2005. V. 32. P. 427–441.

Hoy M.A., Jeyaprakash A. Symbionts, including pathogens, of the predatory mite *Metaseiulus occidentalis*: current and future analysis methods // Exp. Appl. Acarol. 2008. V. 46. P. 329–347. https://doi.org/10.1007/s10493-008-9185-3

Johanowicz D.L., Hoy M.A. Wolbachia in a predator–prey system: *16S* ribosomal DNA analysis of two phytoseiids (Acari: Phytoseiidae) and their prey (Acari: Tetranychidae) // Ann. Entomol. Soc. Am. 1996. V. 89. P. 435–441. https://doi.org/10.1093/aesa/89.3.435

Kennett C.E. Some predacious mites of the subfamilies Phytoseiinae and Aceosejinae (Acarina: Phytoseiidae, Aceosejidae) from central California with descriptions of new species // Ann. Entomol. Soc. Am. 1958. V. 51. P. 471–479.

Marafeli P.P., Reis P.R., da Silveira E.C. et al. Life history of *Neoseiulus californicus* (McGregor, 1954) (Acari: Phytoseiidae) fed with castor bean (*Ricinus communis* L.) pollen in laboratory conditions // Biol. Braz. J. Biol. 2014. V. 74 (3). P. 691–697. https://doi.org/10.1590/bjb.2014.0079

McMurtry J.A., de Moraes G.J., Sourasso N.F. Revision of the lifestyles of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) and implications for biological control strategies // Syst. Appl. Acarol. 2013. V. 18. P. 297–320.

Nelson-Rees W.A., Hoy M.A., Roush R.T. Heterochromatinization, chromatin elimination and haploidization in the parahaploid mite *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) (Acarina: Phytoseiidae) // Chromosoma (Berl.). 1980. V. 77. P. 263–276.

Olsen L.E., Hoy M.A. Heat curing *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) (Acari: Phytoseiidae) of a fitness-reducing microsporidium // Invert. Pathol. 2002. V. 79. P. 173–178.

Pekas A., Palevsky E., Sumner J.C. et al. Comparison of bacterial microbiota of the predatory mite *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) and its factitious prey *Tyrophagus putrescentiae* (Acari: Acaridae) // Sci. Rep. 2017. V. 7 (2). P. 1–12. https://doi.org/10.1038/s41598-017-00046-6

Schütte C., Gols R., Kleespies R.G. et al. Novel bacterial pathogen *Acaricomes phytoseiuli* causes severe disease symptoms and histopathological changes in the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari, Phytoseiidae) // J. Invert. Pathol. 2008. V. 98. P. 127–135. https://doi.org/10.1016/j.jip.2008.03.006

Schütte C., Kleijn P.W., Dicke M.A. Novel disease affecting the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari, Phytoseiidae): 1. Symptoms in adult females // Exp. Appl. Acarol. 2006. V. 38. P. 275–297. https://doi.org/10.1007/s10493-006-0015-1

Sourassou N.F., Hanna R., Breeuwer J.A.J. et al. The endosymbionts *Wolbachia* and *Cardinium* and their effects in three populations of the predatory mite *Neoseiulus paspalivorus* // Exp. Appl. Acarol. 2014. V. 64 (2). P. 207–221. https://doi.org/10.1007/s10493-014-9820-0

Sumner-Kalkun J.C., Baxter I., Perotti M.A. Microscopic analysis of the microbiota of three commercial Phytoseiidae species (Acari: Mesostigmata) // Exp. Appl. Acarol. 2020. V. 81. P. 389–408. https://doi.org/10.1007/s10493-020-00520-3

Šut'áková G. Phenomenon of *Rickettsiella phytoseiuli* in *Phytoseiulus persimilis* mite // Acta Microbiol. Immunol. Hungarica. 1994. V. 41. P. 411–414.

Tixier M.S. Douin M., Kreiter S. Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) on plants of the family Solanaceae: results of a survey in the south of France and a review of world biodiversity // Exp. Appl. Acarol. 2020. V. 81. P. 357–388. https://doi.org/10.1007/s10493-020-00507-0

Tixier M.S., Hernandes-Akashi F., Guichou S., Kreiter S. The puzzle of DNA sequences of Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) in the public GenBank database // Inv. Syst. 2011. V. 25. P. 389–406.

Tsolakis H., Tixier M.S., Kreiter S., Ragusa S. The genus concept within the family Phytoseiidae (Acari: Parasitiformes). Historical review and phylogenetic analyses of the genus *Neoseiulus* Hughes // Zool. J. Linn. Soc. 2012. V. 165. P. 253–273.

Weeks A.R., Stouthamer R. Increased fecundity associated with infection by a cytophaga-like intracellular bacterium in the predatory mite, *Metaseiulus occidentalis* // Proc. Biol. Sci. 2004. V. 271. (Suppl. 4). P. S193– S195. https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0137

Weeks A.R., Velten R., Stouthamer R. Incidence of a new sex-ratio-distorting endosymbiotic bacterium among arthropods // Proc. Biol. Sci. 2003. V. 270. P. 1857–1865. https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2425

Wu K., Hoy M.A. Cardinium is associated with reproductive incompatibility in the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) // J. Invert. Pathol. 2012a. V. 110. P. 359–365.

Wu K., Hoy M.A. Extended starvation reduced and eliminated *Wolbachia*, but not *Cardinium*, from *Metaseiulus occidentalis* females (Acari: Phytoseiidae): a need to reassess *Wolbachia's* status in this predatory mite? // J. Invert. Pathol. 2012b. V. 109. P. 20–26. https://doi.org/10.1016/j.jip.2011.09.005

Bacterial Symbionts and Pathogens in Populations of the Phytoseid Mites (Phitoseiidae, Mesostigmata)

B. V. Andrianov*

Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

**e-mail: andrianovb@mail.ru*

The application of DNA-identification and metabarcoding made it possible to characterize the phytoseid mite microbiome and identify symbiotic and pathogenic microorganism species associated with the phytoseid mites facultatively and obligatorily. The mite microbiome consists of intestinal bacteria and fungi and intracellular bacteria and microsporidia, common in phytoseid mites. As in the case of other arthropod groups, infection of phytoseid mites with the intracellular symbiotic bacteria *Wolbachia* and *Cardinium* causes a shift in the sex ratio in favor to females in the mite population and cytoplasmic incompatibility between infected and uninfected populations of the same species. The use of intracellular symbiotic bacteria opens the possibility of obtaining biocontrol populations consisting exclusively of females wich will have no opportunity to mate with wild representatives of their species, which is essential for avoiding the spread of pathogenic bacteria in biocontrol populations. In biocontrol populations of phytoseid mites, pathogenic bacteria and microsporidia have been revealed by DNA-identification and their elimination can increase the viability and efficiency of phytoseid mites in agricultural practice.

Keywords: Wolbachia, ITS, cytoplasmic incompatibility, metabarcoding, biocontrol populations

EDN: XSMCEY
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 518–529

УДК 575.174.015.3:582.475.4

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, ТИХООКЕАНСКОГО РЕГИОНА

© 2022 г. Ю. С. Белоконь[1, *], М. М. Белоконь[1], Е. А. Петрова[2], С. Н. Горошкевич[2], Д. В. Политов[1]

[1]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия*
[2]*Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук, Томск, Россия*
**e-mail: yuri_b@vigg.ru*

Поступила в редакцию 04.07.2022 г.
После доработки 24.07.2022 г.
Принята к публикации 25.07.2022 г.

С помощью 28 аллозимных локусов (*Adh-1*, *Adh-2*, *Fdh*, *Fest-2*, *Gdh*, *Got-1*, *Got-2*, *Got-3*, *Idh-1*, *Lap-2*, *Lap-3*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Mdh-3*, *Mdh-4*, *Mnr-1*, *Pepca*, *6Pgd-2*, *6Pgd-3*, *Pgi-1*, *Pgi-2*, *Pgm-1*, *Pgm-2*, *Skdh-1*, *Skdh-2*, *Sod-2*, *Sod-3*, *Sod-4*) была изучена генетическая структура и дифференциация двенадцати популяций кедрового стланика Чукотки, п-ва Камчатка, о-ов Сахалин и Кунашир. В целом изменчивыми оказались 26 из изученных локусов (92.9%), среднее число аллелей на локус – 2.3, средняя гетерозиготность составила 0.248. В большинстве популяций уровни внутрипопуляционной изменчивости были близки к средним значениям. В пределах группы популяций Камчатки межпопуляционная дифференциация оказалась довольно высокой (F_{ST} = 0.028). Слабая дифференциация наблюдалась между двумя северными чукотскими популяциями (F_{ST} = 0.013), а также двумя популяциями о. Сахалин (F_{ST} = 0.013). Максимальный уровень генетической дифференциации выявлен между популяциями о. Кунашир, произрастающими в контрастных условиях среды на небольшой по географическим меркам территории (F_{ST} = 0.041). Генетические различия кунаширских популяций кедрового стланика сопоставимы с различиями популяций зоны Байкала, где этот вид произрастает в контрастных экологических условиях. В целом дифференциация популяций по Тихоокеанскому региону составила 0.07. Генетические расстояния Нея (D_N) находятся в пределах от 0.005 – между двумя популяциями о. Кунашир, до 0.043 между популяциями Камчатки и Кунашира. Факторный анализ выявил кластеры популяций по географическому происхождению, а также показал высокую степень дифференциации между локальностями в пределах о. Кунашир и п-ова Камчатка, что может свидетельствовать о высокой степени приспособленности отдельных популяций к их среде обитания. Таким образом, можно заключить, что высокие показатели межпопуляционной дифференциации кедрового стланика зависят не только от географического происхождения, но и от условий обитания.

Ключевые слова: кедровый стланик, *Pinus pumila*, аллозимы, генетическое разнообразие, генетическая дифференциация

DOI: 10.31857/S0042132422050040

ВВЕДЕНИЕ

Кедровый стланик, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, широко распространен в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Стланик – обычный компонент подгольцового пояса горных лесных экосистем от побережья оз. Байкал до п-ва Камчатка и Курильских о-ов. Высокая экологическая пластичность позволяет ему заселять разнообразные местообитания, часто не приспособленные для роста других деревесных растений. Стланик выступает как пионерный вид-эдификатор при заселени новых мест, таких как гари, вулканические почвы и др. Семена *P. pumila* – важный кормовой ресурс для птиц и млекопитающих. Распространение семян осуществляется животными, преимущественно кедровкой, *Nucifraga caryocatactes* (Тихомиров, 1949; Гроссет, 1959; Моложников, 1975; Хоментовский, 1995).

В отличие от других сосен, представляющих собой прямостоячие деревья, стланик обладает уникальной кустовидной или стелящейся формой, его ветви способны к полеганию с наступлением морозов. Многие исследователи отмечают долговечность стланика и практически неограниченную способность к росту за счет укоренения полегающих ветвей и постепенного отмирания

старых частей куста (фактически формирование локального сообщества клонов) (Тихомиров, 1949; Гроссет, 1959; Моложников, 1975; Хоментовский, 1995).

Система скрещивания *P. pumila* включает в себя как перекрестное, так и самоопыление. Отдельные популяции могут отличаться по уровням самоопыления. Как было показано ранее, на систему скрещивания влияет родственная структура популяции, сомкнутость зарослей и климатические факторы (Белоконь и др., 2010). В Тихоокеанском регионе стланик обитает в самых разнообразных условиях климата (от континентального до морского), рельефа (от равнин до высокогорья), почвы (от богатых почв до вулканического пепла и скал) (Хоментовский, 1995).

Как показал ряд сравнительных исследований, вид обладает самыми высокими показателями генетического полиморфизма среди сосен и других хвойных (Крутовский и др., 1990; Гончаренко и др., 1991, 1992; Политов и др., 1992; Гончаренко, Силин, 1997; Малюченко и др., 1998; Малюченко, Алтухов, 2001; Goncharenko et al., 1993; Krutovskii et al., 1994, 1995; Politov, Krutovskii, 1994, 2004; Tani et al., 1996, 1998). Однако имеющиеся генетические данные недостаточно характеризуют разнообразие стланика в Тихоокеанском регионе.

Наше исследование посвящено изучению генетического полиморфизма и уровней межпопуляционной дифференциации в популяциях кедрового стланика Тихоокеанского региона от Чукотки до юга о. Кунашир.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал

Материалом для данного исследования послужили сборы семян кедрового стланика из двенадцати локальностей на территории Чукотского АО, Камчатского края (одна из Корякского округа, три из Камчатской обл.), о. Сахалин и о. Кунашир (Сахалинская обл.). Названия, сокращенные обозначения и расположение выборок приведены в табл. 1 и на рис. 1.

Электрофорез

Для электрофореза изоферментов использовались ткани гаплоидных мегагаметофитов (эндоспермов) и диплоидных зародышей семян. От каждого дерева анализировалось по 6–12 семян, или по два семени от дерева в случае популяционных сборов (от 16 до 30 деревьев). Электрофорез проводили по стандартным методикам. Условия электрофоретического разделения, а также генный контроль изоферментных систем описаны нами ранее (Крутовский и др., 1987; Политов, 1989; Белоконь и др., 2005; Politov et al., 1999). Изученные ферментные системы, число кодирующих локусов и использованные буферные системы приведены в табл. 2. Гаплотипы эндоспермов и генотипы зародышей определялись по 28 и 23 изоферментным локусам соответственно.

Статистические методы

На основании многолокусных генотипов зародышей с помощью компьютерных программ BIOSYS-2 (Swofford, Selander, 1981) и GenAlEx V.6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012) рассчитывали частоты аллелей и стандартные показатели генетической изменчивости, в т. ч. наблюдаемую и ожидаемую (в предположении равновесия Харди–Вайнберга) гетерозиготность, *F*-статистики (Wright, 1978), стандартные генетические дистанции Нея D_N (Nei, 1972). Для локусов, которые анализировались только в эндоспермах, доля межпопуляционной компоненты изменчивости оценивалась с помощью F_{DT}-статистики Райта. Кластеризацию по методам UPGMA и Neighbor-Joining с оценкой бутстрэп-поддержки узлов ветвления проводили в модулях Neighbor и Consense пакета программ PHYLIP v3.2 (Felsenstein, 1989), факторный анализ дифференциации на основании аллельных частот – в программе STATISTICA (StatSoft, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Внутрипопуляционная генетическая изменчивость

На основании многолокусных генотипов проведен анализ внутрипопуляционной изменчивости изученных выборок и субрегионов (табл. 3). Из 28 проанализированных локусов два оказались мономорфными во всех популяциях – *Pgi-1* и *Sod-3*. В целом изменчивыми оказались 92.9% изученных локусов, полиморфными – 60.7%. Среднее число аллелей на локус – 2.3, средняя ожидаемая гетерозиготность составила 0.248. В большинстве выборок уровни внутрипопуляционной изменчивости были близки к средним значениям. Также не отмечено значимых отличий в этих показателях между субрегионами. Значения средней ожидаемой гетерозиготности, как меры генетического разнообразия, показывают, что во всех изученных популяциях поддерживается высокий уровень полиморфизма (0.228–0.270). В то же время, во всех популяциях отмечается дефицит гетерозигот среди зародышей семян. Коэффициенты инбридинга находятся в пределах от 0.021 (КПК) до 0.427 (БОК), при среднем значении 0.149.

