

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ им. Н. К. КОЛЬЦОВА

# ФЕНОТИКА ПОПУЛЯЦИЙ



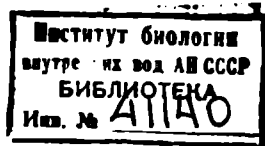
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1982

1

Книга представляет интерес для всех биологов, связанных с изучением природных популяций животных и растений.

**А. В. ЯБЛОКОВ**


$$\Psi \frac{2(0.5(11111)) - 261}{0.5(12) - 82} \quad 483-82, \text{ кв. 2.}$$

© Издательство «Наука», 1982 г.

# СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ И НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ФЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

*А. В. Яблоков*

*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР,  
Москва*

В последние годы исследования в области фенетики животных активно развивались как в направлении охвата все новых и новых объектов, так и по пути разработки основных теоретических проблем фенетики. Это выразилось и в увеличении числа фенетических публикаций, в том числе нескольких специальных сборников, полностью посвященных проблемам фенетики («Физиологическая и популяционная экология животных», вып. 5(7), 1978, Изд-во Саратовского университета), «Проблемы фенетики растений» [1978, Махачкала], публикации издательством «Наука» книги «Фенетика: Эволюция, популяция, признаки» [1980] и публикации издательством «Коллинс» (Лондон) в известной серии «Новый натуралист» книги Р. Дж. Берри «Наследственность и естественная история» [Berry, 1977], посвященной в основном фенетике. В целом ряде ученых советов в разных городах страны и за рубежом успешно были защищены диссертации, полностью или в значительной своей части посвященные проблемам фенетики растений и животных. Среди них следует упомянуть в первую очередь работы М. М. Магомедмирзаева [1977], Л. В. Туретиной [1979], В. М. Захарова [1979], Т. Сьоволда [Siøvold, 1977].

В крупнейшем в мире реферативном журнале по биологии, издаваемом АН СССР, в серии «Генетика человека» вот уже несколько лет выделяется специальная рубрика «Ген и фен»; определение понятия «фена» появилось в Большой Советской Энциклопедии (т. 27, с. 807) и в последнем генетическом словаре [Rieger et al., 1976]. Важным шагом на пути консолидации исследователей в области фенетики стало Второе Всесоюзное совещание по фенетике популяций, проведенное в декабре 1979 г. в Москве Институтом биологии развития им. Н. К. Кольцова и Научным советом АН СССР по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов» с участием зарубежных исследователей. Ниже я затрону лишь некоторые аспекты современного развития фенетики популяций, учитывая, что целый ряд других проблем более подробно освещается в других статьях настоящего сборника. Среди рассматриваемых ниже проблем первая относится к выяснению связи фенетики с близкими областями популяционной биологии и другими биологическими дисциплинами, другая касается проблемы

фена, третья — одной из методик феногеографического исследования и, наконец, последняя из рассматриваемых проблем связана с интерпретацией фенетических данных при изучении структуры популяций.

## Фенетика как пограничное направление. Терминология

Фенетика — это распространение генетических подходов и принципов на формы, собственно генетическое изучение которых затруднено или невозможно. *Предметом* фенетики является внутривидовая изменчивость, доводимая в конечном итоге до рассмотрения дискретных, альтернативных признаков — фенов. *Методами* фенетики являются вычленение в изменчивости изучаемых форм различных фенов, количественное и качественное изучение фенов в популяциях и других группах особей. *Целью* фенетики является разработка вопросов микроэволюции, теоретической систематики, практической биотехники и других проблем, связанных с популяционным исследованием видов в природе [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; и др.].

Поскольку внутривидовая изменчивость касается любых проявлений жизнедеятельности — от молекулярно-генетического до эколого-этологического, то и соответственно фены могут быть самые разные и касаться как строения любых биологических структур, так и их функционирования. Взаимоотношение фенетики с другими разделами популяционной биологии схематично изображены на рис. 1. Подчеркну, что на схеме показаны лишь популяционные разделы различных биологических дисциплин, развитые в настоящее время очень по-разному. Наиболее развитыми являются, по-видимому, популяционные генетика и экология, в последние годы быстро развивается популяционная морфология и этология. В значительной степени не развиты популяционные направления в физиологии, биохимии и биологии развития.

Из приведенной схемы, как мне кажется, достаточно ясно, что споры о границах, например, популяционной морфологии и фенетики в значительной мере беспочвенны: во многих случаях работа в равной степени может относиться одновременно и к популяционной морфологии, и к фенетике собственно. Фенетическими можно считать все те работы, в которых исследователь будет оперировать с частотами дискретных признаков, к какому бы разделу популяционной биологии не относились эти признаки.

Необходимо подчеркнуть существенное различие между пониманием фенетики как генетико-эволюционного направления изучения популяций [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973] и использования «фенетической» терминологии в ряде разделов теоретической систематики. В англо-язычных странах с середины 60-х годов наметилась тенденция называть «фенетическими» все подходы, связанные с использованием нумерических (числовых) методов в таксономии. Для нумерической таксономии характерно

использование таких понятий, как «фенетическая классификация» (классификация на основании внешних признаков сходства), «фенетические группы», выделение которых и является целью нумерической таксономии, «фенетические отношения» и «фенетическое сходство», определение которых является главными методами нумерической таксономии. Наконец, специфическими понятиями нумерической таксономии является понятие «фенона» как группы форм одного уровня фенетического сходства [Sokal, Sneath, 1963; Jardine, Gibson, 1971; и мн. др.] и OTU (Operation Taxonomic Unit) как группы особей, выделяемой в качестве первичного объекта классификации.

Из сказанного ясно, что в основе нумерической таксономии лежит задача создания практически работающей надежной классификации видов и более крупных таксонов. В основе же фенетики лежит задача популяционного исследования видов в природе для разработки проблем микроэволюции. Главным методологическим подходом фенетики является эволюционно-генетический, тогда как в нумерической таксономии в основном реализуется формально-статистический подход. Все это свидетельствует о существовании глубоких и принципиальных различий между этими направлениями изучения фенотипов. К сожалению, предлагая термин «фенетика» для нового пограничного направления микроэволюционных исследований, мы [Тимофеев-Ресовский и др. 1973] не учли того, что Э. Майр в 1965 г. [Mayr, 1965] термином «нумерическая фенетика» (numerical phenetics) определил содержание всего направления нумерической таксономии. И хотя в дальнейшем предложенная Э. Майром терминология не укрепились, в самые последние годы в таксономической литературе и при описании внутривидовой изменчивости все используемые для анализа морфологические признаки стали иногда кратко называть «фенетиками».

Было бы неправильным — да и бесполезным! — декретировать употребление того или иного термина в науке: только естественный ход событий покажет, какая терминология окажется жизнеспособнее. При этом не исключено, что для чистоты терминологии наше направление исследований придется обозначать как «фенетика популяций», а не просто «фенетика».

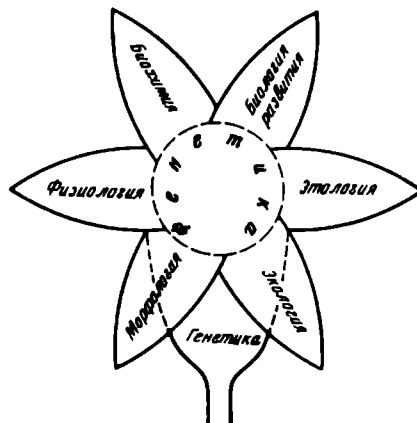


Рис. 1. Схема взаимоотношений фенетики с другими разделами популяционной биологии

## Фен как дискретный наследственный признак

Понятие «фен» является одним из центральных в фенетике. В решении Первого Всесоюзного совещания по фенетике популяций в 1976 г. мы коллективно определили фен как дискретный, обычно альтернативный, простой признак, отражающий особенности данного генотипа. В этом же решении была подчеркнута важность дальнейшей разработки этого определения. Ниже я попытаюсь с привлечением данных современной биологии развития и фенотипетики рассмотреть некоторые важные особенности фена как признака фенотипа, на которые раньше было обращено недостаточно внимания.

Из давно известного в классической генетике принципа плейотропии в действии генов [Plate, 1910] следует, что один ген оказывает влияние на фенотипическое выражение многих признаков, т. е. может определять появление не одного, а многих фенов. В этой связи уместно напомнить, что один из синонимов названия явления плейотропии — полифения — был уже давно предложен В. Геккером [Haecker, 1925]. В то же время в общей форме также давно было ясно, что на каждый признак может влиять не один, а несколько или даже много отдельных генов. Известно, например, что фенотипическое проявление мутации ebony и мутации black у дрозофилы практически одинаково — появляются особи с черным телом. Несколько разных мутаций маскируются феном бесхвостости у домовых мышей, а физиологический фен, нечувствительный к антикоагулянту варфарину, у серых крыс может быть вызван действием одного из семи независимых генов [Beggs, 1977]. Число подобных примеров легко можно умножить.

Итак, неверно было бы считать каждый фен однозначно и жестко связанным с каким-то одним определенным геном: не исключением, а правилом, вероятно, является тот факт, что каждый фен маркирует присутствие одного из аллелей нескольких разных генов. Это обстоятельство, несомненно, делает фены не узкими, а достаточно широкими маркерами генотипа: присутствие того или иного фена должно свидетельствовать не о присутствии какого-то определенного аллеля единственного гена, а о присутствии одного из аллелей нескольких генов. Проигрывая в точности маркирования, фены выигрывают в широте охвата генотипа. Это важно, если учесть, что генотип высших животных включает несколько десятков тысяч генов: учет одного, десяти или двадцати генов мало что даст для анализа популяционной специфики. Однако анализ нескольких сот генов будет уже значительно репрезентативнее: если один фен связан с одним-двумя десятками генов, то, изучив частоту пары сот фенов в популяции, мы можем надеяться учесть отклонения в строении нескольких тысяч генов! Замечу, что именно в такой широте охвата фенами генотипа одно из преимуществ изучения морфологических, физиологических, этологических фенов перед изучением биохимических фенов-

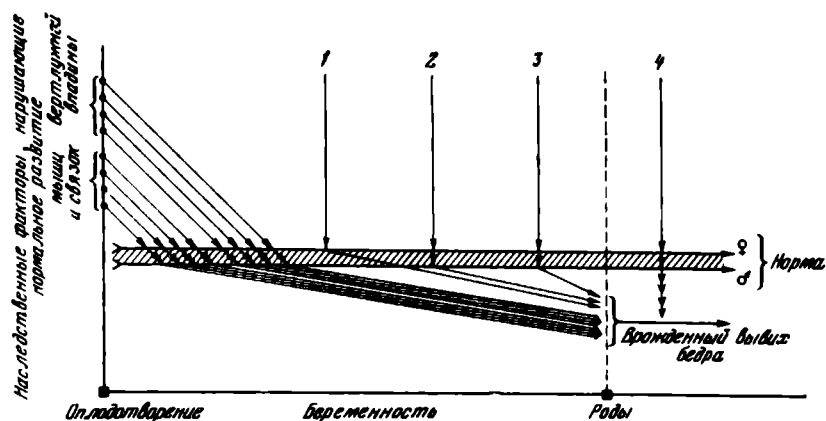


Рис. 2. Проявление фена «врожденный вывих бедра» в процессе развития человека [по Берри, Берри, 1971]

1 — увеличение содержания эстрогенов; 2 — перворождение; 3 — положение плода в матке; 4 — неправильное пеленание

электроморф, как иногда называют результаты электрофоретического исследования белков. Биохимические фены находятся, конечно, много ближе к наследственному аппарату — генотипу, чем собственно биологические фены, и, как правило, маркируют единичные гены. Но даже в самых лучших современных исследованиях редко удается проанализировать более нескольких биохимических фенов.

В целом же можно сказать, что опасность полифении, ослабляющая точность генетического маркирования фенами на уровне онтогенеза, превращается в достоинство фенетического подхода на уровне генофонда популяции.

На пути реализации наследственной информации от гена к фену для фенетики есть и другие сложности, помимо полифении. Речь идет прежде всего о явлении, которое можно назвать «онтогенетическим шумом»: возникновении псевдофенов, или «ложных» фенов, т. е. таких дискретных признаков фенотипа, которые не могут маркировать данный генотип. В качестве примера можно рассмотреть проявление фена «врожденный вывих бедра» у человека. На рис. 2 видно, что одна группа из четырех генов влияет на развитие сустава бедра (головки бедра и суставной впадины на тазе), другая группа из четырех генов влияет на развитие мышц и связок. Изменение любого из этих восьми генов сказывается на фенотипе в виде появления признака «врожденный вывих бедра» — типичного фена, по частотам которого различаются отдельные популяции человека. Однако к тому фенотипическому результату — появлению вывиха бедра при рождении — ведут, по крайней мере, три группы внешних факторов, не связанные с врожденными особенностями данного генотипа: наличие

повышенного уровня эстрогенов в крови матери, порядок родов и положение плода в матке. Первый из этих факторов влияет только на новорожденных девочек, два другие — на плоды обоего пола. К этому можно добавить, что к вывиху бедра ведет и неправильное пеленание в первые дни после родов.

Ясно, что появление вывиха бедра в результате действия внешних факторов не может быть маркером генотипического состава популяции. Такая, всегда существовавшая, некоторая неопределенность в выделении настоящих фенотипов — это та «цена», которую приходится платить природе при отказе от изучения каждого признака генетически, с применением методов скрещиваний в чреде поколений. Однако преувеличивать значение этой неопределенности, уровня «онтогенетического шума» в реализации фенотипов, не следует. По-видимому, сложность взаимодействия внешних факторов в процессе онтогенеза настолько велика, что сами факторы эти должны быть каким-то образом «броунизированы», т. е. вести себя, подобно частицам при броуновском движении, и взаимно нивелировать влияние. Это положение доказано математиком Т. Сьеволдом [Sjævold, 1977] от противного: если бы это было иначе, никакого стабильного развития, которое наблюдается из поколения в поколение у каждого вида живых существ (и в результате которого у человека реализуются даже родинки на тех же местах тела, особенности жестов и тембра голоса, что и у родителей), никогда не наблюдалось бы. Однако принципиальная и практическая возможность появления «ложных» фенотипов никогда не должна игнорироваться исследователем.

Возвращаясь к определению понятия «фенотип» и учитывая прошедшие плодотворные дискуссии по этому поводу, можно дать такую развернутую формулировку понятия «фенотип»: «Фенотипы — это любые дискретные, альтернативные вариации признаков и свойств индивидуумов, которые на всем имеющемся (обязательно многочисленном) материале далее неподразделимы без потери качества; фенотипы отражают определенные черты генетической конституции данной особи, а своей частотой — генетическую структуру группы».

Среди актуальных путей исследования в той области фенетики, которая связана с выделением и изучением фенотипов — «фенологии», — можно назвать следующие: углубление определения понятия фенотипа; разработка принципиальных схем поиска и учета признаков типа фенотипов в разнообразных группах организмов; типологизация фенотипов, и в частности выделение фенотипов разного «масштаба» по отношению к маркируемым этими фенотипами группировкам особей; экспериментальное исследование фенотипов на хорошо изученных генетически и удобных для онтогенетического исследования группах организмов. Последнее направление исследований, впрочем, уже выходит за рамки собственно фенетических и выливается в «популяционную феногенетику» (см. статью В. М. Захарова в настоящем сборнике).

В заключение этого раздела можно отметить, что неразработанность проблемы фена лишь отражает совершенно недостаточную разработку в общей биологии проблемы признака как таковой. Вряд ли правильно считать создание теории признака главной задачей только фенетики, как это предлагает М. М. Магомед-мирзаев (см. статью в настоящем сборнике) (теория признака коснется многих разделов современной биологии), но принять участие в создании такой теории, причем, возможно, играя при этом ведущую роль,— не только почетная и важная, но и реальная задача фенетики.

### Проблема выделения качественных границ в количественном ряду значений

При анализе данных феногеографии обычно встает задача выделения качественных границ в распределении концентраций того или иного фена. Например, концентрация фена колеблется в разных популяциях от 0 до 80%. Считать ли разницу между 10 и 20 или между 50 и 70% существенной или нет? Ответ на этот вопрос можно получить, сопоставив все встреченные частоты данного фена во всех популяциях. На рис. 3 такое сопоставление сделано для двух фенов окраски спины прыткой ящерицы. Видно, что для фена 1 существует реальный разрыв в частотах между 20 и 26 и 34 и 46% (возможно, также и между 60 и 71%, но в этой части графика мало материала для окончательного суждения). Значит, есть основания считать частоты от 2 до 20, от 26 до 33 и от 46 до 60% тремя отдельными, внутренне однородными совокупностями; существенные для феногеографического анализа перепады частот нужно проводить лишь между

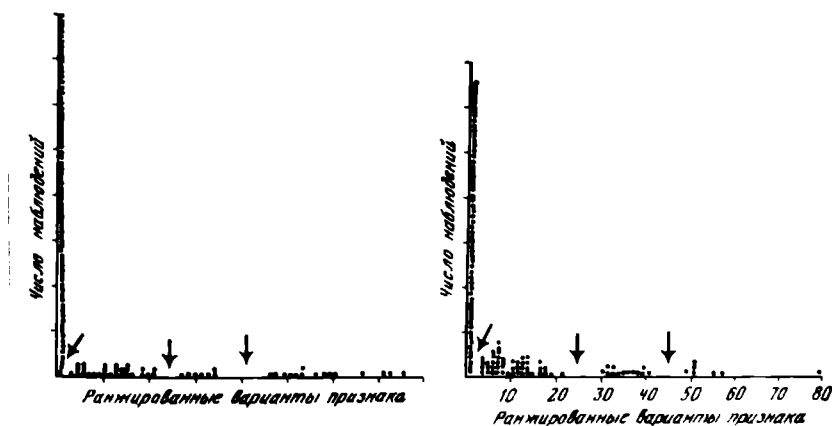


Рис. 3. Пример выделения качественных границ в количественном ряду значений признака

Объяснение в тексте [по Yablokov et al., 1980]

популяциями с этими характеристиками, но не внутри них. Аналогично и для фена 7 на том же рисунке есть основания для проведения существенных границ лишь между популяциями с частотами 3—22, 28—41, 49—57, 80%.

Несомненно, в будущем этот практический прием поиска реальных фенетических границ в частотах признаков может быть развит подробнее, но пока он кажется достаточно эффективным при анализе популяционного материала по большому числу популяционных выборок (по-видимому, не менее полутора-двух десятков при сравнительно небольшом общем колебании диапазона частот и нескольких десятков — при колебании частот более 60—70%).

Мне кажется, что этот же методический прием выделения качественных границ среди количественных значений — посредством обнаружения перерывов в распределении количественных признаков — может быть применен не только для сравнения частот фенов в феноеогеографическом анализе, но и для анализа любого количественного ряда, например при выделении фенов среди количественных (размерных, меристических) признаков.

## Роль фенетики в изучении структуры популяции

Начиная с первых этапов развития фенетики в наше время выяснение структуры популяции рассматривалось как важное направление фенетических исследований. Сейчас можно подвести некоторые итоги исследований в этой области.

Во всех изученных случаях популяционное население оказывалось весьма неоднородным: и у прыткой ящерицы [Yablokov et al, 1980], и у полевок [Ларина и др., 1978; Турутина, 1979; Турутина, Крылов, 1978], и у некоторых китообразных [Яблоков, 1979], у малых лебедей [Scott, 1976], моллюсков [Сергиевский, см. наст. сборник] и у многих других.

Проблема структурированности популяции тесно связана с проблемой определения популяционных границ. В простейшем случае, при сравнении двух или более популяционных выборок из заведомо удаленных друг от друга частей видового населения, можно (по степени сходства в частотах признаков) определить, относятся ли они к одной общей совокупности (популяции) или нет. Если они различаются достаточно устойчиво и статистически достоверно, то вывод о популяционной самостоятельности очевиден. При этом граница между популяциями должна проходить где-то между точками взятия наших популяционных выборок и точнее быть определена не может.

Иное дело при исследовании на сплошь заселенном видеом участке, где множество мелких и мельчайших группировок оказываются изолированными друг от друга преодолимыми индивидуальными микробиотопами, т. е. лишь расстоянием.

Зная средний радиус индивидуальной активности [Тимофеев-Ресовский и др., 1973], можно рассчитать в первом приближении возможную степень изоляции любой мелкой группы особей от любой другой такой же группы. Однако такой расчет не имеет особого биологического смысла, если мы не будем сравнивать реально существующие в природе мелкие группы. Возможность выделения таких мелких естественных группировок типа отдельных семей и дефов дает фенетический подход. После нанесения на карту распределения отдельных редких фенотипов во всех исследованных случаях возникала возможность выделения их определенных концентраций, т. е. выделения каких-то естественных группировок особей. При исследовании многих фенотипов границы таких групп часто совпадают, показывая тем самым границы этих мелких природных группировок. Схематически ход такого исследования показан на рис. 3, основанном на реальных данных по прыткой ящерице и рыжей полевке.

Сравнение большого числа таких мелких группировок у прыткой ящерицы [Yablokov et al., 1980] позволило выделить несколько уровней изоляции групп. Если принять — в первом приближении! — что степень изоляции соответствует степени обмена генетическим материалом<sup>1</sup>, то оказывается возможным выделить несколько уровней интеграции видового населения. По отношению к прыткой ящерице таких уровней оказалось, по крайней мере, 5 (табл.).

При анализе этих данных возникают вопросы: какой уровень интеграции считать истинным популяционным уровнем? где внутри-, а где межпопуляционные различия? Однозначного ответа на эти вопросы пока нет. Можно лишь сказать, что популяционный уровень должен быть не ниже четвертого в данной схеме. Это заключение следует из характеристики популяции как элементарной популяционной единицы: популяция должна обладать собственной популяционной судьбой, быть потенциально бессмертной и обладать общим интегрированным генофондом. Исходя из этого, популяцией может быть такая группа особей, которая на протяжении множества поколений существует как относительно изолированная генетическая система. На 3-м уровне интеграции группы особей чересчур малы, чтобы быть застрахованными от случайных изменений численности, характерных для позвоночных (обычно на 1—2 порядка). Кроме того, на этом уровне интеграции еще сравнительно велик уровень обмена: маловероятно, что уровень обмена в 3—4% может не позволить функционировать устойчивой генетической системе. Конечно, ответ на послед-

<sup>1</sup> Это предположение, естественно, но не доказано для исследованных видов: попавшие в результате длинных перебежек из своего участка в участок другой особи имеют не вполне равные шансы размножения с «аборигенами»: чужаки могут иметь как меньший, так и больший успех в размножении. Однако при предварительном анализе можно исходить из того, что уровень обмена особями соответствует уровню обмена генетическим материалом.

*Особенности основных уровней интеграции видового населения  
прыткой ящерицы на участке 10×10 км на Западном Алтае*  
[Yablokov et al., 1980]

Уровень интеграции	Признак, по которому выделяется видовое население	Порядок численности	Занимаемая территория	Уровень обмена особями равно (=аллелями) на поколение с соседними	Длительность (число поколений)	Предполагаемое обозначение
1	По редким фенам	Несколько особей	Около 0,1 га	Около 50%	1–2	Семья
2	Хорологически и частотой фенов	Несколько десятков особей	До нескольких га	Около 20%	Несколько	Дем
3	Частотой фенов	Несколько сот особей	До нескольких десятков га	Около 3–4%	Сотни	Группа демов
4	Хорологически и частотой фенов	Несколько тысяч особей	Та же	Около 0,01%	Сотни	Популяция
5	То же	Десятки – сотни тысяч особей	Сотни – тысячи га	Неуловимо мал	Тысячи	Группа популяций

нее положение был много яснее, если известны конкретные системы скрещивания, осуществляемые у исследованного вида, с одной стороны, и давление основных эволюционных факторов — с другой. Скажем, при очень сильном давлении отбора против привносимых в популяцию аллелей даже обмен выше 5% на поколение не может послужить препятствием для существования коадаптированного генофонда.

Не углубляясь далее в собственно генетические аспекты вопроса о критериях популяции, подчеркну еще раз, что сама возможность выделения природных внутривидовых группировок становится реальностью для всех видов животных и растений именно благодаря применению фенетических методов.

### Заключение

Выше были рассмотрены далеко не все современные проблемы фенетики популяций животных: это теперь уже и невозможно сделать в рамках одной статьи. Стадия бурного становления, которую ныне переживает фенетика популяций как пограничная биологическая дисциплина, определяет как возможность существования широких надежд (связанных с проникновением фенетики во все большее число областей популяционной биологии и анализом все большего числа конкретных популяционных задач), так

и возможность существования в самой разной степени выраженного скептицизма. И то и другое неизбежно и необходимо в развитии науки, и было бы ошибкой за успехами фенетики не видеть реальных трудностей, возникающих при фенетическом исследовании популяций (как в отношении методов, так и в отношении общей методологии). О некоторых из этих трудностей и шла речь в этой статье.

Похоже, что в быстро изменяемой человеком биосфере Земли только фенетические подходы, при условии овладения ими широким кругом зоологов, ботаников, микробиологов, позволяют получить многочисленные надежные данные по современному состоянию и тенденциям изменения природных популяций живых организмов, давая тем самым точку отсчета для дальнейших исследований как многочисленных «природных экспериментов», так и действия и взаимодействия эволюционных факторов. Все это, в свою очередь, может существенно активизировать разработку подходов к овладению микроэволюционным процессом — одной из главных задач, поставленных развитием общества перед биологией.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Захаров В. М. Флуктуирующая асимметрия билатеральных структур животных в природных популяциях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т биологии им. Н. К. Кольцова АН СССР, 1979. 49 с.
- Ларина Н. И., Голикова В. Л., Лапшев В. А. и др. Фенотипический анализ структуры населения грызунов на площадках мечения. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, вып. 5 (7), с. 101—104.
- Магомедмирзаев М. М. Анализ структуры изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии: (Пробл. фенетики растений): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЛГУ, 1977. 35 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология. — Природа, 1973, № 3, с. 40—51.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глогов Н. В. Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Турутина Л. В. Особенности пространственно-генетической внутривидовой структуры высших позвоночных (на примере *Lacerta agilis*, *Clethrionomys glareolus*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР, 1979. 25 с.
- Турутина Л. В., Крылов Д. Г. Неоднородность популяционной структуры рыжей полевки. — Природа, 1978, № 5, с. 111—112.
- Физиологическая и популяционная экология животных: Межвузовский научный сборник. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, вып. 5 (7). 200 с.
- Яблоков А. В. История, современное состояние и пути развития фенетических исследований. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, вып. 5 (7). с. 5—12.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1979. 136 с.
- Herry R. J. Inheritance and natural history. L.: Collins, 1977. 350 p.
- Jardine N., Gibson R. Mathematical taxonomy. L.: Wiley, 1971. XVIII+286 p.
- Haeccker V. Aufgaben und Ergebnisse der Phaenogenetik. — Bibl. Genet., 1925. Bd. 1, 93 S.
- Mayr E. Numerical phenetics and taxonomic theory. — Syst. Zool., 1965, vol. 14, p. 73—97.

- Plate L.* Vererbungslehre und Deszendenztheorie: Festschr. f. R. Hertwig. II.  
Jena: Fischer, 1910. 537 S.
- Rieger R., Michaelis A., Green M. M.* Glossary of genetics and cytogenetics.  
Jena: Fischer, 1976. 647 p.
- Sjorvold T.* Non-metrical divergence between skeletal populations: The theoretical foundation and biological importance of C. A. B. Smith's mean measure of divergence.— *Ossa*, 1977, vol. 4, suppl. I. XI+133 p.
- Sokal R. R., Sneath P. H. A.* Principles of numerical taxonomy. San Francisco; London: Freeman, 1963. XVI+359 p.
- Scott P.* The wild swans at Slimbridge. Slimbridge: Wildfowl Trust, 1976, p. 1—14.
- Yablokov A. V., Baranov A. S., Rozanov A. S.* Population structure, georgaphic variation and microphylogenesis of the sand lizard (*Lacerta agilis*).— *Evolut. Biol.*, 1980, vol. XII, p. 91—127.

Часть первая

**ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ФЕНЕТИКИ  
И МЕТОДЫ ФЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ**

---

УДК 599.323; 591.151

**ОПЫТ ЭКОЛОГО-ФЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА  
УРОВНЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ  
ПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУППИРОВОК  
С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ  
ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ИЗОЛЯЦИИ**

*А. Г. Васильев*

*Институт экологии растений и животных УИЦ АН СССР,  
Сердоловск*

Вид, согласно биологической концепции, представляет собой систему викарирующих популяций [Майр, 1968; Тимофеев—Ресовский и др., 1969]. Популяция, таким образом, является формой существования вида. Каждая популяция генетически уникальна, если она действительно является исторически сложившейся панмиктической совокупностью [Глотов, 1975]. Следовательно, каждая популяция уже по определению генетически дифференцирована от других популяций. Степень генетической дифференциации может быть самой разной. Предполагается, что она тем выше, чем продолжительнее сопоставляемые популяции подвержены давлению разнонаправленного отбора при ограничении генетического обмена [Оленов, 1959; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Левонтина, 1978]. В целом можно представить популяционную дифференциацию как процесс, направленный на приспособление популяций к местным условиям, сопровождающийся возникновением генотипических, фенотипических и экологических различий между ними. Именно по этим различиям и возможно оценивать уровень дифференциации. Далеко зашедшая дифференциация ведет к возникновению необратимых особенностей, изменяющих отношение популяций к среде, т. е. к образованию подвидов [Шварц, 1965, 1969]. Эта стадия отражает начальные этапы внутривидовой дивергенции.

Для понимания начальных этапов микроэволюционного процесса необходимо научиться выявлять дифференциацию популяционных группировок самого нижнего таксономического уровня: обнаруживать зарождающиеся подвиды. Более того, необходимо уметь определять и дифференциацию внутривидовых единиц

самых нижних уровней внутривидовой иерархии — отдельных популяций. В этой связи большое значение приобретает изучение пространственно изолированных популяций, имеющих реальные границы в пространстве и во времени. Оценка степени дифференциации таких соседних изолированных популяций может способствовать выбору критериев для выявления естественных популяционных группировок на сплошном участке ареала.

В связи с изложенным выше целью настоящей работы было проведение эколого-фенетического анализа дифференциации популяций полевок с разной степенью пространственной изоляции на примере двух близких видов лесных полевок: *Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus*.

Объем использованного материала составляет более 2000 экз.

Фенетический подход, будучи основан на популяционно-морфологических исследованиях, позволяет в ряде случаев генетически интерпретировать результаты этих исследований [Яблоков, 1980а]. Показана перспективность этого направления для решения широкого круга вопросов популяционной и эволюционной биологии [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Яблоков, 1980б]. Один из фенетических подходов — метод сравнения популяций по большому числу неметрических (альтернативных) признаков скелета — и применен в нашей работе. Основоположителем этого метода считается Р. Берри [Berry, 1963].

При оценке дифференциации популяционных группировок в каждом случае изучение приводили в трех аспектах: по экологической структуре, относительной численности, возрастному составу, размещению по биотипам, ходу размножения и т. д., по фенооблику (количественным показателям окраски, линейным размерам тела, краниометрическим особенностям и др.) и по фенетическим дистанциям между группировками, определенным по комплексу неметрических признаков черепа.

Необходимо остановиться на последнем методическом разделе более подробно. Среди качественных (альтернативных) признаков часто встречаются такие, которые в скрытом виде имеют количественную природу наследования. Явление это было проанализировано впервые Г. Грюнебергом [Grüneberg, 1952] на лабораторных линиях домовых мышей и названо «квазинепрерывной изменчивостью». По гипотезе Грюнеберга, обнаружение таких признаков в фенотипе наследственно обусловлено эпигенетическим порогом, перейдя который в своем развитии, они могут проявиться. Ставший классическим пример порогового признака — отсутствие третьего верхнего коренного зуба у мышей. Безусловно, наличие этого зуба зафиксировано в генотипах всех особей, и он может варьировать от малых до больших размеров, однако у части особей не проявляется, так как в этих случаях срабатывает пороговый механизм. Представление о генетической природе пороговых вариаций достаточно хорошо разработано [Dempster, Lerner, 1950; Grüneberg, 1952, 1955; Truslove, 1952]. Именно оно и было положено в основу работ ряда авторов при определении

генетических различий между лабораторными линиями мышей, а впоследствии Р. Берри [Beggs, 1963] доказал, что так же могут быть охарактеризованы и дикие популяции домовых мышей. В популяции с относительно постоянным генофондом существует большая вероятность появления потомков с определенными ассоциациями генов, особенно по количественным признакам. Положение наследственно обусловленного порога в каждой популяции по каждому признаку может быть специфично, открывая ту или иную часть непрерывной вариации. Учитывая фенотипически видимую долю особей — носителей признака, можно приблизительно зафиксировать положение порога. Используя этот феномен по большому числу признаков, становится возможным установить порядок генетических различий, пусть примерно, но для полевых исследований это уже имеет большое значение, открывая широкие возможности. Нужно еще раз подчеркнуть, что, идя таким путем, можно оценить только порядок величин, а не действительное генетическое расстояние между группировками. Этот подход является лишь своеобразным индикатором генетических различий. Только более тонкие методы смогут указать, велики различия или малы.

Большая часть пороговых признаков в данном исследовании была взята из тех, которые использовал Р. Берри на домовых мышах, однако их топографическая привязка, как и следовало ожидать, была у лесных полевок несколько иной. Большинство признаков встречается как у того, так и у другого вида, но обнаружены и видоспецифичные.

Учитывая обзорный характер данной работы, номенклатура и расположение признаков на черепах не рассматриваются.

При обработке материала проводилась классификация особей, при которой отмечалось наличие того или иного признака на черепах каждой особи, а затем по каждой выборке подсчитывались частоты признаков. Из рассмотрения были удалены признаки крайне редкие (1:1000) как малоинформативные, в частности отсутствие третьего верхнего коренного зуба; кроме того, не использовались признаки, связанные с возрастом, полом или друг с другом. Было принято, что при ассоциации меньше 0,3 связь не очевидна. В результате из более чем пятидесяти признаков «работающими» остались: для рыжей полевки — 23, а для красной — 21. В качестве меры фенетических различий использовалась суммарная разница между частотами отдельных признаков в сравниваемых попарно выборках. Статистический аппарат этого метода описан в работах Р. Берри [Beggs, 1963, 1964]. Значимость «показателя дифференциации» оценивается его отношением к величине стандартного отклонения.

В первую очередь, из методических соображений, сопоставлялись относительно изолированные внутрипопуляционные поселения и две, изолированные ландшафтно-экологическим барьером, соседние поймающие популяции рыжей полевки из Оренбургской области.

Институт биологии  
Уральского государственного университета  
Свердловск

*Таблица 1. Фенетические дистанции между внутрипопуляционными группировками сакмарской популяции рыжей полевки*

Поселение	1	2	3	4
1 – пойма Сакмары I		<u>-0,006</u>	<u>0,012</u>	<u>-0,026</u>
2 – пойма Сакмары II	0 *		<u>0,006</u>	<u>-0,028</u>
3 – колки	0,014	0,010		<u>-0,024</u>
4 – пойма ручья	0	0	0	

*Примечание.* В этой и последующих таблицах подчеркнуты значения показателя дифференциации, не подчеркнуты величины среднеквадратических отклонений. Знак \* — означает, что различия недостоверны.

Специфика пространственного размещения в этом регионе заключается в усилении стенофонности вида, строгой его приуроченности к пойменным лесам. Было установлено, что зверьки избегают степных стадий и основной поток мигрантов перемещается вдоль пойменных «коридоров» [Большаков, Васильев, 1975]. В пределах рассматриваемой (сакмарской) популяции изучены четыре относительно изолированных поселения. Мечение показало, что между ними возможен обмен мигрантами.

Из табл. 1 видно, что фенетические дистанции между этими поселениями крайне малы и ни одна из них не является статистически значимой.

Следовательно, в этом случае можно говорить о принадлежности зверьков всех поселений к одной генетической совокупности — сакмарской популяции, как это и предполагалось.

Другое сопоставление, уже межпопуляционное, проведено между сакмарской и приуральской популяциями. Приуральская популяция приурочена к пойме р. Урал и изолирована от сакмарской 30—40 км степного междуречья. Их популяционная самостоятельность не вызывает сомнений и в первую очередь определяется ландшафтно-экологической преградой: кроме того, между ними обнаружены устойчивые различия в экологической структуре. В обеих популяциях были взяты синхронные пробы в 1972, 1976, 1977 гг.

Дистанция между популяциями по комплексу неметрических признаков превысила максимальные внутрипопуляционные различия примерно в пять раз и оказалась статистически значимой (табл. 2).

Сравнивались и хронографические изменения за ряд лет в пределах сакмарской популяции. На рис. 1 приведены полигоны по частотам встречаемости восьми наиболее варьирующих в пространственном отношении неметрических признаков. По каждому вектору откладывался процент встречаемости одного признака. Видно, что конфигурация полигонов за четыре года существен-

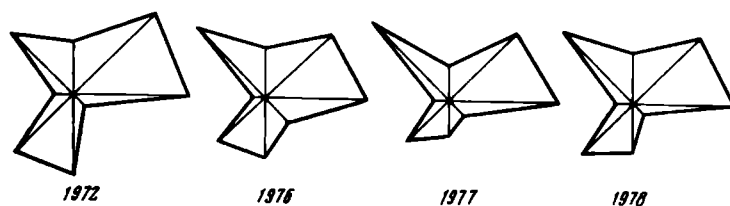


Рис. 1. Хронологические изменения встречаемости некоторых несимметрических признаков в сакмарской популяции рыжей полевки (в %) в разные годы наблюдений

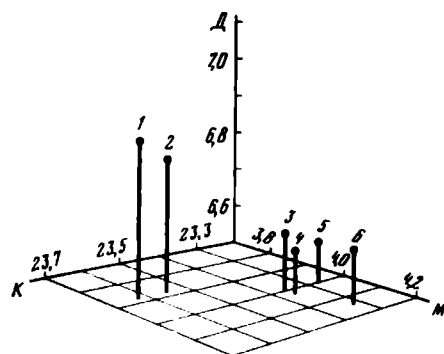


Рис. 2. Краниометрические различия между 1—6 популяционными пробами рыжей полевки в пойме р. Урал

Д — длина диастемы (в мм);  
К — кондильобазальная длина черепа (в мм);  
М — ширина межглазничного промежутка (в мм)

но не изменилась. Дистанции между выборками соседних лет не превышают межпопуляционных и сопоставимы с различиями между внутривидовыми группировками. Изученный период времени охватывает около двадцати поколений полевки. В целом можно сказать, что популяция оказывается генетически достаточно устойчивой во времени.

На следующем этапе работы сравнивались смежные поселения рыжей полевки на сплошном участке пойменных лесов р. Урал. Расстояние между соседними пробами было примерно таким же, что и в предыдущем случае между изолированными ландшафтно-экологической преградой популяциями, и составляло около 30—40 км. Крайние (первая и шестая) популяционные пробы были удалены на расстояние около 150—200 км. Несмотря на то, что отлов проводился в сходных биотопах — узкой полосе пойменного леса, условия обитания первых двух и последующих четырех поселений отличаются между собой за счет перепада в

Таблица 2. Генетические дистанции между сакмарской и приуральской изолированными популяциями за ряд лет

Годы	Показатель дифференциации	Среднеквадратическое отклонение	Годы	Показатель дифференциации	Среднеквадратическое отклонение
1972	0,075	0,028	1977	0,060	0,019
1976	0,075	0,021	1972—1977	0,070	0,023

*Таблица 3. Фенетические дистанции между последовательными  
популяционными пробами рыжей полевки в пойме р. Урал  
(данные 1977 г.)*

Пробы	1	2	3	4	5	6
1		<u>-0,005</u>	<u>0,029</u>	<u>0,044</u>	<u>0,048</u>	<u>0,086</u>
2	0		<u>0,013</u>	<u>0,054</u>	<u>0,065</u>	<u>0,071</u>
3	0,015	0,011		<u>0,017</u>	<u>0,068</u>	<u>0,084</u>
4	0,021	0,023	0,011		<u>0,029</u>	<u>0,079</u>
5	0,022	0,025	0,023	0,017		<u>0,013</u>
6	0,037	0,031	0,033	0,034	0,020	

уровне осадков. Уровень влажности для этого лесного вида в остепненных ландшафтах Южного Урала может считаться одним из главных лимитирующих факторов.

При сравнении всех шести проб обнаружилось, что по отдельным чертам демографии и некоторым особенностям фенооблика выделяются две большие пространственные совокупности (рис. 2). Выборки первая и вторая принадлежат к одной совокупности, а пробы с третьей по шестую — к другой.

Однако фенетическая дистанция между пограничными выборками (второй и третьей) этих больших группировок невелика (табл. 3). Различия по частотам встречаемости неметрических признаков между соседними пробами малы и сопоставимы по масштабу с внутрипопуляционными.

Первая и вторая пробы, по-видимому, действительно относятся к одной совокупности, так как они сходны не только по фенооблику и экологической структуре, но и по встречаемости неметрических признаков. С расстоянием дистанция по комплексу признаков нарастает. Фенетические различия наиболее велики между крайними пробами и по своему масштабу сопоставимы с различиями между двумя соседними изолированными популяциями (табл. 3).

Полученные данные свидетельствуют о том, что на рассмотренном отрезке пойменного леса локализованы не менее чем две популяции. Однако если принять предположение о том, что выделенные территориальные группировки — две популяции, то пограничная зона между ними оказывается очень растянутой. Крайние выборки, бесспорно, относятся к разным популяциям, и между ними существуют переходные группировки. Нельзя сомневаться в том, что на сплошном участке ареала границы между популяциями могут быть размытыми. Возможно, для того, чтобы их уловить, следует уменьшить расстояние между последовательными пробами. Во всяком случае, есть все основания

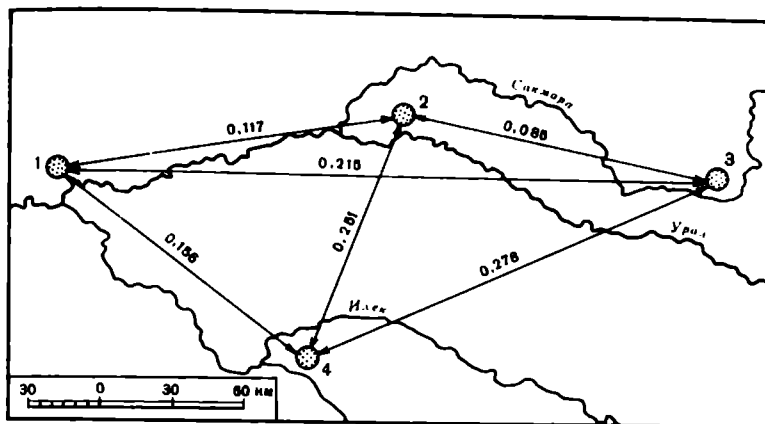


Рис. 3. Фенетические дистанции между сравниваемыми популяциями рыжей полевки в Оренбургской обл. (1978 г.)

Популяции: 3 — сакмарская, 2 — оренбургская, 1 — илекская, 4 — шубарагашская

ожидать, что при помощи предложенного подхода можно приблизиться к решению этой задачи.

На следующий год проводилось аналогичное сравнение, но «шаги» между точками сравнения достигали 150—200 км. Большая удаленность взятых выборок позволяет говорить об их принадлежности к разным популяциям. На рис. 3 схематично показано пространственное расположение группировок и нанесены величины фенетических дистанций между ними. Три из них изолированы расстоянием, но потенциально могут контактировать: это сакмарская, оренбургская и илекская популяции. Четвертая изолирована от них степью и населяет самый южный островок леса в Оренбуржье — шубарагашский лесной массив, примерно 200 лет назад соединившийся по р. Илек с пойменными лесами р. Урал. Все популяции имеют специфическую экологическую структуру, отличаются и по метрическим признакам. Наиболее своеобразна шубарагашская популяция, изолированная ландшафтной преградой. Приведенные фенетические дистанции (см. рис. 3) указывают на то, что изоляция большим расстоянием приводит к накоплению генетических различий и тем самым к некоторой дифференциации крайних популяций. Интересно, что величина показателя фенетической дистанции возрастает по мере удаления группировок. Можно считать доказанным общее происхождение илекской и шубарагашской популяций. Этот случай примечателен тем, что убедительно показывает возможность обнаружения прямой генетической связи с помощью фенетического подхода.

Следующий вариант — оценка уровня дифференциации при полной изоляции — рассматривался на красной полевке.

Первый пример — длительно изолированные популяции красной полевки двух островных боров Челябинской области, обитаю-

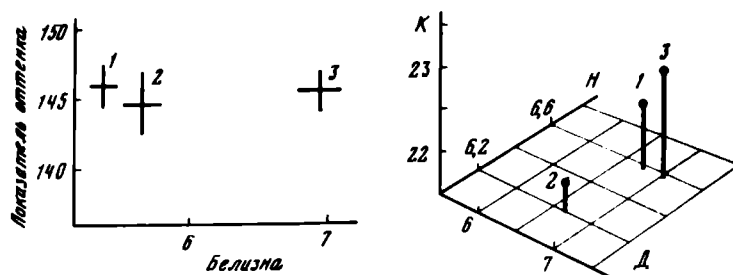


Рис. 4. Сравнение окраски изолированных популяций красной полевки  
Популяции: 1 — джабык-карагайская, 2 — брединская, 3 — каркаралинская

Рис. 5. Краниометрические различия между изолированными материковой и островными популяциями красной полевки

Популяции: 1 — командорская, 2 — камчатская, 3 — сахалинская. Д — длина диаметра (в мм), К — кондлобазальная длина черепа (в мм), Н — длина носовых костей (в мм)

щие в сходных условиях. Они изолированы ландшафтно-экологической преградой — степью и удалены одна от другой на расстояние 100 км. Экологическая структура популяций различается, несмотря на сходно низкую численность и сходство биотопического размещения, а также отсутствие морфофизиологических различий; популяции различаются по возрастной структуре и интенсивности размножения. Для оценки масштаба морфологической дифференциации была взята серия полевок заведомо другого подвида — *C. g. lategriseus* — из окрестностей г. Каркаралинска (расстояние около 1000 км). Расчет дивергенции по комплексу признаков (семь краниометрических признаков) показал, что дистанция между популяциями в 8–10 раз меньше подвидовой, причем различия между челябинскими популяциями недостоверны. Сравнение окраски шкурок дает аналогичный результат (рис. 4). Обе челябинские популяции оказались, таким образом, морфологически почти идентичными. Однако фенетическая дистанция между ними велика ( $0,154 \pm 0,040$ ) и сопоставима с различиями, полученными при сравнении длительно изолированных шубарагашской и илекской популяций рыжей полевки (см. рис. 3). Оценка межподвидовой дистанции в пять раз выше межпопуляционной ( $0,772-0,801$ ). Направляется вывод что длительная изоляция популяций в сходных условиях сопровождается некоторой генетической дифференциацией при отсутствии заметных морфологических различий.

Особого внимания заслуживает редкий случай полной изоляции красных полевок о-ва Беринга и п-ова Камчатки. Время разобщенности этих группировок примерно 100 лет. Они обитают в резко различных экологических условиях [Большаков, Васильев, 1976]. Изолированная в течение века командорская популяция

Таблица 4. Фенетические дистанции между материковой и островными популяциями красной полевки

Популяции	1	2	3
1 — командорская		<u>0,125</u>	<u>0,592</u>
2 — камчатская	0,026		<u>0,427</u>
3 — сахалинская	0,097	0,091	

полностью адаптировалась к жизни на острове, причем ее экологическая структура резко изменилась. Популяция приобрела специфические островные черты фенотипа (более крупные размеры, относительно большие размеры черепа, относительно большие размеры ступни и т. д.), которые отмечаются и для других грызунов — обитателей океанических островов [Foster, 1964]. Однако по ряду важных таксономических признаков (окраска, длина зубного ряда и др.) островные полевки сохранили черты камчатского подвида [Большаков, Васильев, 1976]. Интересно, что при сравнении краниометрических признаков командорских и сахалинских полевок (обе формы островные) наблюдается большее сходство, чем при таком же сравнении с камчатскими (рис. 5). В то же время фенетическая дистанция между командорскими и камчатскими полевыми не превышает уровня хороших межпопуляционных различий (табл. 4).

В то же время фенетическое расстояние между командорской и сахалинской популяциями сопоставимо с уровнем межподвидовых различий, которые проявились в предыдущем случае сравнения двух хороших подвидов.

Коротко резюмируя все сказанное, можно отметить, что проведенный анализ позволил установить прямую связь уровня дифференциации популяций с длительностью и степенью их пространственной изоляции. В сходных условиях среды темп дифференциации изолятов замедлен по сравнению со скоростью дифференциации форм, обитающих в резко различающихся условиях.

Приведенные факты убедительно показывают перспективность применения фенетического подхода в сочетании с морфометрическим и демографическим анализом к решению целого ряда проблем микроэволюции.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н., Васильев А. Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала. — В кн.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск, 1975, с. 3—31. (Гр. Ин-та экологии раст. и животн. УНЦ АН СССР; Вып. 96).  
Большаков В. Н., Васильев А. Г. Сравнительное изучение островной и материковой популяций красной полевки: возможная роль «принципа основателя». — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, вып. 3, с. 378—385.

- Глотов Н. В. Популяция как естественнoисторическая структура.— В кн.: Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала: Даг. фил. АН СССР, 1975, вып. 1, с. 17—25.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Оленов Ю. М. О роли пространственной изоляции в видообразовании.— Усп. соврем. биол., 1959, т. 48, № 3, с. 329—342.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология.— Природа, 1973, № 5, с. 40—51.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Шварц С. С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса: (Постановка проблемы).— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных и микроэволюция.— Тр. Всесоюз. совещ., Ин-т биологии УФ АН СССР, 1965, с. 21—32.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных (экологические механизмы эволюционного процесса).— Тр. ИЭРиЖ, УФ АН СССР, 1969, вып. 65. 199 с.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980а. 135 с.
- Яблоков А. В. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии.— В кн.: Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980б, с. 65—73.
- Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus*.— Genetics (Cambridge), 1963, vol. 4, p. 195—200.
- Berry R. J. The evolution of an island population of the house mouse.— Evolution, 1964, vol. 18, N 3, p. 468—483.
- Dempster E. R., Lerner J. M. Heritability of threshold characters.— Genetics, 1950, vol. 35, p. 212—236.
- Foster J. B. Evolution of mammals on islands.— Nature, 1964, vol. 202, p. 4929.
- Gruneberg H. The genetic of the mouse.— Bibl. Genet., 1952, vol. 15, p. 650.
- Gruneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XV. Relations between major and minor variants.— J. Genetics, 1955, vol. 53, p. 515—535.
- Truslove C. M. Genetical studies on the skeleton of the mouse. V. «Interfrontal» and «sparted frontals».— J. Genetics, 1952, vol. 51, p. 115—122.

УДК 56.07:564

## ФЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

А. Д. Григорьева

Палеонтологический институт АН СССР,  
Москва

Большое значение изучения изменчивости отдельных признаков для познания закономерностей эволюции признается всеми палеонтологами. Многие из них в те или иные периоды своей деятельности, располагая массовым материалом по тому или иному таксону, обращались к изучению индивидуальной изменчивости организмов. На целесообразность и перспективность фенетических исследований в палеонтологии также уже не раз

обращалось внимание [Сарычева, Яблоков, 1973; Григорьева и др., 1978]. Однако постановка и проведение конкретных работ в этом направлении являются редкостью в палеонтологии. Гораздо чаще здесь мы встречаемся с так называемыми «стихийно-фенотипическими» [Ларина, 1978] работами, в которых для решения вопросов систематики и других используются дискретные вариации признаков. Сознательное использование достижений и методов фенетики остается пока крайне ограниченным, хотя такие исследования возможны и желательны по некоторым группам ископаемых организмов, в первую очередь по водным беспозвоночным [Григорьева и др., 1978].

Одной из причин осторожного отношения к фенетическим исследованиям в палеонтологии является мнение многих палеонтологов о невозможности проведения палеонтологических исследований на популяционном уровне. Между тем, как будет показано ниже, такие исследования проводятся уже не первое десятилетие. Популяция, по Н. В. Тимофееву-Ресовскому и др. [1973], это совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого осуществляется та или иная степень панмиксии и отсутствуют заметные изоляционные барьеры, в той или иной степени существующие между соседними популяциями. Сложность выделения популяций на ископаемом материале очевидна. Для обозначения сохранившейся части популяции Дж. Имбри ввел термин «местная ископаемая популяция», определяя ее как совокупность всех сохранившихся ископаемых остатков из какого-либо географически и стратиграфически ограниченного комплекса слоев. В. А. Захаров [1969] представляет локальную популяцию вида в ископаемом состоянии как совокупность экземпляров последовательных поколений вида, входящих в единый автохтонный танатоценоз, сформировавшийся в условиях непрерывного осадконакопления. Практически, учитывая неполноту геологической летописи, мы почти всегда в палеонтологии имеем дело только с частью популяции. Однако эта часть, будучи ограничена пространством, точнее геологической обстановкой, имеет гораздо большую временную полноту, чем та, которую обычно получают при исследовании конкретных популяций в неонтологии.

Несомненно, для разных групп организмов методы установления ископаемых популяций будут различными. Идеальный случай приближения ископаемой популяции к истинной (хотя и здесь мы, наверняка, имеем дело лишь с ее частью) описан Ю. И. Тесляковым [1978] для колоний табулят, изучавшихся в разрезе на правом берегу р. Днестр у с. Брага. Этот разрез расположен на косе длиной 300 и шириной 50 м, при общей мощности 1 м. На вскрываемых плоскостях напластования пород многочисленные колонии табулят находятся в прижизненном положении. Наличие нескольких плоскостей свидетельствует о длительном времени существования рассматриваемой популяции, исчисляемом не ме-

нее чем сотнями лет. Такие находки, конечно, редки. Но при сборах окаменелостей в хорошо обнаженных районах, где есть возможность прослеживания слоев на большие расстояния, можно получить приемлемый материал для популяционных исследований.

При использовании точных количественных методов, как убедительно показал М. П. Рубель [1964] на ордовикских брахиоподах, возможна работа на популяционном уровне даже и по материалам из скважин. Все сказанное выше свидетельствует о том, что изучение ископаемых популяций столь же реально, как и современных. Степень же условности их выделения при разработке и внедрении математических методов может быть сокращена до пределов, допустимых и в цеонологии.

Тщательное изучение изменчивости ископаемых остатков в популяциях в большинстве случаев дает материал для более обоснованного суждения об объеме и структуре видов, а при сравнении популяций, сменяющих одна другую во времени, и о направлении филогенетического развития отдельных ветвей. Принцип анализа особей по отдельным дискретным признакам (введенный в биологию селекционерами) оказывается весьма плодотворным в биостратиграфических исследованиях. На этом принципе может быть основано выделение *фенозон*, характеризующихся так называемыми стратиграфическими видами или подвидами.

Фенетический анализ ископаемых популяций позволяет выделять различные категории признаков, отдельные вариации которых могут рассматриваться как фены. Наследуемость или устойчивость таких единиц выявляется при тщательном изучении всего разнообразия индивидуальной изменчивости достаточно представительных ископаемых популяций как во времени, так и в пространстве.

При описании популяций *Favosites* из лудлова Приднестровья Ю. И. Тесаковым [1978] установлена широкая и непрерывная изменчивость по девяти признакам (величина кораллитов, толщина стенки, диаметр пор и т. д.). Это позволило автору рассматривать изученные экземпляры *Favosites* как один вид, в противоположность другим исследователям, выделявшим здесь много видов. В кораллитах некоторых колоний появляются редкие, недоразвитые септы. Колоний, у которых такие септы часты, очень мало. Автор рассматривает это отклонение как мутантную форму *Favosites gothlandicus* mut. *septosa* Tes. Таким же отклонением является появление у некоторых форм клиновидных шпиков, напоминающих чешуи. Такие шпики характерны для другого рода табулят — *Squametofavosites*. По-видимому, и недоразвитые септы и клиновидные шпики могут рассматриваться как элементарные вариации признака, или фены, характерные для таксонов родового ранга. Для видов характерны количественные вариации тех или иных признаков (форма кораллитов, пор, количество рядов пор и др.), достаточно постоянных. Вероятно, среди этих признаков также можно выделить вариации, приближающиеся к фенам.

В рассматриваемом примере фенетическое исследование популяций позволяет автору по-новому решать вопросы таксономии.

Изучение изменчивости в популяциях ордовикских брахиопод, проведенное М. П. Рубелем [1964, 1977; и др.], позволило ему выделить те признаки, которые направленно изменяются во времени и служат основанием для выделения стратиграфических подвидов, позволяющих коррелировать разрезы Эстонии. Среди десятков признаков *Stricklandia lens* такие их вариации, как латеральное или вентральное расположение внутренних пластин относительно поверхности ареи и брахиальных отростков, присутствие или отсутствие синуса в передней части брюшной створки, наличие или отсутствие септ на дне мускульных отпечатков и другие, вероятно, могли бы рассматриваться как фены. Основанием для этого служит направленное изменение соотношения таких вариаций в популяциях разных стратиграфических уровней, очевидно, происходившее под воздействием отбора.

Изучение изменчивости в ископаемой популяции *Eomarginifera*, проведенное мною по материалам Т. Н. Бельской из подмосковного нижнего карбона, выявило, что многие установленные вариации признаков — количественные, характеризующие форму раковины и характер скульптуры. Характерным является наличие двух форм — широкой и узкой, которые, по-видимому, свидетельствуют о половом диморфизме. Такие же две формы наблюдаются в популяциях продуктид других родов и видов, причем их почти равное соотношение стабильно во времени и пространстве. По-видимому, для некоторых спириферид таким же половым признаком служит оттянутость или закругленность боковых окончаний. При изучении раппекаменноугольных *Eomarginifera* учитывались характеристики всех экземпляров, собранных в одном слое одного местонахождения.

Учет всего имеющегося материала при фенетических исследованиях в палеонтологии представляется еще более необходимым, чем в неонтологии, так как ископаемые популяции всегда только выборки даже из частей, когда-то существовавших. При изучении более 200 экземпляров *Eomarginifera* установлены вариации синуса брюшной створки: синус присутствует, отсутствует, слабо выражен. Соответственно в процентном соотношении этих вариаций — 89; 3,5; 17,5. Изменяясь характер ряда игл по смычному краю (при этом следует отметить, что величина, число и расположение этого ряда для многих продуктид является характерным и устойчивым признаком, тогда как для рассматриваемых форм он очень неустойчив), число игл колеблется от 2 до 5, в большинстве случаев иглы мелкие, на 2 экз. они не обнаружены. Непостоянным и невыдержанным является косой ряд игл у основания ушек, не всегда присутствуют две крупные симметричные иглы на шлейфе, на нескольких экземплярах они отсутствуют. Для характеристики внутреннего строения интересно расположение сосочков по переднему краю висцерального диска: у большинства экземпляров они расположены беспорядочно, но у

трех особей — рядами. Некоторые перечисленные выше вариации признаков интересны тем, что у представителей близкого рода маргиниферид, сменившего *Eomarginifera* во времени, эти редкие отклонения становятся характерными признаками таксона и приобретают стабильность (расположение сосочков, симметричные иглы, ряд игл у основания ушек). Весьма вероятно здесь проявляется направленное действие естественного отбора.

Изменение качественного состава популяций раннеказанского рода *Aulosteges* наблюдалось в трех районах, между которыми предполагается наличие каких-то изоляционных барьеров. Различия, установленные для вариаций количественных признаков, в основном касающиеся размеров и форм раковины и характера наружной скульптуры (густота игл), устойчивы внутри каждого района и могут рассматриваться как географическая изменчивость, позволяющая выделять подвиды. В каждой популяции имеются два типа форм — широкие с пологими боками и узкие с крутыми боками, по-видимому, так же как у *Eomarginifera*, свидетельствующие о половом диморфизме. Кроме того, при внимательном изучении выявлены вариации некоторых признаков, считавшихся обычно стабильными. Так, в каждой рассматриваемой популяции отмечены единичные отклонения в форме ареи — среди массы широкоотреугольных есть одна-две низкие прямоугольные. В сборах с р. Вятки, где у большинства экземпляров замочный отросток не отклонен от плоскости створки, найден один экземпляр с отклоняющимся отростком. Этот признак обычно характерен для таксонов высокого ранга.

По-видимому, в разобранных выше примерах, мы имеем дело (так же, как и у Тесакова) с наследственными изменениями признаков подвидового ранга, распространившимися внутри популяций. Сравнительное изучение индивидуальной изменчивости популяций близких таксонов, существовавших в разное время и в разных областях, должно выявить преемственность форм и направление естественного отбора внутри надродовых групп, установление объема и границ которых для брахиопод представляет большие трудности.

Разобранные выше примеры фенетических исследований на ископаемом материале (число которых может быть увеличено) показывают, что большинство вариаций признаков видовых и внутривидовых категорий для ископаемых беспозвоночных — это количественные признаки, методы обработки которых недостаточно совершенны не сами по себе, а из-за нечеткости и расплывчатости самих признаков. По-видимому, следует искать новые категории и усовершенствовать старые. Одним из таких путей может быть построение геометрических моделей раковин. Исследования такого рода проводились, например, Мак-Ги [McGee, 1980] с целью выяснения оптимального соотношения формы и функции для некоторых родов брахиопод. При этом сравнивались очень разные формы, которым отвечают принципиально различные модели. Возможно, анализ индивидуальной изменчивости внутри

популяции одного вида путем сравнения параметров каждой особи с усредненной моделью этого таксона позволит выделить отклонения существенные и несущественные и оценить их приемственность.

Как уже говорилось выше, те вариации признаков, которые здесь условно названы фенами, относятся к рангу более высоких таксонов, чем вид (исключение составляют примеры из работ И. П. Рубеля). Генетическая специфичность соответствующих признаков, по-видимому, проявляется на надвидовых уровнях. По сохранению их «в качестве признаков таксонов любого ранга, — как говорит М. М. Магомедмирзаев [1975, с. 6], — в конечном счете определяется внутрипопуляционными перестройками в генетических системах под контролем отбора». Изучение на популяционном уровне палеонтологических материалов, используемых для эволюционных построений, позволяет проследивать появление таких признаков, их распространение и закрепление.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Григорьева А. Д., Грунт Т. А., Сарычева Т. Г. Палеонтология и фенетика. В кн.: Физиология и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, с. 22—28.
- Назаров В. А. Ископаемая популяция: тафономия и вопросы систематики. Тез. докл. I Всесоюз. совещ. палеобиохимиков и палеоэкологов. Баку: Азерб. ун-т, 1969, с. 43—44.
- Нарина Н. И. Общие проблемы и методы фенетических исследований. — В кн.: Физиология и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, с. 12—22.
- Магомедмирзаев М. М. Генетика и эволюция природных популяций растений. — В кн.: Генетика и эволюция природных популяций растений Махачкала: Даг. филиал АН СССР, 1975, с. 5—16.
- Рубель М. П. Об изменчивости брахиопод на примере рода *Lycopheria* Lahu sep. — В кн.: Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М.: Недра, 1964, с. 63—71.
- Рубель М. П. Эволюция рода *Stricklandia* (Pentamerida, Brachiopoda) в ллан довери Эстонии. В кн.: Фации и фауна силура Прибалтики. Таллин 1977, 193—211.
- Сарычева Т. Г., Яблоков А. В. Палеонтология и микроэволюция. — Журн общ. биол., 1973, т. 34, № 3, с. 348—359.
- Тесаков Ю. И. Табуляты: популяционный, биоценотический и биостратиграфический анализ. — Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1978 вып. 409, 262 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 275 с.
- McGee G. R., Yr. Shell form in biconvex articulate Brachiopoda: A geometrical analysis. — Paleobiology, 1980, N 6/1, p. 57—56.

# ТЕОРИЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ИДЕНТИФИКАЦИИ ГЕНОТИПОВ РАСТЕНИЙ ПО ФЕНОТИПАМ НА РАННИХ ЭТАПАХ СЕЛЕКЦИИ

*В. А. Драгавцев, А. Б. Дьяков*

*Институт цитологии и генетики СО АН СССР,  
Новосибирск*

*Всесоюзный НИИ масличных культур им. академика В. С. Пустовойта,  
Краснодар*

Современная теория отбора растений включает три достаточно самостоятельных блока задач (рис. 1). Задачи идентификации генотипов по фенотипам решаются так или иначе каждым селекционером при отборе отдельных растений из популяций  $F_2$  или  $M_2$ . Так как отбор при этом идет по фенотипу одного растения, то, как пишет У. Уильямс [1968], «при этом невозможно разделить генетические и внешние воздействия на признаки со слабой наследуемостью, и отбор на данной стадии ненадежен» (с. 350). Как правило, именно на этом этапе работы селекционер, не имея надежных методов идентификации генотипа по фенотипу, теряет огромное количество ценных форм.

Задачи генетики признаков продуктивности селекционер решает, либо исходя из собственного опыта о донорских качествах того или иного сорта (или опыта коллег), либо изучая в эксперименте ОКС и СКС по Гриффитпу и т. п. Знание даже грубой генетической информации позволяет селекционеру:

- а) выбрать общее стратегическое направление работы (традиционный отбор или селекция на гетерозис),
- б) определить тактические придержки работы — объем популяции, процент браковки и т. п.

Если селекционер знает генетику признаков продуктивности очень глубоко и подробно, но не имеет в руках надежных методов идентификации генотипов по фенотипам, селекция не будет результативной. Если селекционер располагает методами идентификации, но не имеет информации по генетике количественных признаков объекта селекции, то селекция может быть очень успешной. Примером этого являются уникальные результаты акад. В. С. Пустовойта по селекции высокомасличного подсолнечника.

В идеале необходимо решить перед развертыванием селекционного процесса оба блока задач и на их основе перейти к решению третьего блока: «оптимизация стратегий отборов и синтеза нужного генетического комплекса». Обоснованные научные решения всех трех блоков задач теории отбора способны дать повышение эффективности отбора более чем в 1000 раз [Драгавцев, 1979].

На схеме (см. рис. 1) дана структура трех блоков задачи теории отбора. Треугольниками отмечены задачи, решаемые и решенные в ИЦиГ СО АН и ВПИИМК. В данной работе рассмотрена лишь задача селекционной идентификации генотипов по фенотипам (на схеме — квадрат внизу слева).

## Теория отбора фенотипа

Известно [Драгавцев, 1963], что при наличии идеального фонового признака (ФП), у которого собственная генотипическая изменчивость в популяции близка к нулю и экологическая корреляция его с селекционным признаком (СП) близка к единице, возможна идентификация генотипического значения признака у любого отдельно взятого растения. Это ситуация идеальной идентификации (на схеме она расположена над селекционной).

Идеальных ФП достаточно много на уровне физиологических и биохимических признаков. Однако они требуют экспрессной инструментальной регистрации и соответственно разработки специальных приборов и оборудования. На морфологическом уровне, как правило, в достаточно богатой генотипами популяции идеальных ФП очень мало или они просто отсутствуют. Мартынов и др. [1977] показали, что в совокупности 16 сортов яровой пшеницы был найден лишь один почти идеальный ФП — число зерен с растения. Этого, конечно, недостаточно для разнообразной и полной идентификации генотипов при отборе. Эту проблему можно обойти, отыскивая свои морфологические ФП для каждой родительской комбинации, изучая средние и дисперсии признаков у родителей в  $F_1$  и  $F_2$ . Этот путь вполне перспективен, но требует специальных исследований.

Для задач селекции нет необходимости в идентификации любого отдельно взятого растения в популяции, идентифицировать необходимо лишь самые выдающиеся генотипы. Такая постановка вопроса резко ослабляет требования, предъявляемые к ФП в случае идеальной идентификации.

Кроме того, если теорию идеальной идентификации естественно строить на основе понятий корреляций, регрессий, линейных функций, то теорию селекционной идентификации лучших генотипов логичнее строить на основе плоскостной или пространственной аналитической геометрии, решая задачи принадлежности данной точки к граничным линиям фигуры, очерчивающей пространство распределения не уникальных генотипов.

А. Б. Дьяков [Драгавцев, Дьяков 1978] сформулировал принцип ортогональности двух признаков в решении задачи идентификации генотипов растений по фенотипу, суть которого состоит в том, что в качестве фонового подбирается признак, чувствительный к  $n$  факторам, сдвигающим его по положительной линии регрессии, а в качестве селекционного — признак, чувствительный к  $n+1$  факторам, причем его реакция на дополнительный фак-

тор — ортогональна к реакции на  $n$  факторов, т. е. направлена по отрицательной линии регрессии.

В. Ф. Герасименко [1978] показал, что, если ФП имеет большую собственную генотипическую дисперсию, но генотипическая и экологическая корреляция с СП имеют разные знаки, принцип ФП резко увеличивает разрешающую способность идентификации генотипа по фенотипу.

Нами [Драгавцев, 1979] исследован случай, когда ФП имеет достаточно высокую собственную генотипическую дисперсию, но генотипический коэффициент корреляции ФП—СП равен нулю ( $r_{q(сп-фп)} \approx 0$ ). При этом оказалось, что в качестве ФП (при

коэффициенте экологической регрессии ФП—СП, равном единице), т. е. при одинаковой экологической чувствительности ФП и СП, может работать любой признак, имеющий генотипический коэффициент вариации, меньший по сравнению с коэффициентом СП (условие ФП:  $CV_{q\text{ фп}} < CV_{q\text{ сп}}$ ). Если ФП более чувствителен к микроколебаниям среды, чем СП ( $\beta_{(сп-фп)} < 1$ ), то в качестве ФП может быть использован признак, у которого  $CV_{q\text{ фп}} \geq CV_{q\text{ сп}}$ . Таким образом, если

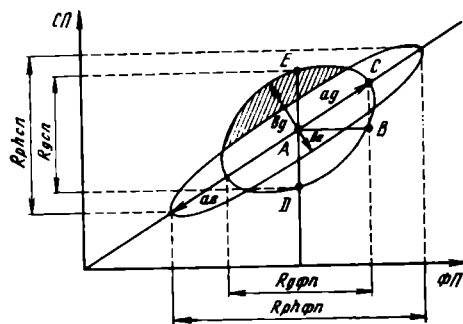


Рис. 2. Схема соотношения генотипических дисперсий фонового (ФП) и селекционного (СП) признаков

Объяснение в тексте

$r_{q(фп-сп)} \approx 0$ , то существует много признаков с  $\sigma_q^2 > 0$ , которые могут быть использованы в качестве фоновых.

Однако все перечисленные исследования отдельных ситуаций еще не являются единой теорией селекционной идентификации генотипов растений по их фенотипам.

Сформулируем основные положения этой теории.

1. Для селекционной идентификации (идентификации лишь лучших в селекционном смысле генотипов) необходимо и достаточно оценить выход данной точки (генотипа) за контур эллипса рассеивания в системе ФП—СП. Точки внутри контура эллипса нас не интересуют.

2. При достоверном превышении расстояния от центра эллипса до точки идентифицируемого генотипа над меньшим главным диаметром экологического эллипса вероятность идентификации генотипа по фенотипу равна единице.

Поясним данные положения.

Пусть в системе ФП—СП (рис. 2) СП имеет коэффициент наследуемости  $H^2 = 0,33$ . Это значит, что генотипическая диспер-

для СП составляет  $1/2$  фенотипической. Пусть ФП также имеет легкий генотипический размах ( $R_{q\text{ФП-СП}}$ ). При этом  $r_{q(\text{ФП-СП})}$  может пробегать значения от  $-1$  до  $+1$ .

Выясним вопрос: при каких уровнях  $r_{e(\text{СП-ФП})}$  возможна надежная идентификация генотипов по фенотипам?

Из аналитической геометрии известно, что если  $a$  — больший радиус эллипса,  $b$  — меньший радиус, то  $b/a = k$ , где  $k$  — коэффициент сжатия эллипса. Тогда  $\alpha = 1 - k$ , где  $\alpha$  есть сжатие эллипса. В статистике  $\alpha$  гомологично модулю  $|r|$  — коэффициента корреляции, т. е. приближенно:  $|r| \approx 1 - k$ .

Тогда:  $b/a = 1 - r$ .

Отсюда:  $b = a(1 - r)$ ;  $b^2 = a^2(1 - r)^2$ .

Из треугольника АВС следует:  $a^2 = \frac{R_{q\text{СП}}^2}{4} + \frac{R_{q\text{ФП}}^2}{4}$ .

Ясно, что для генотипического эллипса:  $b_q = a_q(1 - r_q)$ .

Для экологического эллипса:  $b_e = m a_q(1 - r_e)$ , где  $m$  — коэффициент превышения большого радиуса экологического эллипса над большим радиусом генотипического.

Для случая  $H_{\text{СП}}^2 = 1/3 = 0,33$  имеем  $a_e = 2a_q$ ,  $m = 2$ , так как в этом случае размах экологической изменчивости в два раза превышает размах генотипической.

Итак:  $b_q = a_q(1 - r_q)$ ;  $b_e = 2a_q(1 - r_e)$ .

Лучшие генотипы легко идентифицируются, если  $b_q > b_e$ .

Рассмотрим разные сочетания  $r_{q(\text{ФП-СП})}$  и  $r_{e(\text{ФП-СП})}$ , при которых возможна надежная идентификация лучших генотипов в популяции (для случая  $H_{\text{СП}}^2 = 0,33$ ).

1.  $r_{q(\text{ФП-СП})} = 0$ , тогда  $b_q = a_q(1 - 0) = a_q$ ,

$r_{e(\text{ФП-СП})} = 0,5$ ;  $b_e = 2a_q(1 - 0,5) = 2a_q \cdot 1/2 = a_q$ .

Отсюда вывод: при  $r_{q(\text{ФП-СП})} = 0$ ,  $b_q > b_e$ , если  $r_{e(\text{ФП-СП})} > 0,5$ . Надежная идентификация генотипов осуществляется при условии  $r_{e(\text{ФП-СП})} > 0,5$ .

Если точка лежит недалеко за пределами контура экологического эллипса, проверить принадлежность ее к контуру очень легко, используя каноническое уравнение эллипса:

$$x^2/a^2 + y^2/b^2 = 1.$$

Здесь  $x$  и  $y$  соответственно уровень СП и уровень ФП. Вероятность принадлежности точки контуру полностью определяется доверительными интервалами эллипса, которые нетрудно оценить в каждом конкретном случае.

2.  $r_{q(\text{ФП-СП})} = 0,5$ , тогда  $b_q = 1/2 a_q = 0,5 a_q$ ;

$r_{e(\text{ФП-СП})} = 0,75$ ;  $b_e = 2a_q^{25/100} = 0,5 a_q$ .

Таким образом, при  $r_{q(\Phi\P-\text{СП})}=0,5$  надежная идентификация производится при условии:  $r_{e(\Phi\P-\text{СП})}>0,75$ .

$$3. r_{q(\Phi\P-\text{СП})}=-0,5, \text{ тогда } b_q=a_q(1+0,5)=1,5a_q,$$

$$r_{e(\Phi\P-\text{СП})}=0,25, \quad b_e=2a_q^{75}/_{100}=1,5a_q.$$

В этом случае (при  $r_q=-0,5$ ) условие надежной идентификации  $r_{e(\Phi\P-\text{СП})}>0,25$ .

Можно видеть, что при средней отрицательной генотипической корреляции СП — ФП требования к величине экологической корреляции очень слабые ( $r_e>0,25$ ), так что в качестве фонового в данном случае может быть использован почти любой признак, имеющий отрицательную генотипическую корреляцию с СП. Заметим, что при  $r_{q(\Phi\P-\text{СП})}=-1$ ,  $r_e$  должен быть чуть больше нуля, чтобы идентификация была успешной.

Проведенный нами анализ взаимоотношений  $r_{q(\Phi\P-\text{СП})}$  и  $r_{e(\Phi\P-\text{СП})}$  относится к случаю  $H^2_{\text{СП}}=0,33$ . Рассмотрим вопрос: реален ли этот уровень наследуемости в популяциях? Гужов [1978] приводит данные по уровням экологических и генотипических коэффициентов вариации в наборе наиболее контрастных сортов пшениц (табл.), на основе которых мы рассчитали коэффициенты наследуемости.

*Значения  $CV_e$ ,  $CV_q$  и  $H^2$  11 количественных признаков для набора из 7 наиболее контрастных сортов яровой пшеницы (по Ю. Л. Гужову)*

Признак	$CV_e$	$CV_q$	$H^2$
Высота растения	9	25	0,735
Число надземных узлов на стебле	10	13	0,565
Число развитых колосков в колосе	12	10	0,454
Выход зерна в %	14	21	0,600
Масса 100 зерен	15	13	0,464
Среднее число зерен в колоске	15	12	0,444
Число зерен в главном колоске	18	13	0,419
Масса зерна с главного колоса	24	14	0,368
Число зерен на растении	37	24	0,314
Продуктивная кустистость	38	17	0,387
Масса зерна с растения	39	18	0,315

Из таблицы видно, что ни в одном случае  $H^2$  не был ниже 0,3. Следовательно, рассмотренные нами теоретические ситуации имеют место в эксперименте.

Однако чаще всего в реальном селекционном процессе селекционер скрещивает два (или более) самых продуктивных сорта. При этом  $H^2$  может быть значительно меньше 0,3, но трансгрессивные выщепенцы в  $F_2$ , которых ждет селекционер, нуждаются в надежной идентификации.

Рассмотрим случай:  $H_{\text{сп}}^2 = 0,2$ . При этом  $m=4$ .

1.  $r_{q(\text{ФП-СП})} = 0$ . Тогда  $b_q = a_q(1 - r_q) = a_q$ .

При  $r_{e(\text{ФП-СП})} = 0,75$ ,  $b_e = 4a_q \cdot 25/100 = a_q$ .

Отсюда условие надежной селекционной идентификации:

$$r_{e(\text{ФП-СП})} > 0,75.$$

2.  $r_{q(\text{ФП-СП})} = 0,5$ . Тогда  $b_q = 0,5a_q$ .

При  $r_{e(\text{ФП-СП})} = 0,9$ ,  $b_e = 4a_q \cdot 0,1 = 0,4a_q$ .

Отсюда условие надежной селекционной идентификации:

$$r_{e(\text{ФП-СП})} > 0,9.$$

3.  $r_q = -0,5$ . Тогда  $b_q = 1,5a_q$ .

При  $r_{e(\text{ФП-СП})} = 0,65$ ,  $b_e = 4a_q \cdot 35/100 = 1,4a_q$ .

Отсюда условие надежной идентификации лучших генотипов:

$$r_{e(\text{ФП-СП})} > 0,65.$$

Из рассмотренных двух случаев:  $H_{\text{сп}}^2 = 0,33$  и  $H_{\text{сп}}^2 = 0,2$  мы видим, что селекционная идентификация происходит надежно при очень слабых требованиях к уровню  $r_{e(\text{ФП-СП})}$ , когда  $r_{q(\text{ФП-СП})}$  имеет противоположный знак по сравнению с  $r_e$ .

Для случая  $H_{\text{сп}}^2 = 0,1$   $m=9$ .

Тогда, при  $r_{q(\text{ФП-СП})} = -0,5$ ,  $b_q = a_q(1 + 0,5) = 1,5a_q$ .

Для ситуации  $r_{e(\text{ФП-СП})} = 0,84$   $b_e = 9a_q(1 - 0,84) = 1,44a_q$ .

Условие надежной идентификации:  $r_e > 0,84$ .

При  $r_{q(\text{ФП-СП})} = -0,8$   $b_q = a_q(1 + 0,8) = 1,8a_q$ .

Тогда при  $r_{e(\text{ФП-СП})} = 0,8$   $b_e = 9a_q(1 - 0,8) = 1,8a_q$ .

В этом варианте надежная идентификация лучших особей идет при условии  $r_{e(\text{ФП-СП})} > 0,8$ .

Ниже мы увидим, что, располагая знанием физиологических взаимоотношений между признаками, не составляет особого труда построить системы ФП — СП, для которых  $r_{q(\text{ФП-СП})} > -0,9$ . При этом селекционная идентификация идет надежно при очень низких  $H^2$  и  $r_{e(\text{ФП-СП})}$  порядка 0,7 — 0,8, последнее вполне обычно для реальных селекционных ситуаций.

Все вышеприведенные расчеты и анализы всех случаев мы делали для решения задачи: безошибочная идентификация данного единичного растения, выходящего за контур эллипса. Однако для селекционных задач вполне достаточно вести идентификацию селекционно лучших генотипов не с вероятностью, равной единице ( $p_{uq}=1$ ), а, например, с  $p_{uq}=0,8$  или  $p_{uq}=0,6$ . Это вполне обеспечивает хорошую направленность отбора, т. е. «обогащение руды» на ранних этапах селекционного процесса, и, очевидно, все наши анализы, сделанные для вероятности идентификации  $p_{uq}=1$ , существенно ослабят уже сформулированные требования для условия  $p_{uq}=0,8$ .

Рассмотрим вопрос о соотношении генотипических размахов (или, что то же самое, — генотипических дисперсий) фонового и селекционного признаков,

Из рис. 2, рассматривая треугольник ABC, можно видеть, что

$$a_q = \sqrt{\frac{R_{qСП}^2}{4} + \frac{R_{qФП}^2}{4}}.$$

Если  $R_{qФП} = 0$ , т. е. ФП — идеален, то генотипический эллипс исчезает, превращаясь в прямую ДЕ. При этом

$$a_q = \sqrt{\frac{R_{qСП}^2}{4}} = \frac{R_{qСП}}{2},$$

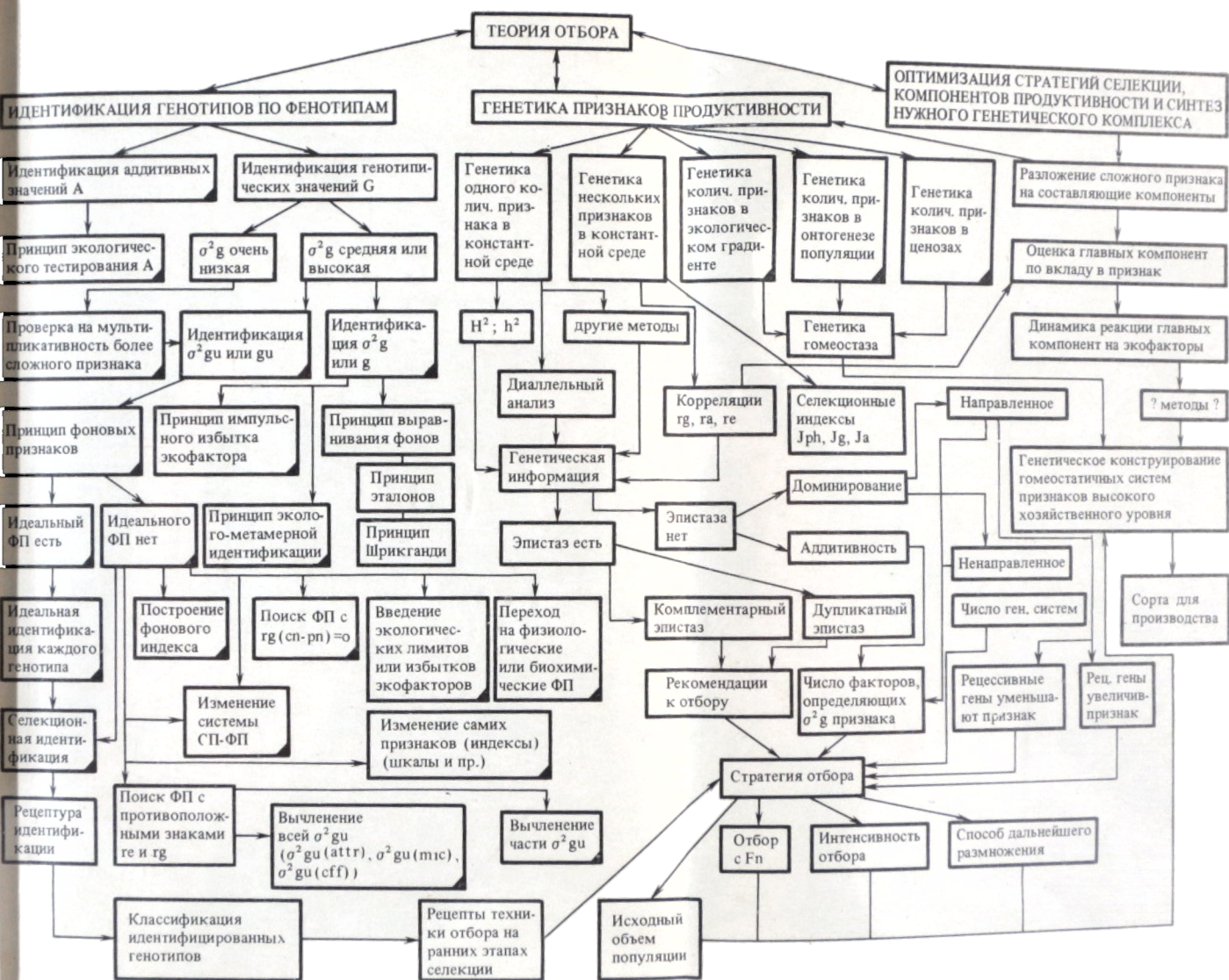
т. е.  $a_q$  превращается просто в половину генетического размаха СП. Идентификация генотипов из селекционной становится идеальной, т. е. можно идентифицировать генотипическое значение любой особи в популяции  $b_q = a_q(1-0) = a_q$ , т. е.  $b_q$  и  $a_q$  сливаются и оба выражаются отрезком  $ДЕ/2 = АЕ = АД$ .

При постоянном  $r_{q(ФП-СП)}$  уменьшение  $R_{qФП}$  будет увеличивать генотипическую регрессию  $\beta_{q(СП-ФП)} = \frac{\text{cov}_{q(СП-ФП)}}{\sigma_{qФП}^2}$ , т. е. пово-

рачивать эллипс влево, сокращая  $a_q$  и  $b_q$  соответственно. При этом соответственно сократятся (см. рис. 2)  $a_e$  и  $b_e$ , т. е. качество идентификации не изменится. При  $R_{qФП} \gg R_{qСП}$   $\beta_{qСП/ФП}$  упадет (эллипс увеличивает  $a_q$  и  $b_q$  и повернется вправо). При этом возрастут  $a_e$  и  $b_e$ , т. е. качество идентификации в принципе не изменится. Следовательно, при селекционной идентификации величина генотипического размаха ФП не играет особой роли. Все определяется уровнем и направлением  $r_{q(ФП-СП)}$ .

Наконец, рассмотрим методически очень важный вопрос: так как в  $F_2$  или  $M_2$  мы не можем с большой точностью прямо измерить  $r_{q(ФП-СП)}$  и  $r_{e(ФП-СП)}$ , то насколько правомерно, оценив  $r_q$  и  $r_e$  на родительских генотипах, использовать эту информацию при работе по идентификации в  $F_2$ ? Очевидно, что процессы рекомбинации генов, влияющих на уровень СП и ФП, могут в  $F_2$  существенно сдвинуть величину  $r_{q(ФП-СП)}$ , что приведет к ошибкам в идентификации. Однако, если мы знаем физиологические механизмы взаимоотношений СП — ФП, мы легко можем подобрать такую систему СП — ФП, в которой за счет физиологических (организменных) зависимостей высокая отрицательная генотипическая корреляция будет той же самой в  $F_2$ , что и у родительских форм. Фенотипическая ситуация будет эквивалентна полной плейотропии, выходящей на фенотип с генного уровня.

Это легко уяснить из примера. Пусть мы хотим идентифицировать генетические сдвиги по аттрагирующей способности колоса. В системе СП — вес зерна в колосе, ФП — вес сухого стебля генотипическая вариабельность по аттракции всегда обеспечит генотипическую корреляцию СП — ФП, равную  $-1$ , так как чем



1. Схема отбора растений-самоопылителей

больше сухого вещества будет аттрагировано из стебля, тем легче будет стебель и тем тяжелее зерна. Эта корреляция будет равна —1 и у родителей, и у гибридных растений  $F_2$ .

Таким образом, знание даже самых общих физиологических механизмов взаимосвязи СП и ФП позволяет конструировать системы СП — ФП с фенотипическим проявлением стабильной и высокой генотипической корреляции, т. е. системы, внешне идентичные генетической ситуации полной плейотропии. Для таких систем необходимо и достаточно оценить  $r_{g(\text{ФП-СП})}$  и  $r_{e(\text{ФП-СП})}$  у родительских форм.

## Выводы

1. Разработана теория селекционной идентификации лучших генотипов в популяциях растений на базе элементов аналитической геометрии.

2. Показано, что селекционная идентификация возможна в очень широком диапазоне сочетаний признаков при довольно слабых требованиях к фоновому признаку.

3. Показано, что при селекционной идентификации величина генотипической дисперсии фонового признака практически не влияет на качество идентификации.

4. Показано, что физиологические связи признаков на организменном уровне в определенных системах ФП — СП запрещают сдвигаться коэффициентам генотипической корреляции в  $F_2$  по сравнению с родителями под влиянием рекомбинации генов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Герасименко В. Ф. Теория экспрессной оценки лучших генотипов в популяции растений: Генетика количественных признаков растений. М.: Наука, 1978, с. 62—73.
- Гужов Ю. Л. Пути использования в селекции растений закономерностей модификационной изменчивости количественных признаков. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1978, № 3, с. 418—429.
- Драгавцев В. А. Фенотипический анализ изменчивости в растительных популяциях. — Вестн. АН КазССР, 1963, № 70, с. 33—42.
- Драгавцев В. А. О системе отбора уникальных генотипов в селекционном процессе с растениями. — В кн.: Сборник докладов Международного семинара по теме 2 КОЦ СЭВ, 2—5 марта 1974 г. Прага; Рузыне, с. 46—51.
- Драгавцев В. А. Подбор пар для скрещивания с учетом задач идентификации нужных генотипов  $F_2$ . — В кн.: Доклад на 4-м Международном совещании рабочей группы «Теория отбора и оптимизация селекционного процесса с-х растений», 11—14 июня 1979 г. Саратов: НИИСХ Юго-Востока.
- Драгавцев В. А., Дьяков А. Б. Дихотомическая система идентификации генотипов по фенам. — В кн.: Доклад 14 Международному генетическому конгрессу. М., 1978.
- Мартынов С. П., Крупнов В. А., Драгавцев В. А. Фоновый признак для оценки генотипической продуктивности отдельных растений пшеницы. — Цитология и генетика, 1977, т. 11, № 1, с. 70—73.
- Уильямс У. Генетические основы и селекция растений: Пер. с англ. М.: Колос, 1968. 350 с.

## ПОКАЗАТЕЛИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПО ПОЛИМОРФНЫМ ПРИЗНАКАМ

Л. А. Животовский

*Институт общей генетики АН СССР, Москва*

Внутри- и межпопуляционная изменчивость является объектом многих исследований. Большая часть этих исследований связана с полиморфизмом — наличием в группе особей нескольких вариантов признака. Эти варианты в дальнейшем будем называть «морфами», понимая под ними аллели, генотипы, фенотипы, градации количественных признаков. Исходными данными для популяционного анализа являются частоты морф.

Обычные вопросы при популяционном анализе следующие: сколь разнообразна данная популяция по изученным полиморфным признакам, как сильно распределение частот морф варьирует по ареалу популяции или изменяется во времени, насколько популяции различаются и т. п. Для ответа на эти вопросы пользуются определенными числовыми характеристиками (показателями), выраженными математическими формулами. Вообще говоря, таких формул для одного и того же показателя (например, внутрипопуляционного разнообразия или сходства популяций) много. В ряде случаев они дают сходные результаты и на первый взгляд мало отличаются друг от друга. Но иногда они приводят к сильно различающимся результатам, и вот тогда встает вопрос, какой из формул следует пользоваться.

Этот вопрос, с общетеоретических позиций, относится к проблеме обоснования используемых характеристик изменчивости популяций. Многие из используемых показателей часто обосновываются чисто формальными соображениями — по «анalogии». Например, расстояние между популяциями иногда задают исходя из геометрических аналогий: каждую популяцию представляют в виде точки в многомерном пространстве «морф», а затем вычисляют расстояние между ними как в аналитической геометрии — по прямой; часто придают разный вес координатным осям или вводят связь между ними и расстояние определяют уже в криволинейном пространстве. При оценке внутрипопуляционного разнообразия нередко пользуются информационной мерой разнообразия — по аналогии с теорией информации. Ясно, что такой формальный подход, зачастую давая правдоподобные оценки, может иногда вводить в заблуждение, поскольку для разных задач популяционной биологии не существует показателя, одинаково хорошего во всех ситуациях [Пудовкин, 1979; Животовский, 1979, 1980].

Действительно, в современных популяционных исследованиях проводится сравнения разного типа, по разным классам призна-

ков, с разными целями. Сравниваются группы особей внутри популяций, между популяциями одного вида, между видами. В качестве признаков берут первичную структуру белка, аллели, выявляемые биохимическими методами, качественные морфологические признаки и др. Изучается влияние мутационного процесса, случайного генного дрейфа, миграций, отбора на динамику этих групп. Естественно, в одних случаях лучшим может быть один показатель, в других — другой. Например, в вопросах, связанных с изучением динамики популяций под действием только мутационного процесса и случайных процессов, естественной мерой аллельного разнообразия является так называемое эффективное число аллелей [Crow, Kimura, 1970], а мерой близости популяций — генетическое расстояние, определяемое по частотам аллелей [Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971; Nei, 1975].

В тех случаях, когда популяции изучаются по частотам фенотипов (или даже аллелей, но при действии отбора), применение указанных показателей опять является формальным — по «анalogии». В подобных ситуациях следует иметь другие меры разнообразия. Как определить эти меры?

Для нужд популяционной биологии мы предлагаем методически новый подход к получению показателей популяционной изменчивости, который сформулируем в виде следующего принципа: *показатель должен удовлетворять заранее сформулированным «популяционным» требованиям. Затем эти требования следует перевести на математический язык — выразить в неких математических соотношениях. После этого необходимо провести строгий математический анализ полученных соотношений, который и укажет формулу, удовлетворяющую априорным требованиям.*

Этот принцип, конкретизация которого для показателей внутрипопуляционного разнообразия и сходства популяций дана ниже, подчеркивает то, что показатель не должен выбираться на основе каких-бы то ни было формальных аналогий. Исходными посылками здесь должны являться требования, имеющие популяционную трактовку. Математический анализ этих требований приводит к определенной формуле для искомых показателей. Важно, что при этом критика полученного показателя переходит на конструктивный уровень — к обсуждению биологической оправданности принятых требований, к «точности» перевода этих требований на математический язык.

Для анализа популяционной изменчивости по полиморфным признакам можно постулировать следующие требования.

1. Небольшие изменения частот распространенных морф, а также появление или исчезновение редких морф мало изменяют значение показателя.

2. Показатель не зависит от параметров, дифференциально характеризующих разные морфы (от приспособленности морф, их хозяйственной ценности и пр.).

3. Вклад морф в величину показателя должен быть пропорционален их частотам в популяциях.

4. Показатель должен иметь «простую» популяционную интерпретацию и обладать «хорошими» статистическими свойствами.

Отметим, что последнее требование трудно формализуемо: упомянутую «простую» интерпретацию нелегко выразить в математических терминах, и в оценке того, какая из интерпретаций проще и лучше, много субъективного. Под «хорошими» статистическими свойствами понимается, в частности, простота формул как для самого показателя, так и для его выборочной ошибки, а также «разрешающая способность» показателя. Отметим, что многие используемые меры популяционной изменчивости нередко вычисляются без статистической ошибки (поскольку они или неизвестны, или сложны), а это исключает возможность точного сравнения. Показатели, полученные на основе перечисленных требований, оказались простыми по структуре, и для них можно вычислить выборочную ошибку. Важно также отметить, что полученные показатели обобщаются и на случай количественных признаков, что позволяет по единой методике анализировать в популяциях качественные и количественные признаки.

Ниже приводятся показатели, которые позволяют оценить внутривидовое разнообразие и сходство популяций по полиморфным признакам и удовлетворяют требованиям 1—4. Математические формулировки этих требований и соответствующий математический анализ приведены ранее [Животовский, 1979, 1980].

### Показатель внутривидового разнообразия

Пусть в популяции обнаружено  $m$  морф. Обозначим  $p_1, p_2, \dots, p_m$  выборочные значения частот ( $p_1 + p_2 + \dots + p_m = 1$ );  $N$  — объем выборки. Внутривидовое разнообразие можно оценить показателем  $\mu$ , названным средним числом морф в популяции:

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2.$$

Показатель  $\mu$  дает оценку разнообразия в единицах «число морф». Максимально возможное значение его равно  $m$  — при одинаковой частоте всех морф (т. е. когда  $p_1 = 1/m, p_2 = 1/m, \dots, p_m = 1/m$ ). При неравномерном распределении частот морф  $\mu < m$ . При мономорфизме  $\mu = 1$ . Приближенная формула для вычисления статистической (выборочной) ошибки  $s_\mu$  следующая:

$$s_\mu \approx \sqrt{\frac{\mu(m - \mu)}{N}}.$$

Если исследуется  $n$  независимых признаков, то можно определить среднее число морф в популяции по совокупности этих признаков как среднее арифметическое:

$$\bar{\mu} = \frac{1}{n} (\mu_1 + \dots + \mu_n), \quad s_{\bar{\mu}} \approx \frac{1}{n} \sqrt{s_1^2 + \dots + s_n^2},$$

где  $\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_n$  и  $s_1, s_2, \dots, s_n$  — соответствующие значения показателя разнообразия и ошибки для отдельных признаков.

## Доля редких морф в популяции

Наряду со средним числом морф можно определить показатель  $h$  — долю редких морф:

$$h = 1 - \mu/m, \quad s_h \approx \sqrt{\frac{h(1-h)}{N}}.$$

Показатель  $h$  дает новую, в сравнении с  $\mu$ , информацию о характере внутрипопуляционного разнообразия. В то время как  $\mu$  дает оценку степени разнообразия популяции, показатель  $h$  оценивает структуру этого разнообразия.

Пример. Пусть в выборках из трех (гипотетических) популяций получены частоты фенотипов, представленные в табл. 1.

Таблица 1. Характеристика разнообразия в трех гипотетических популяциях

Популяция	Частоты фенотипов					Численность, $N$	Среднее число фенотипов, $\mu$	Доля редких фенотипов, $h$
	$p_1$	$p_2$	$p_3$	$p_4$	$p_5$			
I	0,45	0,20	0,20	0,15	—	100	$3,81 \pm 0,085$	$0,047 \pm 0,021$
II	0,60	0,20	0,14	0,04	0,02	50	$3,75 \pm 0,306$	$0,250 \pm 0,061$
III	0,30	0,15	0,25	0,20	0,10	60	$4,83 \pm 0,117$	$0,034 \pm 0,023$

Здесь популяции I и II незначимо различаются по среднему числу фенотипов, т. е. степень разнообразия в них одинакова, однако характер разнообразия разный: в популяции II высока доля редких фенотипов, популяция I более выровненная по частотам фенотипов. В популяции III редкие фенотипы также почти отсутствуют, однако разнообразие ее выше, чем в популяции I.

Если есть  $n$  статистически независимых признаков, то можно определить долю редких морф по совокупности этих признаков:  $h = 1 - \bar{\mu}/m$ ,  $s_h \approx s_{\bar{\mu}}/m$ , где  $\bar{\mu}$  и  $s_{\bar{\mu}}$  определены выше, а  $\bar{m} = 1/n(m_1 + m_2 + \dots + m_n)$ ;  $m_1, m_2, \dots, m_n$  — число морф, обнаруженных по соответствующим признакам.

## Показатель сходства популяций

Пусть сравниваются две популяции, в которых обнаружено  $m$  различных морф. Частоты их в выборке из первой популяции обозначим  $p_1, p_2, \dots, p_m$ , а в выборке из второй популяции —  $q_1, q_2, \dots, q_m$ . Объемы выборок обозначим  $N_1$  и  $N_2$ . Показатель сходства популяций  $r$  вычисляется по следующей формуле:

$$r = \sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \dots + \sqrt{p_m q_m}.$$

Значение показателя сходства не превышает 1. Оно равно 1 в тех случаях, когда сравниваемые популяции идептически (по частотам морф). Показатель  $r$  равен 0 тогда, когда сравниваемые

популяции не имеют ни одной общей морфы. В остальных случаях он имеет промежуточные между 0 и 1 значения.

Показатель сходства  $r$  является мерой попарного сходства популяций. Его можно интерпретировать как частоту общих морф в сравниваемых популяциях, поскольку ненулевой вклад в значение  $r$  дают только те морфы, которые являются общими для обеих популяций.

Перейдем теперь к вопросу оценки значимости  $r$ . Так как в сравниваемых выборках частоты соответствующих морф могут быть разными, хотя бы вследствие случайности выборок, то фактически всегда  $r < 1$  (даже если выборки взяты из одной генеральной совокупности). Поэтому вначале следует решить, значимо ли  $r$  отличается от 1, иначе говоря, различаются ли сравниваемые популяции. Вообще говоря, на этот вопрос легко ответить, сравнивая выборки по одному из известных критериев (например, « $\chi$ =квадрат»). Однако в таком подходе кроется определенное неудобство: если выборки окажутся значимо отличными друг от друга и важным станет вопрос оценки степени их сходства, то, помимо вычисления  $\chi^2$ , нам придется еще вычислять значение  $r$  и его выборочную ошибку. Чтобы избежать двойной работы, укажем новый метод сравнения выборок, названный критерием идентичности  $I$  и основанный на  $r$ :

$$I = \frac{8N_1N_2}{N_1 + N_2} \left( 1 - r - \frac{p^0 + q^0}{4} \right),$$

где  $p^0$  — сумма частот морф 1-й выборки, не представленных во 2-й выборке; аналогично  $q^0$  — сумма частот тех морф 2-й выборки, которые отсутствуют в 1-й. В тех случаях, когда каждая морфа представлена в обеих выборках, будет  $p^0 = 0$ ,  $q^0 = 0$  и критерий идентичности упрощается:

$$I = \frac{8N_1N_2}{N_1 + N_2} (1 - r).$$

Величина  $I$  распределена примерно как  $\chi^2$  с  $m - 1$  степенями свободы при нуль-гипотезе о том, что обе выборки принадлежат одной генеральной совокупности. Если  $I$  превышает табличное значение  $\chi^2$  с заданным уровнем значимости, то между выборками есть различие (на соответствующем уровне значимости).

Если  $r$  значимо отличается от 1 (по критерию  $I$ ), то следует вычислить его выборочную ошибку по формуле

$$s_r \approx \frac{1}{2} \sqrt{\frac{1 - q^0 - r^2}{N_1} + \frac{1 - p^0 - r^2}{N_2}}.$$

В том случае, когда каждая морфа представлена в обеих выборках, т. е.  $p^0 = 0$ ,  $q^0 = 0$ , формула упрощается:

$$s_r \approx \frac{1}{2} \sqrt{\frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2} (1 - r^2)}.$$

Пример. Для данных табл. 1 значения показателя сходства  $r$  и критерия идентичности  $I$  приведены в табл. 2.

Таблица 2. Показатели сходства и критерии идентичности для популяций из табл. 1 (табличные значения  $\chi^2$  с 4 степенями свободы равны 9,49 для 5% и 13,28 для 1% уровней значимости)

Сравниваемые выборки	I—II	I—III	II—III
$J$ $r \pm S_r$	8,3 0,964 УУ	11,4 0,937 $\pm$ 0,0237 У	17,7 0,919 $\pm$ 0,0377

Из табл. 2 видно, что выборки I и II незначимо отличаются друг от друга, а выборка III значимо отличается от первых двух.

Если исследуется  $n$  статистически независимых признаков, то можно определить среднее сходство популяций по совокупности признаков как среднее арифметическое:

$$\bar{r} = \frac{1}{n} (r_1 + r_2 + \dots + r_n), \quad s_r \approx \frac{1}{n} \sqrt{s_1^2 + s_2^2 + \dots + s_n^2},$$

где  $r_1, r_2, \dots, r_n$  и  $s_1, s_2, \dots, s_n$  — соответствующие значения показателей сходства и их ошибок для отдельных признаков. Критерий идентичности для  $\bar{r}$  равен сумме значений критерия для отдельных признаков:  $I = I_1 + I_2 + \dots + I_n$  и проверяется на значимость по таблице  $\chi^2$  с суммарным числом степеней свободы  $m = m_1 + m_2 + \dots + m_n - n$ , где  $m_1, m_2, \dots, m_n$  — количество морф, имеющих в сравниваемых выборках по отдельным признакам.

### Показатель сходства нескольких популяций

При сравнении большого числа выборок можно на основе показателя  $r$  оценить всевозможные попарные сходства и отразить это графически, например в виде дендрограммы. Однако в ряде случаев важно получить, помимо всевозможных парных сравнений, единый показатель, отражающий сходство друг с другом совокупности этих выборок. На основе  $r$  можно предложить следующий подход для получения такого единого показателя. Вначале вычисляются усредненные по всем  $k$  выборкам частоты морф. Затем для каждой из выборок вычисляется сходство  $r$  с этой «усредненной» выборкой. И, наконец, все  $k$  вычисленных значений  $r$  усредняются. Полученный таким образом показатель оценивает, например, среднее сходство изучаемых популяций с некоей «прапопуляцией» — точкой дивергенции (с соответствующими оговорками и допущениями). Указанный подход можно применять при сравнении «несвязанных» популяций одного вида или популяций разных видов.

В других случаях, например при изучении внутривидовой структуры, может возникнуть вопрос, сколь сильно распределение частот полиморфного признака меняется во времени или в пространстве (например, на ареале). В этих случаях более подходящим может оказаться следующий показатель  $R$ , который яв-

ляется обобщением  $r$  на случай  $k$  выборок. Интерпретация его та же, что и  $r$ : показатель  $R$  оценивает частоту морф, общих для всех  $k$ . Вычисляется он следующим образом.

Пусть  $p_{11}, p_{12}, \dots, p_{1m}$  — частоты морф в 1-й выборке,  $p_{21}, p_{22}, \dots, p_{2m}$  — частоты во 2-й выборке, и т. д.,  $p_{k1}, p_{k2}, \dots, p_{km}$  — частоты морф в  $k$ -й выборке. Показатель общего сходства  $R$  вычисляется по формуле:

$$R = \sqrt[k]{p_{11}p_{21} \dots p_{k1}} + \sqrt[k]{p_{12}p_{22} \dots p_{k2}} + \dots + \sqrt[k]{p_{1m}p_{2m} \dots p_{km}}.$$

Приближенная формула для выборочной ошибки имеет вид:

$$s_R \approx \sqrt{\frac{1-R^2}{k\bar{N}}}.$$

где  $\bar{N}$  — среднее гармоническое численностей сравниваемых выборок

$$1/\bar{N} = \frac{1}{k} \left( 1/N_1 + 1/N_2 + \dots + 1/N_k \right).$$

Следует иметь в виду, что при большом числе выборок и относительно малых их объемах значение  $R$  может иметь значительное смещение — оно занижено по сравнению с ожидаемым генеральным значением. Приближенная формула для поправки  $\Delta R$  следующая:

$$\Delta R \approx \frac{(m-R)(k-1)}{2k\bar{N}}.$$

Окончательно значение показателя равно  $R + \Delta R$ . Точные формулы для  $s_R$  и  $\Delta R$  неизвестны.

Если изучается  $n$  независимых признаков, то можно определить среднее сходство по совокупности признаков как среднее арифметическое:

$$\bar{R} = \frac{1}{n} (R_1 + \dots + R_n), \quad s_{\bar{R}} \approx \frac{1}{n} \sqrt{s_1^2 + \dots + s_n^2}.$$

#### ЛИТЕРАТУРА

- Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 4, с. 587—602.  
 Животовский Л. А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия. — Журн. общ. биол., 1980, т. 41, № 6, с. 828—836.  
 Пудовкин А. И. Использование аллозимных данных для оценки генетического сходства. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. М.: Наука, 1979, с. 10—17.  
 Cavalli-Sforza L. L., Bodmer W. F. The genetics of human populations. San Francisco: W. H. Freeman & Co., 1971.  
 Crow J. F., Kimura M. An introduction to population genetics theory. N. Y. Harper & Row, 1970.  
 Nei M. Molecular population genetics and evolution. — North Holland, Amsterdam, 1975.

# ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

*В. М. Захаров*

*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР,  
Москва*

При эволюционно-генетических исследованиях природных популяций в качестве основной задачи ставится оценка генетической структуры популяции и динамики генотипических частот. Поскольку такая оценка возможна, естественно, лишь посредством анализа фенотипической изменчивости, то вся информация о динамике генотипических частот может быть почерпнута из анализа динамики признаков фенотипа. В связи с этим важной задачей генетической характеристики популяции является выяснение того, насколько динамика исследуемых признаков фенотипа отражает динамику генотипического состава популяции.

Путь от гена к признаку является, как известно, предметом исследования феногенетики, которая выясняет, почему в ходе индивидуального развития «в должное время в должном месте образуется должное» [Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966].

К настоящему времени мы имеем несколько примеров достаточно подробной расшифровки пути от гена к признаку [см., например, Корочкин, 1977; Мглинец, 1978; Конюхов, 1980]. Полученные результаты свидетельствуют о высокой сложности этого пути — с развитием одного признака связан целый ряд как основных генов, так и различных генов-модификаторов; кроме того, как само проявление, так и выраженность признака оказывается в сложной зависимости от различных особенностей генотипа в целом и от определенных средовых воздействий. Естественно, такая расшифровка даже одного какого-либо фенотипического признака возможна лишь при исследовании немногих видов лабораторных животных, хорошо изученных в генетическом плане, и требует многолетних разносторонних исследований. Применимость такого феногенетического подхода, так же как и проведение собственно генетического анализа, при исследовании природных популяций большинства видов животных оказывается поэтому ограниченной. Кроме того, поскольку наследственная обусловленность одного и того же признака может быть различной не только у близких видов, но и в разных участках ареала одного и того же вида, проведение такого анализа, видимо, может оказаться и вовсе невозможным. Необходимо учитывать и то, что данные, получаемые при лабораторных исследованиях, зачастую оказываются не вполне применимыми для объяснения природных ситуаций [см., например: Beardmore, 1960].

В целом при всей очевидной необходимости фенотипических данных собственно фенотипические методы оказываются практически непригодными в популяционных исследованиях. Поэтому становится очевидной необходимость разработки каких-то других подходов, применимых для исследования природных популяций.

Рассмотрим некоторые возможные подходы для получения относительной оценки доли генотипической составляющей в наблюдаемой фенотипической изменчивости и возможности использования получаемых при применении этих подходов данных для характеристики состояния природных популяций.

### Определение относительной доли генотипической составляющей в общей фенотипической изменчивости

Популяционно-фенотипические подходы, с одной стороны, должны соответствовать тем задачам, которые стоят при исследовании природных популяций, а с другой — при неизбежно более высоком, чем при собственно фенотипических лабораторных исследованиях, уровне «огрубления» реальных ситуаций, должны обнаруживать основные наиболее общие тенденции онтогенетического развития исследуемых фенотипических признаков.

При популяционном анализе необходимым и, как правило, единственно возможным является достижение не абсолютной, а относительной оценки. Это может быть достигнуто путем анализа не единичного признака у отдельно взятой особи, а многих признаков у достаточно большого числа особей. При такой обобщенной оценке, естественно, неизбежно будут теряться многие тонкие индивидуальные особенности генетической детерминации и онтогенетического развития анализируемых признаков. В то же время, видимо, именно при таком подходе могут быть выявлены наиболее общие черты, характеризующие закономерности проявления и выражения исследуемых фенотипических признаков в популяции.

В качестве возможных направлений можно предложить следующие. Прежде всего это анализ так называемой «внутрииндивидуальной» изменчивости, т. е. различий в строении определенных гомологичных структур организма. В качестве таковых можно рассматривать случаи гомонимии — при сравнении частей органа, расположенных по его поперечной оси (например, пальцы рук), гомодинамии при сравнении органов, расположенных вдоль продольной оси тела (например, параподии у многощетинковых червей), и гомотипии — при сравнении билатерально симметричных структур (например, правое и левое крылья насекомых). Общеизвестно, что такие гомологичные структуры могут существенно различаться между собой. Все эти примеры могут рассматриваться лишь как проявление дифференцировки организма, и наблюдаемые при этом различия, как правило, оказываются строго наследственно детерминированными.

Наибольший интерес для данного рассмотрения представляют другие отклонения от полного сходства гомологичных частей организма — незначительные ненаправленные различия в строении гомологичных структур, которые могут рассматриваться как следствие случайных нарушений развития [Астауров, 1974; Рокцкий, 1978]. Естественно, в этом случае те различия, которые фиксируются в строении определенной структуры при сравнении индивидуумов и обнаруживаются при сравнении гомологичных структур одной и той же особи, не могут рассматриваться как генетически обусловленные и не являются свидетельством генетической гетерогенности анализируемых особей.

Об относительной доле генотипической составляющей может свидетельствовать и согласованность в изменении различных показателей изменчивости и показателя «внутрииндивидуальной» изменчивости. При этом обнаружение полной согласованности в изменении разных показателей фенотипической изменчивости и показателя «внутрииндивидуальной» изменчивости свидетельствует о том, что доли генотипической составляющей в наблюдаемой изменчивости невелика. Такой анализ, проведенный при рассмотрении изменчивости боковых пластин у трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*), обнаружил несогласованность изменения общей фенотипической дисперсии и показателя асимметрии. Это, видимо, свидетельствует о значительной доле генотипической составляющей в общей фенотипической дисперсии [Захаров, Зюганов, 1980].

Другим направлением может быть выяснение зависимости изменчивости от условий развития (например, путем инкубации развивающихся организмов при разных условиях среды). При этом в качестве генотипических маркеров выбираются те признаки, которые не обнаруживают существенной средовой изменчивости. Отдельные же направленные изменения признаков, отражающие специфику реагирования на определенные изменения условий среды, могут быть использованы для объяснения некоторых особенностей географической изменчивости [см. например; Татарко, 1977; Fox, 1948; Osgood, 1978].

### Стабильность развития как популяционная характеристика

Одним из основных узловых понятий популяционно-феногенетического подхода может быть стабильность развития — гомеорез. В наиболее общем виде это понятие может быть определено как стабилизированный поток определенных траекторий развития [Уоддингтон, 1970]. При оценке стабильности развития не «в динамике» (т. е. при анализе процесса развития), а на одной стадии онтогенеза (скажем, при анализе взрослых особей) выявляется способность к формированию сходного фенотипического эффекта в определенном диапазоне условий среды, несмотря на некоторые генотипические различия развивающихся организмов.

При анализе стабильности развития необходимо учитывать два аспекта. Первый — изменение средних значений признака при определенных условиях среды. Наличие направленных изменений признака можно рассматривать как канализированность развития [Waddington, 1957], отражающую специфические особенности реагирования генотипа на определенные условия среды в пределах нормы реакции. Так, например, при уменьшении температуры у дрозофилы увеличивается число стерноплевральных щетинок, а при увеличении температуры — соответственно уменьшается [Plunkett, 1926; Thoday, 1958]. Второй аспект — диапазон изменчивости, который характеризует саму стабилизированность развития. Широта этого диапазона должна отражать меру дестабилизации. Для данного рассмотрения наиболее важен именно второй аспект, характеризующий стабилизированность развития (вне зависимости от изменения среднего значения признака).

О стабильности развития, видимо, можно говорить лишь в отношении отдельного определенного признака. То, что не существует общеорганизменного уровня стабильности развития [Reeve, 1960; Mason et al., 1967], или во всяком случае, что он не может в равной мере отразиться в изменчивости всех признаков, очевидно из такого общеизвестного факта, что при самых различных условиях среды определенные структуры оказываются совершенно неизменными в пределах больших систематических групп, в то время как целый ряд других признаков обнаруживает очень сильную вариабельность. Поэтому целесообразнее рассматривать само понятие стабильности развития лишь в отношении определенного признака. В том же случае, если встает задача более общей характеристики стабильности развития, путем анализа большого числа различных структур возможно выявлять общие закономерности, присущие группе варьирующих признаков, что в определенной степени может позволить оценить стабильность развития в целом.

В качестве критериев оценки стабильности развития в природных популяциях может быть использована как раз та часть изменчивости, которая часто отбрасывается как «негенетическая» при поисках генотипических маркеров. Естественно, выбор критериев для оценки стабильности развития в природных популяциях оказывается сложной задачей, поскольку, как известно, даже при работе с чистыми линиями дрозофилы в лаборатории точно выделить генотипическую составляющую в наблюдаемой фенотипической изменчивости оказывается зачастую затруднительным [см. например, Thoday, 1958].

Практически единственным критерием, позволяющим однозначно оценить уровень стабильности развития оказывается флуктуирующая асимметрия, предоставляющая возможность анализа развития разного фенотипического эффекта на одной и той же генетической основе. Наблюдающаяся при флуктуирующей асимметрии изменчивость, выражающаяся в незначительных непараллельных отклонениях от строгой билатеральной симметрии,

может рассматриваться как следствие случайных нарушений развития [Астауров, 1927; Mather, 1953]. Первоначально при лабораторных исследованиях этого явления флуктуирующая асимметрия рассматривалась как чисто случайное явление, не связанное со стабильностью развития [Waddington, 1957; Reeve, 1960]. В дальнейшем специальные популяционные исследования обнаружили прямую связь уровня случайной изменчивости (измеряемой по асимметрии) с уровнем стабильности развития [Soulé, 1967; Захаров, Зюганов, 1980; Захаров, 1981].

Поиск других критериев оценки стабильности развития можно вести путем сравнительного анализа уровня флуктуирующей асимметрии с другими показателями изменчивости. Поскольку при рассмотрении флуктуирующей асимметрии возможно достаточно однозначно оценить уровень случайных нарушений развития, при сравнении асимметрии с другими показателями изменчивости можно получить относительную оценку их генетической составляющей (см. выше).

При анализе изменчивости признаков жилкования крыла у стрекоз рода *Sympetrum* оказалось, что наблюдается полная согласованность в изменении общей фенотипической дисперсии, частот и разнообразия различных альтернативных признаков (фенов) и флуктуирующей асимметрии (табл. 1). Группа наиболее

Таблица 1. Значения показателя флуктуирующей асимметрии ( $\sigma_d^2$ ) и общей фенотипической дисперсии ( $\sigma^2$ ) 10 признаков жилкования крыла *Sympetrum flaveolum* (I) и *Sympetrum danae* (II) в группах особей, различающихся по времени вылета

Признак	I				II			
	$\sigma_d^2$		$\sigma^2$		$\sigma_d^2$		$\sigma^2$	
	I группа	II группа	I группа	II группа	I группа	II группа	I группа	II группа
C - I	0,82	0,22	0,90	0,96	0,34	0,20	0,49	0,31
Sc	0,38	0,32	0,76	0,71	0,13	0,10	0,25	0,14
C - II	0,85	0,85	1,59	1,61	0,61	0,55	1,69	1,30
R <sub>1</sub> - II	0,59	0,40	1,44	1,17	0,62	0,36	0,85	0,79
R <sub>1</sub> - I	0,62	0,52	1,32	0,81	0,44	0,22	0,58	0,47
C - I	0,10	0,01	0,15	0,01	0,07	0,06	0,13	0,06
Sc	0,10	0,05	0,11	0,06	0,08	0,02	0,08	0,02
C - II	1,17	0,55	1,64	1,54	0,81	0,76	1,64	1,54
R <sub>1</sub> - II	0,76	0,50	1,28	0,90	0,61	0,32	0,83	0,49
R <sub>1</sub> - I	0,30	0,24	0,38	0,40	0,12	0,10	0,18	0,13

Примечание: Как отдельные признаки рассматривалось число жилок в различных секторах переднего и заднего крыльев [см.: Захаров, 1976]. Анализировались 2 группы особей *S. flaveolum*: I группа (200 особей) вылета с 28 июня по 7 июля и II группа (64 особи) вылета с 20 июля по 6 августа; и 2 группы *S. danae*: I группа (128 особей) вылета с 11 по 26 июля и II группа (86 особей) вылета с 28 июля по 10 августа.

рано вылетающих имаго у обоих исследуемых видов обнаруживает значительно более высокие значения асимметрии и общей фенотипической дисперсии практически по всем анализируемым количественным признакам. Кроме того, в группе особей наиболее раннего вылета, развитие которых, видимо, происходит при менее благоприятных условиях ранней весны, обнаруживается увеличение частоты большинства анализируемых альтернативных признаков (фенов). У *S. flaveolum* из 44 альтернативных признаков 39 проявляют большую частоту в I группе, при среднем числе фенов на особь в I группе — 10, во II группе — 5. У *S. danae* из 37 фенов 29 имеют большую частоту в I группе, при среднем числе фенов на особь в I группе — 6, во II группе — 4. Эти результаты, видимо, свидетельствуют о том, что большая часть всей наблюдаемой фенотипической изменчивости связана с нарушениями развития — относительно невелика доля генотипической составляющей в общей фенотипической дисперсии, а большинство альтернативных признаков может рассматриваться как следствие нарушений развития — фенотипической дисперсии [Rasmuson, 1960]. Очевидно, в этом случае для оценки стабильности развития может быть использована не только флуктуирующая асимметрия, но и общая фенотипическая дисперсия и фенотипическая дисперсия.

Другим подходом для поиска критериев стабильности развития может быть исследование нормы реакции генотипа путем инкубации развивающихся организмов при различных условиях среды (см. выше). При этом опять же отбираются те показатели изменчивости, которые в значительной степени подвержены воздействию различных условий развития. Например, при исследовании влияния температуры инкубации яиц прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) на фенотипическую изменчивость было обнаружено, что практически по всем рассматриваемым количественным признакам фоллидоза уровень как флуктуирующей асимметрии, так и общей фенотипической дисперсии увеличивается при увеличении ( $35^{\circ}$ ) и при уменьшении ( $20^{\circ}$ ) температуры (табл. 2). Анализ частот альтернативных признаков (фенов) рисунка показал изменение среднего числа фенов на особь от 1 при  $25^{\circ}$  до 6 при  $35^{\circ}$  и  $20^{\circ}$ . По фенам фоллидоза была обнаружена та же тенденция в изменении среднего числа фенов на особь — от 4 при  $25^{\circ}$  до 16 при  $35^{\circ}$  и до 23 при  $20^{\circ}$ .

Дополнительную информацию в этом направлении могут дать выяснение взаимосвязи изменчивости различных признаков и асимметрии их проявления. Так, в отношении флуктуирующей асимметрии отмечается отсутствие взаимосвязи асимметрии различных признаков на уровне особи, но такая связь обнаруживается на популяционном уровне. Например, при анализе взаимосвязи асимметрии 8 признаков фоллидоза у прыткой ящерицы не было обнаружено ни одного достоверного положительного значения коэффициента корреляции из 28 попарных сравнений признаков на уровне особи — большинство признаков оказываются либо вообще несвязанными между собой, либо проявляют неко-

Таблица 2. Значения показателя флуктуирующей асимметрии ( $\sigma_d^2$ ) и общей фенотипической дисперсии ( $\sigma^2$ ) 8 признаков фolidоза прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) в группах особей, развитие которых происходило при различной температуре

t° инку- бации	Номер признака							
	1		2		3		4	
	$\sigma^2$	$\sigma_d^2$	$\sigma^2$	$\sigma_d^2$	$\sigma^2$	$\sigma_d$	$\sigma^2$	$\sigma_d$
25	0,24	0,15	0,37	0,37	0,74	0,19	0,03	0,03
35	0,74	0,08	1,75	0,81	3,57	0,61	1,99	0,98
20	4,24	0,85	3,69	2,10	3,17	1,14	4,24	0,98

t° инку- бации	Номер признака							
	5		6		7		8	
	$\sigma^2$	$\sigma_d$	$\sigma^2$	$\sigma_d$	$\sigma^2$	$\sigma_d$	$\sigma^2$	$\sigma_d$
25	0,53	0,15	2,50	0,10	0,71	0,18	0,12	0,00
35	1,69	0,41	6,00	2,59	0,74	0,64	0,50	0,14
20	4,04	0,72	5,11	2,99	1,14	0,64	0,98	0,74

Примечание: Как отдельные признаки рассматривалось число щитков: 1 — верхнегубных, 2 — нижнегубных, 3 — нижнечелюстных, 4 — надглазничных, 5 — верхнересничных, 6 — нижнересничных, 7 — глазничновисочных, 8 — верхневисочных.

торую отрицательную связь. Популяционные же уровни асимметрии этих признаков оказываются хорошо взаимосвязанными — все значения коэффициента корреляции при попарном сравнении указывают на наличие некоторой положительной связи, а в 12 сравнениях из 28 обнаруживается достоверная положительная связь. Такая закономерность, видимо, обусловлена стохастической природой данного явления — наличие взаимосвязи может быть обнаружено лишь на совокупности особей.

Обнаружение такой зависимости и в отношении, скажем, ряда альтернативных признаков, когда отсутствует связь в проявлении различных признаков у отдельных особей, но отмечается наличие положительной связи популяционных частот, может являться дополнительным свидетельством того, что они являются следствием нарушений развития.

В отношении ряда признаков отмечалось, что частота их симметричного проявления строго соответствует ожидаемой вероятности случайного сочетания — частота симметричного проявления равна произведению частот одностороннего проявления [см. например: Астауров, 1927; Рокицкий, 1978]. Такая ситуация рассматривается как проявление случайной изменчивости развития.

Этот подход можно применить и при анализе ряда различных изменений в строении определенной структуры. В таком случае при соответствии частоты сочетания различных вариантов на двух сторонах тела ожидаемой вероятности, получаемой путем перемножения частот одностороннего проявления каждого варианта, все эти варианты можно рассматривать как нарушения развития. Такая закономерность, обнаруживаемая в проявлении некоторых мутаций [см., например: Астауров, 1927], видимо, также свидетельствует о том, что в ряде случаев мутации могут не только направленно изменять какой-либо признак, но и дестабилизировать развитие определенной структуры.

На основании данных, полученных в лабораторных исследованиях и при популяционном анализе, показано, что определенный диапазон варьирования, характеризующий определенный уровень стабильности развития, поддерживается при определенных условиях среды на базе сбалансированных генных комплексов. При изменении условий среды и при нарушении сбалансированных генных комплексов наблюдается нарушение стабильности развития, что и выражается в увеличении диапазона варьирования [Mather, 1953; Thoday, 1958; Beardmore, 1960; Soulé, 1967; Soulé, Baker, 1968; Захаров, Зюганов, 1980].

Особенно важно, что нарушение стабильности развития оказывается неспецифической реакцией на различные изменения условий среды. Так, такая дестабилизация отмечалась как при увеличении, так и при уменьшении температуры инкубации у дрозофилы [Thoday, 1958]. При исследовании природных популяций было обнаружено, что нарушение стабильности развития наблюдается на пределе экологических возможностей вида как на экологической периферии ареала, так и в популяциях, интродуцированных в необычные местообитания и в условиях промышленного загрязнения среды (рис. 1, 2).

Определенная зависимость обнаруживается и между уровнем стабильности развития и сбалансированностью генетических комплексов. Первоначально предполагали, что стабильность развития зависит от гетерозиготности как таковой [см., например, Robertson, Reeve, 1952; Lerner, 1954; King, 1961]. Действительно, оказалось, что гибриды между чистыми линиями дрозофилы обнаруживают более высокий уровень стабильности развития. Но эта зависимость наблюдается лишь при скрещивании близких линий, адаптированных к сходным условиям развития. При скрещивании же линий, адаптированных к разным условиям, наблюдается дестабилизация [Tebb, Thoday, 1954]. На основании этих данных и можно сделать заключение о том, что уровень стабильности развития зависит не от гетерозиготности как таковой, а от сбалансированности генетических комплексов.

Интересно, что при этом отмечается значительное снижение стабильности развития в чистых линиях. Это может быть обусловлено тем, что для организмов, размножающихся половым путем, необходимый уровень сбалансированности может быть достигнут

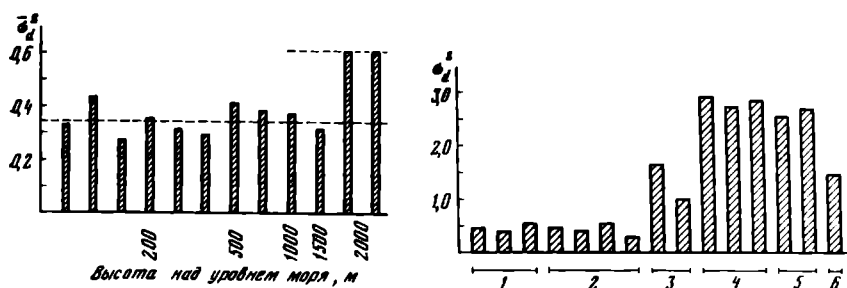


Рис. 1. Уровни флуктуирующей асимметрии 8 признаков фоллидоза в разных популяциях прыткой ящерицы (Западный и Восточный Казахстан и окрестности оз. Севан)

Резко выделяются значительно более высокие и одинаковые уровни асимметрии популяций, находящихся на экологической периферии ареала вида (на высоте 2 тыс. м), несмотря на их значительную пространственную разобщенность (популяции из окрестностей оз. Севан и Иссык-Куль)

Рис. 2. Уровни флуктуирующей асимметрии боковых пластин в разных популяциях трехиглой колюшки

Относительно низкие и примерно одинаковые уровни асимметрии обнаруживаются в морских и изолированных пресноводных популяциях. Резкое возрастание уровня асимметрии наблюдается в популяциях, подверженных притоку мигрантов из других популяций, новообразовавшихся популяциях и популяциях, обитающих в водоемах, подверженных промышленному загрязнению: 1 — морские, 2 — изолированные пресноводные, 3 — подверженные притоку мигрантов, 4 — новообразовавшиеся, существующие около 30 лет в водоемах резко олиготрофного типа, 5 — первое поколение популяции, интродуцированной из изолированного пресноводного водоема в недавно образовавшийся, резко олиготрофного типа, 6 — подверженная промышленному загрязнению)

лишь при определенном уровне гетерозиготности [Mather, 1953]. Но все же природа наблюдаемой при этом изменчивости оказывалась не вполне понятной, так как все анализируемые особи высокогомозиготных чистых линий развиваются при практически идентичных условиях среды на сходной генотипической основе. Видимо, в данном случае превалирующее значение приобретает «случайная изменчивость, свойственная всякому процессу формообразования» [Астауров, 1974]. Этой изменчивости, естественно, должно быть подвержено развитие всех особей при любых условиях, но при наибольшей гомозиготности эти нарушения, видимо, не могут быть скомпенсированы и преодолены и проявляются в наибольшей степени. Наблюдаемое явление, наверное, можно сравнить с отладкой программы для ЭВМ. В соответствии с поставленной задачей составляется программа, по которой успешно проходит обработка идеальных данных. Но при обработке разных данных на промежуточных этапах счета обнаруживается целый ряд самых различных, заранее непредвиденных ситуаций, не предусмотренных программой, что и ведет к различным сбоям. И лишь при внесении в изначальную программу различных дополнений, предусматривающих разнообразие возможных ситуаций, может успешно без сбоев идти обработка практически любых данных. Примерно такая же ситуация, видимо, наблюда-

ется и в случае высокого уровня гомозиготности. Даже идеально соответствующая определенным условиям генетическая программа в силу гомозиготности оказывается неспособной противостоять различным случайным нарушениям, происходящим в процессе индивидуального развития.

Популяционные исследования показывают, что определенный относительно высокий уровень стабильности развития поддерживается в изолированных популяциях или популяциях, подверженных притоку мигрантов из близких популяций, адаптированных к сходным условиям существования. Дестабилизация же наблюдается в случае притока мигрантов из достаточно сильно различающихся популяций, адаптированных к другим условиям обитания например, принадлежащих к разным подвидам (см. рис. 2)

### Заключение

Феногенетический аспект исследования природных популяций оказывается необходимым при популяционно-генетическом и популяционно-морфологическом анализе. В силу неприменимости собственно феногенетических методов для популяционных исследований необходима разработка популяционно-феногенетических подходов. В качестве возможных подходов для выяснения того, насколько динамика исследуемых признаков фенотипа отражает динамику генотипического состава популяции, могут быть анализ «внутрииндивидуальной» изменчивости гомологичных структур и выяснение нормы реакции генотипа при разных условиях среды.

Феногенетический аспект исследования природных популяций позволяет также получать дополнительную информацию о состоянии природных популяций. Такой новой популяционной характеристикой оказывается стабильность индивидуального развития. Критериями оценки стабильности развития в природных популяциях являются три показателя изменчивости: флуктуирующая асимметрия, негенетическая составляющая общей фенотипической дисперсии и фенотипической.

Определенный уровень стабильности развития поддерживается в популяциях, длительное время существующих при определенных условиях среды. Нарушение стабильности развития наблюдается в популяциях, существующих на пределе экологических возможностей вида, и в зоне гибридизации различных форм, адаптированных к разным условиям обитания. Неспецифичность реакции в виде нарушения стабильности развития в ответ на различные изменения условий среды открывает возможность использования этой характеристики для биомониторинга антропогенных воздействий на окружающую природную среду.

### ЛИТЕРАТУРА

Астауров Б. Л. Исследование наследственного нарушения галтеров у *Drosophila melanogaster* Shin.— Журн. эксперим. биол. Сер. А, 1927, т. 3, вып. 1/2, с. 1—62.

- Астауров Б. Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма.— В кн.: Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974, с. 54—109.
- Зазаров В. М. Исследование внутривидовой изменчивости насекомых как метод выявления популяционных структур (на примере стрекозы *Symptetrum flaveolum*).— Зоол. журн., 1976, т. 55, № 12, с. 1816—1823.
- Зазаров В. М. Рассмотрение случайной изменчивости развития (на примере асимметрии) как метод анализа стабильности развития.— В кн.: VI Всесоюз. совещание эмбриологов: Тез. докл. М.: Наука, 1981, с. 64.
- Зазаров В. М., Эюганов В. В. К оценке асимметрии билатеральных признаков как популяционной характеристики.— Экология, 1980, № 1, с. 10—16.
- Конюхов Б. В. Генетика развития позвоночных. М.: Наука, 1980. 292 с.
- Корошкин Л. И. Взаимодействие генов в развитии. М.: Наука, 1977.
- Мглинец В. А. Гомеостатные мутации у дрозофилы и проблемы генетики развития.— В кн.: Дрозофила в экспериментальной генетике. Новосибирск: Наука, 1978, с. 41—71.
- Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Вышш. школа, 1978. 447 с.
- Татарко К. И. Аномалии карпа и роль температурного фактора в их развитии.— В кн.: Биологический режим водоемов — охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977, с. 157—196.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики.— В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966, с. 114—130.
- Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции.— В кн.: На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970, т. 1, с. 11—46.
- Beardmore J. A. Developmental stability in constant and fluctuating temperatures.— *Heredity*, 1960, vol. 14, pt 3, p. 411—422.
- Fox W. Effect of Temperature on Development of Scutellation in the Garter Snake, *Thamnophis elegans atratus*.— *Copeia*, 1948, N 4, p. 252—262.
- King J. C. Inbreeding, heterosis and information theory.— *Amer. Natur.*, 1961, vol. 95, p. 345—364.
- Lerner I. M. Genetic homeostasis. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1954.
- Mason L. G., Erlich P. R., Emmel T. C. The population biology of the butterfly *Euphydryas editha*. V. Character clusters and asymmetry.— *Evolution*, 1967, vol. 21, N 1, p. 85—91.
- Mather K. Genetical control of stability in development.— *Heredity*, 1953, vol. 7, pt 3, p. 297—336.
- Osgood D. W. Effects of temperature on the development of Meristic characters in *Natrix fasciata*.— *Copeia*, 1978, N 1, p. 33—47.
- Plunkett C. R. The interaction of genetic and environmental factors in development.— *J. Exp. Zool.*, 1926, vol. 46, N 2, p. 181—244.
- Rasmuson M. Frequency of morphological deviants as a criterion of developmental stability.— *Hereditas*, 1960, vol. 46, p. 511—535.
- Reeve E. C. R. Some genetic tests on asymmetry of sternopleural chaeta number in *Drosophila*.— *Genet. Res.*, 1960, vol. 1, N 1, p. 151—172.
- Robertson F. W., Reeve E. C. R. Heterozygosity, environmental variation and heterosis.— *Nature*, 1952, vol. 170, p. 296.
- Soule M. Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard.— *Amer. Natur.*, 1967, vol. 101, p. 141—160.
- Soule M., Baker B. Phenetics of natural populations. IV. The population asymmetry parameter in the butterfly *Coenonympha tullia*.— *Heredity*, 1968, vol. 23, pt 4, p. 611—614.
- Tebb G., Thoday J. M. Stability in development and relational balance of X chromosomes in *Drosophila melanogaster*.— *Nature*, 1954, vol. 174, p. 1109—1110.
- Thoday J. M. Homeostasis in a selection experiment.— *Heredity*, 1958, vol. 12, pt 4, p. 401—415.
- Waddington C. H. The strategy of the genes. L.: Allen and Unwin, 1957.

## НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ФЕНО- И ГЕНОФОНДА ВИДА И ВНУТРИВИДОВЫХ ГРУППИРОВОК

*Н. И. Ларина, И. В. Еремина*

*Саратовский университет им. Н. Г. Чернышевского*

Возможности характеристики генофонда вида и внутривидовых группировок для большинства видов в настоящее время еще очень ограничены [см. обзор: Яблоков, 1980]. Даже если обратиться к видам животных, генетически изученных с предельной, на сегодняшний день, полнотой, судить о генофонде оказывается возможным лишь по отдельным генетическим системам при условии, что фенотипические различия, вызванные аллельными замещениями, достаточно велики и позволяют четко разделить исследуемую совокупность особей на генотипические классы [Левонтин, 1978]. Отсюда следует, что, несмотря на сложность и многообразие соотношений понятий ген и фен (и точек зрения на этот вопрос), изучение генофонда не может быть оторвано от изучения фенофонда. Более того, изучение фенофонда, выявление фенетических систем и фенотипических классов остается единственным путем для изучения структуры генофонда видов диких животных, к подавляющему большинству которых применение классического генетического гибридологического анализа затруднено или невозможно.

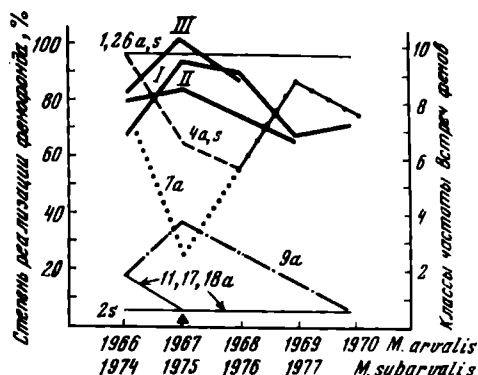
Есть основания предполагать, что процессы, протекающие в гено- и фенофонде вида и внутривидовых группировок, сходны, если не адекватны. С этих позиций в статье рассматриваются процессы динамики фенофонда отдельных признаков, а также фенетической и фенотипической структуры совокупностей различного ранга во времени и пространстве.

Объем фенофонда (число фенов) разных признаков, изученных на площади всего или большей части видового ареала, колеблется в значительных пределах. Например, фенофонд верхнечелюстных альвеолярных отверстий у мышей и полевок включает свыше 50 фенов, подбородочное отверстие имеет лишь две вариации. В группах крови кабана [Тихонов и др., 1978] обнаружено свыше 40 эритроцитарных антигенов, которые правомочно рассматривать как фены; при этом полиаллельные системы E и L содержат по 11 антигенов, диаллельные системы F, G, Y — по 2 антигена. Белковый (эстеразный) полиморфизм домовой мыши в Дании определяется 41 ферментным локусом [Selander et al., 1969], тогда как количество неспецифических мышечных эстераз у атлантических сельдей равно всего 7 [Артемьева, 1978].

Фенофонд совокупностей внутривидового ранга чаще всего отличается меньшим объемом и большей лабильностью, т. е. той

Рис. 1. Степень реализации фенофонда (левая шкала) и частота встреч отдельных фенов (правая шкала) некоторых признаков у обыкновенной (а) и восточно-европейской (б) полевки на разных фазах популяционной волны

Реализация фенофонда: I — фенофонд параконидного отдела  $M_1$  у обыкновенной полевки (Подмосковье, по материалам Д. Г. Крылова в обработке И. В. Ереминой); II — то же у восточноевропейской полевки; III — фенофонд бакулюма из островной популяции из окрестностей г. Саратова. Арабские цифры — фены параконидного отдела  $M_1$  у обеих полевки (описание фенов см. в табл. 2). Треугольник внизу рисунка — пик популяционной волны



или иной степенью реализации фенофонда вида (под степенью реализации фенофонда здесь понимается число фенов исследуемого признака, зарегистрированное в данный момент в конкретной внутривидовой совокупности и выраженное в процентах от общего числа фенов признака, известного на соответствующем этапе исследования для видовой совокупности).

Степень реализации фенофонда любой совокупности зависит прежде всего от степени благоприятствования условий существования процессам воспроизводства и выживания. Наиболее отчетливо такая зависимость проявляется при сопоставлении изменений уровня численности и степени реализации фенофонда одной популяции (рис. 1) за ряд лет.

То же наблюдается при сравнении фенофонда выборок, взятых из разных популяций одновременно или в сжатые сроки (табл. 1). Установлено, что предгорная популяция обыкновенной полевки «Межгорье», в которой видовой фенофонд параконидного отдела

Таблица 1. Степень реализации фенофонда некоторых признаков в популяциях *Microtus arvalis* и *M. subarvalis* в 1974 г.

Вид, регион	Популяция	Признак	Степень реализации фенофонда, %
<i>M. arvalis</i> , Крым	Бабуган-Лйла	Параконидный отдел $M_1$	65
	Межгорье		100
<i>M. subarvalis</i> , Рязанская обл.	Кораблинская	Бакулюм	100
	Скопинская	»	93
	Михайловская	»	88
	Сараевская	»	72

М, был реализован полностью, находилась в более благоприятных условиях, чем горная — «Бабуган-Яйла» [Ларина и др., 1976].

Степень реализации фенофонда бакулюма восточноевропейской полевки из разных районов Рязанской области [Ларина, Федотова, 1980] также различна, но конкретные причины этих различий неизвестны.

Примечательно, что степень реализации фенофонда таких нескоррелированных признаков, как рисунок жевательной поверхности коренного зуба и бакулюма у близких видов полевок в двух популяциях, за которыми велось систематическое наблюдение в течение нескольких лет, и в разных популяциях, пробы из которых взяты в один сезон и год, изменялись в одних пределах — от 65 до 100%.

С полнотой реализации фенофонда тесно связана его структура, т. е. состав и количественное соотношение (или частота встречаемости) групп фенотипов. Под частотой встречаемости подразумевается число особей, у которых зарегистрировано некоторое число фенотипов, рассматриваемое как доля фенофонда признака. Для исследования динамики структуры фенофонда и ее зависимости от степени реализации последнего частоты встречаемости удобно ранжировать в восходящем порядке, сгруппировав их в классы (1—10, 11—20 и т. д.), и затем пользоваться порядковыми номерами классов. Аналогичную ранжировку целесообразно ввести для показателей степени реализации фенофонда и доли его в классах частот встречаемости. Эмпирическое выделение интервалов (0, 5, 5, 10, 20% и т. д.) устраняет «шумы» несущественных мелких различий фактических данных в пределах интервалов и облегчает исследование процесса динамики фенофонда.

Хотя количественный и качественный состав фенофонда зависит от степени реализации, эта зависимость распространяется не на все его элементы. По-видимому, в составе большинства полиморфных признаков есть мономорфные фенотипы, присутствие которых не зависит от степени реализации фенофонда. Из исследованных 41 локуса ферментов у двух подвигов домовой мыши (*Mus musculus*) в Дании 25 мономорфны во всех популяциях и лишь 16 определяют изменчивость фенофонда [Selander et al., 1969]. В полиаллельной системе группы крови E антигены l, d и g в составе сложных аллелей E<sub>dghkmn</sub> и E<sub>edghjmn</sub> свойственны всем подвидам кабана, различающимся разной степенью реализации фенофонда.

Такие «независимые» фенотипы обнаружены в фенофонде параконидного отдела М, и бакулюма обыкновенной и восточноевропейской полевок. К ним относятся (описание фенотипов дано в табл. 2 и 3) фенотипы 1 и 26 параконида у обоих видов полевок, всегда (см. рис.) входящие в 10-й, редко 9-й класс частот, фенотипы бакулюма 1, 10 и 12, свойственные всем восточноевропейским, фенотипы 3, 6 и 13, столь же характерные (10-й класс частот) для обыкновенной полевки. Другая группа фенотипов параконида, также не зависящая

**Таблица 2. Классификация фенов параконидного отдела  $M_1$  обыкновенной полевки [по Ереминой, 1978]**

Часть параконидного отдела	Описание фенов	Цифровой символ
Внутренний дополнительный входящий угол	Явно выражен, близок к прямому	1
	Острый, глубокий, вершиной вперед	2
	Отсутствует	3
Наружный дополнительный входящий угол	Явно выражен, близок к прямому	4
	Острый, глубокий, вершиной вперед	5
	Отсутствует	6
Передняя поверхность непарной петли	Равномерно округлая, выпуклая	7
	Прямым углом в центре	8
	Острым углом, смещенным к внутренней стороне	9
	Уплощенная	10
	Вогнутая	11
Внутренняя поверхность непарной петли	Равномерно округлая, выпуклая	12
	Углом, близким к прямому	13
	С небольшим, хорошо обособленным округлым выступом	14
	Острым углом с заостренной вершиной	15
	Острым углом с закругленной, направленной назад вершиной	16
	С желобком и двумя выступами	17
	Вогнутая	18
Наружная поверхность непарной петли	Равномерно округлая, выпуклая	19
	Углом, близким к прямому	20
	Острым углом с острой вершиной	21
	Острым углом с тупой вершиной, направленной назад	22
	С желобком и двумя выступами	23
	С двумя неглубокими желобками	24
	Зазубренная	25
Шейка	Несомкнутая (вершины входящих углов параконида не соприкасаются)	26
	Сомкнутая (вершины входящих углов параконида соприкасаются)	27

от степени реализации фенофонда, выявлена в 1-м и 2-м классах частот. Это фены 11, 17 и 18 у обыкновенной, 2 и 23 у восточно-европейской полевки. Среди фенов бакулёма последней в этих классах частот, судя по материалам из Саратовской и Рязанской областей, обычно присутствуют фены  $F_2$  и  $G_1$ .

Стабильная часть фенофонда, в которой одни фены могут рассматриваться как маркеры видовых или даже надвидовых совокупностей, другие маркируют группы, отдельные популяции

**Таблица 3. Фены бакулюма у обыкновенной и восточноевропейской полевки [по Лариной, Федотовой, 1980, с изменениями]**

Части бакулюма	Описание фенов	Цифровой символ
Плечи основания	Высокие, горизонтальные	1
	Низкие горизонтальные	2
	Низкие, наклонные	3
Проксимальный отдел боковых отростков трезубца	На одном уровне с главным	4
	Ниже главного, выше или на одном уровне с рукояткой	5
	Ниже рукоятки	6
Боковые отростки	На концах отогнуты в стороны	7
	Прямые	8
	Изогнутые	9
Взаиморасположение отростков трезубца	Боковые отростки начинаются сбоку от главного	10
	Боковые отростки начинаются под главным	11
Дистальный отдел боковых отростков	Заходит за середину главного	12
	Не заходит за середину главного	13
Проксимальная часть основания	Полукруглая	14
	Клиновидная	15
	Заостренная	16
	С выемкой	17
Рукоятка	Прямая	18
	Книзу расширенная	19
	В середине сдвинута	20
	С пояском	21

или внутрипопуляционные подразделения, не представляет интереса для изучения динамики фенофонда.

В лабильной части фенофонда «реакция» фенов на изменения полноты его реализации неодинакова. Одни фены по мере возрастания степени реализации фенофонда признака становятся более многочисленными и возвращаются в исходные классы частот по мере ее снижения; частота других на том же фоне снижается и вновь возрастает. В изменениях частот третьих уловить четкого направления не удастся.

Фены, частота встречаемости которых закономерно изменяется при изменениях степени реализации фенофонда, могут рассматриваться как маркеры *состояния* популяции, и выявление их следует считать одной из насущных задач фенетики.

Внутрипопуляционные изменения структуры фенофонда в зависимости от степени его реализации выражаются в перестрой-

Таблица 4. Динамика фенофонда некоторых признаков в популяциях обыкновенной (Подмосковье, 1966—1970 гг.) и восточноевропейской (окрестности Саратова, 1974—1977 гг.) полевок

Степень реализации фенофонда, %	Вид	Признак	Группировка фенотипов (в %) по классам частоты встреч в популяции									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
66—75	M. arvalis	Паракоид	0	60	5	0	0	10	0	5	15	0
	M. subarvalis	»	30	15	5	10	5	5	5	5	0	10
76—85	То же	»	30	10	10	5	5	5	0	0	0	10
	«	Бакулум	10	10	0	10	10	10	0	0	5	20
86—95	M. arvalis	Паракоид	50	5	10	10	10	5	0	5	0	5
	M. subarvalis	»	40	10	5	10	5	5	5	0	0	5
	То же	Бакулум	0	5	40	5	0	0	0	0	15	20
100	«	»	20	10	0	10	15	5	5	0	0	15

ке частотных группировок фенотипов (табл. 4). К первым двум классам частот обычно принадлежит до 30—60% фенотипов, к двум последним — от 5 до 35%. При слабой реализации фенофонда третий—восьмой классы частот содержат мало фенотипов или пустуют. Возрастание при подъеме численности степени реализации фенофонда приводит к повышению концентрации фенотипов в этом интервале частот. При полной реализации фенофонда (восточно-европейская полевка, бакулум) в четвертом—седьмом классах концентрировалось около 50% фенотипов.

Для выяснения закономерностей пространственных изменений степени реализации и структуры фенофонда желательно привлечь разнообразный в систематическом, географическом и фенетическом отношении материал. Однако пригодными для сравнительного анализа оказались данные немногих публикаций. В их числе уже упоминавшиеся работы А. Б. Силандера и др. [Selander et al., 1969] по полиморфизму эстераз в четырех популяциях северного (*Mus. m. musculus*) и двух популяциях южного (*M. m. domesticus*) подвидов домового мыши в Дании, К. Ф. Артемьевой [1978] по неспецифическим эстеразам белой мыши в шести совокупностях североатлантических сельдей и по эритроцитарным антигенам групп крови четырех — уссурийского, среднеазиатского, закавказского и европейского — подвидов кабана [Тихонов и др., 1978]. Соответствующая ранжировка позволяет сопоставить данные названных работ с материалами по обыкновенной и восточноевропейской полевкам. Относительные показатели (в процентах) степени реализации фенофонда зависят от его объема и некоторых других особенностей. Поэтому следует отметить, например, что 11 эритроцитарных антигенов в полиаллельной генетической системе L групп крови кабана входят в состав 7 сложных аллелей, каждый из которых наследуется как один ген. Один из

аллелей не отмечен в исследованных совокупностях, следовательно по гено- и фенофонд этой наиболее полиморфной системы крови исчерпывается 6 аллелями; мал объем и фенофонда неспецифических эстераз (7). Фенофонд ферментных локусов домовой мыши включает 25 стабильно мономорфных локусов, поэтому расчеты основаны на составе и частотах только 16 локусов, «работающих» на популяционном уровне. Фенофонд параконидного отдела *M<sub>1</sub>* и бакулюма (см. табл. 12 и 13) соответственно включает 28 и 21 фен.

Как и следовало ожидать, наименьшая степень реализации фенофонда выявлена в *L* системе эритроцитарных антигенов кабана и неспецифических эстераз сельдей — признаках с малым объемом фенофонда. Однако размах изменчивости показателей реализации фенофонда этих признаков отличается существенно (табл. 5). Нижний предел реализации фенофонда остальных признаков выше, амплитуда его колебаний не превышает 35%.

Таблица 5. Степень реализации фенофонда некоторых биохимических и морфологических признаков во внутривидовых совокупностях и некоторых рыб и млекопитающих (по данным разных авторов)

Признак	Вид	Пределы изменений уровня реализации фенофонда, %
Неспецифические мышечные эстеразы	<i>Clupea harengus</i>	40—100
Эритроцитарные антигены системы групп крови	<i>Sus scrofa</i>	40—65
Параконидный отдел первого нижнего коренного зуба	<i>Microtus arvalis</i>	65—100
Бакулюм	<i>M. subarvalis</i>	75—100
Локусы эстераз	<i>Mus musculus</i>	70—90

Структура фенофонда рассматриваемых признаков весьма разнообразна (табл. 6). Фены *L* системы групп крови европейского кабана при 40—50% реализации фенофонда занимают лишь пятый и шестой классы частот; распределение фенов у остальных трех подвидов при 60—65% реализации фенофонда специфично для каждого, общей для них является концентрация трети фенов в четвертом классе частот. Интересны изменения структуры фенофонда эстераз у североатлантических сельдей, отражающие влияние уровня его реализации и генетические особенности исследованных популяций. Эстеразы беломорских сельдей (40—45% реализации фенофонда) сосредоточены в 5, 6 и 9-м классах частот; при 70—75% реализации 20% эстераз сельдей из заливов Мори и Тринити входят в состав первого, 80% — в состав 10-го классов. При полной реализации фенофонда в 10-м классе частот остается 40—50% фенов, остальные занимают 1—2-й (Банка Сен-Пьер) или 2 и 7-й (Новая Шотландия) классы частот.

При любом уровне реализации фенофонда и во всех выборках 15—20% локусов эстераз домовой мыши входят в 1—2-й классы

Таблица 6. Структура фенотипа энтузиастов северокавказских селений, домовых мышей, восточноевропейской и обыкновенной полевых и кабанов (по данным разных авторов)

Степень ре- лигиозности, %	Вид	Район исследования	Признаки	Группировка фенотипов (в %) в выборке по классам частоты встреч									
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
40-45	<i>Sus scrofa</i> <i>Clupea harengus</i>	Европейская часть СССР Белое море	L-система групп крови Неспецифические эстеразы	0	0	0	0	40	50	0	0	0	0
60-65	<i>Sus scrofa</i> Тот же <i>M. arvalis</i> <i>M. m. domesticus</i> <i>Cl. harengus</i>	Дальний Восток Киргизия Азербайджан Горный Крым Дания Залив Триппти	L-система групп крови » » Паракоидный отдел M, Локусы эстераз Неспецифические эсте- разы	0	0	0	0	30	30	0	0	30	0
70-75	Тот же <i>M. subarvalis</i> <i>M. m. musculus</i> <i>M. arvalis</i> Тот же <i>M. m. musculus</i> Тот же <i>Cl. harengus</i>	Залив Мори Рязанская область Дания Рязанская область Башкирия Дания » Банка Свайи	» Бакулум Локусы эстераз Бакулум » Локусы эстераз » Неспецифические эсте- разы	15	0	0	0	0	0	0	0	0	80
75-80	<i>M. subarvalis</i> <i>M. m. musculus</i> <i>M. arvalis</i> Тот же <i>M. m. musculus</i> Тот же <i>Cl. harengus</i>	Рязанская область Дания Рязанская область Башкирия Дания » Банка Свайи	Бакулум Локусы эстераз Бакулум » Локусы эстераз » Неспецифические эсте- разы	20	0	45	0	0	5	0	5	0	40
80-85	<i>M. arvalis</i> Тот же <i>M. m. musculus</i> Тот же <i>Cl. harengus</i>	Рязанская область Башкирия Дания » Банка Свайи	Локусы эстераз Бакулум » Локусы эстераз » Неспецифические эсте- разы	10	5	5	5	5	5	10	5	5	20
85-90	<i>M. m. musculus</i> <i>M. subarvalis</i> Тот же <i>M. arvalis</i> <i>Cl. harengus</i> Тот же	Дания Рязанская область Тот же » Крым, предгорье Галка Сен-Иьер Новая Шотландия	Локусы эстераз Бакулум » » Паракоидный отдел M, Неспецифические эсте- разы	5	5	10	0	5	5	5	5	5	5
90-95	<i>M. m. musculus</i> <i>M. subarvalis</i> Тот же <i>M. arvalis</i> <i>Cl. harengus</i> Тот же	Дания Рязанская область Тот же » Крым, предгорье Галка Сен-Иьер Новая Шотландия	Локусы эстераз Бакулум » » Паракоидный отдел M, Неспецифические эсте- разы	15	5	5	10	10	10	5	5	5	20
100	<i>M. arvalis</i> <i>Cl. harengus</i> Тот же	Дания Рязанская область Тот же » Крым, предгорье Галка Сен-Иьер Новая Шотландия	Локусы эстераз Бакулум » » Паракоидный отдел M, Неспецифические эсте- разы	5	0	20	40	20	0	5	5	0	20
	<i>M. arvalis</i> <i>Cl. harengus</i> Тот же	Дания Рязанская область Тот же » Крым, предгорье Галка Сен-Иьер Новая Шотландия	Локусы эстераз Бакулум » » Паракоидный отдел M, Неспецифические эсте- разы	0	5	40	5	10	0	0	5	0	15
	<i>M. arvalis</i> <i>Cl. harengus</i> Тот же	Дания Рязанская область Тот же » Крым, предгорье Галка Сен-Иьер Новая Шотландия	Локусы эстераз Бакулум » » Паракоидный отдел M, Неспецифические эсте- разы	20	10	5	10	10	5	0	5	0	15
	<i>M. arvalis</i> <i>Cl. harengus</i> Тот же	Дания Рязанская область Тот же » Крым, предгорье Галка Сен-Иьер Новая Шотландия	Локусы эстераз Бакулум » » Паракоидный отдел M, Неспецифические эсте- разы	40	15	10	5	5	5	0	5	0	5
	<i>M. arvalis</i> <i>Cl. harengus</i> Тот же	Дания Рязанская область Тот же » Крым, предгорье Галка Сен-Иьер Новая Шотландия	Локусы эстераз Бакулум » » Паракоидный отдел M, Неспецифические эсте- разы	20	20	0	0	0	0	0	0	0	40
	<i>M. arvalis</i> <i>Cl. harengus</i> Тот же	Дания Рязанская область Тот же » Крым, предгорье Галка Сен-Иьер Новая Шотландия	Локусы эстераз Бакулум » » Паракоидный отдел M, Неспецифические эсте- разы	0	20	0	0	0	0	10	0	0	50

частот. Доля фенов 10-го класса при возрастании уровня его реализации падает с 50 до 15%, а насыщение промежуточных классов увеличивается; во всех исследованных популяциях наименее заняты, иногда пустуют 5 и 6-й классы.

В фенофонде параконида крымских обыкновенных и подмосковных полевых (см. табл. 4) при возрастании степени реализации возрастает или остается неизменно высоким насыщение первых двух классов частот, увеличивается доля фенов в 3—5-м классах, остается низким или снижает количество фенов в 9—10-м классах частот.

При рассмотрении фенофонда бакулюма обращает на себя внимание идентичность его структуры в удаленных популяциях обыкновенной полевки при одинаковой реализации фенофонда. Для восточноевропейской полевки характерно снижение доли фенов в 10-м классе частот при возрастании реализации фенофонда; значительны локальные особенности структуры фенофонда.

Все эти данные, несмотря на их фрагментарность, позволяют сделать заключение о возможности сравнения фенетических параметров признаков, относящихся к различным системам органов в различных систематических группах животных, и о значительном сходстве динамики фенофонда и его структуры в таких совокупностях во многих сходных ситуациях.

Такие фенетические популяционные параметры, как степень реализации фенофонда и структура фенофонда (ранжированные частотные группировки фенов), наряду с контролем за частотой отдельных флуктуирующих фенов важны для понимания внутривидовых процессов, но тем не менее они недостаточно информативны. Эта недостаточность связана с тем, что анализ динамики фенофонда ведется в данном случае (и вообще), как правило, по отдельным фенам, тогда как фены отдельно не существуют и представляют лишь элементы систем. Задача состоит в том, чтобы к суждению о динамике и структуре фенофонда подойти через анализ динамики систем, т. е. фено- и генотипов (точнее — их классов или родственных групп).

Главным препятствием к решению и даже к постановке этой задачи применительно к конкретным популяционным ситуациям служит отсутствие способов описания или изображения фенотипов. Широко распространенный прием обозначения генотипа или фенотипа по какой-либо комбинации аллелей, вариации окраски, фену черепного отверстия неудовлетворителен во многих отношениях.

Предложенный ранее [Ларина и др., 1976] способ записи формул индивидуальных комплексов фенов для этих целей не подходит, поскольку фенотип — не сумма нескольких, а сложная система множества вариаций признаков, охватить и объединить которые трудно, если вообще возможно.

Некоторым приближением к поставленной цели может служить запись вариации значительного количества признаков особи на индивидуальной карте фенотипа, принцип составления которой

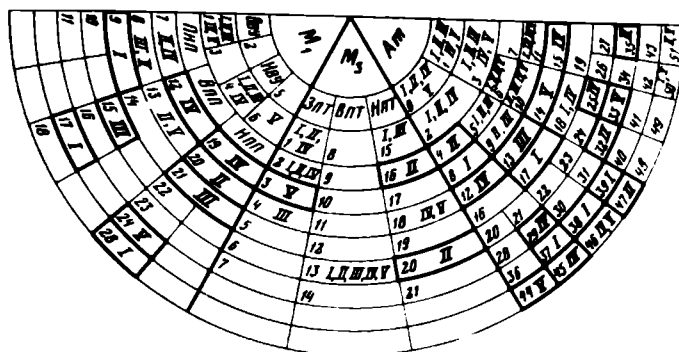


Рис. 2. Фрагмент сводной карты фенотипов восточноевропейской полевки из островной популяции из окрестностей г. Саратова

$M_1$  — фены параконидного отдела первого нижнего коренного зуба;  $Вву$  — внутренний дополнительный входящий угол;  $Нву$  — наружный дополнительный входящий угол;  $Ппп$  — передняя поверхность непарной петли параконида;  $Впп$  — внутренняя поверхность непарной петли параконида;  $Нпп$  — наружная поверхность непарной петли параконида;  $M_2$  — фены талонуса третьего верхнего коренного зуба;  $Злт$  — задняя поверхность талонуса,  $Влт$  — внутренняя поверхность талонуса,  $Нлт$  — наружная поверхность талонуса;  $Ам$  — фены альвеолярных отверстий на щечной поверхности верхнечелюстной кости. I—V — классы фенотипов; 1—31 — номера фенов в каждом признаке; жирными линиями выделены ячейки фенокарты, содержащие фены, типичные для данного класса фенотипов

предложен Н. И. Лариной и разработан для лесной мыши (*Arvodes silvaticus*) О. Г. Герасименко [1980], для обыкновенной восточноевропейской полевки и осы (*Vespa vulgaris*) — И. В. Еремину. На бланковой карте фенотипа лесной мыши по черепным признакам имеется около 1000 ячеек, вмещающих весь диапазон изменчивости 60 признаков. Сходен охват изменчивости и на картах фенотипов полевки. Разумеется, охват признаков и соответствующих им фенов из разных систем органов еще недостаточен, но на данном этапе исследования можно ограничиться комплексом черепных признаков, поскольку строение зубов, форма черепных швов, число, форма, положение отверстий для кровеносных сосудов и нервов отражают генетические особенности многих систем органов.

Анализ индивидуальных фенокарт позволяет выделить родственные группы (или классы) фенотипов. Каждый класс фенотипа, определяемый по черепным признакам, характеризуется только ему свойственным комплексом сбалансированных (симметричных) фенов нескольких признаков и отсутствием сбалансированных фенов, типичных для других групп фенотипов.

Например, в островной популяции восточноевропейской полевки из окрестностей г. Саратова с 1974 по 1978 г. выделено 5 родственных классов фенотипов. Фрагмент сводной фенокарты (рис. 2) и табл. 7 позволяют судить об их различиях по ведущим признакам (в числителе — перечень фенов, характеризующих

Таблица 7. Характеристика родственных классов фенотипов в островной популяции восточноевропейской полевки из окрестностей г. Саратова по ведущим признакам (1974–1978 гг.).

Признак	Комплексы сбалансированных фенот в классах фенотипов				
	I	II	III	IV	V
Паракоид	9, 17, 18 0	20 0	15, 21 0	12, 19 0	6, 24 4
Талонус	0	16–20 0	3 1	0	2 1
Верхнечелюстные альвеолярные отверстия	8, 17, 37, 38, 39 2, 10	4, 32, 35, 47 11	13 0	12, 15, 25, 29, 45 6	33, 44 5

Примечание: Описание каждого фена талонуса (аналогичное таковым паракоида) и альвеолярных отверстий, не имеющее непосредственного отношения к теме статьи, не приводится.

класс фенотипов своим присутствием, в знаменателе — отсутствием).

По индивидуальным фенокартам ос выявлено четыре класса фенотипов. Первый (black) характеризуется максимальным развитием черного рисунка на всех члениках брюшка, 2-й (black-yellow) — преобладанием черного рисунка с включением более рассеченных фигур, 3-й (yellow-black) — рассеченным черным рисунком на передних и отдельными ромбами на последних, четвертый (yellow) — минимальным развитием черных фигур.

Некоторые результаты, полученные при изучении уже упоминавшейся островной популяции восточноевропейской полевки, позволяют сделать первую попытку анализа фенотипической структуры популяции и ее изменений во времени на фоне меняющихся степени реализации фенофонда и уровня численности.

Рис. 3 иллюстрирует преобразование фенотипической структуры популяции, основанное на представлениях Р. Левонтина [1978] о путях преобразования фено- и генотипической структуры популяции от поколения к поколению. Буквенные символы, обозначающие закономерности, связывающие пространства фено- и генотипов, сохранены. Пространство генотипов остается «черным ящиком», в пространстве фенотипов анализируется пять состояний популяции (не вполне соответствующих желаемому по ряду причин).

Сравниваются частоты пяти родственных классов фенотипов у молодых (наружное кольцо в диаграммах) и взрослых (внутреннее кольцо) полевков в июле 1974, мае и июле 1975–1976 гг. В центре каждой диаграммы указана степень реализации фенофонда. Состояние популяции в мае рассматривается как исходное «послезимоновое», июльское — как преобразованное за большую часть репродуктивного периода и, в известной степени, характер-

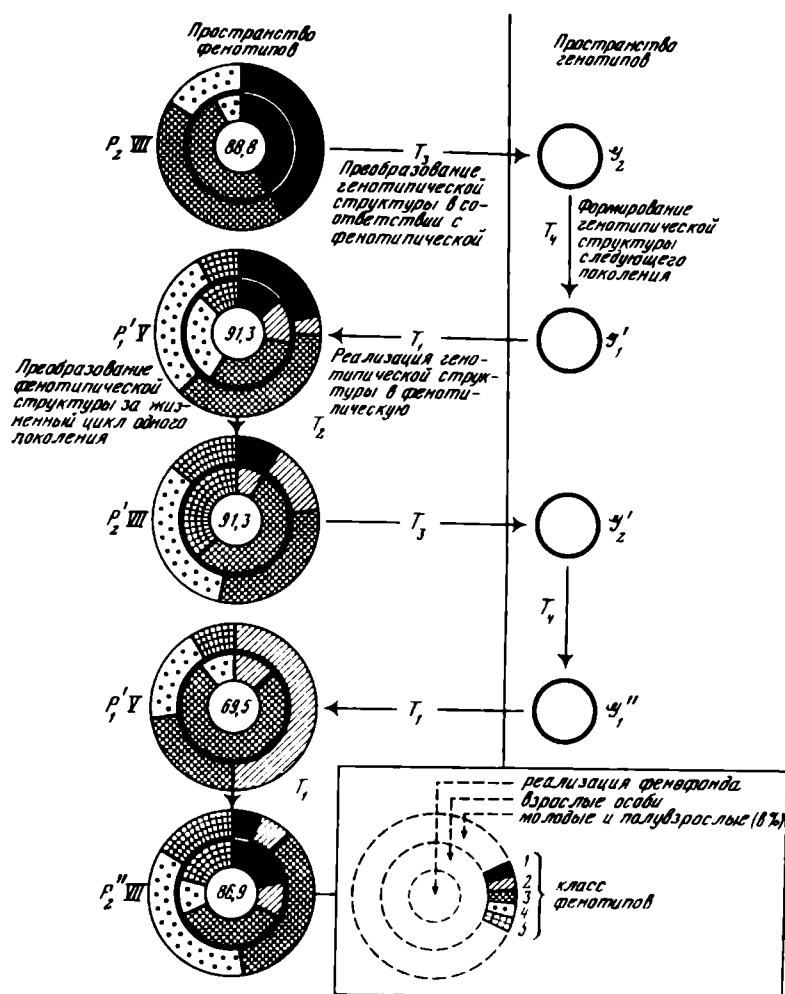


Рис. 3. Динамика фенотипической структуры в изолированной популяции восточноевропейской полевки

ризующее итоговое «предзимовочное» состояние. Сложная возрастная структура популяций полевков не позволяет дать четкого разграничения генераций. Вероятно, группа взрослых полевков включает в мае минимум две генерации и состоит преимущественно из потомков июльских взрослых и ставших взрослыми июльских молодых предыдущего года. Группа молодых в мае — потомство «своей» сложного состава группы взрослых. Генерационная структура возрастных групп полевков в июле, вероятно, однотипна, группы различаются лишь длительностью периода, в течение которого они подвергались действию отбора.

В июле 1974 г. при 88,8% реализации фенофонда и подъеме численности фенотипической структура популяции была наиболее простой за весь анализируемый отрезок времени и включала лишь первый, третий и четвертый классы фенотипов, причем частоты этих классов у молодых и взрослых были почти одинаковыми. Простота фенотипической структуры в этот период может зависеть от нескольких причин, в частности от того, что носители доминирующих фенотипов при растущей численности «не допускали» в ловушки носителей более редких фенотипов.

После высокого весеннего паводка 1974 г. осень была исключительно благоприятной, имело место позднеосеннее размножение, зима была также благоприятной для выживания; численность полевок к маю 1975 г. достигла максимума. В это время реализация фенофонда достигла 91,3%, выявлены все пять классов фенотипов. Их частоты в разных возрастных группах неодинаковы, степень доминирования I, III и IV классов выше у молодых полевок. К июлю фенотипическая структура популяции претерпела значительные преобразования: в группе взрослых исчезли представители I и IV классов фенотипов, у молодых возросла доля II и V классов.

Конец лета 1975 и зима 1975/76 г. были менее благоприятными для полевок. Начался спад численности. В мае 1976 г. фенофонд реализован на 69,5%, фенотипическая структура популяции неполна — отсутствует первый класс фенотипов (доминант в 1974 г.). У молодых резко преобладает II класс фенотипов. За лето реализация фенофонда поднялась до 87%, в популяции вновь обнаруживаются все V классов фенотипов, но их частоты отличаются от частот в июле 1975 и 1974 гг.

Следовательно, в изолированной популяции восточноевропейской полевки на протяжении популяционной волны при меняющемся уровне реализации фенофонда одни классы фенотипов присутствуют всегда и количественно преобладают, другие могут в отдельные сезоны и годы доминировать, становиться редкими, исчезать и появляться вновь.

Аналогичная динамика фенотипической структуры наблюдается в семьях ос. В изменчивости фенотипической структуры популяции, видимо, проявляется адаптивная неравноценность разных классов фенотипов. Потенциальными маркерами состояния и направлений развития популяции могут служить флуктуирующие классы фенотипов, тогда как классы, обладающие, по-видимому, высокой толерантностью и составляющие постоянно большинство в популяции, обеспечивают ее выживание при меняющихся условиях существования.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Артемова К. Ф. Типы неспецифических эстеров у сельдей северной Атлантики. — В кн.: Филологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, вып. 5 (7), с. 136—141.  
Герасименко О. Г. Изучение изменчивости черепа лесной мыши. — В кн.: Материалы V Всесоюзного совещания по грызунам. М.: Наука, 1980.

- Еремина И. В. Методика выделения фонов жевательной поверхности коренных зубов у полевок.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, вып. 5(7), с. 60—68.
- Еремина И. В. Изменчивость окраски в семьях некоторых ос.— В кн.: Популяционная изменчивость. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, В печати.
- Ларина Н. И., Федотова К. В. Изменчивость строения бакулюма обыкновенной и восточноевропейской полевок: (К вопросу о критериях их диагностирования).— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1980, вып. 6(8), с. 162—181.
- Ларина Н. И., Голикова В. Л., Еремина И. В. О применении некоторых фенетических методов к изучению внутрипопуляционных группировок у мышей и полевок.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1976, вып. 4(6), с. 63—77.
- Ларина Н. И., Лапшов В. А., Пантелеева О. В. и др. Сравнительное исследование двух популяций крымской обыкновенной полевки *Microtus arvalis ibericus* Herth. (1946).— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1976, вып. 4(6), с. 77—90.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции: Пер. с англ. М.: Мир, 1978. 344 с.
- Тихонов В. Н., Трошина А. И., Горелов И. Г. Дифференциация по антигенам групп крови популяций кабана (*Sus scrofa*) из разных регионов СССР.— Зоол. журн., 1978, т. 7, вып. 7, с. 1074—1086.
- Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 136 с.
- Selander A. B., Hunt W. G., Jang S. J. Protein polymorphism and genetic heterozygosity in two European subspecies of the house mouse.— *Evolution*, 1969, vol. 23, p. 379—390.

УДК 575.22;576.316.2;582.57

## АДАПТИВНАЯ РОЛЬ ХРОМОСОМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Л. А. Малахова

*Сибирский ботанический сад при Томском университете, Томск*

В настоящее время целый ряд проблем эволюционного характера решается при помощи цитогенетических методов. Изучая изменчивость хромосом в популяциях, можно подойти к пониманию путей и механизмов таких эволюционных процессов, как экологическая пластичность, генетическая дифференциация популяций, адаптация и др.

Исследования последних лет показали, что внутри естественных популяций существует значительная хромосомная вариабельность. Известно, что основой морфологических изменений хромосом являются структурные перестройки — транслокации, инверсии, делеции и т. д. Некоторые структурные перестройки хромосом фиксируются в гомозиготном состоянии и могут играть важную роль в создании генетических изолирующих механизмов, ведущих к видообразованию. В то же время имеются также перестройки, которые остаются во флуктуирующем состоянии в популяциях, обеспечивая базу для адаптивной генетического полиморфизма. Поэтому задача популяционной цитогенетики



Рис. 1. Хромосомный набор *Harporhizus gracilis* [из Jackson, 1973]

а — стандартная раса, б — мексиканская раса

заключается в том, чтобы выяснить, какова судьба и эволюционная роль различных структурных изменений хромосом в природных популяциях.

В настоящем сообщении на конкретных примерах дан анализ некоторых цитогенетических особенностей адаптации отдельных видов цветковых растений к различным условиям внешней среды. Рассмотрены следующие типы хромосомной изменчивости: структурные дислокации хромосом, изменчивость гетерохроматиновых блоков, полиморфизм спутничных (ядрышкообразующих) хромосом.

Наиболее удобными объектами для изучения роли структурных перестроек хромосом в естественных популяциях растений являются виды с небольшим числом крупных, четко идентифицируемых хромосом. В качестве примера можно привести виды рода *Harporhizus*, и в частности *H. gracilis*, широко распространенный на юго-западе США и севере Мексики. В кариотипе данного вида содержатся две пары хромосом ( $2n=4$ ), одна из которых (А-хромосомы) является метацентрической, а другая (В-хромосомы) — субметацентрической (стандартная раса, рис. 1, а).

Изучая цитогенетическую структуру природных популяций *H. gracilis*, Р. Джексон [Jackson, 1959, 1973] обнаружил другую хромосомную расу, кариотип которой включает также две пары хромосом: неизменную субметацентрическую пару (В хромосомы) и хромосомы А, у которых в результате структурной перестройки произошло изменение положения центромеры из медианного положения в субмедианное. Эта измененная раса была найдена в

Мексике и Техасе, поэтому получила название мексиканской (рис. 1, б). Оказалось, что, кроме кариотипических отличий, эти две расы хорошо различаются морфологически и экологически. Так, стандартная раса занимает наиболее типичные для вида местообитания. Мексиканская раса занимает краевые участки ареала стандартной расы. Она в основном произрастает на рудеральных местах, вдоль дорог или непосредственно вблизи селений. Такое различие в экологии указывает, что мексиканская раса развивается в связи с антропогенными воздействиями и не конкурирует с другими видами в естественных местообитаниях.

Таким образом, стандартная раса оказалась экологически изолированной от мексиканской, которая лучше приспособлена к новым пионерским местообитаниям. Изменения в положении центромеры, аналогичные мексиканской расе, большинством цитогенетиков рассматриваются как перичентрическая инверсия. Однако исследование мейоза показало [Jackson, 1973], что у *H. gracilis* изменение положения центромеры в А хромосоме является результатом не перичентрической инверсии, а центрической транслокации в пределах одной хромосомы. Это явление сопровождается разрывом хромосомы с каждой стороны от центромеры и третьим разрывом в одном из плеч. При этом район центромеры перемещается в новое положение, а разорванные концы соединяются вместе.

Еще в 1931 г. Г. А. Левитский подчеркивал, что хромосомы ведут себя не как агрегаты чисто механически связанных частей, а как целостно реагирующие комплексные образования. Изменение положения блоков генов в одной хромосоме приведет к нарушению ранее сформированного генного комплекса, а в связи с этим — к изменению функционирования хромосомы. Следовательно, изменение положения блока генов в одной хромосоме *H. gracilis* могло способствовать экотипической адаптации новой расы к местообитаниям, отличающимся от таковых исходной расы.

За последние годы в популяционной цитогенетике растений все большее применение получает метод дифференциальной окраски хромосом, значительно повышающий разрешающую способность исследования хромосомного полиморфизма. Данный метод позволяет выявлять локализацию гетерохроматиновых и эухроматиповых районов хромосом и тем самым изучать роль гетерохроматина в адаптации и эволюции кариотипов. В настоящее время известно несколько модификаций дифференциальной окраски хромосом у растений.

Так, И. Фукуда [Fucuda, 1969; Fucuda, Channell, 1975], применяя холодную обработку хромосом с последующим окрашиванием по Фельгену, пропел обширное цитогенетическое исследование видов рода *Trillium*. Изучая структуру хромосом у *T. ovatum*, И. Фукуда показал, как экологические и климатические факторы, а также различные способы размножения могут отразиться на ходе микроэволюционных процессов в популяциях растений.

*T. ovatum* распространен в западной части Северной Америки. Его ареал разделен на два крупных района, изолированных один от другого обширными пустынями, — прибрежный и горный. Сравнение вариабельности хромосомных наборов *T. ovatum* по рисунку дифференциального окрашивания в разных частях ареала показало значительную гомогенность хромосомных наборов популяций из прибрежных районов Тихого океана. Популяции из района Скалистых гор оказались гетерогенными по хромосомным наборам как в пределах популяций, так и между популяциями.

Наибольшая гетерогенность характерна для пары хромосом А. Все популяции на Тихоокеанском побережье имеют только один вариант А1, в то время как в горах каждая популяция показывает большое разнообразие в хромосоме А (до девяти вариантов). Хромосома В является до некоторой степени вариабельной в прибрежных популяциях (с пятью вариантами в популяции), однако в горах встречается до 20 вариантов. То же наблюдается по хромосоме D. При этом частоты вариантов D1 и D4 показывают четкую клинальную изменчивость с юга на север в тихоокеанских популяциях. В районе Скалистых гор клинальность не прослеживается ни по одному хромосомному варианту. Все это свидетельствует о том, что прибрежные популяции стабилизированы естественным отбором в течение длительного периода времени, а клинальность отражает отбор вдоль какого-то градиента. В районе Скалистых гор естественный отбор направлен против гомогенности и регулярности в распространении хромосомных вариантов.

Эти два типа хромосомной изменчивости могли возникнуть в результате различных причин. Одна из них — это различия в системах размножения. Популяции Тихого океана оказались более инбридными (коэффициент инбридинга — 0,30—0,35), чем популяции горного района (коэффициент инбридинга — 0,10—0,20).