Для большинства популяций кедрового стланика характерны довольно высокие показатели внутрипопуляционной изменчивости по алло-

Таблица 1. Изученные выборки, их численности (число проанализированных семян, N) и географическое положение

Название выборки	Сокращенное обозначение	N	Координаты	Регион	Географическое положение	Локальность
Майн	МЙ	75	63°40′ с.ш. 169°52′ в.д.	Чукотский АО	Чукотка	Северо-восток Пенжинского хребта, долина р. Майн
Пенжина	ПЕ	129	62°28′ с.ш. 166°08′ в.д.	Корякский округ, Камчатский край	Корякия	Правый берег р. Пенжина, 8 км ниже по течению (к западу) от пос. Каменское
Вочкажеч	ВЧ	244	53°05′ с.ш. 157°53′ в.д.	Камчатский край	юг п-ова Камчатка	Подножие г. Вочкажеч, восточный склон
Кабан	КБ	223	53°27′ с.ш. 158°44′ в.д.	Камчатский край	юг п-ова Камчатка	Национальный природный парк “Налычево”, верхнее течение р. Лев. Налычева, г. Кабан
Эссо	ЭС	274	55°60′ с.ш. 158°45′ в.д.	Камчатский край	центральная часть п-ова Камчатка	Срединный хребет, окрестности пос. Эссо
Охотское	ОХС	71	46°40′ с.ш. 143°25′ в.д.	Камчатский край	юг о. Сахалин	Окрестности с. Охотское. 10–15 м над ур. м. Перешеек между Охотским морем и оз. Тунайча. Прибрежные заросли: шикша (*Empetrum nigrum*) и кедровый стланик
Кварциты	КВС	57	46°50′ с.ш. 143°00′ в.д.	Сахалинская обл.	юг о. Сахалин	Юг Сусунайского хребта, г. Медик. 770–780 м над ур. м. Субальпийские заросли на кварцитовых породах с преобладанием золотистого рододендрона (*Rododendron aureum*) и кедрового стланика
Бамбучник	ББК	60	43°51′ с.ш. 145°28′ в.д.	Сахалинская обл.	юг о. Кунашир	Заросли курильского бамбучка (*Sasa kurilensis*) в кальдере вулк. Головнина. 145–150 м над ур. м. и ю.-в. склон вулк. Головнина. 80–90 м над ур. м. около 300 м от тихоокеанского побережья
Кипящее	КПК	60	43°45′ с.ш. 145°30′ в.д.	Сахалинская обл.	юг о. Кунашир	Оз. Кипящее в кальдере вулк. Головнина. 130–135 м над ур. м. Первичная растительность на белом вулканическом пепле
Болото	БОК	55	43°54′ с.ш. 145°38′ в.д.	Сахалинская обл.	юг о. Кунашир	3–5 м над ур. м. Серноводский перешеек: между оз. Песчаным и тихоокеанским побережьем. Осоково-сфагновое болото с кедровым стлаником
Вершина	ВЕК	60	43°58′ с.ш. 145°44′ в.д.	Сахалинская обл.	юг о. Кунашир	Вершина вулк. Менделеева. 880 м над ур. м. Субальпийская растительность с абсолютным преобладанием кедрового стланика
Фумарольные поля	ГЗК	61	44°00′ с.ш. 145°44′ в.д.	Сахалинская обл.	юг о. Кунашир	Фумарольные поля на сев. склоне вулк. Менделеева. 500 м над ур. м. Первичная растительность на белом вулканическом пепле с абсолютным преобладанием кедрового стланика

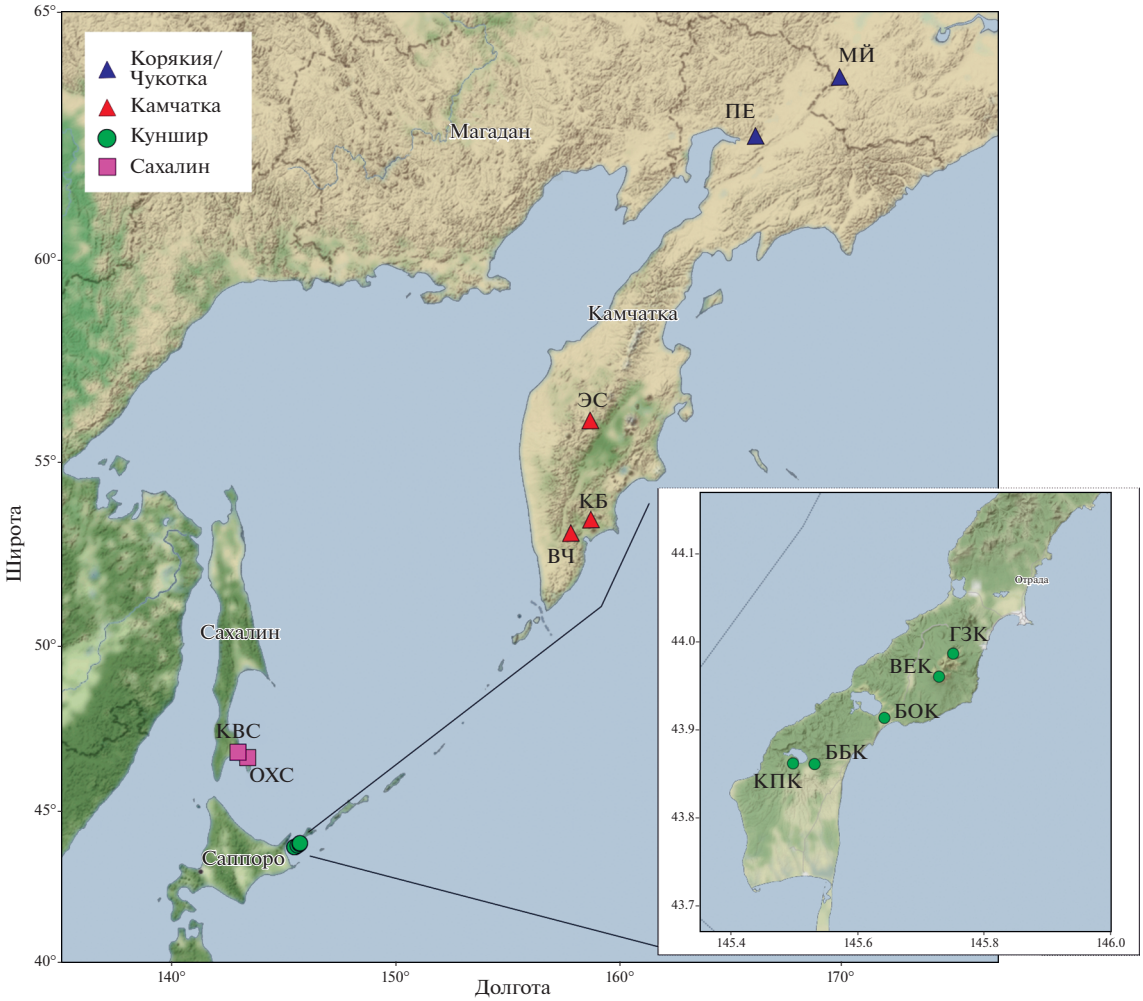

Рис. 1. Расположение изученных выборок *P. pumila*. На врезке представлены выборки южной части о. Кунашир.

зимным локусам (Гончаренко и др., 1992; Политов и др., 1992; Наконечная и др., 2010; Goncharenko et al., 1993; Tani et al., 1996; Politov, Krutovskii, 1994; Krutovskii et al., 1995). Полученные нами данные подтверждают это для выборок восточной части ареала. В популяциях кедровых сосен дефицит гетерозигот, как результат инбридинга, в выборках зародышей семян наблюдается довольно часто. Он может быть вызван как самоопылением, так и опылением между родственными особями. В репродуктивной части популяции дефицита гетерозигот, как правило, не наблюдается (Политов, 1989; Политов и др., 1992, 2006, 2007; Белоконь, 2007; Белоконь и др., 2010; Politov, Krutovskii, 1994; Krutovskii et al., 1995). В работе японских исследователей, изучивших 18 популяций стланика, отмечено близкое к равновесному соотношение генотипов среди взрослых деревьев (Tani et al., 1996). В исследовании, посвященном изучению динамики аллозимной гетерозиготности в популяциях *P. pumila* (Политов и др., 2006) было установлено, что коэффициент инбридинга в выборках зародышей семян довольно высок (F_{IS} = 0.124–0.342), но у взрослых деревьев наблюдается равновесное соотношение генотипов или избыток гетерозигот (F_{IS} от –0.167 до 0.053). Только в популяции Пенжина среди взрослых деревьев отмечался дефицит гетерозигот, вызванный небольшим возрастом деревьев (Политов и др., 2006). Нарастание гетерозиготности с возрастом насаждения у хвойных – следствие элиминации инбредного потомства, как менее приспособленного к условиям среды, и действия балансирующего отбора, поддерживающего высокий уровень полиморфизма в популяции (Алтухов и др., 2004).

Генетическая подразделенность и межпопуляционная дифференциация

Тест на гетерогенность аллельных частот показывает, что по всем локусам, за исключением *Fdh*,

Таблица 2. Изученные ферментные системы, число кодирующих локусов и буферные системы, использованные для электрофоретического разделения

Фермент	Аббревиатура	Номер по К.Ф.	Число локусов[1]	Буферная система[2]
Алкогольдегидрогеназа	ADH	1.1.1.1	2	B
Формиатдегидрогеназа	FDH	1.2.1.2	1	B
Флюоресцентная эстераза	FEST	3.1.1.1	3 (*–2*)[1]	B
Глутаматдегидрогеназа	GDH	1.4.1.2	1	B, C
Глутамат-оксалоацетаттрансаминаза	GOT	2.6.1.1	3	C, B
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	1	A
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1	3 (*–2, –3*)[1]	C, B
Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37	4	A
Менадионредуктаза	MNR	1.6.99.2	3 (*–1*) [1]	A
6-фосфоглюконатдегидрогеназа	6PGD	1.1.1.44	3 (*–2, –3*)[1]	A
Фосфоглюкоизомераза	PGI	5.3.1.9	2	B
Фосфоглюкомутаза	PGM	2.7.5.1	2	B, A
Фосфоенолпируваткарбоксилаза	PEPCA	4.1.1.31	1	A
Шикиматдегидрогеназа	SKDH	1.1.1.25	2	A
Супероксиддисмутаза	SOD	1.15.1.1	4 (*–2, –3, –4*)[1]	B

Примечание: [1] – для некоторых ферментов, у которых не для всех зон была возможна генетическая интерпретация, в скобках курсивом даны номера зон (в порядке от анода к катоду) и соответствующих локусов, взятых в дальнейший анализ; [2] – буферные системы: A – морфолин-цитратная, pH 6.8 (Clayton, Tretiak, 1972); B – трис-ЭДТА-боратная pH 8.6 (Markert, Faulhaber, 1965); C – трис-цитрат/LiOH-боратная (Ridgeway et al., 1970).

наблюдаются достоверные отличия между выборками (табл. 4). Уровни генетической подразделенности (*F*-статистики) показывают, что по всем локусам, за исключением слабоизменчивых *Adh-1*, *Fdh* и *Got-1*, наблюдался дефицит гетерозигот среди зародышей семян, как относительно выборки $F_{IS} = 0.161$, так и в целом $F_{IT} = 0.207$. Значительная часть генетической изменчивости приходится на долю межгрупповой. Средние показатели F_{ST} и F_{DT} по Тихоокеанскому региону составили 0.056 и 0.070 соответственно.

Межпопуляционная дифференциация оказалась довольно высокой на о. Кунашир (F_{ST} = = 0.041; $F_{DT} = 0.043$), несмотря на близкое расположение выборок (максимальное расстояние менее 40 км). Для трех выборок Камчатки $F_{ST} = 0.028$, $F_{DT} = 0.044$. Минимальная межпопуляционная дифференциация отмечена для выборок МЙ и ПЕ – $F_{ST} = 0.013$, $F_{DT} = 0.016$, и для выборок о. Сахалин – $F_{ST} = 0006$, $F_{DT} = 0013$. В различных публикациях для кедрового стланика приводятся отличающиеся показатели F_{ST}. Например, для трех выборок из Чукотки этот показатель равен 0.021 (Политов и др., 1992), для выборок Чукотки и Сахалина – 0.043 (Гончаренко и др., 1992), для прибайкальских популяций – 0.042 (Малюченко и др., 1998; Малюченко, Алтухов, 2001), для трех маргинальных популяций из разных частей ареала (Прибайкалье, Сихотэ-Алинь и Камчатка) $F_{ST} = 0.05$ (Наконечная и др., 2010). Таким образом, выявленная нами общая дифференциация выборок Тихоокеанского региона оказалась максимальной.

Значительно более высокие уровни полиморфизма, как внутрипопуляционного, так и межпопуляционного, были выявлены в исследовании популяций кедрового стланика с применением селективно нейтральных ядерных микросателлитных локусов (Орешкова и др., 2017). По сравнению с другими видами сосен, изученными по тем же микросателлитным локусам, *P. pumila* демонстрирует самую высокую изменчивость.