По экологическим условиям популяции *T. ovatum* также значительно различаются. Так, в тихоокеанском районе *T. ovatum* встречается во влажных ценозах, образованных различными голосеменными и широколиственными породами. В районе Скалистых гор вид обычно произрастает в сосновых лесах, относительно сухих и бедных солями. Кроме того, важным фактором в образовании и поддержании хромосомной изменчивости у *T. ovatum* является климат. Тихоокеанский участок ареала характеризуется ровным, мягким и более влажным климатом по сравнению с горным районом. Известно, что *T. ovatum* в течение плиоцена и плейстоцена обитал с секвойями и дугласовыми пихтами, поэтому он на протяжении длительного периода хорошо адаптировался к местообитаниям западной части Северной Америки. Под влиянием естественного отбора определенные хромосомные варианты оказались наиболее выгодными в сравнительно сходных условиях внешней среды. Поднятие Скалистых гор в плиоцене привело к появлению резко континентального климата и установлению мо- значности по влажности и сухости, которая существует до сих

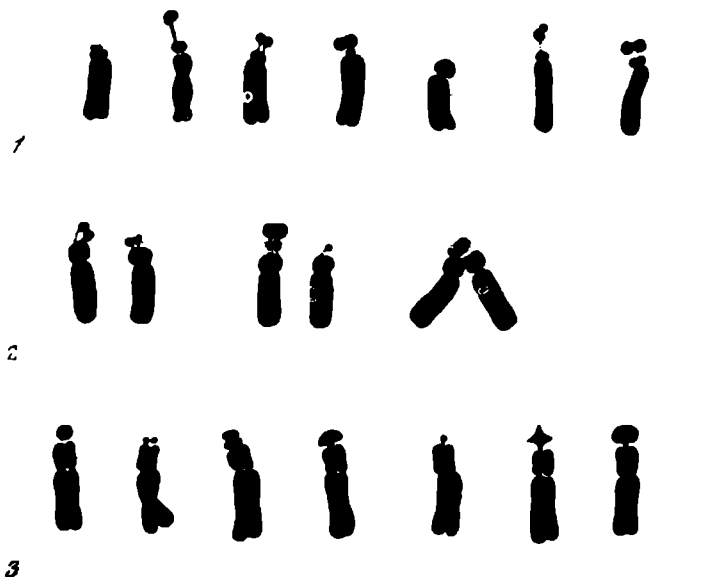


Рис. 2. Морфология спутничных хромосом некоторых видов лютиковых  
1 — *Ranunculus repens*, 2 — *Trollius asiaticus*, 3 — *Adonis sibiricus*

пор. Только новые гепотипы могли выжить на фоне этой большой изменчивости. Поддержание высокого уровня аутбридинга способствовало развитию и сохранению этой изменчивости.

Для понимания адаптационной роли хромосомной изменчивости особый интерес представляет широко распространенное в природных популяциях растений явление полиморфизма ядрышкообразующих хромосом. Известно, что в кариотипе любого вида имеется от одной до нескольких пар спутничных хромосом, у которых в районе вторичной перетяжки локализованы гены, ответственные за синтез рибосомной РНК и рибосом. Ядрышкообразующие районы цитологически выявляются в виде гетерохроматиновых блоков в дистальных районах хромосом и, находясь в активном состоянии, видны как вторичные перетяжки. Таким образом, ядрышкообразующий локус, обладая известным генетическим содержанием, хорошо выявляется цитологически. Это открывает большие возможности для исследования активности генов в популяциях путем простого микроскопирования хромосом.

Как показали исследования [Ved Brat, 1965; Strid, 1969; Беляева, Ямполь, 1973; Вахтина, 1973; Bougourd, Parker, 1976; и др.], у большинства изученных видов растений при общей стабильности кариотипа отмечена широкая вариабельность ядрышкообразу-

ющего локуса хромосом. Эта вариабельность проявляется в различном числе ядрышкообразующих хромосом в наборах, величине и локализации вторичных перетяжек, а также в морфологии спутника и спутничного плеча хромосомы (рис. 2).

Наиболее полно изменчивость ядрышкообразующих хромосом изучена на представителях семейства лютиковых [Малахова и др., 1975; Малахова, 1978, 1979; Шрагер, Малахова, 1978, 1979; Дуброва и др., 1979]. Так, в кариотине *Adonis sibiricus* ( $2n=16$ ) обнаружены две пары хромосом, несущих в районе вторичной перетяжки ядрышковые организаторы [Шрагер, Малахова, 1978, 1979]. Исследованные четыре популяции сибирской части ареала *A. sibiricus* выявили значительную вариабельность данного локуса хромосом. Хромосомы растений как одной, так и разных популяций имели отличающиеся по размерам спутники: от почти полного их отсутствия до наличия крупных, почти равных короткому плечу хромосомы. Отвечающей условной норме по морфологии спутничного района является популяция пос. Алаево (Кемеровская область), в хромосомном наборе которой отмечены в основном 3—4 довольно крупных спутника классической формы на хорошо выраженной спутничной нити у первой пары и притянутые мелкие спутники — у второй. Но являясь стабильными по числу и размерам спутников, многие растения (до 24%) данной популяции обнаружили tandemные спутники. В популяции ст. Сон (Красноярский край) наряду с растениями, обладающими нормальным набором хромосом, встречено несколько особей с невыраженными вторичными перетяжками или несущими всего один спутник. Популяция Белова (Кемеровская область) характеризуется некрупными, примерно одинаковыми по величине спутниками без каких-либо морфологических особенностей. Их количество колеблется в пределах 3—4, и они находятся, как правило, в мономорфном состоянии. В четвертой популяции (Каштак, Томская область) отмечена наибольшая гетерогенность по морфологии нуклеолярного района хромосом, в которой в большом количестве встречаются самые маленькие (0,1—0,2 мкм) спутники, а также спутники, превышающие размером (1,3—1,5 мкм) короткое плечо несущей их хромосомы.

Ранее нами на примере другого представителя семейства лютиковых *Aconitum excelsum* было показано наличие межпопуляционных различий по ядрышкообразующему локусу хромосом в горных и равнинных популяциях Западной Сибири и высказано предположение об адаптивном значении данного явления [Малахова и др., 1975; Малахова, 1978, 1979]. Позднее были продолжены исследования и на статистически достоверном материале была изучена частота встречаемости спутничных хромосом в трех географически удаленных популяциях *A. excelsum*: в горной черной тайге (Столбуха, Восточно-Казахстанская область), в липовом лесу в предгорьях Кузнецкого Алатау (Кузедеево, Кемеровская область) и в пихтовом лесу на территории Западно-Сибирской равнины (Малиновка, Томская область). Из каждой

популяции взято от 100 до 170 особей. Данное исследование подтвердило наличие внутрипопуляционных и межпопуляционных различий по спутничным хромосомам. В каждой популяции у различных особей количество хромосом со спутниками варьирует от 1 до 8, образуя различные сочетания спутничных хромосом. Всего в трех популяциях выявлено 23 типа сочетаний спутничных хромосом. Из них в равнинной популяции (Малиновка) отмечено 6 типов сочетаний хромосом со спутниками. Эта популяция оказалась карiotипически более однородной, в которой почти 90% всех особей имели только 3—4 спутничные хромосомы. В липовом лесу (Кузедеево) обнаружено 10 типов сочетаний спутничных хромосом. Самой гетерогенной по числу и локализации вторичных перетяжек оказалась горная популяция (Столбуха) — 21 тип сочетаний спутничных хромосом. В данной популяции 28,0% всех особей имели 5 и более хромосом со спутниками. Таким образом, исходя из вторичного расчленения хромосом в горной популяции *A. excelsum* количество функционирующих ядрышковых организаторов больше, чем в двух других изученных популяциях, что позволяет сделать заключение о более энергичном синтезе рРНК и рибосом, а следовательно, и белка в горных районах.

Хорошим показателем активности белок-синтезирующей системы в клетке является ядерно-ядрышковое отношение [Шахбазов, Шестопалова, 1971]. Данные по величине ядерно-ядрышкового отношения *A. excelsum* показывают, что в горной черневой тайге (Столбуха) оно составляет  $5,95 \pm 0,32$ , в предгорьях Кузнецкого Алатау (Кузедеево) —  $7,13 \pm 0,32$ , а в равнинной тайге (Малиновка) —  $7,37 \pm 0,38$ . Это еще раз свидетельствует о повышенном уровне биосинтеза белка в горных местообитаниях, которые являются наиболее гетерогенными и вариабельными по внешним условиям. Как известно, *A. excelsum* относится к широко распространенным полиморфным видам, обладающим большой экологической пластичностью, чему, вероятно, в значительной степени способствует установленный нами карiotипический полиморфизм по ядрышкообразующему локусу хромосом.

Существует давно установившееся мнение, что наличие спутничных хромосом является видоспецифичным признаком карiotипа, сформировавшимся в процессе длительной эволюции вида [Heitz, 1928; Кикнадзе, 1972]. Поэтому, сравнивая карiotипы по ядрышкообразующим локусам хромосом, можно, вероятно, получить представление об уровне метаболизма и адаптивных возможностях близких видов. Подтверждением данного предположения являются результаты сравнительного анализа хромосом и географического распространения двух близких видов из семейства лютиковых *Actaea spicata* и *A. erythrocarpa* [Малахова и др., 1976; Дуброва и др., 1979]. При сравнительном изучении карiotипов у двух видов *Actaea* установлена почти полная их идентичность (рис. 3). Различия заключаются лишь в морфологии седьмой хромосомы: у *A. spicata* на длинном плече седьмой хромосомы

находится вторичная перетяжка, несущая ядрышковый организатор, у *A. erythrocarpa* седьмая хромосома теряет ядрышковый организатор в результате делеции. Кроме этой структурной перестройки, каротины двух видов *Actaea* отличаются количеством ядрышкообразующих локусов. У *A. erythrocarpa* вторичные перетяжки имеют все пять пар метацентриков и пару спутничных акроцентриков. У *A. spicata* ядрышкообразующими является

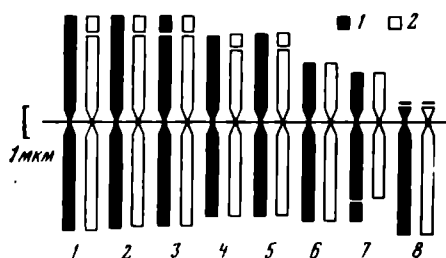


Рис. 3. Сравнительная идиограмма *Actaea spicata* и *A. erythrocarpa*  
1 — хромосомы *A. spicata*,  
2 — хромосомы *A. erythrocarpa*,  
1-8 — номера хромосом

только одна пара метацентриков, седьмая пара субметацентриков и пара акроцентриков. Колпчеству вторичных перетяжек у двух видов *Actaea* точно соответствует число ядрышек в интерфазных ядрах: у *A. spicata* — 6, у *A. erythrocarpa* — 12. Таким образом, вероятно, одной из основных причин видовой дифференциации видов *Actaea* является различие в количестве вторичных перетяжек и ядрышек, которое лежит в основе изменчивости биосинтеза некоторых веществ, имеющих адаптационное значение, что хорошо подтверждается сравнением ареалов двух изученных видов.

*A. spicata* — типичный представитель современного европейского неморального комплекса. Его ареал охватывает зону умеренного теплого климата — это европейская часть РСФСР, Украина, Кавказ. В Западной Сибири вид имеет островной ареал, являясь реликтом древней третичной флоры хвойно-широколиственных лесов, которые в настоящее время сохранились лишь в рефугиумах Алтая и Кузнецкого Алатау.

*A. erythrocarpa* представляет собой сибирский таежный вид, основная часть ареала которого расположена в пределах Сибири. Судя по ареалу, *A. erythrocarpa*, несомненно, более устойчива к неблагоприятным условиям — низким температурам, континентальному климату.

На территории Сибири смешанные широколиственные леса исторически предшествовали тайге. На протяжении четвертичного периода, характеризующегося резкими колебаниями климата, шло вымирание и сокращение ареалов наиболее теплолюбивых видов, и их место занимали виды, приспособленные к существованию в более суровых климатических условиях. Постепенно исчезает примесь широколиственных пород в лесах южных районов Сибири, сохранившихся в настоящее время лишь в виде редких реликтов [Толмачев, 1954; Гричук, 1961].

Известно, что приспособление к неблагоприятным условиям прежде всего требует повышения биохимической и физиологической активности организма [Хохряков, 1973], что, в частности, в случае *A. erythrocara* могло выразиться в активизации большого количества ядрышкообразующих локусов хромосом. Это, возможно, и позволило данному виду занять более широкий ареал, значительная часть которого расположена в таежной зоне.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Беляева Е. С., Ямполь Г. П. Гетероморфизм спутничных хромосом и ядрышек у лука *Allium fistulosum* L.— Цитология, 1973, т. 15, № 12, с. 1492—1500.
- Ваггина Л. И. Кариологическая изменчивость природной популяции *Narcissus angustifolius* Curt.— Ботан. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1367—1370.
- Гричук М. П. Основные черты изменения растительного покрова Сибири в течение четвертичного периода.— В кн.: Палеогеография четвертичного периода СССР. М.: Наука, 1961, с. 189—206.
- Дуброва Н. А., Малахова Л. А., Карташова Н. Н. Сравнительно-кариологическое исследование двух видов рода *Actaea* L. в Западной Сибири.— В кн.: Черневая тайга и проблема реликтов. Томск, 1979, с. 60—67.
- Кикнадзе И. И. Функциональная организация хромосом. Л.: Наука, 1972. 211 с.
- Левитский Г. А. Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике.— Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 1931, т. 27, вып. 1, с. 187—220.
- Малахова Л. А. Популяционная цитогенетика цветковых растений.— В кн.: Общая генетика: Эволюционная и популяционная генетика. Итоги науки и техники. М., 1978, т. 3, с. 92—129.
- Малахова Л. А. Полиморфизм спутничных хромосом *Aconitum excelsum* (Ranunculaceae) в горных популяциях Западной Сибири.— Цитология, 1979, т. 21, № 9, с. 1094—1099.
- Малахова Л. А., Козлова А. А., Карташова Н. Н. Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья: Полиморфизм спутничных хромосом *Aconitum excelsum*.— Цитология, 1975, т. 17, № 3, с. 348—351.
- Малахова Л. А., Козлова А. А., Дуброва Н. А., Карташова Н. Н. Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья. IV. Кариотипы *Cimicifuga foetida*, *Actaea erythrocara* и *A. spicata*.— Цитология, 1976, т. 18, № 7, с. 906—909.
- Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темпохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
- Хохряков А. П. Направленная эволюция форм роста высших растений в экстремальных условиях.— Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 4.
- Шабазов В. Г., Шестопалова Н. Г. Некоторые особенности ядрышка и ядра в клетках гибридного лука.— Докл. АН СССР, 1971, т. 196, № 5.
- Шрагер Л. Н., Малахова Л. А. Особенности кариотипа *Adonis sibiricus* из Томской области.— Цитология, 1978, т. 20, № 5, с. 592—596.
- Шрагер Л. Н., Малахова Л. А. Полиморфизм спутничных хромосом горнцвета *Adonis sibiricus* нескольких популяций Сибири.— Цитология, 1979, т. 21, № 12, с. 1461—1463.
- Bougourd S. M., Parker J. S. Nucleolar organiser polymorphism in natural populations of *Allium schoenoprasum*.— Chromosoma, 1976, Bd. 56, S. 301—307.
- Fucuda I. Chromosome compositions of natural populations in *Trillium ovatum*.— Sci. Repts Tokyo Woman's Christian College, 1969, N 7/11, p. 110—137.
- Fucuda I., Channell B. R. Distribution and evolutionary significance of chromosome variation in *Trillium ovatum*.— Evolution, 1975, vol. 29, N 2, p. 257—266.

- Heitz E.* Nukleolen und chromosomen in der gattung *Vicia*.— *Planta*, 1928, Bd. 15, S. 495—505.
- Jackson R. C.* A study of meiosis in *Haplopappus gracilis* (Composite).— *Amer. J. Bot.*, 1959, vol. 46, N 7, p. 550—555.
- Jackson R. C.* Chromosomal evolution in *Haplopappus gracilis*: A centric transposition race.— *Evolution*, 1973, vol. 27, N 2, p. 243—256.
- Strid A.* Variation in the satellite chromosomes of *Nigella doerfleri* (Ranunculaceae).— *Bot. Notis.*, 1969, Bd. 122, N 1, S. 9—19.
- Ved Brat S.* Genetic systems in *Allium*: I. Chromosome variation.— *Chromosoma* (Berl.), 1965, Bd. 16, S. 486—499.

УДК 595.7:591.151

## ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА

Ю. И. Новоженков

Свердловский пединститут, Свердловск

В классическом дарвинизме под географической изменчивостью понималось изменение признаков вида, обусловленное сменой условий среды в разных частях ареала. Исследование географической изменчивости ряда видов животных и растений позволило открыть один из путей видообразования — географическое, — хотя и способствовало тем самым укреплению позиции дарвинизма.

Возникновение в начале нашего века генетической теории естественного отбора и концепции популяций несколько изменило представления о географической изменчивости. Единицей изменчивости и отбора стала рассматриваться не особь, а система особей — популяция. Согласно современным представлениям, вид состоит из отдельных коадаптированных и интегрированных генетических систем — популяций — со специфическим генофондом и фенообликом. Отсюда, естественно, географически меняются в пределах видового ареала не особи вида, а состав и структура таких популяционных систем. Эволюция и видообразование представляются, как статистические процессы, где наименьшей эволюирующей единицей выступает группа особей со свойственным ей запасом изменчивости.

Однако такой системный подход с трудом укрепляется в мышлении многих исследователей, воспитанных на классическом дарвинизме. При рассмотрении изменчивости по ареалу вида подчас продолжают сравнивать между собой особи вида, но не популяции [см. например: Волчанецкий, 1972].

В настоящее время развитие фенетического подхода к изучению популяционной структуры вида [Береговой, Новоженков, 1976; Новоженков, 1966, 1972, 1975; Тимофеев-Рессовский, Яблоков, 1973; Яблоков, 1980; и др.] поможет выяснению ряда вопросов видообразования и укреплению системного мышления. В этом отношении быстрых успехов можно достичь при изучении попу-

ляционной структуры у видов с достаточно выраженным фенетическим полиморфизмом.

В большинстве случаев изучение популяционной структуры вида при помощи полиморфизма представляет собой исследование географической изменчивости. Сравниваются между собой выборки из достаточно удаленных и изолированных популяций видового ареала [Dobzhansky, 1929, 1933; Лукин, 1940; Тимофеев-Ресовский и др., 1965; Лусис, 1973]. Иногда при этом обнаруживались соседние популяции, различающиеся по частоте встречаемости морф [Creed et al., 1959; Cain Sheppard, 1952; Clarke, 1962; Goodhart, 1963; и др.]. Была поставлена задача обнаружения в природе границ смежных популяций. Для этих целей был выбран майский хрущ (*Melolontha hippocastani*) как полиморфный вид, имеющий сплошное распространение в лесной зоне Полярктики. В 1963 г. была обнаружена четкая граница двух смежных популяций хрущей в период их максимальной численности и без каких-либо физических преград для их распространения [Новожилов, 1966]. Первоначально основой для обнаружения границ популяций этого вида служили различия по частоте встречаемости двух типов окраски жуков. Затем были обнаружены различия этих популяций по соотношению полов, динамике численности, плотности и другим параметрам [Новожилов, 1971, 1975, 1978]. По всем этим показателям границы популяций совпадали. Дальнейшие исследования позволили обнаружить при помощи полиморфизма сплошной ряд смежных популяций, протянувшийся с юга на север, а также и удаленные популяции хрущей.

### Географическая изменчивость популяций

В последнее время изучение географической изменчивости все более заменяется изучением географического распространения фенотипов. Эта отрасль исследований, получившая название феногеографии, ведет свое начало с работ А. С. Серебровского и Н. И. Вавилова. Исследования этих выдающихся генетиков преследовали главным образом практические цели выявления полезных для селекционной работы признаков домашних животных и растений. Однако для целей изучения процессов видообразования феногеография в ее нынешнем выражении [см. Яблоков, 1980] едва ли является приемлемым методом. Напротив, она в какой-то мере делает шаг назад даже по сравнению с классическими методами изучения географической изменчивости. Если географическая изменчивость изучала распространение по ареалу внутривидовых форм в отрыве от популяций, то феногеография изучает распространение фенотипов — признаков в отрыве от организма и популяции. Чтобы убедиться в этом, достаточно посмотреть на карты распространения фенотипов, которые сейчас появились в учебниках, монографиях и статьях. Безусловно, эти карты необходимы селекционеру, пытающемуся манипулировать признаками в

своей практической работе, но едва ли они полезны эволюционисту, признающему за единицу эволюционного процесса популяцию как коадаптированную систему особей. Отнюдь не фены подвержены географической изменчивости, а популяции с разным набором фенов и специфической, присущей им частотой последних. Безусловно, не исключается, что в разных популяциях одни и те же фены могут иметь разную степень выраженности, что зависит как от условий среды, так и от таких генетических явлений, как степень доминантности, трансформирующее действие генов-модификаторов и т. д. (однако это другая сторона вопроса, требующая специального рассмотрения). В большинстве случаев географически меняется не признак, а частота встречаемости его носителей в популяциях. Разные признаки меняют частоту их встречаемости в популяциях независимо друг от друга в разных направлениях: широтном, долготном, вертикальной зональности и т. д. Вне зависимости от этого на площади, занятой популяцией, устанавливается динамическое равновесие набора и частоты встречаемости признаков, которое сохраняется длительное время и определяется генетическим гомеостазом популяции при поддержке отбора. Любая достаточно большая популяция обладает, как правило, полным набором признаков вида, но степень их участия в создании фенооблика популяции меняется географически. Подчас географически удаленные или изолированные популяции имеют настолько изменившуюся частоту встречаемости признаков и специфический набор их, что совершенно справедливо определяются таксономистами как подвиды.

На ряде полиморфных насекомых нами было показано [Новожинов, Коробицын, 1972], что многие географические вариации, характерные для вида, могут быть представлены в отдельных популяциях, меняется лишь доля их участия в сложении фенооблика последних. Особенно сильно различаются популяции на краю ареала [Новожинов, 1977, 1978а], однако и они иногда включают обычные для вида наборы морф (аббераций).

С целью изучения географической изменчивости популяций восковика обыкновенного (*Trichius fasciatus* L.) нам удалось произвести два разреза его ареала. Долготный разрез от Карпат до Камчатки и Сахалина и широтный — от лесотундры в районе г. Туруханска до Барабинской лесостепи и Западных Саян (рис. 1 и 2). Из сравнительного анализа двух десятков популяций этого вида можно сделать следующие главные выводы.

1. Популяции по периферии ареала обычно значительно полиморфны и существенно отличны от центральных популяций.

2. Соседние популяции обычно имеют более сходный фенооблик.

3. Все популяции практически состоят из одних и тех же аббераций (морф), встречающихся с различной частотой.

4. Все обнаруженные полиморфные признаки изменяются в разных направлениях независимо, подчас проявляя некоторую клинальность.

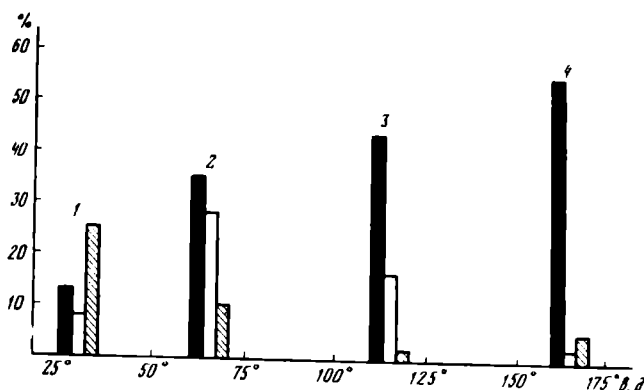


Рис. 1. Изменение частоты встречаемости трех основных aberrаций в четырех популяциях восковика обыкновенного (*T. fasciatus*)

1 — 26° вост. долготы (Восточные Карпаты), 2 — 62° (Средний Урал), 3 — 105° (Южный Байкал), 4 — 158° (Южная Камчатка)

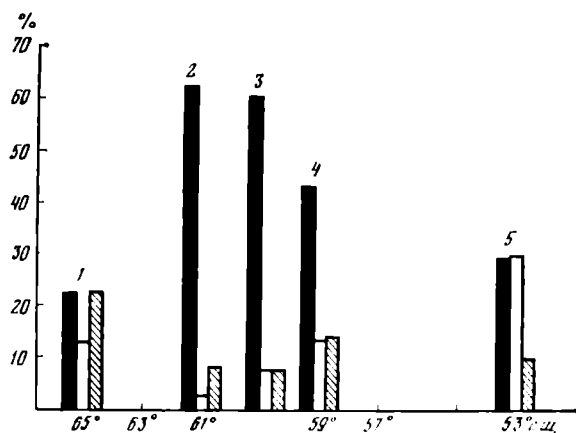


Рис. 2. Изменение частоты встречаемости трех основных aberrаций в популяциях восковика обыкновенного (*T. fasciatus*)

1 — 65° северной широты (окр. г. Туруханска), 2 — 61° (р. Подкаменная Тунгуска), 3 — 60° (р. Тэтаре), 4 — 59° (р. Орловка, Томской обл.), 5 — 53° (Западные Саяны, пос. Абаза)

В дополнение к ранее опубликованным материалам [Новоженов, 1977] по этому виду приводим некоторые новые данные из краевых популяций восковика, добытые в последнее время (табл. 1). Как видно из сравнения географически удаленных популяций, все они имеют различный фенотип, хотя и включают одни и те же морфы (абберации). Аналогичные данные получены при изучении полиморфных популяций страгалии четырехполосной (*Strangalia quadrifasciata*), лесной перламутровки

Таблица 1. Частота встречаемости в (%) аберраций рисунка на надкрыльях жуков и восковица обыкновенного в разных популяциях

Место и время сборов	N	Аберрации [нумерация по Новожену, 1977]										
		877	И	872	833	886	1н	2н	5н	6н	887	Редкие
Восточные Карпаты, Черновицкая обл., с. Лопушцо, 1979 г.	259	13,5	7,3	25,5	10,8	16,6	8,1	3,5	1,9	1,1	2,3	6,1
Ильменский заповедник, 1980 г.	83	43,4	19,3	12,0	4,8	10,8	2,4	0	1,2	3,6	0	2,4
Западные Саяны, пос. Абаза, 1980 г.	1042	29,8	30,1	10,3	5,4	8,6	6,6	0,8	2,9	2,7	0,6	0,4
Байкал, бух. Песчаная, 1979 г.	138	44,2	17,4	2,9	4,3	20,2	1,4	0,7	3,6	1,4	0,7	1,4
Южная Камчатка, 1977 г.	68	55,9	2,9	5,9	0	22,0	0	5,9	5,9	0	0	1,5

(*Arginis raphia* L.) и других видов из разных отрядов насекомых. Литературные данные свидетельствуют, что эти выводы применимы ко многим группам животных.

### Внутрипопуляционная изменчивость полиморфизма

При правильном рациональном изучении популяционной структуры вида необходимо придерживаться определенных требований. Первое из них заключается в правильном подборе фенотипов популяционного ранга (а не семейного, индивидуального или расового). Такими фенотипами могут быть признаки полиморфные. Полиморфизм характеризует популяцию как единую коадаптационную и интегрированную систему, обладающую гомеостатичностью. Условия среды более или менее однородны в пределах ареала популяции, и тут должно устанавливаться равновесие генов и генотипов. Это равновесие обеспечивается достаточной степенью панмиксии и поддерживается отбором. Популяция — это хорогенетическое объединение особей вида [Новожен, 1972]. Любая популяция имеет определенные оптимальные размеры, позволяющие ей поддерживать себя в колеблющейся среде и в то же время не позволяющие распасться на отдельные гомеостатичные системы. Поэтому при изучении популяционной структуры вида необходимо опираться лишь на те фенотипические признаки, которые характеризуют в целом популяцию как гомеостатичную систему и описывают ежегодную динамическую стабильность ее генофонда.

Второе правило, которого следует придерживаться для устранения возможных ошибок, заключается в необходимости предварительного изучения варьирования изменчивости внутри популяции. Даже правильно выбранные фены могут неравномерно распределяться в пределах популяционного ареала. При изучении

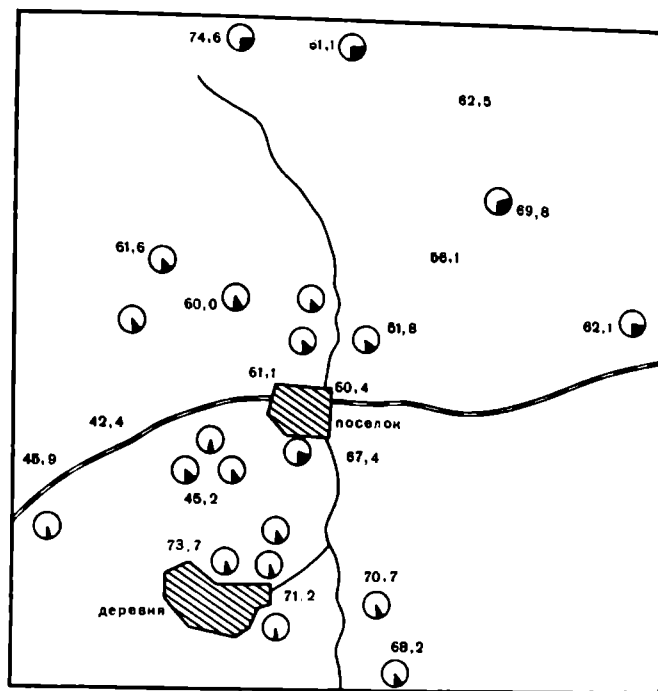


Рис. 3. Варьирование частоты встречаемости красных жуков (закрашенная часть круга) и соотношения полов (% самцов) на территории одной популяции майских хрущей (Тюменская обл.)

популяционной структуры и обнаружении границ популяций необходимо учитывать как частоту тех или других фенотипов (морф), так и численность особей. В пределах популяционного ареала частота сильно меняется, но это едва ли окажет существенное влияние на общий фенотип популяции, так как он определяется преобладающей массой особей. При определении характерной для популяции частоты морф (фенов) особое значение приобретает взвешанная средняя арифметическая частота. Ее вес определяется биомассой особей того или другого фенотипа в пределах популяционной территории.

При изучении популяционной структуры майских жуков и других видов насекомых при помощи фенотипов-маркеров мы убедились, что их частота может меняться в разных выборках, в центре, на периферии и на противоположных границах популяции (рис. 3). Эти показатели частоты могут нивелироваться либо сохраняться, однако они никак не повлияют на общий показатель популяции, сохраняющийся неизменным из года в год (табл. 2).

Плотность популяции неодинакова в ее пределах. В ней могут быть один или несколько центров скопления особей. На границах

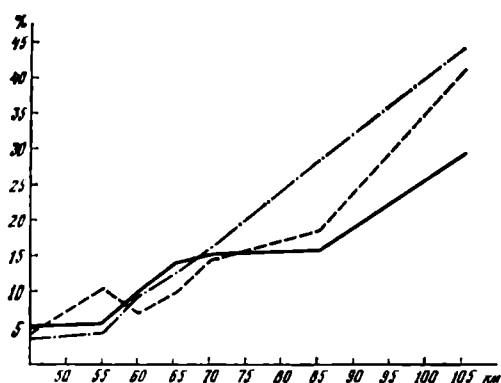


Рис. 4. Частота встречаемости майских хрущей aberrации «тех» (красные) на границах и в центре популяционных ареалов (три смежные популяции) за три года

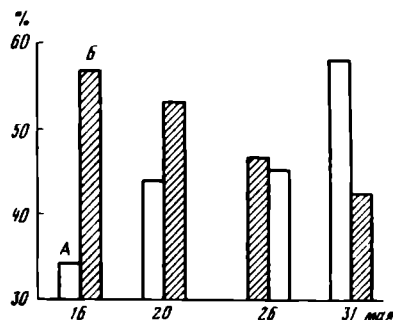
популяций или между центрами скопления особей плотность незначительна. Показатели частот в этих скоплениях и на периферии также могут меняться и подчас существенно (рис. 4). Во всех этих участках можно определить специфические частоты фенов, но фенооблик популяции эти частоты еще не определяют. Подобные различия в частотах фенов в центре популяции и на ее границах, между разными микропопуляциями подчас ставят исследователей в тупик, и популяция в целом ускользает из поля зрения. Известно, что численность популяций значительно меняется. Виды, ареал которых только формируется, как, например, у колорадского жука, едва ли имеют в новых районах обитания вполне сформировавшуюся популяционную структуру [Кохманюк, см. наст. сборник]. У видов, которые испытывают периоди-

Таблица 2. Частота красных жуков в двух смежных популяциях майских хрущей (Заводоуковский район, Тюменская обл.) в 1963–1974 гг.

Год	% красных жуков с ошибкой	N	Год	% красных жуков с ошибкой	N
Окрестности пос. Лесной			Окрестности г. Заводоуковска, окрестности пос. Лебедевка и д. Тумашево		
1963	15,0±0,43	7000	1963	1,8±0,78	284
1964	16,4±0,57	4180	1964	3,4±0,49	1370
1965	18,7±2,77	198	1965	2,5±1,43	119
1966	12,9±1,35	615	1966	2,4±2,35	42
1967	15,4±0,88	1677	1967	5,2±0,94	533
1968	14,9±0,75	2235	1968	4,2±0,77	662
1969	16,3±0,71	2666	1969	3,7±0,81	536
1970	12,9±2,53	178	1973	2,8±0,71	498
1971	14,8±2,34	230	1974	2,8±1,37	144
1973	12,5±8,27	16			
1974	15,3±0,75	2263			

ческие всплески массового размножения, например многие насекомые леса, популяционная структура также меняется в пространстве. В периоды депрессии популяция может сохраняться в виде отдельных резерватов, где идет ее воспроизводство. Из них происходит расселение особей в другие, менее благоприятные станции. Таких внутривидовых резерватов, как показали наблюдения за динамикой численности и популяционной структурой майского хруща, может быть несколько. Для хрущей это

Рис. 5. Динамика соотношения полов майского хруща (самцы) на двух соседних вырубках (А и Б) в популяции пос. Лесного (Тюменская обл.),  $n_A=527$ ,  $n_B=887$



слабооблесившиеся вырубки на песках с ослабленным сосновым подростком и березовым молодняком, необходимым для дополнительного питания жуков. В периоды падения численности и в нелетные годы у хрущей популяция была представлена небольшими скоплениями жуков на этих вырубках, где происходило их дополнительное питание и спаривание. Остальные пространства между этими резервациями, которые порой достигали 2—5 км, были лишены жуков. Такие очаги воспроизводства подчас отличались по частоте встречаемости морф и соотношению полов. Однако эти различия исчезали при повышении численности и расселении особей в годы массового лета. С популяционной точки зрения их можно рассматривать как микропопуляции [Новожепов, 1975, 1977], так как они слабо и не всегда изолированы друг от друга и не имеют специфичного генофонда и фенооблика, и, что особенно важно, не способны к длительному самостоятельному самовоспроизводству. Формирование таких локальных микропопуляций, или «соседств», по терминологии С. Райта [Грант, 1980], характерно для видов, размножение у которых происходит интенсивнее, чем расселение особей. Подобная дифференциация наступает помимо действия отбора и поэтому, как правило, временна. У майских хрущей локальные различия наблюдаются в начале вылета жуков из почвы и дополнительного питания на деревьях. Затем к концу лета (через месяц) в результате массовых перелетов жуков для спаривания и откладки яиц различия в частоте морф и соотношении полов между микропопуляциями нивелируются (рис. 5).

Некоторые фены подвержены большему действию дрейфа генов, чем отбору. В пределах границ популяций такие признаки

создают пеструю картину частот и неприемлемы для характеристики популяции и ее границ. Их частота может сильно меняться по сезонам в зависимости от динамики численности, а также пространственного размещения особей. Более определенно характеризуют популяцию признаки, находящиеся под большим давлением отбора. Они более стабильны по годам, и их частота определяется отбором в пределах территории, занятой популяцией. Они могут наглядно показать переход от одной популяции к другой (популяционные границы) и смену условий их обитания (см. рис. 4).

### Клиальная изменчивость

Термин «клина» был использован Дж. Гексли [Huxley, 1942] для описания градиента последовательных изменений признака от одного региона к другому. Дж. Б. С. Холден развил математическую теорию клина, согласно которой частота форм меняется в зависимости от различного селективного давления [Haldane, 1948]. В. В. Алпатов [1926] и А. С. Михайлов [1926], изучая зависимость длины хоботка медоносной пчелы от широты местности, установили закономерное уменьшение его с юга на север и выразили эту зависимость математической формулой. Аналогичная зависимость географической изменчивости млекопитающих от расстояния между точками была выражена О. Л. Россолимо [1975] индексом клина.

Однако все эти попытки описать и измерить клиальную изменчивость страдали одним недостатком: они игнорировали мозаику популяционной структуры вида. А. С. Скориков [1936], например, рассчитал, что в лесной зоне хоботок у рабочей пчелы увеличивается на 0,1 мм через 1,53° широты, а в степной зоне — через 2,67°. О. Халка с соавторами [Halkka et al., 1975], сравнивая ряд популяций пчелы [Philaenus spumarius] Эстонии, Латвии, Литвы, Чехословакии, Венгрии и Италии, обнаружил клину по некоторым морфам с севера на юг. Однако стоило вставить в этот график данные, полученные в 1979 г. при изучении популяции пчел с Карпат, как вся эта закономерность была нарушена.

Для доказательства, что любая географическая изменчивость, в том числе и клиальная, является в первую очередь изменчивостью отдельных популяций внутри вида, можно использовать два факта. Первый — это стабильность клиальной изменчивости в разных популяциях, второй — популяционная ступенчатость любой клины.

Для проверки стабильности клиальной изменчивости был избран район распространения майского хруща протяженностью 110 км. На этом пространстве располагались три популяции с различной частотой встречаемости «черных» и «красных» жуков и переходные между ними области. На протяжении трех лет, с 1967 по 1969 г., на этом пространстве были взяты пробы. За-

Таблица 3. Частота встречаемости красных жуков (абберация «гех») по мере продвижения с юга на север (Тюменская обл.)

Популяция	Расстояние от г. Заводоуковска, км	1974 г.		1969 г.	
		% красных жуков	N	% красных жуков	N
Щукинская (север)	180	85,2	61	—	—
	165	82,3	232	—	—
	145	58,3	84	—	—
	140	67,6	102	—	—
	135	64,3	711	—	—
	130	56,9	493	—	—
	125	53,5	269	—	—
	120	54,2	83	—	—
Сосновская	115	41,1	265	—	—
	110	40,8	553	—	—
	105	39,2	260	44,2	294
	100	38,7	49	—	—
Лесная	85	20,4	191	28,5	161
	80	23,1	104	—	—
	75	—	—	—	—
	70	15,3	2863	16,3	2666
	65	9,0	155	12,8	101
	60	10,3	301	9,8	153
Лебедевская	55	4,8	103	4,4	161
	50	4,3	115	—	—
	45	3,0	229	3,7	536
Заводоуковская (юг)	0	2,8	144	1,6	126

тем через 5 лет, в 1974 г., в тех же пунктах пробы были повторены с учетом частоты встречаемости «черных» и «красных» жуков. Таким образом, мы имели возможность сравнить между собой три генерации, или «колена», майских хрущей и одну из них 1969—1974 гг. проследить за полным пятилетний цикл развития. Результаты, представленные на рис. 4 и в табл. 3, свидетельствуют о чрезвычайной стабильности частот встречаемости двух форм жуков как во всех трех популяциях, так и на границах между ними. На рис. 4 представлен участок от 45-го до 110-го км, где расположены одна из популяций и обе ее границы с двумя соседними. На участке от 0-го до 45-го км расположена популяция 11, стабильность частоты в которой была показана в ранее опубликованных работах [Новожепов, 1967, 1969, 1971, 1975]. Обнаруженная стабильность частоты встречаемости двух морф свидетельствует о сбалансированности не только отбора, но и генетического дрейфа как на площадях, занятых популяциями, так и на пограничных участках, где плотность и численность хрущей значительно ниже. Сходная стабильность кляны обнару-

жена у бабочки *Gonodontis bidentata* [Bishop, Harper, 1970].

Все предположения о причинах клинальной изменчивости сводятся к действию двух основных факторов — селективному влиянию среды и потоку генов. Собранный нами материал с уверенностью позволяет выбрать из них только один — действие отбора на генетическую структуру популяции. Справедливость этого вывода определяется тем, что стабильность популяционной клинальности прослежена нами за четыре года в период массового размножения майских хрущей в обследованном районе Западной Сибири. 1968 и 1969 гг. явились годами с лётными поколениями хруща в период максимальной их численности и плотности. В эти годы плотность жуков составляла в среднем в изученных популяциях 5—9 особей на 1 м<sup>2</sup>. Миграции жуков достигали максимальной мощности, и даже на границах популяций численность была довольно высокой. Через пять лет, в 1974 г., численность популяций резко упала и, естественно, снизилось давление генетического дрейфа, однако стабильность и расположение клины совсем не изменились. Очевидно, частота встречаемости генов в местности, занятой популяцией, имеет определенную селективную ценность. Аналогичный вывод постулировал Э. Майр в 1945 г. [Mayr 1966].

Если бы мы начали свое исследование с сопоставления отдельных географических популяций, то, как и многие другие авторы, пришли бы к выводу о постепенности клины. Однако исследования внутрипопуляционной структуры майских хрущей, восковиц, усачей и других полиморфных насекомых, а также изучение границ смежных популяций позволило установить достаточно четкие межпопуляционные границы. Каждая популяция занимает определенную площадь, на которой складывается в результате панмиксии и отбора свой специфический набор и частота признаков (фенов). Сложившийся таким образом генофонд популяции достаточно стабилен, что свидетельствует о его коадаптированности и интегрированности. Таким образом, популяция любого вида выступает как хорогенетическая единица эволюционного процесса. Представления о равномерной и постепенной клинальной изменчивости признаков противоречат концепции популяционной структуры вида.

В большинстве случаев клинальную изменчивость связывают с постепенным изменением факторов среды. Иногда она, очевидно, обусловлена и действием биотических факторов [L. Brower, J. Brower, 1962]. Помимо отбора, клинальность изменений зависит от других эволюционных факторов, например мутационного давления, потока генов, характера популяционных границ [Dobzhansky, 1951; Ford, 1964; Haldane, 1954; Sheppard, 1954]. Степень клинальных изменений в таком случае является функцией степени региональных изменений среды и степени препятствий к свободному обмену генов [Hubbell, 1956]; клины постепенны там, где среда изменяется постепенно и популяции относительно непрерывны, а крутая клина наблюдается там, где изменения бы-

стры и имеются частичные барьеры на пути потока генов. Некоторые случаи клинальности объясняются генетической средой популяции [Clarke, 1966].

Наиболее вероятной причиной клинальной изменчивости является изменение частоты встречаемости носителей данного гена, обусловленное сменой его адаптивности. В случаях полигенных признаков клинальность объясняется действием генов-модификаторов, усиливающих или уменьшающих проявление признака.

Клинальность наблюдается не только в географической изменчивости размерных и других полигенных признаков. Более отчетливо клина проявляется при изучении изменчивости отдельных дискретных признаков. При этом в пределах видového ареала разные признаки могут изменяться независимо в противоположных направлениях.

Любая клина имеет ступенчатый характер, так как изменяются не признаки, а частота встречаемости соответствующих фенотипов в популяции. «Ступенька» клины характеризует специфическую стабильность частоты морф на территории, занятой популяцией.

Подводя итог изложенному выше, следует еще раз отметить, что изучение географической изменчивости отдельных признаков расчленяет популяцию, а потому является искусственным и методологически неверным. Лишь изучение географической изменчивости отдельных популяций в пределах вида позволит понять механизмы видообразования и в ином свете увидеть микроэволюционный процесс.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алпатов В. В. Хоботок казанской рабочей пчелы в вариационно-статистической обработке.— Бюл. Казан. обл. с.-х. опыт. ст., 1926, № 4.
- Алпатов В. В. Биометрическая характеристика среднерусской и украинской пчелы.— Рус. зоол. журн., 1928, № 7.
- Береговой В. Е., Новоженков Ю. И. Элементарные популяции у полиморфных видов и их границы.— В кн.: Экологические адаптации животных. М.: Наука, 1976, с. 124—134.
- Волчанецкий И. Б. К изучению географической изменчивости рисунка и окраски оперения птиц.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1972, т. 2, с. 198—211.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Наука, 1980.
- Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
- Лусис Я. Я. Таксономические отношения и географическое распространение формы жуков рода *Adalia Mulsant*.— Учен. зап. Латв. гос. ун-та, 1973, т. 184, с. 5—128.
- Мизайлов А. С. О зависимости длины хоботка медоносной пчелы от ширины местности.— Опытная пасека, 1926, № 2, с. 7—10.
- Новоженков Ю. И. Популяционная структура вида и массовые размножения животных.— Журн. общ. биол., 1966, т. 27, вып. 1, с. 48—57.
- Новоженков Ю. И. Об адаптивности природных популяций восточного майского хруща.— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 1, с. 73—82.
- Новоженков Ю. И. Роль пространственной и временной изоляции в дифференциации природных популяций.— Тр. Ин-та экол. раст. и жив., 1969, вып. 71, с. 37—44.