Попарные показатели межпопуляционной дифференциации F_{ST} и генетические дистанции Нея D_N (Nei, 1972) между изученными выборками *P. pumila* приведены в табл. 5. Минимальные значения генетических дистанций отмечены между выборками о. Кунашир ББК и КПК – 0.009 и ВЕК и ГЗК – 0.005. Максимальные значения – между выборками из разных субрегионов – Чукотка (МЙ) и Кунашир (БОК) – $D_N = 0.043$. Метод невзвешенных парногрупповых средних (UPGMA) (рис. 2) выявляет высокое генетическое сходство некоторых выборок внутри регионов, но не вполне отражает их географическое происхождение, что свидетельствует о значительном генетическом разнообразии в пределах субрегионов. Кластеризация по методу Neighbor-

Таблица 3. Показатели генетической изменчивости в выборках *P. pumila*

Выборка	N^1	A^2	$A_e{}^2$	$P_{100}{}^2$	$P_{95}{}^2$	$H_E{}^2$	H_E (23 лок.)^3	H_O (23 лок.)^3	F (23 лок.)^3
МЙ	75	2.21 ± 0.21[4]	1.45 ± 0.09	75.00	60.71	0.244 ± 0.040	0.209 ± 0.043	0.175 ± 0.038	0.179
ПЕ	131	2.57 ± 0.21	1.49 ± 0.10	82.14	57.14	0.253 ± 0.044	0.214 ± 0.047	0.185 ± 0.040	0.080
ВЧ	244	2.11 ± 0.15	1.46 ± 0.10	82.14	57.14	0.238 ± 0.042	0.202 ± 0.047	0.131 ± 0.029	0.252
КБ	223	2.14 ± 0.16	1.47 ± 0.11	78.57	50.00	0.232 ± 0.045	0.208 ± 0.049	0.163 ± 0.038	0.171
ЭС	274	2.46 ± 0.24	1.54 ± 0.13	75.00	57.14	0.251 ± 0.047	0.225 ± 0.051	0.202 ± 0.046	0.077
ОХС	71	2.57 ± 0.24	1.50 ± 0.11	78.57	60.71	0.249 ± 0.044	0.214 ± 0.044	0.194 ± 0.040	0.070
КВС	57	2.36 ± 0.25	1.50 ± 0.11	75.00	60.71	0.250 ± 0.044	0.222 ± 0.047	0.189 ± 0.043	0.148
ББК	60	2.14 ± 0.21	1.48 ± 0.10	64.29	64.29	0.249 ± 0.042	0.224 ± 0.045	0.188 ± 0.039	0.150
КПК	60	2.14 ± 0.22	1.45 ± 0.11	64.29	60.71	0.228 ± 0.043	0.199 ± 0.043	0.197 ± 0.045	0.021
БОК	55	2.11 ± 0.19	1.55 ± 0.11	67.86	64.29	0.270 ± 0.045	0.231 ± 0.048	0.124 ± 0.027	0.427
ВЕК	60	2.21 ± 0.19	1.49 ± 0.10	71.43	64.29	0.253 ± 0.043	0.226 ± 0.046	0.213 ± 0.045	0.091
ГЗК	61	2.36 ± 0.22	1.51 ± 0.10	71.43	64.29	0.262 ± 0.043	0.228 ± 0.046	0.205 ± 0.043	0.133
Корякия/Чукотка	206	2.39 ± 0.15	1.47 ± 0.07	78.57	58.93	0.248 ± 0.029	0.211 ± 0.031	0.180 ± 0.027	0.126
Камчатка	741	2.24 ± 0.11	1.49 ± 0.07	78.57	54.76	0.240 ± 0.026	0.212 ± 0.028	0.166 ± 0.022	0.170
Сахалин	128	2.48 ± 0.18	1.50 ± 0.08	76.79	60.71	0.251 ± 0.031	0.213 ± 0.031	0.181 ± 0.027	0.126
Кунашир	296	2.19 ± 0.09	1.50 ± 0.05	67.86	63.57	0.252 ± 0.019	0.222 ± 0.020	0.185 ± 0.018	0.162
Среднее	114.3	2.28 ± 0.06	1.49 ± 0.03	73.81	60.12	0.248 ± 0.012	0.217 ± 0.013	0.181 ± 0.011	0.149
В целом	1371	3.68 ± 0.35	1.53 ± 0.11	92.86	60.71	0.264 ± 0.044	0.228 ± 0.047	0.175 ± 0.036	0.207

Примечание: [1] – число проанализированных семян; [2] – значения среднего (A) и среднего эффективного (A_e) числа аллелей на локус, процента полиморфных локусов при 100%-м (P_{100}) и 95%-м (P_{95}) критерии полиморфизма и ожидаемой гетерозиготности (H_E) приведены в среднем по 28 локусам, анализ 23 из которых велся в диплоидной ткани зародышей, а пяти (*Adh-2*, *Lap-2*, *Mdh-3*, *Mdh-4* и *Sod-4*) – только в гаплоидной ткани эндоспермов семян; [3] – значения наблюдаемой (H_O) и ожидаемой (H_E) гетерозиготности, а также коэффициента инбридига ($F = (H_E - H_O)/H_E$) по 23 локусам, изученным в зародышах; [4] – значения стандартной ошибки среднего.

Таблица 4. Значения *F*-статистик и χ^2-теста на гетерогенность аллельных частот

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F_{DT}	χ^2	d.f.	*P*
Adh-1	–0.019	–0.003	0.016	0.009	78.564	22	0.0000
Adh-2	—	—	—	0.086	1029.859	33	0.0000
Fdh	–0.007	–0.002	0.005	0.000	9.735	11	0.5544
Fe-2	0.291	0.351	0.085	0.080	694.335	44	0.0000
Gdh	0.107	0.194	0.097	0.091	173.745	11	0.0000
Got-1	–0.014	–0.001	0.013	0.006	36.421	11	0.0001
Got-2	0.228	0.312	0.110	0.103	342.808	33	0.0000
Got-3	0.179	0.222	0.052	0.046	615.079	88	0.0000
Idh	0.658	0.666	0.023	0.015	64.300	11	0.0000
Lap-2	–	–	–	0.065	295.178	22	0.0000
Lap-3	0.283	0.336	0.075	0.068	504.599	44	0.0000
Mdh-1	0.086	0.134	0.053	0.046	140.883	22	0.0000
Mdh-2	0.150	0.199	0.058	0.052	913.941	55	0.0000
Mdh-3	–	–	–	0.040	233.327	22	0.0000
Mdh-4	–	–	–	0.083	1250.668	66	0.0000
Mnr-1	0.176	0.194	0.022	0.016	257.885	33	0.0000
Pepca	0.119	0.198	0.090	0.085	253.728	11	0.0000
6Pgd2	0.103	0.150	0.053	0.047	152.950	22	0.0000
6Pgd3	0.157	0.171	0.017	0.012	92.778	44	0.0000
Pgi-2	0.143	0.217	0.086	0.077	252.368	33	0.0000
Pgm-1	0.168	0.198	0.036	0.030	361.410	44	0.0000
Pgm-2	0.109	0.135	0.029	0.023	368.493	44	0.0000
Skdh1	0.188	0.252	0.079	0.072	400.002	44	0.0000
Skdh2	0.226	0.285	0.076	0.069	180.527	11	0.0000
Sod-2	0.058	0.148	0.095	0.089	218.487	22	0.0000
Sod-4	–	–	–	0.140	367.625	22	0.0000
Среднее	0.161	0.207	0.056	0.070	–	–	–

Joining в целом подтверждает региональную приуроченность выборок (рис. 3). Однако, невысокие уровни бутстрэп-поддержки узлов ветвления говорят о высоком межпопуляционном разнообразии в пределах регионов. Так например, выборка Эссо (Центральная Камчатка, Срединный хребет) имеет сходство такого же уровня с северными выборками, что и с выборками юго-востока Камчатки (КБ и ВЧ). Такая кластеризация может быть обусловлена общностью происхождения этих выборок. Существуют мнения, что расселение вида на п-ов Камчатка происходило из северных материковых популяций (Хоментовский, 1995).

Данная гипотеза подтверждается дифференциацией популяций Тихоокеанского региона, полученной с использованием микросателлитов (Орешкова и др., 2017). В этой работе изученные популяции стланика образуют два крупных кластера. Прослеживается сходство северных популяций Камчатки и Чукотки с одной стороны, и южных популяций Кунашира, Сахалина и Сихотэ-Алиня – с другой. Очевидно, что полученные результаты отражают историю расселения кедрового стланика в Тихоокеанском регионе.

Факторный анализ демонстрирует дифференциацию популяций на основании частот аллелей аллозимных локусов (рис. 4). Первый фактор отражает дифференциацию по географическому происхождению. Популяции образуют группы о. Кунашир, о. Сахалин и совместную группу Камчатка–Чукотка. По нашему мнению, данная картина отражает происхождение и историю расселения стланика в тихоокеанском регионе, а также экологическую подразделенность исследуемых групп популяций.

Особого внимания заслуживает дифференциация между выборками о. Кунашир. Минимальная дифференциация наблюдается между двумя парами выборок: ВЕК и ГЗК – вершина вулкана

Таблица 5. Попарные показатели межпопуляционной дифференциации F_{ST} (над диагональю) и генетические дистанции D_N (под диагональю) между изученными выборками *P. pumila*

Выборка	МЙ	ПЕ	ВЧ	КБ	ЭС	ОХС	КВС	ББК	КПК	БОК	ВЕК	ГЗК
МЙ	–	0.013	0.041	0.032	0.028	0.031	0.032	0.040	0.032	0.064	0.042	0.033
ПЕ	0.011	–	0.029	0.023	0.014	0.021	0.023	0.034	0.029	0.054	0.040	0.030
ВЧ	0.030	0.020	–	0.018	0.026	0.028	0.029	0.040	0.028	0.045	0.025	0.024
КБ	0.024	0.017	0.011	–	0.017	0.030	0.033	0.039	0.035	0.051	0.032	0.033
ЭС	0.022	0.011	0.021	0.016	–	0.027	0.033	0.051	0.040	0.063	0.040	0.037
ОХС	0.022	0.015	0.022	0.022	0.020	–	0.006	0.037	0.035	0.054	0.024	0.020
КВС	0.024	0.015	0.020	0.023	0.023	0.011	–	0.024	0.026	0.035	0.024	0.019
ББК	0.024	0.021	0.029	0.026	0.035	0.027	0.018	–	0.017	0.022	0.036	0.034
КПК	0.020	0.020	0.019	0.024	0.028	0.025	0.019	0.009	–	0.012	0.018	0.014
БОК	0.043	0.039	0.032	0.035	0.042	0.041	0.026	0.016	0.023	–	0.037	0.032
ВЕК	0.029	0.027	0.018	0.022	0.029	0.015	0.015	0.022	0.028	0.023	–	0.008
ГЗК	0.020	0.018	0.017	0.022	0.027	0.014	0.011	0.020	0.024	0.019	0.005	–

Менделеева и фумарольные поля на северном склоне вулкана; ББК и КПК – бамбучник и оз. Кипящее в кальдере вулкана Головнина. Вероятнее всего, генетическое сходство внутри этих пар выборок вызвано постоянным притоком генетического материала в виде семян, переносимых кедровкой из более “стабильных” в более “экстремальные” места. На белых вулканических почвах видом-первопроходцем является шикша, *Empetrum nigrum*. Кедровка обычно делает свои запасы в куртинках шикши, которые представляют собой хорошие ориентиры на открытом пространстве. Невостребованные запасы прорастают в виде проростков стланика. Однако выживаемость кустов на первичных вулканических почвах ниже за счет повышенной кислотности и недостатка влаги. Заселение фумарольных полей (ГЗК), экстремальных для обитания вида, идет за счет переноса семян с вершины вулкана Менделеева (ВЕК), где находятся ненарушенные сплошные заросли кедрового стланика, что и объясняет сходство этих двух выборок. Подобная ситуация наблюдается и в кальдере вулкана Головнина, где менее приспособленным местом является берег оз. Кипящее, а источником семян для восстановления – ближайшие кусты стлани-

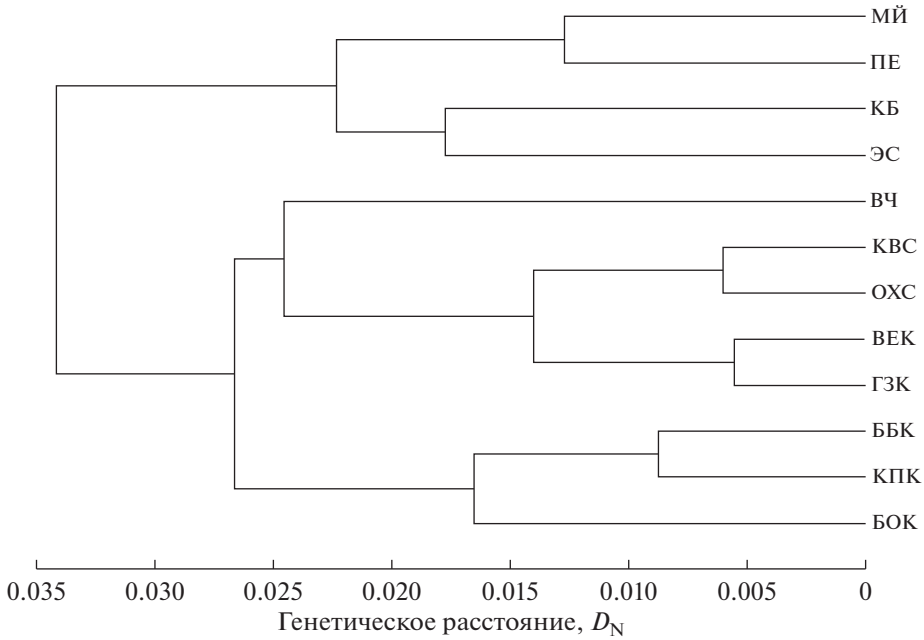

Рис. 2. UPGMA-дендрограмма генетического сходства выборок *P. pumila* на основании генетических расстояний Нея (D_N).

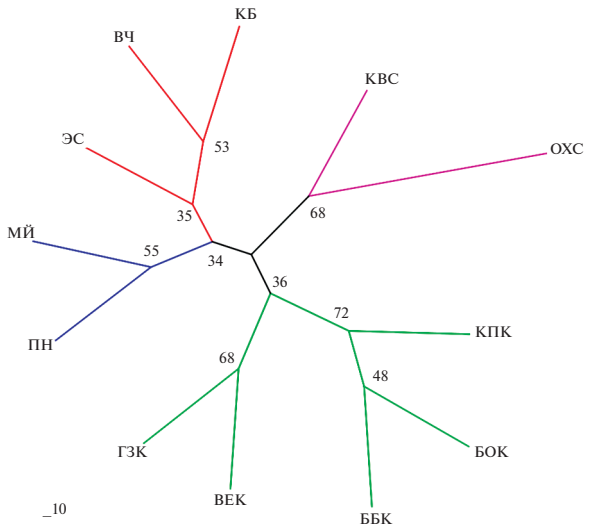

Рис. 3. Кластеризация выборок *P. pumila* по методу Neighbor-Joining с оценкой бутстрэп-поддержки узлов ветвления.