- Новоженков Ю. И. Соотношение полов — специфический параметр элементарной природной популяции. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 1, с. 37—44.
- Новоженков Ю. И. Популяция — наименьшая хорогенетическая единица эволюции. — В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972.
- Новоженков Ю. И. Изучение популяционной структуры вида у насекомых с помощью полиморфизма. — В кн.: Исследование продуктивности вида в ареале. Вильнюс, 1975, с. 87—105.
- Новоженков Ю. И. Географическая изменчивость сбалансированного полиморфизма (на примере восковика обыкновенного) (*Trichus fasciatus* L.). — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 5, с. 709—723.
- Новоженков Ю. И. Коэффициенты вариации размеров майских жуков как популяционный параметр. — Зоол. журн., 1978а, т. 57, вып. 6, с. 857—866.
- Новоженков Ю. И. Полиморфизм и видообразование. — Журн. общ. биол., 1978б, т. 40, № 1, с. 17—34.
- Новоженков Ю. И., Коробицын Н. М. Аберративная изменчивость в природных популяциях насекомых. — Журн. общ. биол., 1972, т. 32, № 3, с. 315—324.
- Россолимо О. Л. К методике сравнительного изучения географической изменчивости млекопитающих: Индекс клины. — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 9, с. 1390—1392.
- Скориков А. С. Изменчивость экстервера медоносных пчел рода *Apis* в Евразии и их систематика. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1936, т. 4, вып. 1.
- Тимофеева-Ресовская Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А., Циммерман И. К. Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epilachna chrisomelina* F. (Coleoptera). — Тр. Ин-та биол., 1965, т. 5, вып. 44, с. 27—63.
- Тимофеева-Ресовская Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология. — Природа, № 5, 1973.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 136 с.
- Bishop J. A., Harper P. — *Heredity*, 1970, vol. 25, pt 3, p. 449—456.
- Brower L. P., Brower J. Van Z. — *Ecology*, 1962, vol. 43, p. 154—158.
- Cain A. J., Sheppard P. M. — *Heredity*, 1952, vol. 6, p. 217—231.
- Clarke B. C. — *Heredity*, 1962, vol. 17, pt 3, p. 319—345.
- Clarke B. C. The evolution of morph-ratio clines. — *Amer. Natur.*, 1966, vol. 100, p. 389—402.
- Creed E. R., Dowdeswell W. H., Ford E. B., McWhirter K. G. — *Heredity*, 1959, vol. 13, pt 3, p. 363—391.
- Dobzhansky Th. The origin of geographical varieties in Coccinellidae. — In: IV Intern. Congr. Entomol. 1929, vol. 2.
- Dobzhansky Th. Geographical variation in lady-beetles. — *Amer. Natur.*, 1933, vol. 67, pt 2, p. 97—126.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. N. Y., 1951. 364 p.
- Ford E. B. Ecological genetics. L.; N. Y., 1964. 401 p.
- Goodhart C. B. — *Heredity*, 1963, vol. 18, pt 4, p. 459—465.
- Haldane J. B. S. The theory of a cline. — *J. Genet.*, 1948, vol. 48, p. 277—284.
- Haldane J. B. S. The statics of evolution. — In: Evolution as a process / Ed. J. Huxley, et al. L.: Allen and Unwin. 1954, p. 109—121.
- Halkka O., Raatikainen H., Vilbaste J. — *Heredity*, 1975, vol. 35, pt 3, p. 303—309.
- Hubbell T. H. — *Annu. Rev. Entomol.*, 1956, vol. 1, p. 71—89.
- Huxley J. S. Evolution: The modern synthesis. L., 1942. 652 p.
- Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge (Mass.), 1966.
- Sheppard P. M. In: Evolution as a process / Ed. J. Huxley et al. L.: Allen and Unwin. 1954.

# ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРИРОДЫ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПОЗВОНОЧНЫХ

*А. С. Розанов*

*Научно-исследовательский вычислительный центр АН СССР,  
Пушкино-на-Оке*

Анализируя в первом приближении причины, определяющие формирование той или иной фенотипической структуры в онтогенезе, обычно выделяют три основных фактора: 1) генотипическая основа признака; 2) внешние условия, влияющие на развитие, и 3) случайности онтогенеза [Астауров, 1939; 1974; Тимофеев-Ресовский, 1925; Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966].

При описании фенотипов можно выделить бесконечное количество разных признаков. Хотя развитие любого признака определяется взаимодействием всех трех причин, но вместе с тем, очевидно, относительный вклад разных факторов в формирование каждого признака неодинаков. Это дает принципиальную возможность выделить из общей массы признаков те, формирование которых зависит в основном от генотипа особи и слабо зависит от условий развития и случайностей онтогенеза, т. е. признаки-маркеры генотипического состава популяций: фены [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973]. Использование таких признаков открывает широкие возможности для реконструкции микрофилогенеза видов [Yablokov et al, 1980], для изучения действия факторов эволюции в природных популяциях [Тимофеев-Ресовский и др., 1973]. Вместе с тем существует возможность выделить признаки-маркеры среды обитания, формирование которых определяется большей частью внешними условиями, и признаки-маркеры стабильности развития [Mather, 1953; Thoday, 1958; Захаров, 1979], формирование которых практически не зависит ни от генотипа, ни от условий развития, а обусловлено в основном случайностями онтогенетического процесса. Основные трудности возникают при попытках практически дифференцировать признаки той или иной группы.

Прямой способ — проведение генетического анализа и экспериментальная оценка влияния условий развития — сопряжен с колоссальными затратами времени, труда и средств и в большинстве реальных ситуаций оказывается неприменимым. Ситуация многократно усложняется тем обстоятельством, что внешне одинаковые фенотипические структуры, учитываемые как одна и та же признак, могут иметь различную природу. В одних случаях мы можем столкнуться с фенотипиями, т. е. одинаковыми проявлениями разных групп генов, в других случаях тот же самый

признак может определяться негенетическими причинами. Неподобность природы признака может проявляться как в разных популяциях, так и внутри одной популяции, и определение обусловленности каждого признака фенотипа экспериментальным путем требует трудоемкого анализа. Существующие косвенные методы выявления фенотипов [Яблоков, 1980] допускают слишком большую вероятность ошибки. Поэтому проблема разработки пусть несколько менее точного, чем экспериментальный, но быстрого и доступного метода дифференциации признаков фенотипа разной природы представляется весьма актуальной.

Применительно к материалам, представленным достаточно большим числом репрезентативных выборок из разных популяций, основанием для такой разработки может послужить тот очевидный факт, что разные популяции различаются по генотипическому составу и существуют при различных внешних условиях. Естественно полагать, что если распределение разных факторов в системе популяций различно, то различным будет и распределение тех признаков, которые этими факторами определяются; напротив, распределение всех признаков, определяемых одним и тем же фактором, должно иметь сходный характер.

Задача этого сообщения — предложить алгоритм исследования природы фенотипических признаков позвоночных, базирующийся на анализе распределения этих признаков в системе природных популяций.

## Численное описание фенетического облика популяций

Одна из особенностей предлагаемого алгоритма состоит в том, что те признаки, учитываемые значения которых очень сильно зависят от ошибки измерения, т. е. в распределении которых не обнаруживается никаких закономерностей, попадают в одну группу с признаками, проявление которых определяется в онтогенезе в основном случайными факторами. Поэтому в случае, если одной из задач исследования ставится выявление признаков-маркеров стабильности развития, необходимо с особой тщательностью подготавливать исходные данные. В то же время, если анализ таких признаков не входит в задачи работы, эта особенность алгоритма предоставляет известные преимущества — можно включать в анализ сомнительные признаки и уже по результатам судить, было ли измерение данного признака адекватно поставленным задачам. Это оказывается удобным при анализе признаков, плохо поддающихся точному количественному учету (форма, цвет и пр.), — такие признаки можно разделить, в крайнем случае условно, на ряд отдельных вариаций, и характеризовать каждую популяцию частотами встречаемости разных форм. Распределение в популяции количественных признаков — мерных, различных индексов, счетных — обычно характеризуют средним значением и сигмой. В рас-

смаатриваемом случае оказывается возможной более полная характеристика таких распределений. Диапазон значений каждого признака следует разбить на классы и характеризовать популяцию частотой встречаемости каждого класса. Обычная в таких случаях проблема — выбор оптимального классового интервала — в нашем случае не имеет принципиального значения, так как неудачное разбиение может вызвать только некоторую потерю информации — признак будет отнесен к категории случайных. Альтернативные признаки («есть—нет») выражаются соответственно частотой встречаемости одной из форм. Таким образом достигается весьма полное однородное описание фенетического облика популяции: каждая популяция характеризуется набором значений частот большого числа разных вариаций.

Отдельного обсуждения заслуживает вопрос описания двусторонне-симметричных признаков. Отношение симметрии двусторонних признаков может определяться двумя причинами [Астауров, 1939; Тимофеев-Ресовский, 1925; и др.]. Наиболее обычна ситуация, когда генетическая программа определяет симметричное развитие билатеральных структур и любая асимметрия является отражением случайностей онтогенеза, — это «флуктуирующая асимметрия» [Van Valen, 1962; и др.]. Зачастую обнаруживается генетически детерминированная асимметрия (направленная асимметрия и асимметрия), которую можно интерпретировать как специальное развитие различий между левой и правой структурами по генетической программе. В случае, когда в популяции существует генотипическая изменчивость по направленной асимметрии, последнюю трудно отличить от случайной. Предлагаемый в этом сообщении алгоритм исследования позволяет сделать некоторые дополнительные по сравнению с работой В. М. Захарова [1979] заключения о природе асимметрии двусторонних структур; для этого при описании популяции в общий набор значений частот вариаций должны быть включены данные для двусторонних признаков, измеренных как слева, так и справа.

Различие онтогенеза самцов и самок неодинаковым образом влияет на экспрессивность и пенетрантность разных признаков фенотипа. Здесь возможны все соотношения от полной идентичности проявления признака у обоих полов до выраженного полового деморфизма. Столь же разнообразной может быть зависимость выраженности разных признаков от возраста животного. Алгоритм позволяет проанализировать эти связи. Для этого в исходных данных должны быть представлены частоты всех используемых вариаций отдельно для обоих полов и для разных возрастных групп.

Результаты обработки выборок представляются в виде матрицы  $V$  значений частот вариаций, содержащей  $N$  строк — одна строка на каждую выборку (объект) и  $M$  столбцов — один столбец на каждую вариацию (параметр). Разумеется, имеет смысл рассматривать только те признаки, по которым популяции отличаются друг от друга.

## Анализ корреляций частот

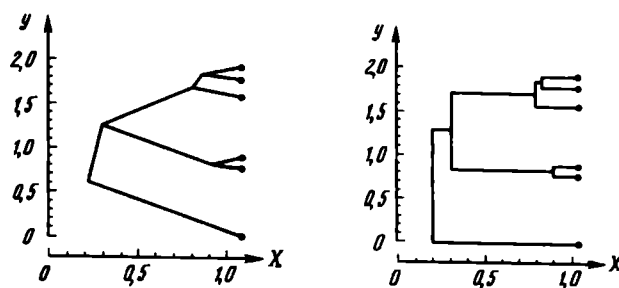
На первом этапе исследования разумно воспользоваться приемами факторного анализа [обзор см.: Г. Харман, 1972]. Будем основываться на гипотезе, принятой при работе с методом экстремальной группировки и методом главных компонент: «...измеряемые параметры наиболее сильно коррелируют друг с другом в том случае, когда они наиболее сильно зависят от одного и того же фактора» [Браверман, 1970, с. 125].

Отметим, что применение корреляционных исследований для вскрытия природы фенотипических признаков имеет богатые традиции. Пионерскими в этом отношении были работы П. В. Терентьева [1959, 1960, 1975].

Составим матрицу  $R$ , содержащую значения коэффициентов корреляции распределений частот для всех возможных попарных комбинаций из  $M$  параметров (число таких комбинаций  $\frac{1}{2} M(M-1)$ ). Матрица  $R$  содержит практически всю информацию о связях между параметрами, но для обеспечения содержательной интерпретации эту информацию необходимо представить в более наглядном виде. Существует много разнообразных способов такого представления [обзоры см.: Смирнов, 1975; Sneath, Sokal, 1973]. Для наших целей обыкновенно оказывается достаточным изобразить структуру матрицы  $R$  в виде гистограммы распределения коэффициентов корреляции и дендрограммы иерархической группировки параметров. В процессе иерархического группирования будем выделять комплексы наиболее сильно коррелирующих друг с другом параметров, т. е. группы вариаций, зависящих от одного и того же фактора. Поскольку нас интересует сила связи, а не ее знак, воспользуемся абсолютной величиной коэффициентов корреляции. Группы вариаций будем формировать, последовательно объединяя пары наиболее скоррелированных параметров или групп параметров до тех пор, пока все они не объединятся в одну группу. Связь двух групп при этом будем измерять как среднее арифметическое попарных корреляций параметров, входящих в эти группы.

При помощи дендрограммы (см. рис.) выделим группы наиболее сильно скоррелированных параметров. В каком случае какую связь следует считать достаточно сильной, как правило, приходится решать, исходя из содержательных соображений. Большую помощь при этом может оказать гистограмма распределения коэффициентов корреляции. При необходимости можно воспользоваться известными методами оценки значимости связи [см., например: Смирнов, 1975].

Полученные таким образом результаты уже позволяют сформулировать некоторые предварительные соображения о характере исследуемых данных. Группы сильно коррелирующих между собой параметров в значительном числе случаев могут представлять собой группы признаков, определяемых одной и той же генотипической основой, которая в разных ситуациях может иметь раз-



Два способа построения дендрограмм, изображающих процесс иерархического группирования параметров

Расстояние по направлению ОУ между точками, изображающими параметры, пропорционально связи между теми двумя группами, при объединении которых параметры оказываются в одной группе. По направлению ОХ отложена абсолютная величина корреляции

ную природу. В простейшем случае такой основой может оказаться один ген, плеiotропное действие которого определяет формирование всей группы признаков. В других ситуациях подобная генотипическая связь может представлять собой весьма сложный генетический комплекс, характерный для некоторой группы популяций, например для группы популяций определенного географического региона. Возможна также высокая корреляция между генокопиями, т. е. разными фенотипическими проявлениями одного гена, если вероятности разных проявлений одинаковы в разных популяциях. Наконец, могут обнаруживаться разные группы сильно коррелирующих друг с другом параметров, зависящих от разных факторов внешней среды. Если распределения частот разных вариаций одного количественного признака оказываются между собой не связанными, то это свидетельствует либо о плохом качестве разбиения диапазона значений признака на классовые интервалы, либо, что более вероятно, о независимости причин, определяющих то или иное состояние признака. В последнем случае каждую вариацию следует рассматривать как самостоятельный признак. Для «хорошего» количественного признака на этом этапе анализа должны наблюдаться следующие соотношения: близкие значения признака дают более сильную положительную корреляцию, далекие — более сильную отрицательную. На этом этапе обработки материала можно сделать определенные заключения о природе асимметрии билатеральных структур. Если отсутствует корреляция между распределениями значений признака справа и слева, то эти два состояния признака, по-видимому, могут рассматриваться как самостоятельные признаки. Если при наличии сильной корреляции не обнаруживается достоверных различий между правым и левым проявлениями признака, то асимметрию такого признака можно считать следствием случайной изменчивости развития [Захаров, 1979] (флуктуирующая асимметрия). Если же при сильной корреляции такие различия

обнаруживаются, то это свидетельствует о наличии дополнительного фактора, вызывающего направленную асимметрию, и если действие этого фактора в разных популяциях неодинаково, имеет смысл ввести дополнительный параметр: соотношение проявлений признака справа и слева.

Если отсутствует корреляция между распределениями учитываемых значений признака у самцов и самок, то это означает, что появление этих фенотипически сходных структур у разных полов обусловлено не связанными между собой причинами, а частоты такого признака у самцов и самок следует рассматривать как две самостоятельные популяционные характеристики. В случае сильной корреляции и при отсутствии достоверных различий в проявлении признака у самцов и самок можно считать, что различие онтогенеза полов не влияет на формирование данного признака, и проявление этой структуры у самцов и самок рассматривать как один и тот же признак. Если при сильной корреляции достоверные различия обнаруживаются, это значит, что хотя признак у обоих полов имеет одну и ту же природу, но существует фактор, обуславливающий различие в проявлении признака у самцов и самок, а если влияние этого фактора в разных популяциях неодинаково, то его имеет смысл включить в анализ в качестве дополнительного параметра.

Аналогичные заключения можно сделать по распределению одних и тех же признаков в разных возрастных группах.

Из полученного на первом этапе анализа набора групп сильно коррелирующих между собой параметров можно выделить несколько групп, коррелирующих с различными факторами внешней среды, если удастся подобрать соответствующие характеристики среды. Однако это было бы преждевременно, поскольку имеющиеся результаты не содержат информации о самом главном факторе — факторе родства популяций, отражающем последовательность происхождения популяций одна от другой и последующие генетические связи между ними. В самом деле, родство — это характеристика отношений популяций, а не самих популяций. В случае признаков, коррелирующих с родством, последнее обратно пропорционально абсолютной величине различий и не связано с распределением значений признаков. Поэтому параметры, распределения которых определяются фактором родства, могут не коррелировать друг с другом.

### Анализ корреляций матриц различий

Составим для каждого параметра  $i = 1, 2, \dots, M$  свою матрицу различий  $D_i$ , в которую запишем абсолютные величины разницы значений этого параметра в двух популяциях для всех возможных попарных комбинаций выборок (общее число таких комбинаций  $(1/2 N(N-1))$ ). Для каждого такого распределения различий вычислим среднее значение, сигму, и посчитаем коэффициент корреляции для каждой пары этих распределений. Получив

$1/2 M (M-1)$  таких коэффициентов, составим из них матрицу корреляций распределений различий  $S$ . Для удобства исследования матрицы  $S$  представим ее так же, как матрицу  $R$ , т. е. в виде гистограммы распределения коэффициентов корреляции и в виде дендрограммы иерархического группирования параметров. Отметим, что параметры, представляющие собой разные вариации одного «хорошего» количественного признака, в структуре матрицы  $S$  окажутся сильно связаны друг с другом. Но самым существенным различием матриц  $R$  и  $S$  будет возникновение в матрице  $S$  новой группы связанных между собой параметров, зависящих от фактора родства, т. е. выявление группы признаков-маркеров родства популяций. В дальнейшем исследовании при оценке связи параметров мы будем пользоваться только  $S$ -матрицей. Построение в начале работы  $R$ -матрицы имело смысл только для последующего ее сравнения с  $S$ -матрицей, которое позволяет сделать некоторые предположения о природе параметров.

Признаки, различия по значениям которых пропорциональны родству между сравниваемыми популяциями («чем больше сходство, тем ближе родство»), давно и успешно используются в систематике близких видов и внутривидовых групп. Основанные на них филогенетические построения при специальном анализе, как правило, подтверждаются [обзор см.: Яблоков, 1980] данными истории, палеонтологии, палеогеографии, биохимии.

Заметим, что достаточно сложно сформулировать генетическое объяснение природы таких признаков. Любая попытка как-то обосновать методику оценки степени родства популяций, да и просто определить само это понятие неизбежно оказывается очень тесно связанной с дискуссионными проблемами современного учения о популяции [Тимофеев-Ресовский и др., 1973]. Существующие представления позволяют допустить существование двух типов признаков-маркеров родства. Первое объяснение основывается на представлении о том, что в генофонде каждой популяции в норме существует коадаптированный генный комплекс (комбинация определенных частот ряда аллелей), любое изменение которого оказывается вредным и пресекается отбором. При некоторых воздействиях на популяцию может происходить скачкообразный переход адаптивного генокомплекса из одного устойчивого состояния в другое. В этом случае степень родства популяций может пониматься как величина, пропорциональная числу таких «микроскачков», совершенных двумя популяциями независимо друг от друга с момента происхождения от общего предка. Признаком-маркером родства в этом случае может быть полигенный признак, определяемый группой генов, входящих в адаптивный генокомплекс. Чтобы рассмотреть другое возможное объяснение, воспользуемся понятием «нейтральный ген». Нейтральной будем считать пару или группу аллелей одного локуса таких, что замена в геноме особи одного аллеля другим на изучаемом временном интервале не оказывала существенного влияния на общую приспособленность организмов. Частота каждого такого аллеля в гене-

тически изолированных популяциях будет изменяться случайным, независимым образом. В момент происхождения от общей исходной популяции каждая пара популяций имела близкие частоты всех генов, поэтому суммарное различие частот комплекса «нейтральных» генов (при условии равномерного накопления их изменений во времени) будет пропорционально времени раздельного существования популяций, т. е. обратно пропорционально степени родства. Для оценки этого суммарного различия могут служить те признаки фенотипа, которые определяются в онтогенезе комплексом «нейтральных» генов. Иными словами, маркером родства может быть полигенный селективно нейтральный на изучаемом отрезке эволюции признак.

Однако приведенные рассуждения в значительной степени умозрительны. Поэтому весьма актуальной становится необходимость показать, что полученная нами группа параметров связана именно с фактором родства. На данном этапе анализа для этого можно воспользоваться некоторыми косвенными свидетельствами. Группа параметров-маркеров родства будет новой по сравнению с матрицей  $R$ , т. е. будет состоять из параметров, которые в матрице  $R$  не были связаны, и из нескольких объединившихся в эту группу отдельных  $R$ -групп.

Напротив, те группы параметров, которые связаны с разными факторами среды, при переходе от матрицы  $R$  к матрице  $S$  практически не изменяются по своему составу. Отметим, что выбранная форма представления исходных данных (в частотах встречаемости вариаций) позволяет включить в исходную матрицу  $V$ , помимо фенотипических, самые разнообразные экологические характеристики популяции. В этом случае если в исходных данных окажутся параметры тех условий внешней среды, от которых зависит соответствующая группа фенотипических параметров, то все они объединяются в одну общую группу. При аккуратном использовании алгоритма он может оказаться полезным для весьма всестороннего популяционного исследования. Необходимо подчеркнуть, что в каждую группу фенотипических параметров, связанных с каким-либо фактором среды, могут войти параметры двух типов. Во-первых, это будут те фенотипические признаки, формирование которых в онтогенезе определяется в основном условиями среды (в нашем случае — конкретным фактором) без существенного влияния генотипа и случайных процессов. Во-вторых, это генотипически обусловленные признаки, которые связаны с приспособленностью особей по отношению к данному фактору среды. Распределение таких признаков будет определяться селективным действием фактора. Разделить признаки этих двух типов без проведения специального лабораторного исследования нам представляется затруднительным.

Таким образом, второй этап анализа даст нам несколько групп параметров. Каждая группа связана с каким-то «своим» фактором, но есть и набор ни с чем не связанных параметров, которые в дальнейшем мы будем называть *самостоятельными параметрами*.

## Классификация популяций

Используя полученные из анализа  $S$ -матрицы группы связанных между собой параметров, можно исследовать распределение в системе популяций тех факторов, которые определили возникновение этих групп. Для каждой группы параметров составим матрицу  $Q$  усредненных различий популяций, т. е. каждый элемент матрицы  $Q$  будем вычислять как среднее значение соответствующих элементов матриц  $D$  всех параметров этой группы.

Подчеркнем, что каждая матрица, содержащая коэффициенты попарного сходства или различия популяций, может служить основанием для классификации этих популяций. В этом смысле каждая  $D$ -матрица может рассматриваться как отдельная классификация по одному параметру. Соответственно  $Q$ -матрица — это классификация, усредненная по группе сходных классификаций. Отметим, что если при построении  $Q$ -матрицы используется группа параметров, представляющих собой частоты вариаций количественного признака, то влияние этого признака на  $Q$ -матрицу будет зависеть от числа классовых интервалов, на которые мы разбили диапазон значений этого признака. Однако поскольку для построения  $Q$ -матрицы мы используем набор  $D$ -матриц, которые имеют практически одинаковую структуру, то число этих  $D$ -матриц и соответственно выбранное нами число классовых интервалов не окажет заметного влияния на результат.

Полученный набор  $Q$ -матриц будет характеризовать распределение соответствующих факторов в системе популяций, в том числе матрица, построенная по группе признаков-маркеров родства, будет описывать систему родственных связей между популяциями. Перейдя к построению  $Q$ -матриц, мы воспользовались принципами кластерного анализа [Sneath, Sokal, 1973], фактически применив одну из метрик обобщенного различия:

$$d_{j,l} = 1/M \sum_{i=1}^M |X_{i,j} - X_{i,l}|,$$

где  $d$  — обобщенное различие между популяциями;  $j$  и  $l$  — номера популяций,  $M$  — число используемых параметров,  $X$  — значения параметров. Алгоритм допускает использование других метрик, но при этом  $D$ -матрицы надо формировать таким образом, чтобы  $Q$ -матрица была пропорциональна сумме  $D$ -матриц.

Чтобы добиться сопоставимости разных  $Q$ -матриц, вычислим для каждой из них среднее значение  $\sigma$  и пропорциируем все элементы каждой матрицы путем вычитания среднего и деления на сигму. Для удобства интерпретации результатов каждую из нормированных  $Q$ -матриц представим таким же образом, как  $R$ - и  $S$ -матрицы: в виде гистограммы распределения обобщенных различий и в виде дендрограммы иерархического группирования популяций. При иерархическом группировании различия между

объединяемыми группами будем вычислять как среднее попарных различий между объектами, входящими в эти группы. При желании нормированные обобщенные различия можно заменить на противоположные величины — коэффициенты сходства.

Дендрограмма, построенная по признакам-маркерам родства, может, вообще говоря, интерпретироваться как филогенетическое древо и использоваться для реконструкции микрофилогенеза. Однако вначале необходимо выделить эту дендрограмму из полученной серии. Помочь в этом могут приведенные выше прикидочные соображения, однако основой должен служить анализ географического расположения изучаемых популяций, по возможности с привлечением данных о палеогеографии региона и имеющихся сведений о формировании ареала вида [Yablokov et al., 1980]. Аналогичным образом природу тех факторов, распределение которых изображено другими дендрограммами, можно определить из анализа экологических различий между популяциями.

Рассмотрим группу самостоятельных параметров, не вошедших ни в одну из групп параметров  $S$ -матрицы и соответственно не учтенных при построении набора  $Q$ -матриц. Среди них могут оказаться, во-первых, параметры, каждый из которых определяется уникальным комплексом причин, во-вторых, те, которые зависят в основном от ошибки измерения, и, в-третьих, параметры, значения которых определяются в основном случайностями онтогенетического процесса. Необходимо учесть, что в этой группе могут оказаться и параметры иной природы, например признаки-маркеры отдельных «нейтральных» генов или признаки-маркеры отдельных генов из адаптивных популяционных генокомплексов. Частоты таких генов в популяциях изменяются во времени случайным образом, поэтому распределение признаков-маркеров таких генов ничем не определяются и ни с чем не могут быть связаны. Вместе с тем очевидно, что если такие признаки существуют, то суммарное различие между популяциями по комплексу таких признаков должно хорошо соответствовать родству между ними. Иначе говоря, если мы построим  $Q$ -матрицу по комплексу таких параметров, то она должна очень сильно коррелироваться с  $Q$ -матрицей, построенной по признакам-маркерам родства. Нельзя исключить, что аналогичные наборы самостоятельных параметров (другой природы) можно подобрать и для некоторых других  $Q$ -матриц.

Становится очевидной необходимость попытаться подобрать для каждой имеющейся  $Q$ -матрицы такую комбинацию самостоятельных параметров, которые образовывали бы новую  $Q$ -матрицу, максимально сильно коррелирующую со старой. Поскольку полный перебор всех возможных комбинаций нереален, воспользуемся следующим приемом. Составим новую  $Q$ -матрицу из всех имеющихся самостоятельных параметров и посчитаем ее коэффициент корреляции со старой матрицей. Затем последовательно будем исключать по одному параметру из новой  $Q$ -матрицы. Если исключение параметра ведет к увеличению корреляции матриц, то

этот параметр будем выбраковывать. После такой проверки всех самостоятельных параметров получим новую  $Q$ -матрицу, максимально сильно коррелирующую со старой. Хотя такой способ получения максимальной корреляции нельзя считать строгим, он дает вполне приемлемые для нашей задачи результаты. В случае, если с помощью этого процесса удалось сформировать новую  $Q$ -матрицу, достаточно сильно коррелирующую со старой, параметры, из которых эти две матрицы построены, и сами матрицы имеет смысл объединить. Полученную новую  $Q$ -матрицу представим в виде гистограммы распределения различий и дендрограммы иерархического группирования параметров. Такую операцию сделаем для каждой из имеющихся  $Q$ -матриц. После проведения таких расчетов группа невключенных в  $Q$ -матрицы самостоятельных параметров уменьшится.

Постараемся, предусмотреть следующую вполне реальную ситуацию. Может оказаться, что в матрице исходных данных  $V$  не окажется признаков-маркеров родства, и соответственно в наборе  $Q$ -матриц не будет такой, которая соответствовала бы структуре родственных отношений между популяциями. В этом случае признаки-маркеры «нейтральных» генов и генов, входящих в состав адаптивных популяционных генокомплексов, останутся в группе невключенных в анализ самостоятельных параметров, и единственным шансом построить матрицу родственных связей между популяциями останется выделение таких параметров из оставшейся группы. Для решения этой задачи можно воспользоваться следующими соображениями. Любая комбинация из достаточно большого числа признаков-маркеров таких генов должна давать  $Q$ -матрицу, зависящую от фактора родства. Поэтому любые две  $Q$ -матрицы, построенные с использованием разных наборов таких параметров, должны сильно коррелировать друг с другом. Разделим все оставшиеся самостоятельные параметры на две одинаковые группы каким-либо произвольным образом, например, через один. Для каждой группы таких параметров составим свою  $Q$ -матрицу и посчитаем коэффициент корреляции этих матриц друг с другом. Затем будем по одному исключать все параметры из  $Q$ -матрицы. Если исключение параметра приводит к уменьшению корреляции матриц, то будем его оставлять, в противном случае проверим, как повлияет на корреляцию матриц включение этого параметра в другую  $Q$ -матрицу. Если включение параметра в любую из  $Q$ -матриц приводит к уменьшению корреляции, то такой параметр будем выбраковывать. Проверив таким образом все параметры, получим пару наиболее сильно коррелирующих друг с другом  $Q$ -матриц и два набора параметров. Чем выше достигнутое значение корреляции, тем больше вероятность того, что построенная с помощью признаков из этих двух групп  $Q$ -матрица будет характеризовать структуру родственных связей между популяциями. Построим такую  $Q$ -матрицу, пропорлируем ее и представим в виде гистограммы распределения различий и дендрограммы иерархического группирования популяций.

## Географические различия закономерностей распределений признаков

- Проведенное исследование включает пять основных этапов:
- 1) построение  $R$ -матрицы и анализ корреляций параметров,
  - 2) построение  $S$ -матрицы и выделение группы связанных между собой параметров,
  - 3) построение  $Q$ -матрицы для каждой группы связанных параметров и классификация популяций,
  - 4) подбор комбинаций самостоятельных параметров для каждой  $Q$ -матрицы и построение новых  $Q$ -матриц,
  - 5) подбор из оставшихся самостоятельных параметров удачной комбинации и построение еще одной  $Q$ -матрицы.

В тех случаях, когда в анализ включены популяции из отдельных или от другого географических регионов, сильно различающиеся по генотипическому составу, возможно возникновение дополнительных сложностей. Фенотипически сходные структуры в разных частях ареала могут иметь разную природу, и чтобы исследовать эту возможность, для каждой выявленной группы популяций весь анализ следует провести заново. Кроме того, ряд самостоятельных параметров, распределения которых в системе всех популяций выглядели случайными, внутри небольшой группы популяций могут обнаружить определенные закономерности — так называемые «признаки разного масштаба» [Яблоков, 1980].

Проанализировав весь комплекс популяций, мы получили некоторый набор  $Q$ -матриц. Поскольку значения всех  $Q$ -матриц нормированы, почти все возможные обобщенные различия между популяциями заключены в интервале от  $-3$  до  $+3$ . Зададим внутри этого интервала в зависимости от задач работы несколько пороговых значений различий и проведем для каждой  $Q$ -матрицы следующий анализ. Будем для каждого порогового значения различия, начиная с самого большого, выделять группы близких популяций, различия между которыми меньше выбранной величины. При этом ограничимся исследованием только тех групп, число популяций в которых больше некоторой разумной величины. Для каждой выделенной таким образом группы популяций проведем анализ, включающий все пять этапов. Если природа некоторых параметров в разных группах популяций различна или если в исходных данных есть «признаки разного масштаба», то состав групп параметров в структурах получаемых  $S$ -матриц будет неодинаков. Для количественной оценки зависимости параметра от разных факторов на всех этапах анализа имеет смысл вычислять коэффициент корреляции  $D$ -матрицы этого параметра с соответствующей  $Q$ -матрицей. По окончании этого процесса мы получим в некоторых случаях до нескольких десятков вариантов классификаций как популяций, так и параметров, из которых после содержательной интерпретации сможем выбрать наиболее правдоподобные.

## Заключительные замечания

Фенетика популяций и популяционная морфология [Яблоков, 1976] в последние годы привлекает все большее внимание исследователей. При этом одной из принципиальных трудностей на пути развития этих направлений остается неоднозначность интерпретаций получаемых результатов при определении «содержания» фенотипов и при определении генетического родства группировок. В самом деле, любой фенетический признак может определяться и генотипом, и средой, и случайными факторами; при этом в разных конкретных проявлениях одного и того же признака относительный вклад разных факторов может быть совершенно разным. В случае генотипического определения возможны как разные проявления одного гена (генокопии), так и одинаковое проявление разных генов (фенокопии). Предложенный в этом сообщении алгоритм основан на возможно более полном выделении всех разнородных закономерностей в распределениях измеренных признаков в популяциях. Воспользовавшись им, исследователь выбирает правильное решение не из бесконечного множества возможных, а из вполне определенного небольшого числа вариантов. Поскольку алгоритм полностью реализован на ЭВМ, большой объем вычислений не оказывается принципиальной преградой к его использованию.

Пользуясь случаем, выражаю свою искреннюю благодарность моим научным руководителям А. В. Яблокову и А. Д. Базыкину, а также М. В. Минне, В. М. Захарову, А. С. Баранову (ИБР АН СССР), А. М. Молчанову, А. С. Кондрашову и Р. М. Борисюку (НИВЦ АН СССР), И. А. Шилову и С. П. Маслову (Биологический факультет МГУ), принимавшим участие в обсуждении работы.

## ЛИТЕРАТУРА

- Астауров Б. Л. Фенотипическая изменчивость гомодинамичных частей в пределах организма. Труды Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, проходившего в Ленинграде 10—16 января 1929 г. Генетика; 1930, т. 2, с. 155—162.
- Астауров Б. Л. Наследственность и развитие.— Избранные труды. М.: Наука, 1974, с. 110—115.
- Браверман Э. М. Методы экстремальной группировки параметров и задачи выявления существенных факторов.— Автоматика и телемеханика. 1970, № 1.
- Захаров В. М. Флуктуирующая асимметрия билатеральных структур животных в природных популяциях: Дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР, 1979.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики: Пер. с англ. М.: Изд-во Иностран. лит., 1956.
- Смирнов Б. И. Статистические методы выделения ассоциации химических элементов и минералов.— В кн.: Обзорные математические методы исследований в геологии. М.: ВИЭМС, 1975.
- Геренгеев П. В. Метод корреляционных плеяд.— Вестн. ЛГУ, 1959, № 9, с. 137—141.
- Геренгеев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд.— В кн.: Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960, с. 27—36.

- Терентьев П. В. Биометрический анализ окраски саламандры.— В кн.: Биометрические методы. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 20—29.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванова В. И. Некоторые вопросы фенотипетики.— В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966, с. 114—130.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. О фенотипическом проявлении генотипа. I. Генотипическая вариация *radius incompletus* Dr. *melanogaster*.— Журн. эксперим. биол. Сер. А, 1925, т. 1, № 3/4, с. 93—142.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология.— Природа, 1973, № 5, с. 40—51.
- Харман Г. Современный факторный анализ: Пер. с англ. М.: Статистика, 1972.
- Яблоков А. В. Популяционная морфология как новое направление в популяционных и эволюционно-морфологических исследованиях.— Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 5.
- Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 132 с.
- Mather K. Genetical control of stability in development.— Heredity, 1953, vol. 7, pt 3, p. 297—336.
- Sneath P. H. A., Sokal R. F. Numerical taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman and Co., 1973. 573 p.
- Thoday J. M. Homeostasis in selection experiment.— Heredity, 1958, vol. 12, N 4, p. 401—415.
- Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry.— Evolution, 1962, vol. 16, N 2, p. 125—142.
- Yablokov A. V., Baranov A. S., Rozanos A. S. Population structure, geographic variation, and microphylogenesis of the sand lizard (*Lacerta agilis*).— Evol. Biol., 1980, vol. 12, p. 91—127.

УДК 575.21+857:594

## ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КОНТИНУАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

С. О. Сергиевский

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В период становления синтетической теории эволюции С. Райтом [Wright, 1943, 1946] были сформулированы представления о типах популяционной организации видового ареала. Согласно его взглядам, существует три основных модели такой организации.

1. Система небольших панмиктических популяций, изолированных друг от друга.

2. Система больших панмиктических популяций с определенной степенью миграции между ними («островная модель»).

3. Континуальные популяции — обширные популяции с постоянной плотностью поселения, в которых панмиксия нарушена вследствие «изоляции расстоянием».

Важную роль в этой классификации и в других построениях играет понятие «величины соседства» («neighbourhood size») — территории, на которой индивид с определенной, достаточно высокой степенью вероятности находит себе партнера для спарива-

ния. В случае панмиктических популяций размер популяции не превышает «величину соседства»; в континуальных популяциях размер популяции значительно больше размеров «соседства».

В процессе дальнейшего развития синтетической теории эволюции внимание исследователей было сосредоточено почти исключительно на изучении панмиктических популяций. Это вполне объяснимо относительной легкостью построения математических моделей и их экспериментальной проверки в таких популяциях (в основном на ящичных популяциях дрозофил). В результате у части исследователей сложилось представление, что в природе существуют только панмиктические популяции, а микроэволюционные закономерности, установленные теоретически и экспериментально, для таких популяций являются всеобщими и универсальными.

Достоверно панмиктические популяции в природе достаточно редки (если существуют вообще). Обычно размеры популяции превышают «величину соседства» в десятки и сотни раз. Исследования таких популяций затруднены сложностью построения моделей и экспериментов. Данные о структуре и особенностях протекания микроэволюционных процессов в популяциях в естественных условиях почти полностью отсутствуют. Получение такого рода данных затруднено вследствие нескольких причин. Во-первых, анализ должен подлежать популяции, которые достоверно можно отнести к континуальному типу, т. е. в пределах популяции не должно быть резких колебаний плотности поселения, а «величина соседства» должна быть значительно меньше размеров популяции. Во-вторых, плотность поселения должна быть достаточно велика, что дает возможность делать серии репрезентативных выборок из разных частей популяции без особого для нее ущерба. В-третьих, в популяции должна существовать хорошо выраженная и легко учитываемая альтернативная изменчивость типа полиморфизма. Всем этим трем требованиям удовлетворяют популяции полиморфного литорального моллюска *Littorina obtusata* (L.).

### Фенотипическая структура популяций *Littorina obtusata* (L.)

Литоральная гастропода *L. obtusata* является одним из массовых видов беспозвоночных каменистой литорали Белого моря. Высокая плотность поселения (1—3 тыс. экз./м<sup>2</sup>), ярко выраженный полиморфизм окраски раковины, отсутствие планктонных стадий в развитии и малая подвижность взрослых особей делают этот вид удобным объектом для изучения структуры континуальных популяций. В своем распределении по литорали этот вид четко приурочен к поясу макрофитов, не встречаясь за его пределами. Непрерывные поселения *L. obtusata* нередко бывают протяженностью до нескольких километров, ширина же (соответствующая ширине пояса фукоидов) обычно не превышает 10—

20 м. Учитывая малую подвижность моллюсков, даже 20—30-метровый перерыв в обычно сплошном фукоидном покрове уже является практически непреодолимым изоляционным барьером. Такими же барьерами являются проливы, разделяющие острова и луды. Исходя из вышесказанного, для этого вида под популяцией следует понимать любое непрерывное поселение вне зависимости от его протяженности. Границы между популяциями соответствуют существенным разрывам фукоидного покрова или водным преградам. Такие популяции несомненно относятся к континуальному типу, так как «величина соседства» в десятки и сотни раз меньше размеров популяции.

Полиморфизм окраски раковины этого моллюска довольно сложный. Из просмотренного материала (около 50 000 особей) нами описано несколько десятков фенотипов. Большинство из них могут быть рассмотрены как результат сочетания трех независимых групп фенов: цвет основного пигмента (6 фенов), распределение дополнительного пигмента в виде закономерной чередующихся пятен — «шашечный» тип (2 фена), распределение дополнительного пигмента в виде широких продольных полос (3 фена). Под фенотипической структурой популяции (ФСП) нами подразумевается набор фенов, встречаемых в популяции, и их количественные соотношения.

Для изучения изменений ФСП в пространстве на литорали были взяты серии пробных площадок по 1/40 м<sup>2</sup>. Для каждой площадки учитывался целый ряд экологических показателей: биомасса разных видов фукоидов, мидий, обилие нитчаток и др. Для комплексного анализа изменений ФСП по 11 учитываемым фенам и изменений экологической обстановки на литорали использовались методы многомерной статистики, в основном факторный анализ (метод главных компонент). В данной работе будут рассмотрены только конечные выводы, полученные в результате обработки данных на ЭВМ.

В качестве примера рассмотрим одну континуальную популяцию *L. obtusata*, расположенную на западном берегу Южной губы о-ва Ряжкова (Северный архипелаг Кандалакшского залива Белого моря). Детально были исследованы два участка этой популяции.

**Участок А.** На нем расположен небольшой мыс 20×25 м и прилежащий участок валунной гряды протяженностью около 100 м. На мысу обильно развита мидиевая щетка и нитчатки, фукоидный покров разрежен. Валунная гряда покрыта нормальным фукоидным покровом, мидии и нитчатки присутствуют в значительно меньшем количестве. На этом участке было исследовано 57 пробных площадок в 1976 г.; эти же пробы были повторены в 1977 г. Количество собранных моллюсков составляет 2 059 и 2 054 экз. соответственно.

**Участок Б.** Участок захватывает оконечность Западной косы, сходную по своим экологическим особенностям с мысом (участок А) и прилежащие участки валунной гряды (общая протяжен-

ность изученного участка около 200 м). На 64 исследованных в 1977 г. пробных площадках здесь было собрано 3320 экз. моллюсков. Расстояние между краями изученных участков А и Б около 300 м.

✎

## Результаты анализа

**Участок А.** В собранном материале обнаружены все 11 фенов. Из фенов цвета чаще всего встречается пурпурный (75—90%) и коричневый (5—15%), оранжевый присутствует в большинстве проб с небольшой частотой (2—5%), желтый встречается еще реже, находки пурпурно-оранжевых и бесцветных единичны. Шашечные встречаются значительно чаще (70—85%), чем нешашечные. Бесполосые преобладают (более 90%), а из полосатых однополосые встречаются чаще двухполосых, т. е. часть фенов присутствует во всех выборках с довольно высокой частотой, остальные более редки или уникальны. Основу фенооблика популяции создает несколько «темных» фенотипов (суммарная частота встречаемости более 80%); группа «ярких» фенотипов относительно редка.

Качественный анализ фенотипического состава выборок показывает резкую неравномерность распределения некоторых редких фенов по литорали. Желтые и двухполосые встречены в основном в районе мыса (см. рис. 1 а, б), а оранжевые и однополосые преимущественно в районе гряды (рис. 1, в, г). Антагонистическое распределение этих фенов по литорали свидетельствует о существовании двух крупных фенотипических группировок в этой части популяции — одна приурочена к мысу, другая — к гряде. Комплексный анализ с учетом концентраций всех фенов подтверждает этот вывод: выделяются две фенотипически сходные группы площадок с четкой пространственной локализацией. Ширина зоны интерградации между группами составляет 5—10 м. Фенотипический состав площадок гряды очень однотипен; среди площадок мыса наблюдается большая фенотипическая разнородность: удается обнаружить закономерное изменение фенотипической структуры в пределах мыса (рис. 2).

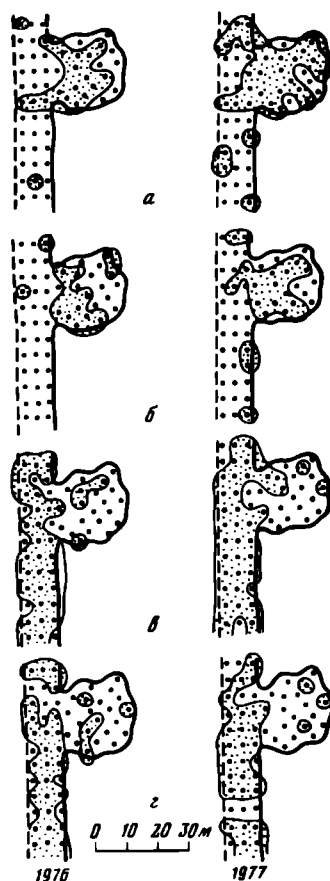
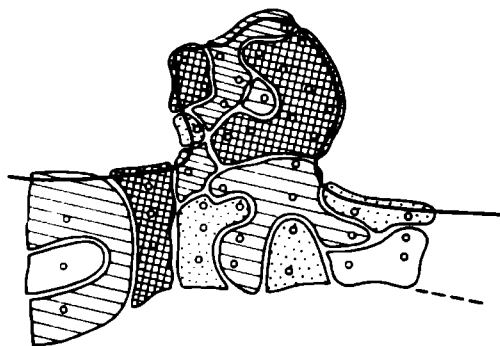
Выше уже указывалось на экологическую неоднородность изученного участка литорали. Количественное и качественное распределение ряда биоценотических индикаторов на литорали демонстрирует резкую обособленность мыса: на мысу наблюдается основная концентрация мидий и нитчаток, только здесь встречается *L. littorea*; численность *L. obtusata* на мысу ниже, а *L. saxatilis* выше, чем на гряде. Комплексный анализ выявляет в районе мыса несколько различных биоценотических группировок, тогда как большая часть гряды занята одной большой группой площадок, сходных по своим экологическим особенностям. Полученные результаты за два года наблюдений совпадают почти полностью. Это позволяет говорить об известной стабильности наблюдаемой картины распределения фенов и биоценотических показателей во времени.

**Рис. 1.** Распределение редких фенов на участке А

а — желтые,  
б — двухполосые,  
в — однополосые,  
г — оранжевые. Темными кружками обозначено расположение площадок. Распределение фенов указано точками (объединены площадки, в которых присутствует данный фен). Сплошной линией показана нижняя граница литорали, пунктиром — верхняя граница пояса фузидов

**Рис. 2.** Изменение ФСП в районе мыса (участок А), 1976 г.

Представлена интерпретация результатов факторного анализа. Площадки, наиболее сходные по фенотипическому составу объединены в группы (показаны одним типом рисунка). Степень различия в интенсивности штриховки соответствует степени фенотипических различий



**Участок Б.** Общий фенотипический состав этой части популяции сходен с рассмотренным выше. Однако распределение редких фенов по литорали существенно отличается от распределения тех же фенов в предыдущем случае (рис. 3). Однополосые встречаются почти во всех пробах; в распространении оранжевых наблюдается слабое изменение их встречаемости вдоль берега. Распределение желтых и двухполосых практически идентично: они тяготеют к нижней кромке литорали и встречены преимущественно в центре изученного участка. Распределение желтых и двухполосых, с одной стороны, и однополосых и оранжевых — с другой в этом случае не является антагонистическим. Таким образом, в районе оконечности косы имеется четко очерченное фенотипическое «пятно», характеризующееся наличием двух фенов: желтых и двухполосых. Комплексный анализ показывает, что определенная ФСП характерна для оконечности косы, постепенно изменяется по мере продвижения к краям изученного участка, где ФСП уже

сходна с таковой валунной гряды (участок А). Степень различия ФСП между центральной частью и краями менее значительна, чем различия между мысом и грядой. В данном случае в пределах непрерывного поселения происходит постепенное (на протяжении нескольких десятков метров) изменение ФСП.

Количественное распределение биоценологических показателей по литорали на этом участке неравномерно: основная концентрация мидий, нитчаток, *L. saxatilis* приходится на оконечность косы. В обе стороны от центра происходит снижение обилия этих показателей.

В целом оконечность косы занимает промежуточное положение по набору условий между грядой и мысом (участок А). С одной стороны, здесь обильно развиты мидии и нитчатки, характерные для мыса, с другой — полностью отсутствует *L. littorea*, встречаемая почти во всех пробах на мысу и отсутствующая на гряде.

Рассмотренные примеры показывают, что в пределах единой континуальной популяции при отсутствии изоляционных барьеров могут происходить изменения фенотипической структуры. В одной части популяции такое изменение является постепенным, происходящим на протяжении нескольких десятков метров; в другой — аналогичные изменения наблюдаются на расстоянии всего нескольких метров. Характер изменения ФСП достаточно точно соответствует изменению экологической обстановки на литорали: зоны изменения ФСП совпадают с зонами экологических переходов; сходные изменения комплекса биоценологических условий сопровождаются сходными изменениями фенофона; степень изменения ФСП также соответствует степени изменения экологической обстановки. Это убедительно доказывает, что система полиморфизма окраски раковины у *L. obtusata* имеет адаптивное значение, а перестройка ФСП происходит в результате действия отбора со стороны окружающей среды. Разные части достаточно

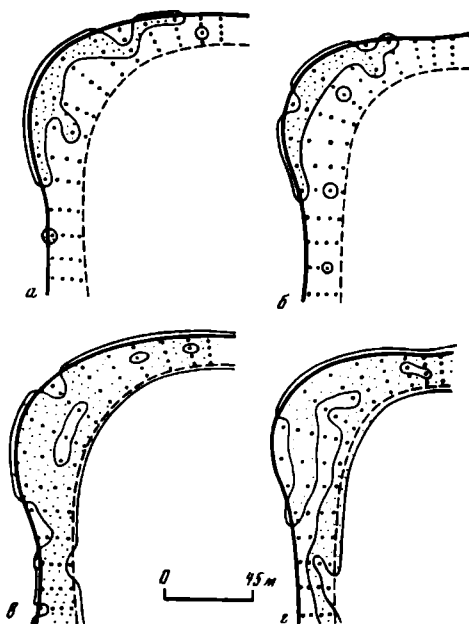


Рис. 3. Распределение редких фенотипов на участке Б

а — желтые,  
б — двухполосые,  
в — однополосые,  
г — оранжевые. Остальные обозначение те же, что и на рис. 1

протяженной популяции *L. obtusata* могут занимать экологически различные местообитания и подвергаться разному действию отбора. В результате, в пределах единой континуальной популяции возможны изменения ФСП различной степени резкости, что зависит, по-видимому, от особенностей отбора.

## Обсуждение

Изложенная трактовка полученных результатов опирается на высказанное Ф. Г. Добржанским [1970] положение о функциональной роли полиморфизма как механизма эффективной «эксплуатации гетерогенности окружающей среды живой материей»: «Существование сбалансированных полиморфных систем обеспечивает адаптацию популяций континуального типа к локальной неоднородности условий существования. Принципиальная возможность генетической дифференциации в континуальных популяциях и сходных с ними системах под действием стохастических процессов и отбора была показана в некоторых математических исследованиях [Haldane, 1948; Kimura, Weiss, 1964; Rohlf, Schnell, 1971; Snaydon, Davies, 1976], в том числе в машинных экспериментах [Jain, Bradshaw, 1966; McNeilly, 1968], подтверждена в экспериментах на *Drosophila* [Endler, 1973] и на природном материале [Antonovich, 1971; Antonovich, Bradshaw, 1970; Aston, Bradshaw, 1966; Snaydon, Davies, 1976; и др.]. Приведенные данные по популяционной фенетике *L. obtusata* можно рассматривать как одно из доказательств реальности внутрипопуляционной дифференциации под действием отбора в естественных условиях.

Таким образом, наличие резкого перепада в соотношении форм в определенный момент эволюции на участке сплошного видového ареала не является доказательством существования в этом месте межпопуляционных границ. С этой точки зрения предложения некоторых авторов о проведении популяционных границ у полиморфных видов лишь на основе улавливаемого в момент исследования изменения частоты встречаемости форм [Береговой, 1967; Береговой, Новожинов, 1967; Новожинов и др., 1973] представляются методически неверными. Недостаточность такого подхода следует из представлений о популяционной структуре ареала как системе истинно панмиктических популяций. Не вызывает сомнения, что у полиморфных видов популяции, разделенные хорошими изоляционными барьерами, обычно различаются по соотношению форм. Но в этом случае границы между популяциями могут быть определены без помощи перепадов частот форм. В условиях достаточно постоянной плотности поселения изменение частоты встречаемости форм указывает на межпопуляционную границу, по всей видимости, только в случае вторичного контакта сильно дивергировавших популяций. Вторичный контакт с устойчивой зоной интеграции достаточно редко встречается на подвидовом уровне, а на уровне близких популяций, вероятно, еще реже (сюда, возможно, относятся некоторые случаи «эффекта ареала»).

Остальные случаи изменения частот встречаемости форм в непрерывных поселениях (как резкие, так и постепенные) следует рассматривать как результат пространственной дифференциации фенотипа континуальных популяций под действием отбора.

Имеющиеся данные позволяют утверждать, что микроэволюционные процессы в континуальных популяциях в значительной мере отличаются от таковых в панмиктичных популяциях. Дальнейшее изучение континуальных популяций даст возможность более полно представить все многообразие путей и форм микроэволюции.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Береговой В. Е.* Проблема подвида и популяции полиморфных видов.— Журн. общ. биол., 1967 т. 28, с. 50—67.
- Береговой В. Е., Новожилов Ю. И.* Элементарные популяции у полиморфных видов и их границы.— Тр. МОИП, 1967, т. 25, с. 124—134.
- Новожилов Ю. И., Береговой В. Е., Хозуткин И. М.* Обнаружение границ популяций у полиморфных видов по частоте встречаемости форм.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973, т. 3, с. 252—260.
- Antonovich J.* The effects of a heterogeneous environment on the genetics of natural populations.— Amer. Sci., 1971, vol. 59, p. 593—599.
- Antonovich J., Bradshaw A. D.* Evolution in closely adjacent plant populations. VIII Clinal patterns at a mine boundary.— Heredity, 1970, vol. 25, p. 349—362.
- Aston J., Bradshaw A. D.* Agrostis stolonifera in maritime habitats.— Heredity, 1966, vol. 21, p. 649—664.
- Dobzhansky Th.* Genetics of the evolutionary process. N. Y.; L.: Columb. Univ. Press, 1970. 505 p.
- Endler J. A.* Gene flow and population differentiation.— Science, 1973, vol. 179, p. 243—250.
- Endler J. A.* Geographic variation, speciation and clines. N. Y. Princeton Univ. Press, 1977. 248 p.
- Jain S. R., Bradshaw A. D.* The evidence and its theoretical analysis.— Heredity, 1966, vol. 21, p. 407—441.
- McNeilly T.* 111 Agrostis tenuis on a small copper mine.— Heredity, 1968, vol. 23, p. 99—108.
- Haldane J. B. S.* The theory of a cline.— J. Genet., 1948, vol. 48, p. 277—284.
- Kimura M., Weiss G.* The stepping-stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance.— Genetics, 1964, vol. 49, p. 561—576.
- Rohlf F. J., Schnell G. D.* An investigation of the isolation by distance model.— Amer. Natur., 1971, vol. 105, p. 295—324.
- Snaydon R. W., Davies M. S.* Rapid population differentiation in mosaic environment. IV. Populations of Anthoxanthum odoratum at sharp boundaries.— Heredity, 1976, vol. 37, p. 9—25.
- Wright S.* Isolation by distance.— Genetics, 1943, vol. 28, p. 114—138.
- Wright S.* Isolation by distance under systems of mating.— Genetics, 1946, vol. 31, p. 39—59.

# ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОТЕНЦИИ ХРОМОСОМНО МОНОМОРФНЫХ И ПОЛИМОРФНЫХ ВИДОВ

*В. Н. Стегний*

*Научно-исследовательский институт биологии  
и биофизики Томского университета,  
Томск*

На основе дарвиновских представлений о становлении новых видов из разновидностей, возникающих в пределах исходного вида, сформировалась и прочно закрепилась точка зрения об исключительной роли генетического полиморфизма в видообразовании. Популярная в настоящее время концепция квантового видообразования предполагает, что полиморфные виды являются генераторами дочерних мономорфных видов, образующихся на базе периферических популяций анцестрального вида [Симпсон, 1948; Грант, 1980]. В качестве моделей подобного процесса чаще всего используют видовые комплексы двукрылых насекомых, у которых хорошо известна роль хромосомных мутаций (прежде всего инверсий) как в генетической адаптации (внутривидовой инверсионный полиморфизм), так и в видовой дивергенции (межвидовые инверсионные различия). На базе широко распространенного явления редукции адаптивного инверсионного полиморфизма в периферических популяциях предполагается, что гомозиготизация по отдельным инверсиям создает принципиальную возможность возникновения локальных хромосомных рас, дивергирующих до видового уровня.

В настоящей статье рассматриваются проблемы, связанные с подобными представлениями, а также развивается точка зрения, основные положения которой следующие:

1) в филогенетически близких видовых комплексах (филах) хромосомно мономорфные виды обычно являются начальными, а полиморфные — конечными звеньями;

2) виды с инверсионным полиморфизмом адаптивного ранга (т. е. обеспечивающим широкую эколого-климатическую адаптацию) обладают значительно меньшими эволюционными потенциями, чем мономорфные узко адаптированные виды.

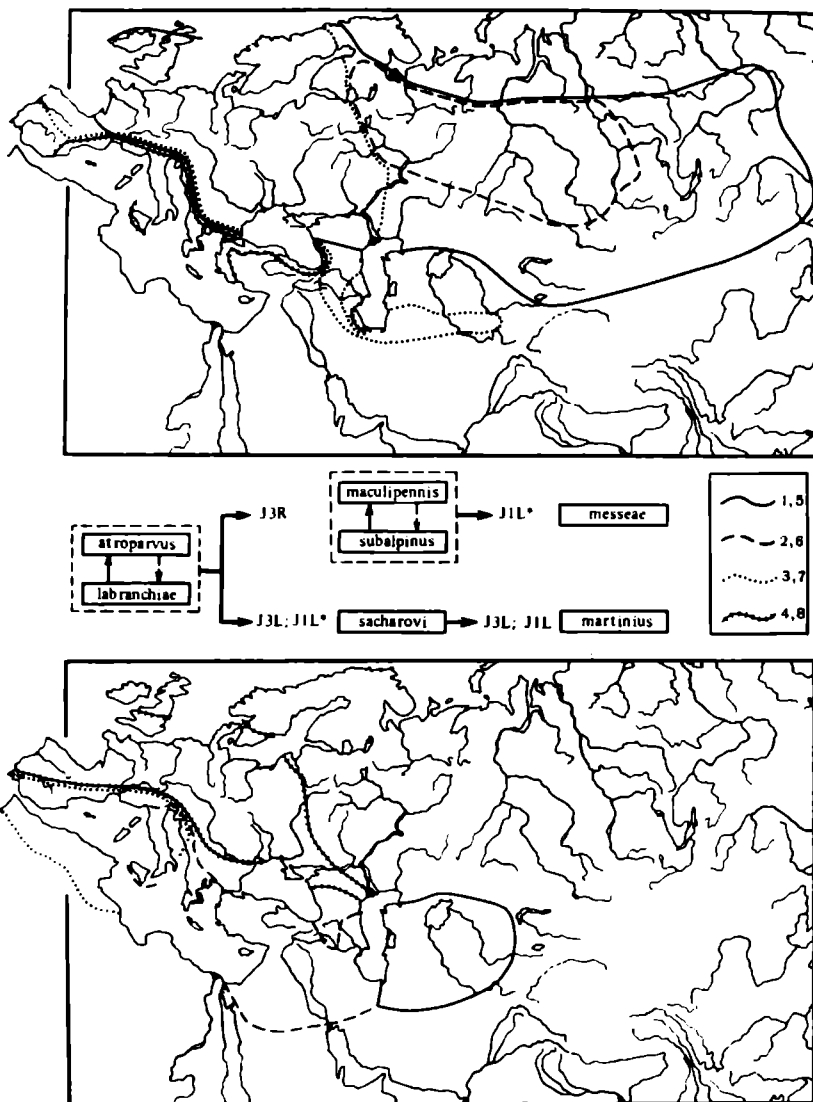
Практически в любой близкородственной группе континентальных видов двукрылых насекомых цитогенетики обнаруживают как хромосомно мономорфные, так и полиморфные по инверсиям виды. При этом анализ полиморфизма обычно выявляет его ярко выраженную адаптивную природу. Очевидным является также и то, что виды с адаптивным инверсионным полиморфизмом превосходят близкородственные мономорфные виды по величине ареалов и эколого-климатической пластичности, занимая обычно территории с контрастными условиями существования. Примером

может служить палеарктический комплекс видов-двойников малярийного комара «*Anopheles maculipennis*» (см. рис.). В нем можно выделить виды узко-адаптированные, приуроченные к незначительным территориям (*A. subalpinus* и *A. labranchiae*), виды с большими ареалами, но занимающими какую-либо одну климатическую зону (*A. atroparvus*, *A. maculipennis*, *A. sacharovi*, *A. martinius* и *A. beklemishevi*), и, наконец, вид с гигантским ареалом, охватывающим разнообразные климатические районы Палеарктики, и симпатричный с рядом других — *A. messeae*. Наибольшим инверсионным полиморфизмом отличается *A. messeae*, значительно слабее полиморфизм выражен у *A. beklemishevi* и *A. atroparvus*, остальные виды практически мономорфны [Стегний, 1976; Стегний и др., 1976, 1978а, б].

Хромосомный анализ позволил установить филогенетические связи видов, различающихся фиксированными инверсиями. Две группы видов являются гомосеквентными (имеющими идентичную структуру дисков политемных хромосом). Это *labranchiae-atroparvus* и *subalpinus-maculipennis* [Стегний, 1981]. Филогенетически исходным в палеарктическом комплексе *maculipennis* является один из видов гомосеквентной группы *labranchiae-atroparvus*. По данным межвидовой гибридизации и близости структуры политемных хромосом именно эти виды являются связующим звеном палеарктической группы *maculipennis* с неарктической [Kitzmiller et al., 1967]. Монофилетическое происхождение всей фауны *maculipennis* не вызывает сомнений, и более древней, в соответствии с данными Дж. Китцмиллера [Kitzmiller, 1959], является неарктическая группа видов.

Видообразование в этой группе видов в Палеарктике осуществлялось, по-видимому, по двум филогенетическим линиям (рис.). Его направление хорошо согласуется с характером современного распространения видов, которое, очевидно, отражает историю проникновения фауны *maculipennis* с запада на восток Палеарктики. *A. beklemishevi* не включен в схему видообразования в связи с тем, что его статус в Палеарктике относительно независим и он связан непосредственным родством с неарктическим видом *A. earlei* [Стегний, Кабанова, 1976].

Таким образом, *A. messeae*, занимая терминальное положение в филогении палеарктической группы *maculipennis*, обладает наибольшим инверсионным полиморфизмом и эколого-климатической пластичностью. Подобную ситуацию мы можем видеть и у ряда хорошо изученных групп *Drosophila*. В группе *virilis* филогенетически исходные виды *D. virilis*, *D. novamexicana* и *D. ezoana* хромосомно мономорфны, в то время как более молодые виды *D. americana americana*, *D. a. texana*, *D. laticola* и особенно *D. montana* отличаются инверсионным полиморфизмом [Stone et al., 1960]. В обширной группе *repleta* хромосомно мономорфными также являются стволые виды: *D. peninsularis* (подгруппа *mercatorum*); *D. mulleri*, *D. aldrichi*, *D. wheeleri* (подгруппа *mulleri*); *D. fasciola*, *D. corioica* (подгруппа *fasciola*). Производные



**Распространение и филогения палеоарктических видов-двойников малярийного комара *Anopheles maculipennis***

Сплошными линиями на карте обозначены границы видовых ареалов: 1 — *A. mesoleuca*, 2 — *A. beklemishevi*, 3 — *A. maculipennis*, 4 — *A. subalpinus* (верхняя карта), 5 — *A. martinus*, 6 — *A. sacharovi*, 7 — *A. labranchiae*, 8 — *A. atroparvus*. (нижняя карта) На схеме обозначения J3R, J3L, J1L, — фиксированные инверсии, \* — сложная перестройка

от этих видов соответственно: *D. paranaensis*, *D. mercatorum*; *D. pachuca*, *D. desertorum*, *D. pictilis*, *D. maju* имеют в своих генофондах полиморфные инверсии [Wasserman, 1963].

Таким образом, анализ некоторых видовых комплексов двукрылых показывает, что в центральной (стволовой) части филогенетических древ находятся хромосомно мономорфные (часто гомосеквентные) виды. Это является серьезным аргументом против участия полиморфных инверсий в видообразовательных событиях. Детальный анализ точек инверсионных разрывов демонстрирует, что в подавляющем большинстве случаев локализация фиксированных (межвидовых) и флуктуирующих (внутривидовых) инверсий не совпадает. В палеарктическом комплексе «*Anopheles maculipennis*» отмечено 9 фиксированных и около 30 флуктуирующих инверсий, причем все они уникальны по локализации, хотя отдельные точки хромосомных разрывов в ряде случаев исключительно близки друг к другу. В *virilis*-группе рода *Drosophila* среди 43 фиксированных и 49 флуктуирующих только одна инверсия (2F), отмеченная в гетерозиготе у *D. ezoana*, зафиксирована у *D. montana* [Stone et al., 1960]. В группе *repleta* рода *Drosophila* (99 фиксированных и 45 флуктуирующих инверсий) имеется лишь 3 полиморфные инверсии, зафиксированные у производных видов [Wasserman, 1963]. Все это также свидетельствует против закономерной фиксации полиморфных инверсий предкового вида у производных видов.

Касаясь соотношения адаптационных и эволюционных потенций у видов с адаптивным инверсионным полиморфизмом, следует отметить, что пространственно-временные частотные флуктуации инверсий и их эпистатические взаимодействия часто связывают с эволюционными сдвигами по типу филетической эволюции или дивергенции [Dobzhansky, 1971]. Однако существует и противоположное мнение, постулирующее высокую гомеостатичность подобных видов и соответственно их эволюционную инертность [Алтухов и Рычков, 1970].

Как отмечалось выше, малярийный комар *Anopheles messeae* выделяется среди других близкородственных видов сильным инверсионным полиморфизмом. Помимо эндемичных и редких инверсий, у него обнаружено 5 инверсий, преобладающих по ареалу в гетеро- и гомозиготном состояниях [Стегний и др., 1976]. Исследование частотной динамики инверсий на протяжении ареала *A. messeae* показало наличие четких клинальных закономерностей [Стегний и др., 1978]. Полное или почти полное замещение альтернативных гомозигот в географически отдельных друг от друга популяциях характерно для инверсий I LI и I IRI в долготном — и для инверсии I IRI — в широтном направлениях. На фоне значительных пространственных градиентов в частотах инверсий структура карнофона *A. messeae* остается в течение ряда лет наблюдений удивительно стабильной, не обнаруживая каких-либо направленных сдвигов в частотах отдельных инверсий во времени [Стегний и др., 1978]. При этом наблюдаются

циклические сезонные изменения частот инверсий, хорошо совпадающие в разные годы [Плешкова и др., 1978]. Подобная система отражает динамическую устойчивость (стационарность) качественного состава кариофонда, обеспечивающую виду адаптацию к разнообразным биотическим и абиотическим факторам. Генетический гомеостаз *A. messeae* в большой степени поддерживается интегрирующим эффектом гетерозигот по отдельным инверсиям, частоты которых находятся в хорошем соответствии с равновесным распределением Харди—Вайнберга [Стегний и др., 1978].

Известно, что Ф. Г. Добржанский [1971], определяя эволюцию как изменение генетической структуры популяций, большое значение придавал лабильности видовой генетической системы именно в эволюционном плане. Большинство исследований его школы по частотным флуктуациям инверсий *D. pseudoobscura* во времени и пространстве интерпретировались именно с этих позиций [Dobzhansky et al., 1964, 1966]. Между тем, как справедливо отметили Ю. П. Алтухов и Ю. Г. Рычков [1970], если рассматривать частоты инверсий не по отдельным локальностям, а в целостной популяционной системе, то статически значимых изменений параметров в течение 20—25 лет наблюдений фактически не произошло.

Таким образом, есть серьезные основания считать, что виды с адаптивным инверсионным полиморфизмом консервативны в эволюционном аспекте. Во всяком случае, на базе полиморфных инверсий видообразование происходит крайне редко, хотя в принципе и возможно. Представляется более реальным, что инверсии, связанные с видообразовательными событиями, при возникновении проходят кратковременную стадию гетерозиготности и фиксируются, не становясь в обычном смысле полиморфными.

Сложность проблемы видообразования в связи с перестройкой кариотипа определяется тем, что хромосомная реорганизация носит, по-видимому, системный характер. Даже в случаях гомосеквентных видов между ними обнаруживаются четкие различия по количеству и локализации гетерохроматина. Так, у *Anopheles labranghiae* и *A. artoparvus* гетерохроматиновое плечо X-хромосомы четко различается по длине [Coluzzi, 1970].

Подобные данные имеются и для гомосеквентных видов гавайских дрозофил [Yoon, Richardson, 1978]. Показано, что локализованное скопление гетерохроматина в половых хромосомах и микрохромосомах коррелирует с отсутствием хромосомных перестроек, в то время как «диспергированный» по эухроматиновым плечам гетерохроматин связан с инверсионными перестройками. Кроме того, наличие определенных инверсий совпадает с появлением дополнительного гетерохроматина и соответствующим увеличением гетерохроматизированных хромосомных плеч [Baimai, 1975]. При анализе прицентромерного гетерохроматина часто обнаруживается локализованное скопление в нем простых повторов сателлитной ДНК. Исследование в этом отношении видов дрозофил группы *virilis* показало интересную закономерность. У фило-

генетически исходного хромосомно мономорфного вида *D. virilis* сателлитная ДНК полностью локализована в прицентромерном гетерохроматине. Известно, что у этого вида никогда не встречались спонтанные инверсии. В то же время у видов производных, отличающихся от *D. virilis* многократными инверсиями и имеющих полиморфные инверсии, сателлитная ДНК «диспергирована» по эухроматиновым плечам хромосом, однако ее локализация редко связана с инверсионными точками разрывов [Cohen, Bowman, 1979]. Авторы предполагают, что последнее противоречие может быть связано с тем, что если первая инверсия переносит блок гетерохроматина из хромоцентра в эухроматин, то вторая — не полностью реципрокная (с близкими точками разрывов), восстанавливает исходную структуру дисков, а незначительный участок гетерохроматина остается в эухроматиновой области между дистальными точками первой и второй инверсий.

Хотя данных по ассоциациям гетерохроматина в связи с инверсионными перестройками еще недостаточно, можно сделать предварительное заключение, что хромосомно мономорфные виды, стоящие в центре видовой группы, отличаются от производных видов большей локализованностью гетерохроматина в хромоцентре и отсутствием его в эухроматиновых плечах. Становится очевидным, что роль инверсий отнюдь не сводится только к заперанию кроссинговера в зоне ее влияния, а может рассматриваться как регуляторная мутация с многосторонним проявлением.

Системный характер реконструкции кариотипа при видообразовании подтверждается также данными по ядрам питающих клеток яичников видов-двойников малярийного комара [Стегний, 1979]. Обнаружены четкие межвидовые различия по характеру хромосомно-мембранных связей в интерфазных ядрах (кроме фиксированных инверсионных различий отдельных хромосом). В то же время показано, что внутри вида, даже при наличии разнообразных полиморфных инверсий (у *A. messeae*), этот признак инвариантен.

Таким образом, проблема видообразования в связи с хромосомной реорганизацией представляется значительно более сложной, чем это считалось до сих пор. Нет также особых оснований принимать распространенную точку зрения о видообразовании на базе хромосомно полиморфного предкового вида. Наоборот, более реальным кажется следующее положение: локальные хромосомно мономорфные виды, не обладая большими адаптивными потенциями, являются генераторами возникновения новых видов. Среди последних появляются и виды, склонные к образованию инверсионного полиморфизма, значительно стимулирующего их эколого-климатическую экспансию, но ограничивающего их эволюционную пластичность.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алтугов Ю. П., Рычков Ю. Г. Популяционные системы и их структурные компоненты: Генетическая стабильность и изменчивость. — Журн. общ. биол., 1970, т. 31, № 5, с. 507—526.

- Грант В. Эволюция организмов: Пер. с англ. М.: Мир, 1980. 1—467 с.
- Плешкова Г. Н., Стегний В. Н., Новиков Ю. М., Кабанова В. М. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. III. Временная динамика концентрации инверсий в популяции центра ареала.— Генетика, 1978, т. 14, № 12, с. 2169—2176.
- Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции: Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Стегний В. Н. Выявление хромосомных рас у малярийного комара *Anopheles sacharovi*.— Цитология, 1976, т. 18, № 8, с. 1039—1041.
- Стегний В. Н. Реорганизация структуры интерфазных ядер в онтогенезе и филогенезе малярийных комаров.— ДАН СССР, 1979, т. 249, № 5, с. 1231—1234.
- Стегний В. Н. Хромосомные филогенетические связи малярийных комаров *Anopheles* комплекса *maculipennis*.— Зоол. журн., 1980.
- Стегний В. Н., Кабанова В. М. Цитозкологическое изучение природных популяций малярийного комара на территории СССР. I. Выделение нового вида *Anopheles* в комплексе *maculipennis* методом цитодиагностики.— Мед. паразитол. и паразит. болезни, 1976, т. 14, № 2, с. 192—198.
- Стегний В. Н., Кабанова В. М. Хромосомный анализ малярийных комаров *Anopheles atroparvus* и *A. maculipennis* (Diptera: Culicidae).— Зоол. журн., 1978, т. 57, № 4, с. 613—619.
- Стегний В. Н., Кабанова В. М., Новиков Ю. М. Кариотипическое исследование малярийного комара.— Цитология, 1976, т. 18, № 6, с. 760—766.
- Стегний В. Н., Новиков Ю. М., Кабанова В. М. Цитогенетический анализ и распространение малярийного комара *Anopheles beklemishevi*.— Зоол. журн., 1978, т. 57, № 6, с. 873—876.
- Стегний В. Н., Новиков Ю. М., Плешкова Г. Н., Кабанова В. М. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. II. Межпопуляционная вариабельность инверсионных частот.— Генетика, 1978, т. 14, № 6, с. 1016—1022.
- Baimai V. Heterochromatin and multiple inversions in a *Drosophila* chromosome.— Canad. J. Genet. Cytol., 1975, vol. 17, N 1, p. 15—20.
- Cohen E. H., Bowman S. C. Detection and location of three simple sequence DNA, in polytene chromosomes from virilis group species of *Drosophila*.— Chromosoma, 1979, Bd. 73, N 4, S. 327—355.
- Coluzzi M. Sibbing species in *Anopheles* and their importance in malaria. — Miscell. Publ. Entomol. Soc. Amer., 1970, vol. 7, N 1, p. 63—77.
- Dobzhansky Th. Genetics of evolutionary process. N. Y.; L.: Columb. Univ. Press, 1971, p. 1—520.
- Dobzhansky Th., Anderson W. W., Pavlovsky O. Genetics of natural populations. XXXV. A progress report on genetic changes in populations of *Drosophila pseudoobscura* in the american southwest.— Evolution, 1964, vol. 18, N 2, p. 164—176.
- Dobzhansky Th., Anderson W. W., Pavlovsky O. Genetics of natural populations. XXXVIII. Continuity and change in populations of *Drosophila pseudoobscura* in Western United States.— Evolution, 1966, vol. 20, N 3, p. 418—427.
- Kitzmiller Y. B. Race formation and speciation in mosquitoes.— Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1959, vol. 24, 161.
- Kitzmiller Y. B., Frizzi G., Baker R. H. Evolution and spesiation within the maculipennis complex of the genus *Anopheles*.— In: Genetics of insect of disease. Amsterdam: Elsevier, 1967, Hz. 151—210.
- Stone W. S., Guest W. C., Wilson F. D. The evolutionary implications of the cytological polymorphism and phylogeny of the virilis group of *Drosophila*.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1960, vol. 46, p. 350—361.
- Wasserman M. Cytology and phylogeny of *Drosophila*.— Amer. Natur., 1963, vol. 97, N 896, p. 333—352.
- Yoon J. S., Richardson R. H. Evolution in hawaiian *Drosophilidae*. III. The microchromosome and heterochromatin of *Drosophila*.— Evolution, 1978, vol. 32, N 3, p. 475—484.

# ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОНЦЕНТРАЦИИ ФЕНОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ

*В. А. Углов*

*Географический факультет Московского университета,  
Москва*

Актуальной проблемой феногеографии является исследование и учет пространственного распределения фенов и фенокомплексов в пределах той или иной территории. В недалеком будущем неизбежно составление карт распространения фенов, важных с различных точек зрения (производственной, природоохранной, научной и т. д.). В связи с этим возникнут вопросы выявления ареалов тех или иных фенов. Это, в свою очередь, поставит проблему поиска надежных детерминантов и коррелятов изменчивости частоты фенов среди природных особенностей территории, обладающих легко фиксируемой пространственной изменчивостью. Попытка в какой-то мере решить эту проблему для популяций растений и составляет цель настоящей работы.

Для малоподвижных организмов, к каким относятся растения, решение указанной проблемы естественно связывать с поиском экологических детерминантов фенотипической изменчивости, пространственные закономерности которых были бы легко установимы методами наук, сопредельных с экологией. При этом логично воспользоваться известными представлениями ландшафтоведения о соответствии экологической и ландшафтной подразделенности территории [Милкина, 1970; Арманд, 1975]. Единицы ландшафтного деления территории — природные территориальные комплексы (ПТК) — обладают своеобразием и относительной пространственной однородностью экологического содержания (понимаемого как экологический эффект взаимодействия биотических и абиотических компонентов ПТК). Эти соображения приводят к предположению, что фенотипический состав популяции должен изменяться на границах ПТК, а часть популяции, входящая в один и тот же ПТК, должна быть фенотипически относительно однородна. Обнаружение пространственной сопряженности между подразделенностью популяции по концентрациям фенов и ландшафтной дифференциацией ее ареала явилось бы свидетельством ландшафтно-экологической обусловленности изменчивости частот фенов в популяции растений.

Общие особенности изменения частот фенов в популяции растений, на первый взгляд, проще обнаружить путем анализа частот фенов в группах особей, соответствующих территориям, занятым различными ПТК в ареале исследуемой популяции. Однако методологически более последовательным будет раздельное выявление подразделенности ареала популяции, во-первых, по

значениям частот фенов и, во-вторых, по ландшафтно-экологическим особенностям территории, а уже затем — установление степени соответствия обоих распределений. Для осуществления этого методологического подхода в данной работе потребовалось сделать следующее.

1. Выбрать подходящую популяцию и найти способ выявления участков, статистически однородных по значениям частоты фенов в ее пределах.

2. Выявить и отграничить однородные по частотам фенов участки в природных популяциях растений.

3. Установить экологическую дифференциацию ареала популяции по параметрам, являющимся лимитирующими (селективными) в отношении выбранного признака.

4. Выявить сопряженность участков, однородных по значениям частот фенов, с природно-территориальными комплексами — ПТК.

5. Продемонстрировать различия частоты фенов в совокупностях особей, пространственно сопряженных с ландшафтно-экологическими выделами, на примере других природных популяций.

Выбирая подходящую для решения поставленной задачи модель популяции растений, целесообразно руководствоваться следующими соображениями.

В пределах ареала площадью  $S$ , занятого совокупностью  $N$  особей, всегда можно выделить площадки размера  $s$  любой формы с центрами в точках  $t$ , на которых произрастают  $n$  особей ( $N \gg n$ ,  $S \gg s$ ). Частоты фенов, определенные для каждой из площадок  $s$  по достаточно густой сети точек  $t$ , нанесенные на план ареала с изображением точек  $t$ , дают картину пространственного распределения значений частот фенов в пределах ареала популяции. Одна из возможных моделей данных такого вида — множество  $T$  точек  $t$ ; каждой из них соответствует случайная величина  $E_t$ , характеристикой которой является выборочное значение  $f_t$  частоты фена на площадке  $s$  с центром в точке  $t$ .

В ряде случаев закономерности явления, имеющего пространственный градиент, можно выявить путем заложения одного или серии разрезов (профилей) на изучаемой территории и последующего анализа данных, приуроченных к этим разрезам. Речь идет о широко применяемом в геоботанике методе трансект — серии линейно упорядоченных пробных площадок. Оптимально заложенная на изучаемой территории трансекта может передать основные закономерности варьирования исследуемых особенностей растительного покрова. Трансекту целесообразно закладывать через ареал популяции в направлении градиента экологических факторов, т. е. с таким расчетом, чтобы она пересекла основные ландшафтно-экологические выделы. Моделью исходных данных такого вида может служить координатно-упорядоченное множество  $T$  точек  $t$ ; каждой из них соответствует случайная величина  $E_t$ , характеристикой которой является выборочное значение  $f_t$  ( $t = 1, 2, \dots, k, \dots, n$ ) частоты фена на площадке  $s$  с центром в точке  $t$ .

Приняв вышеприведенную модель за модель трансекты, воспользуемся методом ее разграничения на статистически однородные участки, предложенным Д. А. Родионовым [1968].

С помощью этого метода трансекта может быть разделена на отрезки, статистически однородные по значениям частот фенов. Частота фена в части ареала популяции, соответствующей однородному участку, рассчитывается как среднее из частот фенов в группе площадок, входящих в однородный отрезок трансекты. Таким образом, осуществляется выявление закономерностей территориального распределения частот фенов и получаются частотные характеристики найденных локальностей.

Закономерности территориального распределения частот фенов на первых порах изучались в ареалах гетерозокологических популяций гребенника шиповатого (*Cynosurus echinatus* L.) в Крыму, в районе пос. Судак. В качестве фена был выбран признак «опушенность колосковых чешуй». Показателем частоты фена служила доля особей с голыми чешуями от общего объема пробной выборки. Адаптивность опушения, играющего большую защитную и энергетическую роль в условиях повышенной инсоляции и сухости воздуха и почвы, не нуждается в особом обосновании. Работа в популяции началась с разметки серии пробных площадок, т. е. с заложения трансект, охватывающих природные ситуации с различной выраженностью особенностей ландшафта, индицирующих смены факторов ксероморфогенеза. После этого в выборке из 50 экземпляров растений на каждой пробной площадке трансекты производили осмотр особей и определение доли особей, у которых отсутствовало опушение колосковых чешуй, т. е. частоты выбранного фена. Популяции гребенника занимали площадь 3—5 га, с численностью особей на 1 га от 10 до 50 тыс. экз. Расстояние между популяциями достигало 1—3 км.

Рассмотрим популяцию 1, имеющую относительно сложный в экологическом отношении ареал. Эта популяция занимает останец древней террасы высокого уровня (до 80 м) конусообразной формы со склонами крутизной до 45°. В его средней части заложена трансекта длиной 720 м, опоясывающая конус полосой, ширина которой 50 м. Размер каждой из 24 составляющих трансекту квадратных площадок — 50×50 м, расстояние между их центрами — 30 м. Как уже отмечалось выше, объем выборки на пробной площадке составлял 50 особей. Таким образом, всего на трансекте осмотрено 1200 растений. Осмотр и подсчет растений, у которых отсутствовало опушение, начинался с площадки, прилегающей с востока к ЮЗ-образующей конуса, осуществлялся далее обходом его против часовой стрелки и заканчивался на 24-й площадке, прилегающей с запада к ЮЗ-образующей конуса. Результаты расчета частот фенов на пробных площадках приведены в таблице. На первый взгляд, ряд чисел  $f_i$  в этой таблице кажется почти континуальным. Примечательно к нему интуитивные методы анализа не могут обеспечить надежное выявление искомых закономерностей территориального распределения частот фенов,

Поэтому в соответствии с методом, предложенным Д. А. Родионовым, трансекта расчленялась на участки, статистически однородные по значениям частоты фенотипов. При расчетах были приняты уровень значимости 0,1 и установленная для одномерного варианта применяемого метода одна степень свободы. Соответствующее табулированное значение  $\chi^2_{0,1,1}$  равняется 2,71. Максимальные величины критерия  $\chi^2$  для вариантов разбиения  $T$  на подмножества приведены в таблице. Как мы видим, все они больше допустимого  $\chi^2_{0,1,1}=2,71$ . Таким образом, в пределах ареала рассматриваемой популяции существует четыре однородных по значениям частоты фенотипа локальности, проявляющихся на заложенной трансекте в виде участков  $T_1, T_2, T_3, T_4$ . Границы между ними «подсекаются» в следующих местах: 1 — между 6-й и 7-й, 2 — между 11-й и 12-й, 3 — между 16-й и 17-й и 4 — между 23-й и 24-й пробными площадками. Изменчивость значений частот фенотипов в данном случае можно назвать слабовыраженной скачкообразной. Здесь выявляется достоинство примененного метода, делающего возможным обнаружение границ в условиях квазиклиматичности изменчивости числовых значений признака.

В соответствии с целью работы следующим этапом анализа должно быть сопоставление полученных закономерностей в территориальном распределении частот фенотипа с особенностями ландшафтно-экологической дифференциации ареала популяций. В рассматриваемых условиях мощными факторами подобной дифференциации являются рельеф и экспозиция склонов. Как показал рекогносцировочный осмотр ареала популяции 1, южный, восточный, северный и западный секторы конусообразного террасового останца представляют собой различные ПТК, различающиеся своеобразием сочетаний биотических и абиотических компонентов природного комплекса. Специфичность условий экологии сопряжена с пространственной изменчивостью частот фенотипов в обследованной популяции. Прежде всего отметим, что положение границ участков с фиксированной частотой фенотипа достаточно хорошо совпадает с ЮЗ-, ЮВ-, СВ- и СЗ- образующими на поверхности конусообразной возвышенности. Таким образом, южный, восточный, северный и западный секторы ареала популяции примерно соответствуют ее участкам, однородным внутри себя и отличающимся от соседних по значениям частот фенотипов. Ландшафтно-экологический анализ показал, что природно-территориальные комплексы (ПТК), направляющие процесс ксероморфогенеза, в указанных секторах существенно различны. Так, дерновые неразвитые щебнистые почвы на участках трансект  $T_2$  и  $T_3$  (восточный и северный секторы) содержат значительно больше мелкозема (пылеватых и глинистых частиц), чем на участках  $T_1$  и  $T_4$  (южный и западный секторы). Это обеспечивает почвам восточных и северных склонов лучшую водоудерживающую способность и соответственно обуславливает лучшее водоснабжение произрастающих на них растений. В разнотравно-злаковых ассоциациях на участках  $T_2$  и  $T_3$  значительно выше примесь разнотравья и обилие

**Анализа пространственного распределения частоты фrena опушенности волосковых чешуй на трансекте в популяции ребенка шилового**

№ площадок на трансекте (I)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	0,14	0,19	0,16	0,17	0,19	0,21	0,26	0,28	0,25	0,31	0,26	0,34	0,38	0,34
Частота фена ( $f_e$ )	5,50													
Значение критерия $V_{\max}$ для границы однородного участка	6,17													
Однородные участки ( $T_a$ )														
Средние частоты фена на участках ( $f_a$ )														
Сектор популяции														

**продолжение таблицы**

№ площадок на трансекте (i)	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Частота фена ( $f_i$ )	0,36	0,29	0,24	0,27	0,25	0,21	0,26	0,22	0,24	0,21
Значение критерия $V_{max}$ для границы однородного участка	2,92									
Однородные участки ( $T_a$ )	$T_3$		$T_4$		$T_1$					
Средние частоты фена на участках ( $f_a$ )	0,34		0,24		0,19					
Сектор популяции	Северный		Западный		Южный					

самого гребенника, а также высота травостоя. Характерно, что распределение проективного покрытия растений на однородных участках трансекты имеет следующий вид (в %):  $T_1 - 20$ ,  $T_2 - 40$ ,  $T_3 - 50$ ,  $T_4 - 30$ . Перечисленные особенности растительного покрова являются фактором перераспределения инсоляции и вентиляции в травостоях. Совокупное влияние экспозиции склонов и тенеобразующих свойств травостоя обуславливает для рассматриваемых местообитаний следующее ранжирование участков по напряженности инсоляции (в порядке возрастания):  $T_3$ ,  $T_2$ ,  $T_4$ ,  $T_1$ . Картина территориального распределения степени сухости воздуха и почв по ПТК в пределах ареала популяции повторяет эту последовательность. Примечательно, что средние значения частоты фенов ( $f_a$ ) изменяются сопряженно со степенью ксероморфности ПТК:  $f_3 > f_2 > f_4 > f_1$  (табл.).

Таким образом, налицо взаимно-однозначное соответствие участков с однородными значениями частоты фена и ландшафтно-экологических выделов ареала популяции. На рубежах, достаточно хорошо совпадающих с границами ПТК, происходит статистически существенная смена значений частот фенов от одного ПТК к другому. Это показывает, что в данном случае может иметь место фиксация частот фенов в ландшафтно-экологических локальностях ареала популяции.

Рассмотренный метод статистического анализа пространственной структуры значений частот фенов был применен для изучения еще четырех гетерозоологических популяций гребенника шиповатого. Все эти эксперименты подтвердили явление сопряженности пространственной дифференциации частот фенов и ландшафтно-экологической подразделенности территории. Повсеместно частота фена «отсутствие опущения колосковых чешуй» возрастала с уменьшением общей ксеричности местообитаний, которую обуславливали и индизировали такие особенности ПТК, как увеличение мощности гумусового горизонта почв, утяжеление их механического состава, увеличение проективного покрытия и высоты растений, появление в составе ассоциаций более влаголюбивых форм и т. д. Причем это возрастание было не клинальным, а скачкообразным на границах ландшафтных локальностей. ПТК в отдельных случаях различались по средним значениям частоты фенов в 3—4 раза. Например, установлено, что в популяции, ареал которой захватывал луговой и лесной участки частота фена повышалась от 0,20—0,30 на лугу до 0,80—0,96 под пологом леса, где напряженность инсоляции существенно ниже.

Изложенный выше материал свидетельствует о наличии пространственной сопряженности между подразделенностью популяций гребенника шиповатого по частоте фенов и ландшафтной дифференциацией их ареалов. Подобные исследования проведены для других видов растений (*Elitriqia repens* L.(N), *Dactylis glomerata* L., *Trifolium repens* L.) в ПТК различного таксономического ранга сухостепной, лесостепной и лесной зон европейской части РСФСР. Анализ полученных при этом данных показал, что

изменчивость частоты фенов «отсутствие опушения (тех или иных) органов растения» оказалась хорошо коррелирующей с дифференциацией ареалов соответствующих популяций на ПТК, главным отличием которых была выраженность ксероморфности местообитаний. Частота фенов более или менее скачкообразно менялась на границах между ПТК, а внутри ПТК оставалась статистически однородной. Это явление существенно в том отношении, что дает в руки исследователя надежный метод картографирования пространственной структуры фенотипической изменчивости популяций растений. Мозаика ПТК территории оказывается той структурной основой, сообразно которой дифференцируется фенотипический (и, по-видимому, генотипический) состав популяции. Достаточно хорошая разработанность выделения на местности ПТК в современном ландшафтоведении вселяет надежду на успех решения проблемы фенетического картографирования.