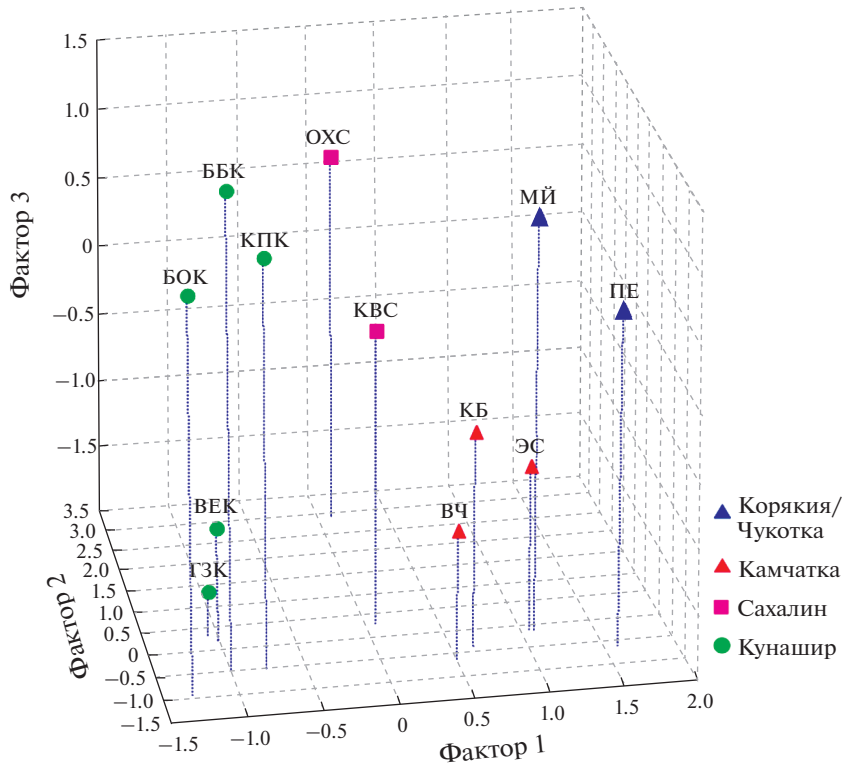

Рис. 4. Пространственная ординация выборок *P. pumila* по результатам факторного анализа частот аллелей аллозимных локусов.

ка из бамбучника. Если рассматривать эти две пары выборок как единые популяции, то интересен тот факт, что генетические различия между ними, а также выборкой из осоково-сфагнового болота (БОК), довольно высоки (достигают уровня региональных). Вероятно, причиной этих различий является изоляция, вызванная рядом факторов, таких как ограниченное распространение пыльцы и семян в условиях сложного рельефа и климатические особенности (высокая влажность воздуха, направление и сила воздушных потоков). Анализ системы скрещивания стланика выявил низкие уровни перекрестного опыления в популяциях Камчатки, обитающих в близости от

побережья и представляющих собой сомкнутые заросли (КБ и ВЧ) – t_m = 0.73 и 0.57 соответственно. Высокие уровни перекрестного опыления отмечены в более разреженных зарослях популяций Центральной Камчатки (ЭС) и Карякии (ПЕ) – t_m = 0.92 и 0.94. У стланика из кальдеры вулкана Головнина (внешний и внутренний склоны) установлен средний уровень перекрестного опыления – t_m = 0.87 (Белоконь и др., 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные показывают, что *Pinus pumila* Тихоокеанского региона обладает высокими уровнями генетической изменчивости, сопоставимыми с оценками, полученными для вида ранее в зоне Байкала, побережья Охотского моря, Чукотки и о. Сахалин. Поддержание высокого уровня аллозимного полиморфизма является адаптивной стратегией, за счет которой популяции кедрового стланика сохраняют возможность приспособиться к изменяющимся условиям среды.

Популяции Чукотки, Камчатки, о. Сахалин и о. Кунашир обладают генетическим своеобразием, которое сформировалось под влиянием истории расселения стланика в регионе и действием естественного отбора в разнообразных эколого-климатических условиях. На примере о. Кунашир отмечен высокий уровень дифференциации между популяциями близкими географически, но различающимися по условиям произрастания и фактически изолированными друг от друга за счет ограничения потока генов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Г.А. Карпову и С.И. Лысикову за организационую и логистическую помощь в сборе материала в Корякии, М.М. Паленовой – за помощь в сборе материала в НП “Налычево” (выборка Кабан) и в окрестностях с. Эссо.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке тем Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН № 0112-2019-0001 и Государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации проект № FWGR-2021-0007.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белоконь М.М. Генетическая структура популяций сосны корейской и сосны кедровой европейской и родственные связи видов секции *Strobus* рода *Pinus*: Дис. ...канд. биол. наук. Москва: Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, 2007. 154 с.

Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В. Система скрещивания и динамика аллозимной гетерозиготности в популяциях кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 13–17.

Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В., Алтухов Ю.П. Аллозимный полиморфизм европейской кедровой сосны (*Pinus cembra* L.) в горных популяциях Альп и Восточных Карпат // Генетика. 2005. Т. 41. № 11. С. 1538–1551.

Гончаренко Г.Г., Силин А.Е. Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири. Минск: Тэхналогія, 1997. 191 с.

Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Силин А.Е. Степень генетической подразделенности и дифференциации в природных популяциях кедровых сосен // ДАН СССР. 1991. Т. 317. № 6. С. 1477–1483.

Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Силин А.Е. Генетическая изменчивость и дифференциация у *Pinus pumila* (Pall.) Regel в популяциях Чукотки и Сахалина // Генетика. 1992. Т. 28. № 7. С. 107–119.

Гроссет Г.Э. Кедровый стланик. М.: Изд-во Моск. общ-ва испыт. природы, 1959. С. 140.

Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 2004. 618 с.

Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение I. Механизмы генного контроля изоферментных систем // Генетика. 1987. Т. 23. № 12. С. 2216–2228.

Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П. Межвидовая генетическая дифференциация кедровых сосен Евразии по изоферментным локусам // Генетика. 1990. Т. 26. № 4. С. 694–707.

Малюченко О.П., Алтухов Ю.П. Влияние индивидуальной гетерозиготности на характеристики плодоношения у кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel // Докл. РАН. 2001. Т. 384. № 3. С. 418–421.

Малюченко О.П., Политов Д.В., Белоконь Ю.С., Белоконь М.М. Генетическая дифференциация кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel в Прибайкалье // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 38–45.

Моложников В.Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. Ленинград: Наука, 1975. 203 с.

Наконечная О.В., Холина А.Б., Корень О.Г. и др. Характеристика генофондов трех популяций *Pinus pumila* (Pall.) Regel на границах ареала // Генетика. 2010. Т. 46. № 12. С. 1609–1618.

Орешкова Н.В., Ветрова В.П., Горошкевич С.Н., Петрова Е.А. Изменчивость ядерных микросателлитных локусов в популяциях кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) из Российской части ареала // Генетика. 2017. Т. 53. № 3. С. 324–333.

Политов Д.В. Аллозимный полиморфизм, генетическая дифференциация и система скрещивания сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour: Дис. ... канд. биол. наук. Москва: Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова АН СССР, 1989. 190 с.

Политов Д.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С. Динамика аллозимной гетерозиготности в дальневосточных популяциях кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel: сравнение зародышей и материнских растений // Генетика. 2006. Т. 42. № 10. С. 1348–1358.

Политов Д.В., Крутовский К.В., Алтухов Ю.П. Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов // Генетика. 1992. Т. 28. № 1. С. 93–114.

Политов Д.В., Пирко Н.Н., Пирко Я.В. и др. Система скрещивания и возрастная динамика уровней инбридинга в популяциях *Pinus cembra* L. Украинских Карпат // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: біологія. 2007. Т. № 3 (33). С. 80–85.

Тихомиров Б.А. Кедровый стланик. его биология и использование. Москва: Изд-во Моск. общ-ва испыт. природы, 1949. 106 с.

Хоментовский П.А. Экология кедрового стланика *Pinus pumila* (Pallas) Regel на Камчатке (общий обзор). Владивосток: Дальнаука, 1995. 226 с.

Clayton J.W., Tretiak D.N. Amino-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis // J. Fish. Res. Board Canada. 1972. V. 29. P. 1169–1172.

Felsenstein J. PHYLIP - Phylogeny Inference Package (Version 3.2) // Cladistics. 1989. V. 5. P. 164–166.

Goncharenko G.G., Padutov V.E., Silin A.E. Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. I. Population structure genetic variation and differentiation in *Pinus pumila* (Pall.) Regel from Chukotsk and Sakhalin // Silvae Genetica. 1993. V. 42. № 4–5. P. 237–253.

Krutovskii K.V., Politov D.V., Altukhov Y.P. Study of genetic differentiation and phylogeny of stone pine species using isozyme loci // Proc. Internat. workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge. Ogden. Utah: USDA Forest Service Intermountain Res. Station, 1994. P. 19–30.

Krutovskii K.V., Politov D.V., Altukhov Y.P. Isozyme study of population genetic structure, mating system and phylogenetic relationships of the five stone pine species (subsection Cembrae, section Strobi, subgenus *Strobus*) // Population genetics and genetic conservation of forest trees / Papers presented at an international symposium organized by IUFRO, held 24–28 August 1992 at Carcans-Maubuisson, France. Amsterdam; Netherlands: SPB Academic Publishing, 1995. P. 279–304.

Markert C.L., Faulhaber I. Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish // J. Exp. Zool. 1965. V. 159. № 2. P. 319–332.

Nei M. Genetic distance between populations // Am. Nat. 1972. V. 106. P. 283–292.

Peakall R., Smouse P.E. GenAIEx V6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. 2006. V. 6. № 1. P. 288–295.

Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // Bioinformatics. 2012. V. 28. P. 2537–2539.

Politov D.V., Krutovskii K.V. Allozyme polymorphism, heterozygosity, and mating system of stone pines (*Pinus*, subsection Cembrae) // Proc. Internat. workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge. Ogden, Utah: USDA Forest Service Intermountain Res. Station, 1994. P. 36–42.

Politov D.V., Krutovskii K.V. Phylogenetics. genogeography and hybridization of 5-needle pines in Russia and neighboring countries / Five-needle pine species: genetic improvement, disease resistance, and conservation. IUFRO Working Party 2.02.15. // Proc. RMRS-P-032 (July 24–25. 2001. Medford. OR). Ogden, Utah, USA: U.S. Department of Agric. Forest Service, Rocky Mountain Res. Station, 2004. P. 85–97.

Politov D.V., Belokon M.M., Maluchenko O.P. et al. Genetic evidence of natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian pine, *P. pumila* (Pall.) Regel // Forest Genet. 1999. V. 6. № 1. P. 41–48.

Ridgeway Y.J., Sherburne S.W., Lewis R.D. Polymorphisms in the esterases of Atlantic herring // Trans. Am. Fish. Soc. 1970. V. 99. P. 147–151.

StatSoft I. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 1998.

Swofford D.L., Selander R.B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. Heredity. 1981. V. 72. P. 281–283.

Tani N., Tomaru N., Araki M., Ohba K. Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan // Canadian J. Forest Res. 1996. V. 26. № 8. P. 1454–1462.

Tani N., Tomaru N., Tsumura Y. et al. Genetic structure within a Japanese stone pine (*Pinus pumila* Regel) population on Mt. Aino-Dake in Central Honshu, Japan // J. Plant Res. 1998. V. 111. № 1101. P. 7–15.

Wright S. Evolution and the genetics of population. Variability within and among natural populations. Chicago, Illinois: Univ. of Chicago Press, 1978. 580 p.

Genetic Differentiation of Dwarf Siberian Pine, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, Populations from the Pacific Region

Y. S. Belokon[1, *], M. M. Belokon[1], E. A. Petrova[2], S. N. Goroshkevich[2], D. V. Politov[1]

[1]*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

[2]*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Tomsk, Russia*

**e-mail: yuri_b@vigg.ru*

Genetic structure and differentiation of 12 Siberian dwarf pine populations from Chutotka, Kamchatka peninsula, Sakhalin and Kunashir Islands were studied using 28 allozyme loci (*Adh-1*, *Adh-2*, *Fdh*, *Fest-2*, *Gdh*, *Got-1*, *Got-2*, *Got-3*, *Idh-1*, *Lap-2*, *Lap-3*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Mdh-3*, *Mdh-4*, *Mnr-1*, *Pepca*, *6Pgd-2*, *6Pgd-3*, *Pgi-1*, *Pgi-2*, *Pgm-1*, *Pgm-2*, *Skdh-1*, *Skdh-2*, *Sod-2*, *Sod-3*, *Sod-4*). Twenty six loci were polymorphic in total (92.9%). Mean allele number per loci (N_A) was 2.3, mean heterozygosity $H_E = 0.248$. Levels of intrapopulation genetic variability in most populations were close to mean values. Observed interpopulation differentiation was the relatively high ($F_{ST} = 0.028$) at populations from Kamchatka and the lowest ($F_{ST} = 0.013$) between two populations from Chukotka and between two populations from Sakhalin ($F_{ST} = 0.013$). Highest level of genetic subdivision ($F_{ST} = 0.041$) was revealed among Kunashir Island populations growing at restricted range with contrasting ecological conditions. Genetic differentiation across dwarf Siberian pine populations from Kamchatka was close to the one for populations from the Baikal Lake region where the species grows at different environmental conditions. Total differentiation among populations from the Pacific region was $F_{ST} = 0.07$. Nei genetic distances (D_N) varied from 0.005 (between two Kunashir populations) to 0.043 (among populations from Kamchatka and Kunashir). Factor analysis revealed clusters of populations by geographic origin and demonstrated high differentiation among Kunashir populations and among Kamchatka populations. This may be an evidence of high adaptability level of populations to environmental conditions. Thus, high levels of interpopulation differentiation of *Pinus pumila* depend not only on geographic origin, but on growing conditions too.

Keywords: dwarf Siberian pine, *Pinus pumila*, allozymes, genetic diversity, genetic differentiation

EDN: CZHKHP
УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 142, № 5, с. 530–542

УДК 582.734.2/575.22

АДАПТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ВИДОВ РОДА *Spiraea* (Rosaceae) В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМАХ

© 2022 г. Т. А. Полякова*

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия

**e-mail: tat-polyakova@yandex.ru*

Поступила в редакцию 05.07.2022 г.
После доработки 15.07.2022 г.
Принята к публикации 19.07.2022 г.

Адаптация различных видов *Spiraea* к меняющимся условиям среды связана с характерными биоморфологическими и репродуктивными стратегиями. Лесные виды рода *Spiraea* образуют клонально-панмиктические популяции и обладают стратегиями, сочетающими преимущества панмиктических и клональных популяций. Популяции этих видов генетически устойчивы за счет сочетания разных форм возобновления и способности менять адаптивные стратегии. Уровни генетической изменчивости в популяциях лесных видов спирей могут широко варьировать. Степные и скальные виды *Spiraea* образуют преимущественно панмиктические популяции, в которых преобладает перекрестное опыление и наблюдаются моноцентрические биоморфы. Близкородственные скрещивания, происходящие как внутри одного клона, так и между клонами, обусловливают низкие уровни изменчивости. Виды спирей влажных мест обитаний образуют преимущественно клональные популяции с полицентрическими биоморфами и вегетативным размножением за счет корневых отпрысков и/или ксилоризом, с низкими уровнями изменчивости вследствие образования идентичных клонов или средними за счет мутаций. Результаты генетических исследований видов *Spiraea* могут быть использованы для выявления популяций, нуждающихся в сохранении, а также для управления генетическими ресурсами *ex situ*.

Ключевые слова: Spiraea, биоморфологические адаптации, тип воспроизводства, система скрещивания, структура популяций, генетическая устойчивость

DOI: 10.31857/S0042132422050118

ВВЕДЕНИЕ

Адаптивные стратегии любого вида растений включают в себя комплекс эколого-ценотических (тип занимаемого ценоза, экологическая ниша, норма реакции, экологические условия), биоморфологических (жизненные формы, возрастные спектры), репродуктивных (система скрещивания, тип возобновления, жизнеспособность пыльцы и завязываемых семян, дальность переноса семян) особенностей, обеспечивающих выживаемость и оптимальное существование вида в постоянно меняющихся условиях окружающей среды. С эколого-ценотическими и биоморфологическими адаптивными стратегиями сопряжены генетические механизмы поддержания целостности вида и его эволюции (генетическая изменчивость, генотипическая структура популяций, поток генов, гибридизация, полиплоидия и другие). Эволюционные, или филогенетические адаптации, возникающие в ходе эволюционного процесса на основе генетических мутаций, отбора и передающиеся по наследству, являются более надежными для выживания растений в меняющихся условиях среды. На выбор адаптивных стратегий функционирующих популяций вида также влияют антропогенные факторы: степень, характер и длительность антропогенной нагрузки, скорость сокращения и фрагментации популяций, ограничения для потока генов и переноса рамет.

На видовом уровне адаптация включает в себя все процессы и приспособления, например такие, как анатомо-морфологические (степень опушения и размеры листьев), физиологические и многие другие, которые способствуют повышению устойчивости и выживанию вида. На популяционном уровне присоединяется отбор, который приводит к появлению организмов с более высокими адаптивными возможностями. Возможность отбора обусловлена наличием внутрипопуляционной изменчивости, определяющей генетическую устойчивость растений к различным факторам среды.

Популяции растений связаны между собой непрерывными потоками генетической информации. Расселяясь в пределах любого ландшафта, особи популяции вступают в сложную систему взаимоотношений как с самим ландшафтом и его экологическими условиями, так и с друг другом. Особи одного вида растения населяют большое число биотопов – мелких экологических единиц. Особи биотопов могут быть генетически одинаковы, но проявлять разную устойчивость к факторам среды. В различных условиях среды особи проявляют разную жизнеспособность, и в результате конкуренции сохраняются лишь те генотипы, которые наилучшим образом отвечают требованиям конкретных условий среды. То есть на популяционном уровне устойчивость вида к тому или иному фактору среды определяется устойчивостью составляющих популяцию генотипов.

Род *Spiraea* L., принадлежащий к хозяйственно-ценному семейству Rosaceae Juss., широко распространен в умеренной и субтропической зонах Северного полушария с числом видов, варьирующим от 80 до 120 (Choi et al., 2019). Наибольшее разнообразие спирей, около 70 видов, встречается в Восточной Азии: в Китае и на Тайване (Lu, Crinan, 2003; Choi et al., 2019). В России и на сопредельных территориях бывших стран СНГ насчитывается около 25 видов (Пояркова, 1939).

У каждого вида растения в процессе эволюции выработались определенные потребности к условиям существования и приспособленность к занимаемой экологической нише. Экологические особенности конкретных видов растений сформировались в результате длительного действия соответствующих условий. Среди различных видов *Spiraea* встречаются виды, приуроченные к определенным местам обитания. По экологическим предпочтениям виды спирей можно разделить на лесные (мезофиты), лесостепные (мезоксерофиты), степные виды (ксерофиты), виды скальных обнажений (мезоксерофиты), а также виды, предпочитающие влажные местообитания (гигрофиты).

Основной способ размножения особей в популяции играет важную роль в формировании их генетического разнообразия (Lloyd, 1980; Emery, 2014). Для видов *Spiraea* характерны различные типы воспроизведения и размножения в природных популяционных системах, среди них как половое: перекрестное опыление (ксеногамия или аллогамия, аутбридинг) и самоопыление (автогамия, инбридинг), так и вегетативное размножение (клональные фрагменты – раметы, инбридинг). Выбор особями *Spiraea* репродуктивных стратегий в популяции будет зависеть от конкретных условий произрастания, от занимаемых биотопов и экологических ниш. В одной и той же популяционной системе особи различных видов *Spiraea* могут предпочесть один тип воспроизводства другому или сочетать несколько типов размножения. Потомки от разных способов воспроизведения и размножения будут составлять генотипическое и фенотипическое разнообразие, наблюдаемое в популяционных системах в виде изменчивости.

В роде *Spiraea* встречаются как широко распространенные виды с широкой нормой реакции, так и редкие виды спирей, имеющие ограниченное распространение в пределах ареала и занимающие локальные биотопы (Ширманов, Полякова, 2019). В Красные книги 16 субъектов Российской Федерации внесено 7 видов спиреи: *S. crenata* L., *S. elegans* Pojark., *S. hypericifolia* L., *S. litwinowii* Dobrocz., *S. media* Schmidt, *S. trilobata* L., *S. humilis* Pojark., для которых установлены различные категории редкости (Ширманов, Полякова, 2019).

В Даурии распространены так называемые спирейные харганаты (спирейники) (Беликович, Галанин, 2006), в которых ценозообразующая роль в кустарниковом пологе принадлежит видам спиреи – *S. aquilegifolia* Pall. (доминантный вид) и *S. media* (постоянный вид). Подобные спирейные харганаты распространены на Алтае (*S. aquilegifolia*, *S. media*), в Тыве (*S. media*), Хакасии (*S. trilobata*), Монголии (*S. aquilegifolia*, *S. media*) и Китае (Беликович, Галанин, 2006). Ксерофитные кустарники *S. aquilegifolia* образуют петрофильные кустарниковые степи, которые являются редкими и их следует охранять (Зеленая книга Сибири..., 1996; Галанин, Беликович, 2006).

Часть площадей харганатов уничтожена рубками под топливо и последующим выпасом скота. Деградированные харганаты отмечены в полосе 10 км вдоль границы с Монголией на всех склонах западных экспозиций (Беликович, Галанин, 2006). Постоянный выпас скота и пожары приводят к деградации ксерофитных зарослей спирей в горах Сибири. Например, таволго-абрикосовые и таволго-ильмовые сообщества Забайкалья считаются редкими растительными сообществами и подлежат охране (Зеленая книга Сибири..., 1996). При снижении выпаса скота многие участки разнотравно-ковыльных степей восстанавливаются, интенсивно закустариваются, например, в Зауралье спиреей городчатой *S. crenata* L.

Чем выше генетическое разнообразие видов, обитающих как в ненарушенных, так и в сильно нарушенных средах, тем успешнее проходит адаптация, тем популяции наиболее способны эволюционировать в ответ на давление внешних факторов среды и с меньшей вероятностью исчезнут в случае изменения условий окружающей среды. Снижение генетического разнообразия популяций растений может нанести ущерб в целом растительному сообществу и негативно повлиять на другие виды растительного сообщества.

Вследствие этого генетические исследования по изучению изменчивости и популяционной струк-

туры видов очень важны и часто включаются в стратегии сохранения редких видов растений и растительных сообществ. Определение стратегий генетической устойчивости популяций *Spiraea* позволит разработать рекомендации по сохранению редких видов спирей и их сообществ.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ЛЕСНЫХ ВИДОВ *Spiraea*

Наибольшие площади ареала рода занимают лесные виды спирей, что связано с подавляющими территориями, занятыми лесами. Спиреи в качестве подлеска встречаются в различных типах фитоценозов, где часто приурочены к окнам в древесном пологе, к полянам, образуя кустарниковые заросли.

Наиболее широко распространенными лесными видами являются спирея дубравколистная *Spiraea chamaedryfolia* L. и спирея средняя *S. media*. Эти виды растут в подлеске хвойных и мелколиственных (березовых, осиновых) лесов зеленомошного, травяного и кустарникового типов (Кудряшова, 2005).

Тип возобновления у лесных видов *Spiraea* может различаться в зависимости от конкретных занимаемых видами ценозов и общего проективного покрытия. В смешанных осиново-пихтовых лесах с общим проективным покрытием мелкотравьем до 40% *S. media* представлена исключительно в виде взрослых особей (Тищенко, 2010), полученных путем семенного возобновления, на протяжении нескольких поколений. Вегетативного (и явного семенного) подроста обнаружено не было.

В горных сосновых лесах с общим проективным покрытием из крупнотравья в 90–100% для *S. media* отмечается наличие взрослых особей (34.4%) и вегетативного подроста (65.6%) (Тищенко, 2010). Для другого лесного вида *S. chamaedryfolia* в горных сосновых лесах также наблюдается присутствие взрослых особей, около 55.4%, и вегетативного подроста, около 43.3%, и незначительная часть, около 1.3%, возобновляется в виде семенного подроста (Тищенко, 2010).

Следует отметить, что в зависимости от эколого-ценотических условий виды с широкой экологической амплитудой, такие как *S. chamaedryfolia* и *S. media*, произрастая в разных типах лесных фитоценозов, способны менять свои адаптивные стратегии. В смешанных осиново-пихтовых лесах, где для спирей отсутствуют преграды в виде густого разнотравья, преобладает перекрестное опыление и семенное размножение. А в условиях горных сосновых лесов у *S. media* и *S. chamaedryfolia* преобладает вегетативный тип возобновления, либо наблюдаются оба типа возобновления из-за подавления сомкнутым крупнотравьем семенного подроста, и поэтому сеянцы либо отсутствуют совсем, либо присутствуют в незначительном количестве.

Ксеногамия у лесных видов спирей почти всегда наблюдается для особей, приуроченных к окнам в древесном пологе, к полянам, вырубкам и местам бывших пожарищ, где достаточно света и насекомых-опылителей (жуки, шмели), тогда как под пологом леса кусты чаще находятся в угнетенном состоянии из-за отсутствия достаточного света. Такие особи воспроизводятся под пологом леса только благодаря способности к вегетативному размножению обильными корневыми отпрысками и/или ксилоризомами. Ксилоризомы – это специализированные побеги, которые возникают из спящих почек на подземных скелетных осях и способствуют формированию полицентрических систем с парциальными побегами и парциальными кустами.

Биоморфологическое разнообразие кустарников в популяции может быть представлено двумя группами: 1) с преобладанием компактных, моноцентрических биоморф и 2) с преобладанием рыхлых, полицентрических биоморф (Воронцова и др., 1977). Лесные виды *S. chamaedryfolia* и *S. media* имеют те и другие биоморфы, зависящие от занимаемой экологической ниши. Как правило, моноцентрические биоморфы (рис. 1) имеют вегетативно неподвижные или малоподвижные особи, в основном семенного происхождения, произрастающие чаще на освещенных местах. А полицентрические биоморфы (рис. 2) наблюдаются чаще в подлеске и образуются у вегетативно подвижных видов, которые возобновляются за счет корневых отпрысков и/или ксилоризом, которые у спирей бывают двух типов – эпи- и гипогеогенные.

Наличие моно- и полицентрических форм у спиреи обусловливает поливариантность жизненных форм. У спиреи встречаются такие моноцентрические формы, как деревце, аэроксильный кустарник и компактный геоксильный кустарник. Среди полицентрических биоморф для спирей характерны эпигеогенный геоксильный и гипогеогенно-геоксильный кустарники (Тищенко, 2010).

Для одного и того же вида спиреи могут быть характерны как моноцентрические (деревце, аэроксильный кустарник), так и полицентрические (эпигеогенный геоксильный и гипогеогенно-геоксильный) морфы. Например, это наблюдается для *S. media*; в осиново-пихтовых лесах преобладают эпигеогенные геоксильные полицентрики, а в горных сосняках – гипогеогенно-геоксильные кустарники. Для *S. chamaedryfolia* более типичны гипогеогенно-геоксильные морфы и в меньшей степени – компактные геоксильные кусты (Тищенко, 2010).

Такие полиморфные виды лесных спирей, как *S. chamaedryfolia* и *S. media*, используют все имеющиеся экологические ниши в лесу наиболее пол-

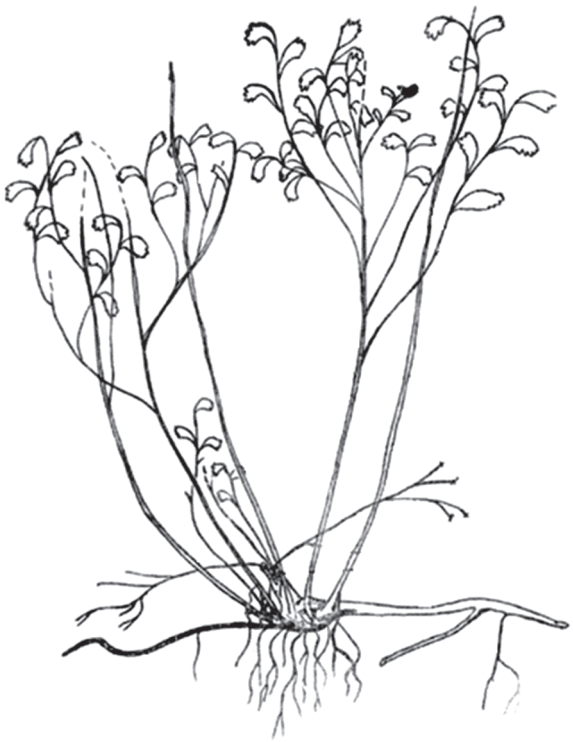

Рис. 1. Моноцентрическая биоморфа *Spiraea*.

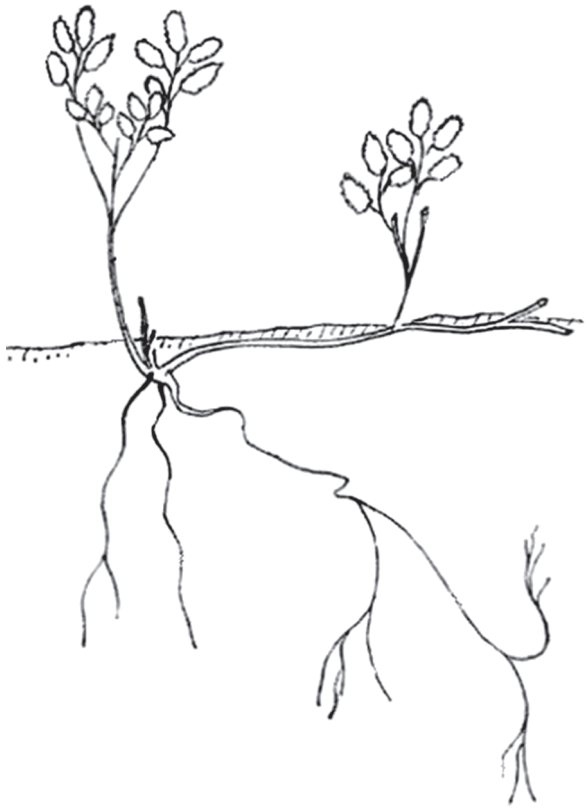

Рис. 2. Полицентрическая биоморфа *Spiraea*.

но. Так, например, в сосновых лесах в окнах древесного полога спиреи цветут и плодоносят, доминирует моноцентрический тип биоморф. Тогда как под пологом леса эти виды выглядят угнетенными, чаще сохраняются и возобновляются вегетативным способом, а генеративные экземпляры почти не встречаются. Преобладающие биоморфы под пологом леса – полицентрические, прослеживается тенденция к повышению вегетативной подвижности этих кустарников, благодаря которой спиреи часто выступают как доминанты и содоминанты молодых фитоценозов. Таким образом, устойчивость популяций спирей в значительной мере определяется их способностью быстро заполнять освобождающиеся ниши “своими” видами, способствуя, в конечном итоге, возвращению эдификаторов (Одум, 1986).

Устойчивость видов в фитоценозах определяется и способностью к самоподдержанию ценопопуляций, то есть к постоянному пополнению их онтогенетически молодым потомством (Тищенко, 2010). Поскольку семенное возобновление кустарников в лесных сообществах с развитым травяным ярусом затруднено, то в подлеске способны удерживаться особи, избегающие угнетающего воздействия травостоя и способные преодолевать его, а также выживающие за счет семенного возобновления. Это те кустарники, которые выходят из-под полога леса и являются вегетативно неподвижными или малоподвижными, и могут размножаться семенным путем на освещенных участках, свободных от травяного покрова.

Однако стратегия семенного возобновления не всегда обеспечивает устойчивое развитие кустарников подлеска. В сообществах с сомкнутым крупнотравьем вегетативно неподвижные виды не способны к самовозобновлению. Отсутствие некоторых возрастных групп свидетельствует о нарушении процессов возобновления из-за нерегулярного затрудненного прорастания семян в связи с недоразвитием зародыша. Особенно это актуально на границах экологических ареалов лесных видов спирей.

Возрастная структура ценопопуляций спирей связана напрямую с типом размножения. У вегетативно возобновляющихся кустарников спирей часто встречаются молодые нормальные неполночленные ценопопуляции, в которых преобладают ювенильные особи. Наблюдаемый нами характер возрастных спектров особей спирей в лесных сообществах свидетельствует об интенсивном процессе вегетативного возобновления, часто при отсутствии семенного. Подрост часто не достигает взрослого генеративного состояния. Преобладание имматурных и виргинильных групп в воз-

растном спектре *S. chamaedryfolia* и *S. media* свидетельствует о задержке развития на соответствующих этапах прегенеративного периода, что вызвано часто недостаточно благоприятными фитоценотическими (эколого-ценотическими) условиями. При улучшении условий освещенности, при выходе из-под полога леса, например, на вырубках, гарях, опушках, жизнеспособность особей спиреи повышается, и они достигают генеративного состояния.

Биологически устойчивые ценопопуляции, как правило, должны включать разнообразные возрастные спектры. Несмотря на отсутствие обилия генеративных морф под пологом леса, они пополняются различными возрастными особями за счет постоянно продолжающегося образовываться вегетативного потомства, и это способствует выживанию и устойчивости лесных видов спирей в различных типах лесных фитоценозов.

Наличие семенного потомства в ценопопуляциях лесных видов спирей обеспечивает генетическую изменчивость за счет рекомбинации генов и обновляет генетический материал популяции. Тем самым повышается доля наследственной изменчивости, которая определяет соответствующие реакции видов на изменчивые условия среды обитания (Грант, 1984).

Для видов подлеска с редким разнотравьем характерна стратегия преимущественно вегетативного возобновления, которая заключается в вегетативной подвижности кустарников, преобладании вегетативного возобновления над половым (семенным) и даже полном переходе к вегетативному возобновлению. Вегетативное потомство, являясь физиологически более сильным, обладает более высокими темпами роста и поэтому не испытывает фитоценотического угнетения со стороны травостоя. За счет этого вегетативно подвижные виды спирей получают преимущества в лесных сообществах и именно поэтому часто выступают доминантами. Преимущественно вегетативное возобновление связано с морфологической пластичностью этих видов и является адаптивной реакцией, направленной на самоподдержание ценопопуляций спирей в неоднородных эколого-фитоценотических условиях лесных сообществ. Ценопопуляции вегетативно подвижных видов чаще пространственно однородны даже в мозаичных по структуре лесах.

Восточноазиатский вид – спирея сливолистная, *Spiraea prunifolia* Siebold & Zucc., и форма этого вида *S. prunifolia* f. *simpliciflora* Nakai произрастают в субальпийских сообществах и в лесах у подножий гор. Размеры популяций варьируют от одного до десяти или более особей. Такие малые размеры природных популяций и высокая декоративность этого вида послужили основаниями для его сохранения, вид внесен в список охраняемых растений с 2000 г. Лесной службой Республики Корея (Huh, 2009). В природных популяциях спиреи сливолистной выявлено наличие преимущественно вегетативного размножения с образованием клонов с инбредным потомством, а также несколько уникальных генотипов, образовавшихся в результате случайного скрещивания особей, произрастающих на удаленном расстоянии (Huh, 2009). Вероятно, пыльца у спирей неоднородно распространяется только на короткие расстояния от родительской особи. Выявленная межпопуляционная генетическая дифференциация спиреи сливолистной является продуктом низких уровней потока генов. Однако отдельно стоящие растения, отобранные на расстоянии 25 м друг от друга, имели различающиеся генотипы (Huh, 2009).

Основная проблема генетической устойчивости *S. prunifolia* f. *simpliciflora* состоит в продолжающемся разрушении и фрагментации среды обитания в результате строительства дорог и избыточных сборов растений для медицинских целей (Huh, 2009).

Таким образом, для лесных видов спирей характерно совмещение двух типов адаптивных стратегий, заключающееся в сочетании моноцентрических и полицентрических биоморф и возобновлении смешанным путем – вегетативным и семенным, в зависимости от экологических условий.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ *Spiraea* СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ И СКАЛИСТЫХ ОБНАЖЕНИЙ

Степные и лесостепные виды *Spiraea* (*S. crenata*, *S. aquilegifolia*, *S. hypericifolia* L., *S. pubescens* Turcz.) образуют заросли кустарников в засушливых условиях в зоне луговых, горных и типичных степей, лесостепных зон и остепненных ценозов. Степные виды спирей часто играют ценозообразующую роль и выступают в качестве эдификаторов, доминантов и содоминантов в различных степных сообществах, а также образуют чистые флороценокомплексы – спирейники, водосборолистники (Иметхенова, 2008).

На юге ареала степные виды встречаются в аридных редколесьях Кавказа и проникают в зону пустынных степей. На севере по островам луговых степей *S. crenata* заходит в зону широколиственных лесов Западной Сибири. Могут выходить на опушки пойменных лесов, занимают прогибы на склонах разной крутизны и экспозиции в нижних и средних частях склонов, где более благоприятные условия увлажнения и более развитые почвы, а также протягиваются лентами по ложбинам – путям стока влаги (Кудряшова, 2005).

В южном Забайкалье и на юге Бурятии *S. aquilegifolia* встречается обильно на сильно каменистых малоразвитых почвах в кустарниковых и горных

Рис. 3. Генеративные особи *Spiraea hypericifolia* в Волгоградской обл., окр. пос. Гормаки, июль 2019 г. (фото Полякова К.М.).

степях, в сосновых, сосново-лиственничных, ильмовых лесах, занимая крутые открытые склоны и осыпи горной лесостепи юго-западной, южной и северо-западной экспозиции (Иметхенова, 2008; Бондаревич, Попова, 2014).

В даурских степях виды *S. pubescens* и *S. aquilegifolia* формируют кустарниковые заросли или встречаются в составе степных сообществ, образуя своеобразные кустарниковые степи – харганаты, наряду с другими видами древесных растений. Кусты *S. pubescens* чаще занимают пологие склоны или приурочены к крутым каменистым, с выходами скальных пород, склонам южной, юго-восточной и восточной экспозиций, а *S. aquilegifolia* – у подножьев склонов и по западинам (Галанин, Беликович, 2006).

Степные и скальные виды спирей обладают компактной формой куста, моноцентрическим типом биоморф, и по классификации Серебрякова (Серебряков, 1964) относятся к вегетативно-неподвижным кустарникам. Каменистые местообитания в условиях умеренного увлажнения обусловливают постоянство жизненной формы – геоксильный кустарник (Иметхенова, 2008).

Биоморфологические адаптации степных, лесостепных и скальных видов отличаются от описанных выше адаптаций лесных видов. В условиях полной освещенности и отсутствия преград в виде густого травяного покрова (общее покрытие менее 60%) наблюдается высокая жизнеспособность спирей, встречаются все возрастные спектры, и почти все особи достигают генеративного состояния (рис. 3). Для степных видов спирей в условиях полной освещенности характерно возобновление преимущественно половым (семенным) путем в относительно однородных эколого-фитоценотических условиях степных сообществ.

Ценопопуляции из вегетативно неподвижных и малоподвижных особей степных видов спиреи характеризуются одновременно пространственной однородностью и структурностью, состоят из клонов (или семей) с кустами семенного возобновления и близкородственных, инбредных особей, и имеют однородную генетическую структуру ценопопуляций в виде “пятен” (семей) (рис. 4).

Перекрестноопыляющиеся популяции степных видов спирей можно было бы рассматривать как панмиктические со свободным переопылением между особями в пределах популяции. Под действием естественного отбора в таких популяциях должна возникать генетически сбалансированная система разных генотипов – коадаптированных генотипов (Фадеева и др., 1980). Однако, следует отметить, что для степных видов *Spiraea* чаще наблюдается переопыление в пределах одного клона, представляющего собой группу близкородственных особей – потомков одних исходных прародительских форм. Хотя наличие панмиксии между разными клонами мы также не исключаем. В результате инбредных скрещиваний в пределах одного клона (семьи) происходит стабилизация гомозиготных генотипов.

Скальные виды *Spiraea* (*S. trilobata*, *S. elegans* Pojark., *S. dahurica* (Rupr.) Maxim., *S. alpina* Pall.), образующие заросли кустарников на открытых, хорошо освещенных местах в зоне остепненных и каменистых ценозов, являются также панмиктическими, размножаются преимущественно семенами (Khan et al., 2014).

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ *Spiraea* ВЛАЖНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

Виды *Spiraea* влажных мест обитаний (*S. salicifolia* L., *S. humilis* Pojark.) распространены преимущественно в речных долинах, на водоразделах, в увлажненных понижениях, также связанных с речной сетью, на местообитаниях с проточным увлажнением и хорошей аэрацией почвы (Кудряшова, 2005). Вид *S. salicifolia* приурочен к подзонам средне- и южно-таежных лесов равнинных и горных территорий, заходит по рекам в зону тундр и за-

Рис. 4. Клоновая (семейная) структура популяции *Spiraea hypericifolia* в Волгоградской обл., окр. пос. Гормаки, июль 2019 г. (фото Полякова К.М.).

байкальские степи. Вид *S. humilis* встречается также на вырубках и гарях лиственничников. Эти виды часто образуют кустарниковые заросли по долинам рек, в пойменных лесах, на травянистых болотах и заливных лугах.

Генетическая изменчивость и структура популяций российских видов влажных мест обитаний никем не изучалась, данные зарубежных исследователей демонстрируют сочетание разных репродуктивных стратегий для видов спирей с близкой морфологией и сходными условиями обитания, однако основной тип размножения – вегетативный, за счет корневых отпрысков и/или ксилоризом.

Изучение системы размножения близкого к *S. salicifolia* североамериканского вида спиреи широколистной *S. latifolia* (Aiton) Borkh. показало наличие в популяциях как полового, так и бесполого размножения. В результате аллогамии между особями с различными генотипами семена завязывались у 68% растений. Наблюдалась и автогамия, либо в пределах одного цветка, либо пыльцой с соседних цветков той же особи. В результате самоопыления завязывалось около 30% семян. Семена, развивающиеся при аллогамии, были намного крупнее, чем завязанные при автогамии. В популяциях этого вида также наблюдалось вегетативное размножение за счет корневищ и ксилоризом (Hall et al., 1974).

Наиболее тщательно изучена спирея виргинская, *Spiraea virginiana* Britton – североамериканский кустарник, встречающийся вдоль речных скал, размытых паводками берегов рек, на песчаных наносах, и находящийся под угрозой исчезновения из-за сокращения размеров популяций (Anders, Murrell, 2001; Brzysky, 2010, 2011; Brzysky, Culley, 2013; Emery, 2014). Наиболее обильные заросли спирея виргинская образует на влажных и болотистых берегах рек и ручьев, и лимитированные – на нарушенных каменистых берегах рек, где ограничена влажность (Emery, 2014).

Сначала предполагалось, что вегетативное размножение этого редкого вида является основной формой воспроизводства, а механизмы полового размножения были слабо понятны (Anders, Murrell, 2001). Постулировалось, что каждая популяция спиреи виргинской может быть индивидуальным генотипом, то есть отдельным клоном (Brzysky, 2010).

Изучение морфологии семян спиреи виргинской, собранных в природных популяциях, показало, что семена усыхают и, вероятно, стерильны, а зародыши недоразвиты (Anders, Murrell, 2001): либо семена вообще редко завязываются при самоопылении или перекрестном опылении особей одной популяции, либо количество жизнеспособных семян низкое, около 10.3%, при скрещивании особей из разных речных долин (Emery, 2014). Однако эксперименты в условиях интродукции показали, что перекрестное опыление и завязывание семян возможно у выращиваемых совместно особей из разных русел рек, что позволило предположить, что эти особи в природных условиях находятся на достаточно удаленном расстоянии друг от друга, поэтому исключает аллогамию (Anders, Murrell, 2001).

Генетический анализ тщательно отобранных образцов с кустарников только с вегетативными побегами и побегов с цветущих кустарников спиреи виргинской выявил множество генотипов

внутри речных систем, не относящихся к одной популяции, хотя в определенных речных бассейнах существует некоторая степень фенотипической однородности. Наблюдаемый полиморфизм может быть результатом груза мутаций, которые происходят при бесполом размножении. Четкой популяционной структуры у этих популяций спиреи виргинской обнаружено не было, отмечается наличие потока генов вдоль границ речных бассейнов, между бассейнами и/или руслами рек из-за их близости. Особи из сложных вторичных речных систем, изолированных и более удаленных друг от друга русел рек оказались более морфологически изменчивы, чем группы близкородственных особей из простых речных систем из соседних русел рек (Anders, Murrell, 2001).

Полученные результаты подтверждают, что в русле одной реки существует некоторая система взаимоотношений особей, а внутри вторичных бассейнов наблюдаются вынесенные по течению корневые отпрыски и/или ксилоризомы, происходящие от множества прародителей, и вызывающие таким образом наблюдаемое смешение фенотипов/генотипов (Anders, Murrell, 2001). Во время регулярных затоплений *S. virginiana* размножается вегетативно, раметы переносятся вниз по течению, где создаются новые клоны родительских форм или находятся созданные ранее (Emery, 2014).

Генетический анализ клонов спиреи виргинской внутри одного русла реки показал отсутствие генетически идентичных особей, то есть вегетативное размножение в пределах клона не подтвердилось. Все отдельные особи в пределах одного клона являлись близкородственными, полученными от инбредных скрещиваний семенного потомства, возобновленного из рядом упавших семян. Но эти отдельные особи в пределах одного клона часто не являются настоящими клонами одного растения (Anders, Murrell, 2001). Таким образом, гипотеза о наличии одного генотипа в пределах одного клона через вегетативное воспроизводство не верна, хотя не исключается возможность, что эти особи древние и поэтому могут быть генетически дивергентными клонами (Anders, Murrell, 2001). Тем не менее, возможно, субпопуляцию каждого речного стока нужно рассматривать как эволюционно значимую единицу в системе вида *S. virginiana* (Brzysky, 2011.

Дальнейшие исследования подтвердили, что популяции спиреи виргинской чаще воспроизводятся вегетативным путем (Brzysky, 2010, 2011; Emery, 2014), за счет корневых отпрысков и/или ксилоризом от особей популяций, расположенных выше по течению, которые формируют популяции вдоль рек ниже по течению (Brzysky, 2010, 2011). В зависимости от основного способа размножения (полового или вегетативного), популяции *S. virginiana* могут состоять из множества генотипов или из нескольких локализованных генотипов. Коэффициент инбридинга показал репрезентативные значения, характерные для высокого уровня клонального распространения этого вида (Brzysky, 2011).

Несмотря на выявленную высокую клональную природу *S. virginiana*, этот вид может редко размножаться половым путем (аллогамия и автогамия) (Emery, 2014). Развитие индивидуальных рамет зависит от густоты соседствующих насаждений и/или степени покрытия, а также от доступа к свету. Однако прорастание семян спиреи виргинской в условиях прибрежных зон может быть проблематичным. В природных популяциях наблюдалось завязывание жизнеспособных семян (Emery, 2014), но сеянцы не развивались из-за проблем с прорастанием семян (Brzysky, Culley, 2013), вызревала только малая часть семян в некоторых щитковидных соплодиях (Emery, 2014). При этом созревание пыльцы никак не влияло на количество образованных семян (Emery, 2014), около 90% пыльцевых зерен спиреи виргинской из Огайо оказались жизнеспособными (Brzysky, Culley, 2013).

В целом популяции спиреи виргинской имеют низкие уровни генетической изменчивости из-за упомянутых маленьких размеров популяций и преобладания вегетативного размножения, частично из-за возведенных конструкций дамб, предотвращающих регулярные затопления, тем самым ограничивается обмен генетически более разнородными удаленными раметами внутри популяций (Brzysky, 2010). Популяции спиреи виргинской обычно устойчивы при наличии регулярных затоплений. Отсутствие частых затоплений (наводнений) ставит под угрозу исчезновения популяции спиреи виргинской (Brzysky, 2011), так как со стороны других древесных видов усиливается конкуренция за свет и другие экологические факторы (Emery, 2014).

Для восточноазиатского вида спиреи японской *S. japonica* L. и его разновидностей, произрастающих вдоль ручьев, рек, лесных опушек, обочин дорог, сукцессионных полей и линий электропередач, отмечается тенденция к инбридингу, особи этого вида могут легко размножаться клонально (Zhang et al., 2008). Также отмечается низкий уровень генетической изменчивости внутри популяций и высокая генетическая дифференциация между популяциями. Рассеивание семян из листовок спиреи японской, как и у других видов спирей, осуществляется за счет выброса и силы тяжести, редко с помощью ветра или животных. Поэтому расстояние, на которое семена распространяются, ограничено. Эксперименты по проращиванию семян спиреи японской показали низкую всхожесть (Zhang et al., 2008).

Для популяций другого североамериканского вида спиреи войлочной, *Spiraea tomentosa* L., произрастающего на открытых местах в заболоченных

лесах, на влажных лугах, пастбищах и на болотах (Salamun, 1951), приводятся данные о широком распространении у вида полового (семенного) размножения и низкого уровня клональности (Lorenz et al., 2021). Генетическое разнообразие *S. tomentosa* из Восточной Германии и западной части Польши, где этот кустарник натурализовался, оказалось высоким, сопоставимым с перекрестноскрещивающимися многолетними растениями. Однако особи спиреи войлочной, собранные на влажных лугах, показывали более низкое значение ожидаемой гетерозиготности (Lorenz et al., 2021), вероятно, за счет наличия близкородственных скрещиваний или вегетативного размножения. Обилие сеянцев *S. tomentosa* указывает на наличие семенного размножения в качестве основного (Lorenz et al., 2021). Таким образом, вид *S. tomentosa* имеет репродуктивную стратегию семенного воспроизводства потомства.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМАХ *Spiraea*, ВЛИЯЮЩИЕ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ВИДОВ

Популяционная система оказывается тем устойчивее к различного рода внешним воздействиям, чем значительнее ее внутреннее генетическое разнообразие (Алтухов, 2003). На генетическое разнообразие особей в популяции влияет система их размножения (Emery, 2014). Привнесение пыльцы из другой популяции может увеличить генетическую изменчивость. С иной точки зрения, самоопыление (автогамия) или частое переопыление между близкородственными особями может привести к понижению генетического разнообразия внутри популяции и к инбридинговой депрессии, а, следовательно, к снижению завязывания семян, их жизнеспособности и всхожести (Lloyd, 1980; Linhart, Grant, 1996; Emery, 2014). Некоторые растения способны производить жизнеспособные семена через автогамию, что имеет преимущество для небольших популяций, когда занос пыльцы невозможен (Lloyd, 1980).

Генетическое разнообразие позволяет популяциям растений адаптироваться к избирательному действию факторов среды. На структуру популяций растений влияют многие факторы, такие как небольшой размер популяции, наличие вегетативного размножения и высокий уровень клональной изменчивости, антропогенная нагрузка и другие, что в итоге может привести к сокращению генетической изменчивости, а, следовательно, и к снижению генетической устойчивости популяций и видов в целом. В нарушенных местообитаниях или в неблагоприятных для вида условиях спиреи, как правило, переходят к вегетативному размножению и самоопылению, характеризуются клоновостью. При частичном восстановлении условий произрастания у образцов спиреи выявляется инбридинг, приводящий к понижению природного полиморфизма популяций (Poliakova et al., 2018).

На генетическую устойчивость (и изменчивость) вида также влияет его редкость (эндемизм) и малые размеры популяций, или, наоборот, циркумполярное распространение видов. Виды одного и того же рода с редким распространением чаще имеют низкие уровни генетической изменчивости из-за низкого ауткроссинга внутри маленьких и/или удаленных популяций по сравнению с широко распространенными видами (Gitzendanner, Soltis, 2000). Максимальная устойчивость во времени и в пространстве должна быть свойственна именно широко расселенному виду (Алтухов, 2003).

Виды с небольшими и изолированными популяциями могут иметь высокие уровни автогамии и инбридинга и, следовательно, сниженное или небольшое число семян. На такие популяции особенно негативно может повлиять хозяйственная деятельность человека (Emery, 2014).

В природных популяциях генотипическое и фенотипическое многообразие составляют потомки от разных способов воспроизведения и размножения, что определяет уровни наблюдаемой изменчивости в популяционной системе. Генетическая структура природной популяции зависит от соотношения способов размножения, поэтому тип популяции определяют по преобладающему способу размножения (Фадеева и др., 1980).

Для популяций различных видов *Spiraea* характерны три основных типа популяций: 1) панмиктическая, характерный тип размножения – половой (семенной), преимущественно перекрестное опыление (аллогамия), в том числе с близкородственными особями, то есть инбридинг в пределах клона или семьи; 2) клональная, характерный тип размножения – бесполый (вегетативный) за счет отделения корневых отпрысков и/или ксилоризом от родительской особи; 3) клонально-панмиктическая, сочетающая два или более типа размножения: половой (аллогамия, автогамия), бесполый (вегетативный: за счет отделения корневых отпрысков и/или ксилоризом от родительской особи).

Многие виды растений используют оба способа воспроизводства, половой и бесполый, отдавая предпочтение первому или второму в зависимости от экологических факторов (Linhart, Grant, 1996). Так, лесные виды спирей совмещают способность к половому и вегетативному размножению. Своеобразная (комплексная, сложная, составная) структура популяций отражает совмещение двух типов адаптивных биоморфологических стратегий и возобновление смешанным путем – вегетативным и семенным. Очевидно, что такое соотношение способов воспроизводства и размножения является наиболее стратегически верным для

лесных видов спирей. При сочетании разных способов размножения обеспечивается наибольшая генетическая устойчивость, которая заключается в оптимальном соотношении процессов изменчивости и стабилизации генотипов.

В панмиктических популяциях степных видов спиреи преобладает перекрестное опыление, и подавляющая часть особей ксеногамны. Популяции степных видов спирей, несмотря на перекрестное опыление, часто обнаруживают высокий уровень гомозиготности; большинство ядерных микросателлитных локусов оказываются гомозиготными и мономорфными. Низкий уровень гетерозиготности в природных популяциях степных видов *Spiraea* свидетельствует о переопылении в пределах одного клона (семьи) и инбридинге. В результате инбредных скрещиваний в пределах одного клона, или семьи, происходит стабилизация гомозиготных генотипов. В популяциях, включающих клональные фрагменты скрещивания (раметы), обмен генетической информацией происходит с разной частотой. Клоны играют роль стабилизатора адаптивных генотипов (как гомозиготных, так и гетерозиготных), в зависимости от фертильности особей.

При длительном отсутствии семенного размножения клоны, размножаясь, генетически дифференцируются, и часто принимают на себя функции эволюционирующих местных популяций. Наличие семенного потомства в ценопопуляциях как лесных, так и степных видов спирей будет обеспечивать генетическую изменчивость за счет рекомбинации генов и обновлять генетический материал популяции (Фадеева и др., 1980). Семенное потомство обладает бóльшей генетической изменчивостью и может лучше противостоять изменяющимся условиям среды или стихийным бедствиям (Lloyd, 1980). Семена, завязанные в результате перекрестного опыления, распространяясь, могут осваивать новые места обитания или производить новые комбинации генотипов и привносить их в удаленные популяции (Linhart, Grant, 1996).

Размножение клона, или семьи, происходит на основе митозов, без рекомбинации генетического материала (если только не встречаются соматические мутации), поэтому все потомки клона копируют генотип исходной родительской особи и идентичны с ней. В результате, в клоне одинаково успешно воспроизводятся как гомозиготные, так и гетерозиготные генотипы. Это является основной популяционной характеристикой клона, в котором могут быть закреплены разные генотипы, в том числе гетерозиготные. Можно сказать, что при вегетативном размножении происходит стабилизация адаптивных генотипов, как гомозиготных, так и гетерозиготных. Гомозиготные формы оказываются адаптивными, несмотря на то, что отбор в перекрестноопыляющихся популяциях стабилизирует преимущественно гетерозиготные генотипы по большинству генов. В стабильных условиях среды вегетативное размножение может привести к появлению популяций, которые смогут наиболее эффективно использовать имеющиеся ресурсы (Linhart, Grant, 1996; Emery, 2014). Размер клонов популяций зависит от адаптивной ценности генотипа особей клона. Вегетативно подвижные особи лесных видов имеют однородную пространственную и генетическую структуру ценопопуляций.

Вегетативное размножение также имеет преимущество в популяциях, так как получение вегетативных побегов (корневых отпрысков и ксилоризом у спирей) менее затратно с энергетической точки зрения по сравнению с образованием цветков и семян (Emery, 2014). У автогамных особей видов *Spiraea* семена образуются в результате самоопыления, хотя эти растения способны и к перекрестному опылению при изменении условия освещения. Примером внутрипопуляционной изменчивости по устойчивости также может служить недружность появления всходов спиреи и увеличение варьирования сроков прорастания семян.

В качестве еще одной адаптивной стратегии некоторые виды рода *Spiraea* часто выбирают гибридизацию. Гибридизация между близкородственными видами спирей, как источник увеличения генетического разнообразия и генетической устойчивости имеющих тенденцию к инбридингу видов, обусловлена отсутствием морфогенетических препятствий для скрещивания и близостью местообитаний исходных видов. Виды рода *Spiraea*, как и многие другие представители розоцветных, могут образовывать большое число естественных межвидовых гибридов. Во многих районах, например, произрастает *S. pikovensis* Bess. – гибрид *S. crenata* L. × *S. media* (Коропачинский, Милютин, 2006). На Кавказе, в Закавказье и реже в других южных районах встречаются гибриды *S. crenata* × *S. hypericifolia* (Пояркова, 1939; Коропачинский, Милютин, 2006). В Сибири отмечены гибриды *S. aquilegifolia* × *S. media*; *S. aquilegifolia* × *S. alpina*; *S. aquilegifolia* × *S. dahurica*, *S. micropetala* Zbl. – гибрид *S. hypericifolia* × *S. media* (Пояркова, 1939; Положий, 1988; Коропачинский, Милютин, 2006; Иметхенова, 2008), *S. oxyodon* Zbl. – гибрид *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess. × *S. media* (Бице и др., 1983; Коропачинский, Милютин, 2006). На Дальнем Востоке обнаружены гибриды *S. elegans* × *S. ussuriensis* Pojark.; *S. betulifolia* Pall. × *S. salicifolia*; *S. betulifolia* × *S. beauverdiana* Schneid.; *S. sericea* Turcz. × *S. media* (Пояркова, 1939; Воробьев, 1968; Коропачинский, Милютин, 2006). В результате процессов гибридизации и постгибридного обособления популяции *Spiraea* оказываются более гетероморфными, в них чаще наблюдаются гетерозиготные особи, что ведет к значительной роли “дрейфа генов” и лучшей адаптации кустарников к различным биотопам.

Полиплоидия, как выбранная видами *Spiraea* адаптивная стратегия, также встречается нередко. За счет полиплоидии (предположительно разного происхождения) особи *Spiraea* могут выживать в экстремальных условиях. В роде *Spiraea* наблюдаются высокие уровни плоидности, которые являются более высокими по сравнению с другими покрытосеменными. Для рода характерно наличие полиплоидных форм, найдены диплоидные и тетраплоидные виды. Гексаплоиды и октоплоиды среди видов спиреи, вероятно, редки (Полякова, Муратова, 2015).

Полиплоидия, как правило, связана с выраженным вегетативным размножением (Herben et al., 2017). У лесного вида *S. media*, с преобладающим вегетативным размножением, проявляется внутривидовое варьирование числа хромосом. Разные популяции этого вида представлены несколькими, в том числе полиплоидными и анеуплоидными, отдельными цитотипами (2n = 18, 24, 36), сформировавшимися в результате цитогенетической нестабильности исходных автополиплоидов. Способность многих автополиплоидов среди *Spiraea* сочетать семенной и вегетативный типы размножения обеспечивает поддержание популяций внутри видов с разным уровнем плоидности. Подобное разнообразие цитотипов внутри одного вида часто наблюдается среди растений, размножающихся вегетативным путем.

Имеющиеся типы возобновления кустарников спирей и преобладающую систему размножения необходимо учитывать при сборе биологического материала для генетического анализа, для изучения генетической изменчивости и структуры популяций, иначе это может привести к искажению результатов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесные виды рода *Spiraea* образуют клонально-панмиктические популяции и обладают стратегиями, характерными для данного типа популяций, сочетающими преимущества панмиктических и клональных популяций. В условиях полной освещенности и низкого общего проективного покрытия (ниже 60%) образуются панмиктические популяции лесных видов спирей с моноцентрическими, вегетативно неподвижными или малоподвижными биоморфами и с преобладанием полового размножения – аллогамии. В панмиктических популяциях лесных видов спирей отмечается наличие почти всех возрастных спектров. Под пологом леса и в условиях высокого общего проективного покрытия (выше 60%) образуются клональные популяции с полицентрическими биоморфами и вегетативным размножением за счет рамет корневых отпрысков и/или ксилоризом.

Преимущественное развитие биоморф полицентрического типа является одной из важных адаптаций этих кустарников к произрастанию в лесных фитоценозах. Вегетативно подвижные особи лесных видов спиреи имеют однородную пространственную структуру ценопопуляций. Вегетативное возобновление спирей связано с морфологической пластичностью этих видов и является адаптивной реакцией, направленной на самоподдержание ценопопуляций в неоднородных эколого-фитоценотических условиях лесных сообществ.

Ценопопуляции из вегетативно неподвижных и малоподвижных особей лесных видов спиреи характеризуются пространственной гетерогенностью с локализацией кустов семенного возобновления на участках леса с невыраженным травостоем. Природные популяции лесных видов спирей генетически устойчивы за счет сочетания разных форм возобновления. Виды спирей в разных типах лесных фитоценозов способны менять адаптивные стратегии в зависимости от эколого-ценотических условий. Уровни генетической изменчивости в популяциях лесных видов спирей могут быть от низкого до высокого.

Степные и скальные виды *Spiraea* образуют преимущественно панмиктические популяции, в которых преобладает перекрестное опыление, наблюдаются моноцентрические, вегетативно неподвижные биоморфы. Близкородственные скрещивания происходят как внутри одного клона, так и между клонами. Низкие уровни изменчивости могут наблюдаться из-за большого числа инбредных особей.

Виды спирей влажных мест обитаний образуют преимущественно клональные популяции, с полицентрическими биоморфами и вегетативным размножением за счет отделения корневых отпрысков и/или ксилоризом. Уровни изменчивости в таких популяциях могут быть низкими вследствие образования множества идентичных клонов или средними – за счет груза соматических мутаций, происходящих при бесполом размножении.

Для поддержания необходимой генетической устойчивости популяций необходимо оптимальное соотношение внутри- и межпопуляционной компонент генного разнообразия в популяционной системе (Алтухов, 2003). Различные виды *Spiraea* поддерживают необходимую генетическую устойчивость популяций благодаря оптимальному соотношению инбридинга и аутбридинга. Такой баланс наблюдается в не нарушенных антропогенными воздействиями природных популяционных системах *Spiraea*.

Результаты генетических исследований видов *Spiraea* могут быть использованы для выявления популяций с ограниченной численностью и пополнения их генетического разнообразия за счет отбора изменчивых особей по всей популяции, которые могли бы поддерживать уровень вариабельности

как при случайном скрещивании (Hedrick, 1998), так и для создания генетически репрезентативных резервов генетического материала (семена, черенки, пыльца, меристема) для восстановления вида в случае его исчезновения. Результаты по генетическому разнообразию популяций *Spiraea* необходимы также для управления их генетическими ресурсами *ex situ*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН № 0112-2019-0001.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.

Беликович А.В., Галанин А.В. Забайкальский харганат как тип растительности // Комаровские чтения. 2006. Вып. LII. С. 98–126.

Бице М. Виды и гибриды рода Таволга (*Spiraea* L.) секции Spiraria Ser., культивируемые в Латвийской ССР / Ботанические сады Прибалтики. Охрана растений. Рига: Зинатне, 1977. С. 197–208.

Бондаревич Е.А., Попова О.А. Особенности фитоценозов с участием *Melica virgata* Turcz. ex Trin. (Poaceae) Восточного Забайкалья в сравнении с сопредельными территориями // Turczaninowia. 2014. Т. 17 (4). С. 97–109. https://doi.org/10.14258/turczaninowia.17.4.16

Воробьев Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Определитель. Л.: Наука, 1968. 278 с.

Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е., Егорова В.Н. и др. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 217 с.

Галанин А.В., Беликович А.В. Даурия как подобласть Дауро-Маньчжурской ботанико-географической области // Комаровские чтения. 2006. Вып. LIII. С. 9–31.

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.

Зеленая книга Сибири: Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1996. 396 с.

Иметхенова О.В. Особенности распространении *Spiraea aquilegifolia* Pallas в Селенгинском среднегорье: Западное Забайкалье: Дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ: Бурятский гос. ун-т, 2008. 110 с.

Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Акад. изд-во Гео, 2006. 223 с.

Кудряшова Н.А. Биологические особенности декоративных кустарников рода *Spiraea* L. в условиях степной зоны Южного Урала: Дис. ... канд. биол. наук. Оренбург: Оренбург. гос. пед. ун-т, 2005. 148 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 325 с.

Положий А.В. Род *Spiraea* L. – Таволга // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. Т. 8. С. 10–20.

Полякова Т.А., Муратова Е.Н. Кариологическое исследование некоторых видов рода *Spiraea* (Rosaceae) флоры Дальнего Востока и Восточной Сибири // Раст. мир Азиатской России. 2015. № 2 (18). С. 23–26. http://izdatgeo.ru/pdf/rast/2015-2/23.pdf

Пояркова А.И. Род Спирея – *Spiraea* L. // Флора СССР. М.–Л.: Акад. наук СССР, 1939. Т. 9. С. 283–305.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 146–205.

Тищенко М.П. Адаптивные стратегии кустарников в лесных фитоценозах // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 4. С. 525–537.

Фадеева Т.С., Соснихина С.П., Иркаева Н.М. Сравнительная генетика растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. 248 с.

Ширманов М.В., Полякова Т.А. Редкие и охраняемые виды рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) России // Пробл. ботан. Южной Сибири и Монголии. 2019. Т. 19. № 2. С. 140–145. https://doi.org/10.14258/pbssm.2019096

Anders C.M., Murrell Z.E. Morphological, molecular, and biogeographical variation within the imperiled Virginia *Spiraea* // Castanea. 2001. V. 66. № 1–2. P. 24–41.

Brzyski J.R. Isolation and characterization of microsatellite markers in the rare clonal plant, *Spiraea virginiana* (Rosaceae) // Am. J. Botan. 2010. P. e20–e22. https://doi.org/10.3732/ajb.1000008

Brzysky J.R. Genetic variation and clonal structure of the rare, riparian shrub *Spiraea virginiana* (Rosaceae) // Conserv. Genet. 2011. V. 12. P. 1323–1332.

Brzysky J.R., Culley Th.M. Seed germination in the riparian zone: the case of the rare schrub, *Spiraea virginiana* (Rosaceae) // Castanea. 2013. V. 78. № 2. P. 87–94.

Choi H.J., Eom H.S., Choi M.J. et al. Taxonomic review of *Spiraea chartacea* compared with its related species of section *Chamaedryon* in Korea // J. Asia-Pacific Biodiv. 2019. V. 12. P. 631–642. https://doi.org/10.1016/j.japb.2019.08.008

Emery K. Effects of open pollination, selfing, inbreeding, and outbreeding on seed set and variability in *Spiraea virginiana* Britton (Rosaceae) // J. Undergrad. Res. Univ. of North Carolina. 2014. P. 400–409.

Gitzendanner M.A., Soltis P.S. Patterns of genetic variation in rare and widespread congeners // Am. J. Bot. 2000. V. 87. P. 783–792.

Hall I.V., Murray R.A., Jackson L.P. The biology of Canadian weeds. 2. *Spiraea latifolia* // Can. J. Plant Sci. 1974. V. 54. P. 141–147.

Hedrick P.W. Maintenance of genetic polymorphism: spatial selection and self-fertilization // Am. Nat. 1998. V. 152. P. 145–150.

Herben T., Suda J., Klimešová J. Polyploid species rely on vegetative reproduction more than diploids: a re-examination of the old hypothesis // Ann. Botan. 2017. V. 120. P. 341–349.

Huh M.K. Genetic diversity and population structure of *Spiraea prunifolia* for. *simpliciflora* by inter-simple sequence repeats // J. Life Sci. 2009. V. 19. № 9. P. 1183–1189.

Khan G., Zhang F., Gao Q. et al. Isolation of 16 microsatellite markers for *Spiraea alpina* and *S. mongolica* (Rosaceae) of the Qinghai-Tibet Plateau // Appl. Plant Sci. 2014. V. 2 (1). https://doi.org/10.3732/apps.1300059

Linhart L.B., Grant M.C. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1996. V. 27. P. 237–277.

Lloyd D.G. Demographic factors and mating patterns in angiosperms // Demography and evolution in plant population. Berkeley, Los Angeles: Univ. of California Press, 1980. P. 67–88.

Lorenz J., Heinrich R., Schneider A. et al. Invasive populations of *Spiraea tomentosa* (Rosaceae) are genetically diverse but decline during succession in forest habitats // Plant Biol. 2021. V. 23. P. 749–759. https://doi.org/10.1111/plb.13275

Lu L., Crinan A. Spiraea L. // Flora of China, Pittosporaceae through Connaraceae / Eds Z.Y. Wu, P.H. Raven. V. 9. Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botan. Garden Press, 2003. P. 47–73.

Poliakova T.A., Shatokhina A.V., Bondarenko G.N., Politov D.V. Assessment of genetic diversity of some Siberian and Far Eastern the genus *Spiraea* (Rosaceae) by newly developed multiplex panels of nuclear SSR loci // Vavilovskii Zhurnal Genetiki I Selektii. 2018. V. 22 (6). P. 654–659. https://doi.org/10.18699/VJ18.407

Salamun P.J. A population study of the variation in the inflorescence of *Spiraea tomentosa* // Rhodora. 1951. V. 53 (636). P. 280–294.

Zhang Zh., Du N., Pu Ch. et al. Environmental heterogeneity decides bio-heterogeneity of the *Spiraea japonica* complex (Rosaceae) in China // Australian J. Bot. 2008. V. 56. P. 91–95.

Adaptive Strategies and Genetic Stability of Species of the Genus *Spiraea* (Rosaceae) in Natural Population Systems

T. A. Poliakova*

Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

**e-mail: tat-polyakova@yandex.ru*

Adaptation of various *Spiraea* species to changing environmental conditions is associated with characteristic biomorphological and reproductive strategies. Forest species of the genus *Spiraea* form clonal-panmictic populations and have strategies combining the advantages of panmictic and clonal populations. Populations of these species are genetically stable due to a combination of different forms of renewal and the ability to change adaptive strategies. The levels of genetic variability in populations of forest *Spiraea* species can vary widely. Steppe and rocky *Spiraea* species form predominantly panmictic populations, in which cross-pollination prevails and monocentric biomorphs are observed. Closely related crosses occurring both within one clone and between clones cause low levels of variability. Species of *Spiraea* of moist habitats form mainly clonal populations, with polycentric biomorphs and vegetative reproduction due to root offspring and/or xylorhiza, with low levels of variability due to the formation of identical clones or medium due to mutations. The results of genetic studies of *Spiraea* species can be used to identify populations in need of conservation, as well as to manage genetic resources *ex situ*.

Keywords: Spiraea, biomorphological adaptations, type of reproduction, crossing system, population structure, genetic stability