Автор выражает признательность В. Д. Васильевой и А. Н. Шнецову за участие в полевых обследованиях природных популяций, а также Т. Н. Щемелевой — за проведение статистических расчетов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арманд Д. Л. Наука о ландшафте. М.: Мысль, 1975.  
 Милкина Л. И. Ландшафтный сборник. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 182—188.  
 Родионов Д. А. Статистические методы разграничения геологических объектов по комплексу признаков. М.: Недра, 1968.

УДК 594.382.4;591.157

## ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ БИНАРНЫХ ОТНОШЕНИЙ ДЛЯ ОЦЕНКИ СХОДСТВА БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ НА ПРИМЕРЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

*И. М. Хохуткин, Ю. А. Елькин*

*Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР,  
Свердловск*

Использование бинарных отношений при сравнении биоты позволяет оценить долю видов, наиболее сходных между собой в двух регионах. Анализу подвергнуты операционально значимые признаки фенотипа. Полученные выводы полностью соответствуют данным об истории формирования фауны в определенных частях ареала двух близких надсемейств инфраотряда *Helixinia*. Полагается, что использование бинарных отношений дает надежный критерий сходства между биотическими сообществами.

Установление и оценка степеней сходства (или отличия) носят достаточно общий характер и применяются в различных разделах биологии. С этим связано, например, решение ряда вопросов систематики и зоогеографии — оценка сходства популяций близких видов или степени общности фаун зоогеографических подразделений. Существует значительное число работ, посвященных таким исследованиям; в одних разрабатываются классические направления [Preston, 1962a, b; Старобогатов, 1970, Суханов, 1980], в других приводится модифицированная методика [см., например: Виленкин, Шилейко, 1979].

Основываясь на эмпирических обобщениях, некоторые авторы строят теоретические модели; другие, делая формальные допущения, анализируют затем конкретные данные в статистическом плане. Одним из авторов настоящей работы уже была описана методика применения бинарных отношений для оценки морфологического сходства [Елькин, Ищенко, 1979]. Применяя более строгие формальные посылки метода и проводя соответствующий анализ, возможно получить не столько более адекватную, сколько более простую (но менее точную) оценку данных и выявить биологический смысл возможных закономерностей.

Для анализа были использованы результаты собственных работ по экологии популяций восьми видов близких надсемейств — *Helicoidea* и *Hugromioidea* инфраотряда *Helixinia* и привлечены литературные данные, обработанные в интересующем нас плане по 967 видам этих надсемейств [Hidalgo, 1890; Gude, 1914; Sturani, Wagner, 1915; Pilsbry, 1927, 1939, 1948; Germain, 1930; Hesse, 1931, 1934; Mandahl-Barth, 1943; Zilch, Jaekel, 1962; Clench, Turner, 1962, 1964, 1966; Solem, 1965, 1966; Шилейко, 1972, 1978, 1979; Backhuys, 1975; Дамянов, Лихарев, 1975; Kerpene, Cameron, 1979]. Данные, касающиеся филогении и истории распространения этих видов, приведены по работам А. А. Шилейко. История фауны в настоящее время представляется следующей.

Виды надсемейства *Helicoidea* оформились в первой половине мелового периода на территории нынешней Северной Америки. Распространяясь в восточном направлении, непосредственные предки одного из американских семейств дали начало современным европейским представителям надсемейства. В эоцене представители двух других американских семейств распространились в юго-западном направлении, на территорию нынешней юго-восточной Азии, где дали начало двум другим надсемействам, от которых впоследствии отпочковалось еще одно. Виды надсемейства *Hugromioidea* в ископаемом состоянии известны только из олигоцена Европы, со времени ее окончательного отделения от Америки. Отсюда они двумя волнами мигрировали на восток. С первой часть видов дошла до берегов Тихого океана, со второй, гораздо позже, по линии хребтов Эльбруса и Копетдага, в Среднюю Азию проникли виды, давшие здесь начало двум эндемичным подсемействам. Одновременно со второй волной миграции в об-

ратном направлении продвигались два вида из азиатского семейства *Bradybaenidae*. Это семейство представлено анатомически достаточно компактной дальневосточной и среднеазиатской группировками. В последней выделяется более древняя, разрозненная, и более молодая, компактная и обширная, связанная с дальневосточными и центральноазиатскими видами, таксономические группировки. Здесь приведены данные, характеризующие продвижение видов в основном по территории Западной Европы и СССР.

Следует добавить, что виды одного из американских семейств проникли в северную часть Южной Америки, на острова Тихого Океана и в Австралию.

Таким образом, для целей нашего анализа принимается существование ассоциаций видов рассматриваемых надсемейств в следующих географических регионах: Северная Америка, Западная Европа, европейская часть СССР, Карпаты, Кавказ, Крым, Средняя Азия и Алтай, Дальний Восток, Филиппины, Австралия, Южная Америка, Индия и Таиланд.

У видов анализировались следующие дискретные признаки окраски раковины. Раковина может быть бесполосой, с одной или несколькими спиральными полосами (у ряда видов встречается лишь последний вариант окраски или количество полос у всех особей вида может быть постоянным). Другие варианты окраски не рассматриваются. Бесполосая раковина, точнее — роговой фон со светлой полосой по периферии — наиболее вероятный исходный вариант окраски. Одним из путей изменения окраски является общее посветление фона и вторичное появление узора, состоящего из спиральных полос или рядов цветных спиральных пятен [Шилейко, 1978]. Существуют многочисленные варианты слияния и разбиения этих полос. Здесь важно отметить, что наследование признака «опоясанности» (бесполосость — полосатость) носит, как это показано для *Arianta arbustorum*, *Cepaea nemoralis*, *C. hortensis*, *Bradybaena fruticum*, *Br. similis*, *Cochlicella acuta*, *Helix aspersa*, моногенный характер [Lang, 1904, 1906, 1908; Cain, Sheppard, 1955; Komai, Emura, 1957; Murray, 1963; Cook, King, 1966; Cook, 1969; Lewis, 1975; Хохуткин, 1979].

Таким образом, каждый рассматриваемый регион может быть охарактеризован определенным числом видов, обладающих бесполосыми, бесполосыми—однотолосыми, бесполосыми—многополосыми, толосатыми полиморфными и толосатыми мономорфными раковинами (табл. 1). При этом в каждом регионе учитываются лишь автохтонные (или происходящие из этого региона) виды.

Логика рассуждений при обработке полученных данных сводилась к следующему. Имеется конечное множество регионов:  $H = \{M_i\}$ ,  $i = 1, n$ . Каждый регион характеризуется набором видов:  $M_i\{x_{ij}\}$ ,  $j = 1, m$ , где  $x_{ij}$  — отдельные виды. Степень сходства между регионами оценивается количественно. Это означает, что мы должны построить функцию сходства на множестве  $H$  [Дюран, Одделл, 1977] следующим образом. Возьмем произвольную пару из

Таблица 1. Число видов с разными признаками окраски раковин в ареале надсемейств *Helicoidea* и *Hygromioidae*

Регион	Окраска раковины					
	Бесполо- сая	Бесполо- сая—од- нополос- ная	Бесполо- сая—мно- гополос- ная	Полоса- тая по- лиморф- ная	Полоса- тая мо- номорф- ная	Общее число видов
I. Дальний Восток	7	5	1	3	0	16
II. Сибирь и Алтай	5	2	0	0	1	8
III. Средняя Азия	35	4	3	1	6	49
IV. Кавказ	24	1	16	4	10	55
V. Крым	1	0	3	0	0	4
VI. Карпаты	13	1	5	0	0	19
VII. Европейская часть СССР	5	2	7	3	0	17
VIII. Западная Европа	59	18	24	17	45	163
IX. Северная Америка	19	3	23	65	75	185
X. Южная Америка	61	0	0	0	0	61
XI. Филиппины	19	0	6	69	126	220
XII. Индия	101	1	0	2	15	119
XIII. Таиланд	2	0	1	2	1	6
XIV. Австралия	10	4	8	20	11	53
XV. Сибирь, Алтай и Средняя Азия (II+III)	40	6	3	1	7	57
XVI. Кавказ и Крым (IV+V)	25	1	19	4	10	59
XVII. Европейская часть СССР и Карпаты (VI+VII)	18	3	12	3	0	36
XVIII. Европа (VII+VIII)	64	20	31	20	45	180
XIX. Европа и Карпаты (VI+VII+VIII)	77	21	36	20	45	199
XX. Европа, Карпаты, Крым и Кавказ (IV+V+VI+VII+VIII)	102	22	55	24	55	258
XXI. Старый Свет (I–VIII)	149	33	59	28	62	331
XXII. Новый Свет (IX+X)	80	3	23	65	75	246

$H$  и будем рассматривать объединение  $M$  множеств  $M_i, M_j$ , т. е.  $M = M_i \cup M_j$ . Тем самым мы получаем разбиение множества на пять (система признаков) непересекающихся классов, т. е., по определению, данное разбиение дает бинарное отношение эквивалентности на множестве  $M$ , где каждый вид представляется как вектор, содержащий только нули (нет признака) и единицы (есть признак), т. е. бинарные данные. Бинарное отношение  $\phi$  на  $M$  является отношением эквивалентности, если оно рефлексивно, симметрично и транзитивно [Корн, Корн, 1980].

Перейдем к построению функции сходства  $F$  на множестве  $H$ . Подсчитаем количество пар  $S_{ij}(x_i \phi x_j)$ , где  $x_i$  из  $M_i$ ,  $x_j$  из  $M_j$  и отнесем к сумме  $S$  пар  $x/y$ , где  $x$  и  $y$  — виды, принадлежащие к

одному из множеств  $M_i$  или  $M_j$ . Тогда

$$F(M_i, M_j) = \frac{s_{ij}}{s} = \frac{2 \sum_k f_{ki} f_{kj}}{\sum_k f_{ki}^2 + \sum_k f_{kj}^2},$$

где  $f_{ki}(f_{kj})$  — количество видов в регионе  $M_i(M_j)$ , обладающих признаком  $k$ . Пары значений функции сходства объединим в матрицы сходства. Для наших регионов матрицы сходства представлены в табл. 2—4.

Таблица 2. Матрица сходства регионов XIV, XXI, XXII в когортах признаков 2-3-4, 2-3-4-5, 1-2-3-4-5

	XXII	XIV		XXI	XIV
XXI	66; 82; 82	41; 38; 20	XXII		57; 42; 36

Таблица 3. Матрица сходства регионов XIV, XVI, XXI+XI в когортах признаков 2-3-4, 2-3-4-5, 1-2-3-4-5

	XVI	XIV		XXI+XI	XIV
XXI+XI	82; 73; 74	34; 18; 16	XVI		57; 42; 36

Таблица 4. Матрица сходства регионов I, IX, XV, XVI, XIX в когортах признаков 2-3-4, 2-3-4-5, 1-2-3-4-5

	XIX	XVI	XV	I
IX	64; 77; 67	27; 27; 32	6; 13; 23	10; 5; 7
XIX		63; 53; 56	23; 27; 62	19; 10; 15
XVI			32; 48; 81	17; 14; 36
XV				89; 55; 36

Сравним по функциям сходства три региона: Новый Свет, Старый Свет и Австралию (см. табл. 2). По значению функции сходства строим дерево с максимальной длиной ребер, вершинами которого являются рассматриваемые регионы. Под длиной ребра понимается значение функции сходства. Получаем граф [Берж, 1958], центральной вершиной которого для всех рассматриваемых когорт признаков является Новый Свет:

XXI      XXII      XIV

Картина не меняется и при анализе второй матрицы (табл. 3). Далее сравним таким же образом Северную Америку, Европу (с Карпатами), Кавказ и Крым, Среднюю Азию (с Алтаем и Сибирью) и Дальний Восток. Рассматривая третью матрицу (табл. 4), мы видим уменьшение значений коэффициентов сходства по мере удаления регионов от Северной Америки и от посылительно друг друга.

Не останавливаясь на остальных регионах, дающих принципиально такую же картину, перейдем к заключительным замечаниям.

Виды рассматриваемых таксонов широко представлены в фауне Палеарктики, а в ряде случаев и за ее пределами. Во многих регионах они составляют значительную часть биотического сообщества или ассоциации за ее пределами. Нами проанализированы признаки видов регионов (Западная Европа, СССР, Австралия), по которым имеется новейшая литература или данные, необходимые для понимания узловых моментов проблемы (Америка). Сведения по остальным регионам приведены в основном иллюстративно.

Поскольку экологический термин «ниша» и генетический «фенотип» по Ю. Одуму [1975] — понятия аналогичные, то отличия по значимым переменным фенотипа позволяют с достаточной степенью надежности оценить и экологические различия между видами. Таким образом, концепция экологической ниши, основанная на различиях между видами по одной или нескольким важным (операционально значимым) характеристикам позволяет прибегнуть к сравнению биот (или ассоциаций) различных регионов под одним и тем же углом зрения.

Система признаков, предложенная нами для анализа, иная, чем те, с которыми обычно работают систематики и которые лежат в основе распознавания разных видов (признаки половой системы, другие признаки раковины). В основу нашей системы положены дискретные альтернативные вариации признаков, т. е. фены. Селективная ценность этих признаков просто неизвестна для подавляющего большинства видов, да и у хорошо изученных много неясного по этому вопросу. Существует однако достаточное число работ, свидетельствующих, что «естественный отбор поддерживает полиморфизм» [Кларке, 1977]. Поэтому не возникает особых сомнений о важности этих (или скоррелированных с ними) признаков для жизнедеятельности рассматриваемых видов.

Анализ, проведенный нами, показывает, что Новый Свет является центром расхождения когорт данных признаков. Он выявляет далее определенные отличия видов Западной Европы от видов европейской части СССР и последних — от видов Карпат. Об отличиях остальных регионов по комплексу видов, обладающих определенными признаками, уже говорилось. Все представленные данные практически полностью соответствуют материалам по структуре фауны и взглядам на ее формирование.

# ЛИТЕРАТУРА

- Берж К. Теория графов и ее применение: Пер. с фр. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 319 с.
- Виленькин Б. Я., Шилейко А. А. Способ оценки уровня эндемизма фауны.— Зоол. журн., 1979, т. 58, № 11, с. 1720—1727.
- Дюрин Б., Одедл П. Кластерный анализ: Пер. с англ. М.: Статистика, 1977. 128 с.
- Елькин Ю. А., Ищенко В. Г. Опыт применения бинарных отношений для оценки морфологического сходства (на примере представителей рода *Rana*).— Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 4, с. 618—621.
- Кларке Б. Причины биологического разнообразия.— В кн.: Молекулы и клетки: Пер. с англ. М.: Мир, 1977, № 6, с. 316—334.
- Корн Г., Корн Т. Справочник по математике: Пер. с англ. М.: Наука, 1968, 720 с.
- Одум Ю. Основы экологии: Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Суханов В. В. Связь между площадью острова и видовым разнообразием.— В кн.: Тез. докл. VII Всесоюз. зоогеогр. конф. М.: Наука, 1980, с. 169—171.
- Хозуткин И. М. О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Mull.) — Генетика, 1979, т. 15, № 5, с. 868—871.
- Шилейко А. А. Некоторые аспекты изучения современных континентальных брюхоногих моллюсков.— В кн.: Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных, 1972, № 1, 187 с.
- Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea.— В кн.: Моллюски. Л.: Наука, 1978. 360 с. (Фауна СССР. Нов. серия; Т. 117).
- Шилейко А. А. Система отряда Geophila (=Helicida) (Gastropoda, Pulmonata).— В кн.: Морфология, систематика и филогения моллюсков. Л.: Наука, 1979, с. 44—69. (Тр. Зоол. ин-та; Т. 80).
- Backhuys W. Zoogeography and taxonomy of the land and freshwater molluscs of the Azores. Amsterdam: Backhuys and Meesters, 1975. 350 blz.
- Cain A. J., Sheppard P. M. Some breeding experiments with *Cepaea nemoralis* (L.).— J. Genetics, 1957, vol. 55, N 1, p. 195—199.
- Clench W. J., Turner R. D. Monographs of the genera *Papustyla*, *Forcartia* and *Meliobba* (Puppuininae: Camaenidae).— J. Malacol. Soc. Austral., 1962, vol. 6, p. 3—33.
- Clench W. J., Turner R. D. Monographs of the genera *Megalacron* and *Rhytidococoncha* (Papuinae: Camaenidae).— J. Malacol. Soc. Austral., 1964, vol. 8, p. 36—71.
- Clench W. J., Turner R. D. Monographs of the genus *Rhynchotrochus* (Papuinae: Camaenidae).— J. Malacol. Soc. Austral., 1966, vol. 9, p. 59—95.
- Cook L. M. Results of breeding experiments of *Diver* and *Stelfox* on *Helix aspersa*.— Proc. Malacol. Soc. London, 1969, vol. 38, p. 351—358.
- Cook L. M., King J. M. B. Some data on the genetics of shell-character polymorphism in the snail *Arianta arbustorum*.— Genetics, 1966, vol. 53, N 3, p. 415—425.
- Дамьянов С. Г., Лухарев Н. М. Сухоzemни охлюви (Gastropoda terrestria): Фауна на България. София: Изд-во Бълг. АН, 1975, т. 4, с. 425.
- Germain L. Mollusques terrestres et fluviatiles. Fauna de France. P., 1930, vol. 21. 477 p.
- Gude G. K. (Trochomorphidae — Janellidae). Mollusca. 2. The fauna of British India, including Ceylon and Burma / Ed. L. Court. L.: Taylor and Francis, 1914. 520 p.
- Hesse P. Zur Anatomie und Systematik palaearktischer Stylommatophoren.— Zoologica, 1931, Bd. 31, N 81, H. 1/2, S. 1—118.
- Hesse P. Zur Anatomie und Systematik palaearktischer Stylommatophoren.— Zoologica, 1934, vol. 33, N 85, S. 1—59.
- Hidalgo J. G. Estudios preliminares sobre la fauna malacológica de las Islas Filipinas.— Obras malacol., Madrid, 1890. N 1. 632 p.

- Kerney M. P., Cameron R. A. D. A field guide to the land snails of Britian and North-West Europe. L.: Collins, 1979. 288 p.
- Komai T., Emura S. A study of population genetics on the polymorphic land snail *Bradybaena similaris*.— *Evolution*, 1955, vol. 9, N 4, p. 400—418.
- Lang A. Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Variabilitätsbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L.— *Denkschr. med.-naturwiss. Ges. Jena*, 1904, Bd. 11, S. 439—506.
- Lang A. Über Mendelschen Gesetze, Art — und Varietätenbildung Mutation und Variation, insbesondere bei unsern Hain — und Gartenschnecken.— *Verh. schweiz. naturforsch. Ges. Luzern*, 1906, Bd. 88, S. 209—254.
- Lang A. Über die Bastarde von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. Eine Untersuchung zur experimentellen Vererbungslehre. Jena: G. Fischer Verl., 1908, S. 1—120.
- Lewis G. Shell polymorphism in the snail *Cochlicella acuta* (Müller) and some data on its genetics.— *Biol. J. Linn. Soc.*, 1975, vol. 7, p. 147—160.
- Mandahl-Barth G. Systematische Untersuchungen über die Heliciden — Fauna von Madeira.— *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, 1943, Bd. 469, S. 1—93.
- Murray J. The inheritance of some characters in *Cepaea hortensis* and *Cepaea nemoralis* (Gastropoda).— *Genetics*, 1963, vol. 48, N 4, p. 605—615.
- Pilsbry H. The structure and affinities of *Humboldtiana* and related Helicid genera of Mexico and Texas.— *Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia*, 1927, vol. 79, p. 165—192.
- Pilsbry H. Land molluscs of North America (North of Mexico), Philadelphia, 1939, vol. 1, N 1. 573 p.
- Pilsbry H. Land molluscs of North America (North of Mexico). Philadelphia, 1948, vol. 2, N 2, p. 521—1113.
- Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity.— *Ecology*, 1962a, vol. 43, N 2, p. 185—215.
- Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity.— *Ecology*, 1962b, vol. 43, N 3, p. 410—432.
- Solem H. Land snails of the genus *Amphidromus* from Thailand (Mollusca: Pulmonata: Camaenidae).— *Proc. US Nat. Mus.*, 1965, vol. 117, N 3519.
- Solem A. The neotropical land snail genera *Labyrinthus* and *Isomeria* (Pulmonata, Camaenidae).— *Publ. Field Mus. Natur. Hist., Fieldiana: Zoology*, 1966, vol. 50. 226 p.
- Sturany R., Wagner A. J. Über schalentragende Landmollusken aus Albanien und Nachbargebieten.— *Denkschr. Kön. Akad. Wiss., math.-natur. Kl.*, 1915, Bd. 91, S. 19—138.
- Zilch A., Jaeckel S. G. A. Mollusken.— In: *Die Tierwelt Mitteleuropas, Ergänzung zu II Bd. 1. Leipzig*, 1962, S. 1—294.

Часть вторая  
**ВЫДЕЛЕНИЕ ФЕНОВ  
И ИЗУЧЕНИЕ ФЕНОФОНДА ПОПУЛЯЦИЙ**

---

УДК 575.21:594.15:597.551

**ПОЛИМОРФИЗМ  
ПО ЧИСЛУ КОСТНЫХ ЩИТКОВ  
И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗОЛЯЦИЯ  
ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ БЕЛОГО МОРЯ**

*В. В. Зюганов*

*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР,  
Москва*

Исследование начальных этапов эволюционного процесса является одной из важнейших задач эволюционной биологии. Образование форм внутри вида в ряде случаев, несомненно, знаменует начало видообразования [Тимофеев-Ресовский и др., 1973]. В последнее время было выполнено много исследований, показавших решающую роль пространственной изоляции в видообразовании [Майр, 1974], однако и сейчас остаются не вскрытыми многие конкретные механизмы, создающие разнообразие видов и форм животных. Для выявления факторов, определяющих формообразование в пределах вида, перспективно сравнение изменчивости популяций, длительное время развивавшихся как в одинаковых, так и в разных условиях [Яблоков, 1966]. Представляет интерес анализ таких ситуаций, когда в относительно небольшом регионе обитает несколько родственных форм. При этом существенно, чтобы возраст и история формирования данного региона были известны, а дивергенция форм не зашла слишком далеко и можно было бы установить степень их генетической близости.

Такое исследование было проведено на трехиглой колюшке *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae, Pisces). У колюшки четко выражен полиморфизм по признаку «число костных латеральных пластинок на теле», причем многощитковая морфа *trachurus* встречается и в морских, и в пресных водах, а малощитковая *leirurus* — только в пресных, обнаруживая при этом значительную морфоэкологическую изменчивость. Интенсивное изучение экологии, зоогеографии, физиологии и генетики колюшки не привело пока к выяснению механизмов морфологической дивергенции популяций. Вопрос о происхождении и взаимоотношениях комплекса форм в пределах *G. aculeatus* complex дискутируется в

эволюционной литературе десятки лет. Мнение большинства авторов сводится к тому, что пресноводные представители этой группы колюшковых произошли от морских, поскольку семейство *Gasterosteidae* считается исходно морским [Никольский, 1974]. Однако вопрос о происхождении и взаимоотношениях форм в комплексе *G. aculeatus* по существу остается открытым из-за отсутствия четких данных о времени заселения пресноводных водоемов и темпах образования пресноводных форм. Руководствуясь высказанными выше соображениями, для исследования механизмов формообразования у колюшки был избран комплекс озерных и морских популяций в бассейне Белого моря.

### Особенности распределения боковых пластин

Различают три морфы с разным числом боковых пластин (см. рис.): *trachurus* (20—30) (непрерывный ряд пластин покрывает все тело, сливаясь с хвостовым килем), *semiarmatus* (10—20) (пластины есть в передней части тела, и имеется киль на хвостовом стебле, но между пластинами и килем всегда есть разрыв), *leiurus* (3—8) (тело голое, киля нет, лишь в передней части тела есть несколько крупных пластин) [Munzing, 1959]. Несмотря на то, что число щитков — это признак, который относится к количественным, меристическим, морфы колюшки дискретны и выделяются качественно: каждую добытую особь мы легко можем отнести к той или иной морфе, поскольку отсутствие киля сразу же позволяет определить особь как *leiurus*, а наличие разрыва между пластинами на теле и килем отделяет *semiarmatus* от *trachurus*, у которой такого разрыва нет.

Работы, посвященные генетике морф колюшки, проводились разными исследователями [Munzing, 1959; Lindsey, 1962; Hagen, Gilbertson, 1973; Avise, 1976]. Мюнцинг [Munzing, 1959] считает, что принадлежность к морфам *trachurus*, *semiarmatus*, *leiurus* определяется одним локусом с аллелями T и t, им соответствуют генотипы TT, Tt и tt. Предполагается неполное доминирование. Однако результаты некоторых скрещиваний, проведенных Мюнцингом, необъяснимы с помощью однолокусной модели: *trachurus* × *leiurus* в первом поколении дает только *trachurus* и *leiurus*, тогда как должны быть все фенотипы *semiarmatus*. Хаген и Гилбертсон [Hagen, Gilbertson, 1973] установили, что коэффициент наследуемости боковых пластин колюшки оз. Ванато (Северная Америка) весьма высок ( $h^2=0,83$ ), и предложили двулокусную схему наследования: по их мнению, фенотип *complete* (соответствует *trachurus*) определяют генотипы AABB, AaBV, AABv, фенотип *partial* (соответствует *semiarmatus*) — AaBv, AAvv, aaBV, фенотип *low* (соответствует *leiurus*) — aavv, Aavv, aaBv. Однако их скрещивания *complete* × *low* дают в потомстве только *complete* ( $n=81$ ), в то время как по их схеме должны появиться еще и *low*, и *partial*. Кроме того, результаты скрещи-

ваний, проведенных Эвайсом [Avisé, 1976], low $\times$ high (trachurus) в первом поколении дали только low и high в соотношении, близком 1:1, а при скрещивании high $\times$ high в F<sub>1</sub> в одном случае выщепилась и low, что также необъяснимо схемой этих авторов. В. С. Кирпичников [1979] считает эту схему искусственной. На основании критического анализа результатов скрещиваний морф колюшки, проведенных указанными авторами, нами предложена другая схема наследования, которой не противоречат все результаты скрещиваний, полученные этими авторами. По этой схеме: trachurus — ААСС, ААСС, ААсс, Аасс, semiarmatus — АаСС, АаСС, leiurus — ааСС, ааСС, аасс [Зюганов, 1979]. Несомненно, эта схема требует экспериментальной проверки.

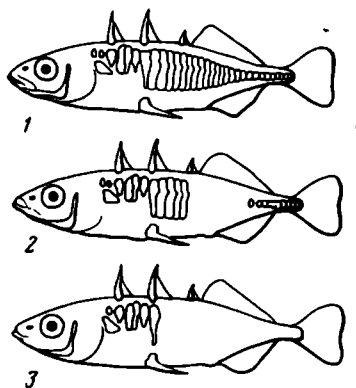


Рис. 1. Морфы трехиглой колюшки

1 — trachurus,  
2 — semiarmatus,  
3 — leiurus

## Особенности полиморфизма в природных популяциях

В комплексе морских и озерных популяций колюшки бассейна Кандалакского залива Белого моря обитают мономорфные популяции trachurus, полностью изолированные пресноводные водоемы (оз. Святое, Лобанежское, Кумяжье, Машинное и др.) населены мономорфными популяциями leiurus. В популяциях типа озер Клюквенное и Марцы (куда заходит на нерест по ручьям морская trachurus) полиморфизм поддерживается за счет мигрантов из моря, в этих озерах встречаются все три морфы [Зюганов, 1978]. Интересной с точки зрения исследования формообразования у колюшки оказалась пресноводная изолированная популяция «Карьер», представляющая собой потомков основателей, вселенных человеком 15 лет назад из моря в водоем резко олиготрофного типа — оз. Карьер (образовавшийся около 30 лет назад в результате затопления грунтовыми водами слюдяного карьера). В популяции оз. Карьер есть все три морфы, следовательно, после попадания в озеро морфы trachurus в короткий срок там появились две другие морфы. Интересно, что за 4 года наблюдений (1975—1978) доля морфы leiurus возросла от 6,8 до 11,5%.

Можно предположить, что полиморфизм озерных популяций колюшки по числу боковых пластин обуславливается двумя совершенно разными причинами: а) изменением направления отбора в результате образования пресноводной популяции от «мор-

ских» основателей, б) установлением вторичного контакта с морской популяцией, или, иными словами, гибридизацией между морской *trachurus* и пресноводной *leiurus* в результате нарушения биотопических преград.

В 1978 г. были предприняты попытки экспериментально проверить эти положения. С целью проверки первого предположения в два карьера, расположенных близ Беломорской биостанции ЗИН АН СССР «мыс Картеш» («Рудник» и «Черный»), ранее не заселенных колюшкой, были выпущены 50 и 20 экз. разнополых (соотношение полов 1:1) половозрелых особей морфы *trachurus* из моря. В водоеме «Рудник» в августе 1978 г. было выловлено первое поколение потомства от этих основателей. Оказалось, что из 17 потомков 8 экз. — *leiurus*, 7 — *trachurus*, 2 — *semiarmatus* (соответственно 47, 43 и 10%). В карьере «Черный» в первом поколении оказалось 10,7% *semiarmatus* (6 экз.) и 89,3% *trachurus* (50 экз.). Эти факты прямо подтверждают возможность «мгновенного» образования морф *leiurus* и *semiarmatus* при изоляции в пресноводном водоеме группы особей *trachurus* из моря. Таким образом, в популяциях типа «Карьер» можно видеть переход от мономорфизма «морского типа» (только *trachurus*) к мономорфизму «пресноводного типа» (только *leiurus*).

С целью проверки второго предположения в карьер «Попов», ранее не заселенный колюшкой, в 1978 г. были внесены основатели: 10 самок из моря (*trachurus*) и 10 самцов *leiurus* из мономорфной популяции оз. Машинного. В 1979 г. состав потомства оказался следующий: 2 экз. *leiurus* (7%), 14 *semiarmatus* (45%), 15 *trachurus* (46%); в 1980 г. — 12 *leiurus* (44%), 14 *trachurus* (56%), каждая морфа была представлена самцами и самками. Таким образом, проведенный эксперимент подтвердил и второе предположение о том, что внутрипопуляционное морфологическое разнообразие колюшек в бассейне Белого моря может обуславливаться и гибридизацией между пресноводными и морскими популяциями.

## Обсуждение

Полученные данные показывают, что дифференциация популяций трехглазой колюшки на морфы в бассейне Белого моря не привела пока к возникновению изолирующих механизмов между морскими и пресноводными группировками, и нарушение изоляции между ними приводит к возникновению морфологического разнообразия и плодовитого потомства в гибридных популяциях.

Поскольку обитание морфы *trachurus* приурочено к морским водам, а в пресноводных изолированных водоемах встречается только морфа *leiurus*, напрашивается предположение, что пресноводная и морская формы должны различаться физиологически, в первую очередь — по отношению к солености воды. Это предположение подтвердилось экспериментально. Оказалось, что сперма-

тозоиды всех исследованных особей *leirurus* и большинство исследованных самцов пресноводных *trachurus* неспособны к активации в морской воде начиная с 18‰ (в Белом море нормальная соленость 26—28 ‰), в то время как сперматозоиды морских *trachurus* активировались в широком диапазоне солености от 4 до 50‰, но не активировались в пресной воде (без предварительной акклиматизации самцов к пресной воде). Однако выдерживание морских самцов в пресноводных аквариумах в течение 6—12 часов приводило к тому, что их спермии приобретали способность к активации в пресной воде. Спермии большинства особей *semiararmatus* также не активны в морской воде. Известно, что из большинства озер осенью совершается скат молоди колюшки в море. Однако из-за «стерильности» спермиев *leirurus* в морской воде невозможно оплодотворение самовоспроизводящейся группировки особей морфы *leirurus* в море [Соин, Зюганов, 1979; Зюганов, Хлебович, 1979]. Несомненно также, что и *trachurus*, и *semiararmatus*, имеющие пресноводное происхождение, не могут размножаться в море (самцы). В то же время нет никаких препятствий для освоения пресных вод на побережье Белого моря для морской формы *trachurus*.

Сравнение пресноводных и морских популяций между собой, а также сравнение морф внутри популяций по исследованным 11 обычным морфологическим признакам не обнаружило каких-либо достоверных различий [Зюганов, 1978]. Ясно, что дифференциация между морскими и пресноводными популяциями зашла недалеко. Анализ биохимической изменчивости по ряду белков подтверждает этот вывод [Зюганов, 1979]. По-видимому, в данном районе происходят начальные стадии микроэволюционного процесса.

На основе рассмотренного материала ниже предлагается гипотеза, объясняющая возникновение и взаимоотношения морф трехиглой колюшки. Очевидно, число боковых пластин — маркерный признак (возможно, сам по себе не имеющий никакой адаптивной ценности), но зато генетически связанный с осморегуляционными адаптациями. В море, в условиях высокой солености, получают преимущество солеустойчивые *trachurus* (и взрослые особи, и их половые клетки), но идет сильный отбор против *leirurus* и *semiararmatus* (в первую очередь на уровне половых клеток). Отсюда возникает в море мономорфизм *trachurus*. Однако, когда часть морской популяции колонизирует пресноводный водоем, появляются все три морфы. Отбор против *leirurus* и *semiararmatus* в пресноводном водоеме, очевидно, снимается. При изоляции группы особей морской популяции в пресноводном водоеме уже в первых поколениях происходит выщепление *semiararmatus* и *leirurus*, как это видно на примере экспериментальных популяций «Карьер», «Рудник», «Черный». В такого типа новообразованных полиморфных популяциях все три морфы выступают как внутрипопуляционные вариации. Очевидно, морфа *leirurus* имеет в пресной воде селек-

тивные преимущества по сравнению с другими двумя морфами. Об этом свидетельствует то, что в прибрежных изолированных озерах Святое, Лобанежское, Машинное и других, возраст которых не превышает 5—7 тыс. лет, обитают мономорфные популяции *leiurus*. С момента выщепления *leiurus* и *semiarmatus* до полного исчезновения *semiarmatus* и *trachurus* популяция будет полиморфной (переходный полиморфизм). С течением длительного времени изолированные популяции *leiurus* могут приобрести изолирующие механизмы как от морских популяций *trachurus*, так и от других популяций *leiurus*. Они могут приобрести новые признаки, например меланизм, гигантизм, потеря тазового пояса, спинных колючек, как у колюшек о-вов Королевы Шарлотты [Moodie, 1972], и превращаться в группы подвидового и видового рангов. Озерные популяции *leiurus* обитают в разных районах Голарктики, в разнообразных экологических условиях, например в термальных источниках Камчатки и Исландии и в холодных озерах Новой Земли, тем не менее во многих озерных популяциях от Алжира до Гренландии и от Англии до Кореи независимо возникают формы, сходные по признаку «уменьшенное число боковых пластин и отсутствие киля». Мы полагаем, что генофонды популяций *leiurus* в разных географических точках далеко не идентичны, однако в каждой такой популяции зафиксированы аллели, определяющие число боковых пластин, характерное для *leiurus*.

Из результатов исследований на Белом море не следует, что главным фактором, определяющим становление популяций *leiurus* в пресноводных озерах, является хищничество и предпочтительное выедание хищными рыбами морф *trachurus* и *semiarmatus* (как это полагают Д. Хаген и Л. Гильбертсон [Hagen, Gilbertson, 1972] и другие авторы). В одних из исследованных на Белом море водоемах, населенных мономорфными популяциями *leiurus* (оз. Святое, Кумяжье), имелись хищники (кумжа), а в других (оз. Машинное, Лобанежское) они отсутствовали. По-видимому, отбор морфы *leiurus* в пресноводных водоемах контролируется абиотическими факторами среды, и морфа *leiurus* «вытесняет» другие морфы вследствие более приспособленности к пресной воде осморегуляторного аппарата, хотя в полной мере причины отбора морфы *leiurus* в пресной воде еще не совсем ясны. Гораздо более ясными представляются причины отсутствия самостоятельных воспроизводимых группировок *leiurus* в морях, несмотря на то, что из озер совершается скат молоди в море. Как видно из ранее полученных результатов, из-за неспособности спермиев пресноводных колюшек в морской воде к активации невозможно оплодотворение и существование самовоспроизводящейся группировки, состоящие из особей морфы *leiurus*, в море [Соин, Зюганов, 1979].

Таким образом, пусковым механизмом формообразования в комплексе *G. aculeatus* является колонизация морской формой (морфы *trachurus*) пресных вод, точнее изоляция групп особей

морской формы в замкнутых пресноводных водоемах. Затем следует быстрое (в течение нескольких поколений) расщепление этой генетически гетерогенной морфы (гетерогенность морской популяции поддерживается, очевидно, регулярным скатом молоди колюшки из пресных озер, хотя не исключено также, что и большей приспособленностью гетерозигот), появление морф *leiurus* и *semiarmatus* и последующее становление мономорфизма *leiurus*. Эта первоначальная морфологически внутривидовая дифференциация не сопровождается возникновением изолирующих механизмов между всеми тремя морфами. В популяциях, где наблюдается переходный полиморфизм, морфы могут скрещиваться между собой. Другой причиной полиморфизма и появления морфы *semiarmatus* является вторичный контакт между пресноводными мономорфными популяциями *leiurus* и морскими мономорфными популяциями *trachurus* при нарушении естественных биотопических преград.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Зюганов В. В. Факторы, определяющие морфологическую дифференциацию трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*).— Зоол. журн., 1978, т. 57, № 11, с. 1686—1694.
- Зюганов В. В. Механизмы формообразования в комплексе *Gasterosteus aculeatus sensu lato*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979.
- Зюганов В. В., Хлебович В. В. Анализ механизмов, определяющих различное отношение спермиев морской и пресноводной формы трехиглой колюшки к солености среды.— Онтогенез, 1979, т. 10, № 5, с. 506—509.
- Кирипичников В. С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М.: Высш. школа, 1974.
- Соин С. Г., Зюганов В. В. Особенности активации сперматозоидов и оплодотворяемости икры внутривидовых форм трехиглой колюшки Белого моря в воде различной солености.— Биол. науки, 1979, № 2, с. 32—34.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966.
- Avise J. S. Genetics of plate morphology in an unusual population of threespine sticklebacks.— Genet. Res. Camb., 1976, vol. 27, p. 33—46.
- Hagen D. W., Gilbertson L. G. Geographic variation and environmental selection in *Gasterosteus aculeatus* in the Pacific Northwest America.— Evolution, 1972, vol. 26, p. 32—51.
- Hagen D. W., Gilbertson L. G. The genetics of plate morphs in freshwater threespine sticklebacks.— Heredity, 1973, vol. 31, p. 75—84.
- Lindsey C. C. Experimental study of meristic variation in population of *Gasterosteus aculeatus*.— Canad. J. Zool., 1962, vol. 40, p. 271—312.
- Moodie G. E. Predation, natural selection and adaptation in unusual threespine stickleback.— Heredity, 1972, vol. 28, p. 155—167.
- Munzing J. Biologie, Variabilität und Genetik von *Gasterosteus aculeatus* Untersuchungen im Elbegebiet.— Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1959, Bd. 44, S. 317—382.

## ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ

*С. А. Мамаев, А. К. Матвеев*

*Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР,  
Свердловск*

Анализ достижений систематики и генетики последних десятилетий показывает, что дальнейшее развитие популяционной теории, решение сложных проблем внутривидовой систематики и прикладных задач селекции и семеноводства пуждается в разработке новых совершенных методов исследований, которые имели бы достаточно высокую разрешающую способность и исключали односторонность выводов.

В настоящее время при изучении структуры популяций растений применяются самые различные методы: сравнительно-морфологический, кариологический, эколого-физиологический, биохимический и различные их варианты. Как правило, абсолютное преобладание имеет первый из них, который является менее трудоемким, позволяет быстро накапливать большой статистический материал и ближе к принятому в научной практике морфологическому критерию вида.

При изучении популяций древесных растений чаще всего используются признаки, характеризующие структуру побегов, листьев, семян и корки, имеющие большую таксономическую ценность. Эти показатели и являются маркерами, позволяющими с определенной условностью оценить генетическую сущность внутривидовых формирований. Однако среди дендросистематиков, лесных генетиков и селекционеров нет единого мнения о репрезентативности этих признаков-маркеров (фенов) и целесообразности их использования для изучения популяционной структуры вида.

Учитывая это, мы в течение ряда лет разрабатывали и применяли в исследованиях по внутривидовой изменчивости и популяционной экологии комплексный морфофизиологический метод, сущность которого заключается, во-первых, в использовании широкого набора признаков и в поэтапном изучении изменчивости, во-вторых.

Для характеристики изменчивости особей в популяции используется определенный набор признаков различного типа. Все признаки, по-видимому, можно разделить на три группы:

- а) структурные, характеризующие особенности строения, форму и размеры органа;
- б) функциональные, показывающие специфику физиолого-биохимических процессов в органах растений;

в) химические, характеризующие содержание тех или других органических соединений в тканях.

Хотя это деление, в известной мере, условно, каждая из выделенных групп признаков весьма специфична и характеризует разные свойства организма. Мы привлекали признаки из всех указанных групп, так как использование признаков одной группы (обычно структурных) приводит к одностороннему толкованию существа внутривидовых категорий и вида в целом. Напомним, что в дендросистематике, например, долгое время имеет хождение представление о «расах» сосны обыкновенной, различающихся по форме апофиза, о цветосеменных расах сосны, о «расах» (формах) ели, различающихся по типу ветвления и т. д. Как показывает опыт, все эти «расы», по-видимому, не различаются между собой по другим, более важным показателям и свойствам и представляют лишь механическое объединение особей, характеризующихся одной общей чертой, не дающей каких-либо преимуществ в борьбе за существование. Для характеристики внутривидовых категорий необходима оценка особей или их групп обязательно по комплексу показателей.

Признаки можно сгруппировать и по другому принципу, а именно по их способности трансформироваться в процессе временной адаптации к условиям среды, в которых существует популяция. Их можно в этом случае разделить на эволюционно относительно стабильные и лабильные. Первые в течение длительного времени достаточно неизменны и сохраняют стабильность многие десятки поколений. Об этом свидетельствуют, в частности, палеоботанические данные, а также обязательная встречаемость одного и того же фена в самых различных частях видового ареала и их слабая экологическая валентность. Лабильные признаки трансформируются в зависимости от изменений экологических факторов жизни вида, наблюдающихся в процессе его эволюции. Косвенным свидетельством этого служит синхронное изменение таких признаков по отдельным экотопам, в разных эколого-географических стадиях вида.

Для данного исследования были использованы следующие стабильные признаки: окраска семян у хвойных, формы чешуй и апофиз шишек, окраска генеративных органов (у хвойных), форма плодовых чешуй (у берез), белковый и изоферментный спектры.

Из лабильных были использованы следующие признаки: размеры и форма листьев; размеры семян, шишек, сережек (у березы); окраска, строение корки у березы, количество смоляных каналов в хвое; опушенность листьев у березы; уровень термофильности и продолжительность периода покоя семян; термостойкость органов; содержание антоцианов.

Использовались также и признаки промежуточного типа.

Второй из существенных особенностей предлагаемого комплексного метода является обязательное поэтапное изучение всех основных форм изменчивости по следующей схеме.

1. Изучение эндогенной изменчивости.
2. Изучение сезонной изменчивости.
3. Изучение экологической изменчивости.
4. Изучение внутрипопуляционной (индивидуальной) изменчивости.
5. Изучение межпопуляционной (географической) изменчивости.

Из этих этапов нельзя пропустить ни одного, последовательность работ по исследованию изменчивости также имеет важное значение. Мы полагаем, что недостаточность успехов в деле изучения популяций растений и значительная их противоречивость в немалой степени обусловлены забвением принципа поэтапной оценки форм изменчивости.

За более чем 10-летний период с помощью комплексного метода нами были изучены уральские (включая широкую территорию Приуралья) популяции следующих видов растений: сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ldb.), березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh.), березы пушистой (*B. pubescens* Ehrh.), березы карликовой (*B. nana* L.), березы круглолистной (*B. rotundifolia* Spach.) и др. Кроме основных исследований природных популяций, проводилась оценка признаков и свойств видов в популяционных культурах, сосредоточивающих материал примерно по 50 популяциям. Варианты экспериментов в культурах были спланированы для получения ряда генетических характеристик.

В результате применения морфофизиологического метода удалось уточнить некоторые принципиально важные вопросы популяционной экологии древесных растений. В частности, выявлен спектр наиболее характерных для древесных растений форм внутривидовой изменчивости; разработано представление об уровнях изменчивости и даны соответствующие шкалы [Мамаев, 1970]; установлены закономерности трансформации уровня внутрипопуляционной изменчивости в экологическом и географическом рядах. Оказалось, что у подавляющего большинства признаков в разных природных районах и условиях этот уровень совпадает, т. е. проявляется «признакоспецифичность». У «лабильных» признаков некоторое повышение амплитуды изменчивости (чаще всего в пределах одного уровня) наблюдается в экстремальных условиях. Однотипность уровня внутрипопуляционной изменчивости данных признаков у широко распространенных видов древесных растений практически сохраняется на большей части ареала, обычно включающей всю обширную лесную зону. Заметное увеличение изменчивости наблюдается на северной и южной границах ареала, а также у верхнего предела распространения популяций в высокогорьях.

У «стабильных» признаков, напротив, повышение уровня внутрипопуляционной изменчивости далеко не всегда связано с экстремальными условиями, а чаще наблюдается в зонах предполагаемой интрогрессивной гибридизации или спорадически в

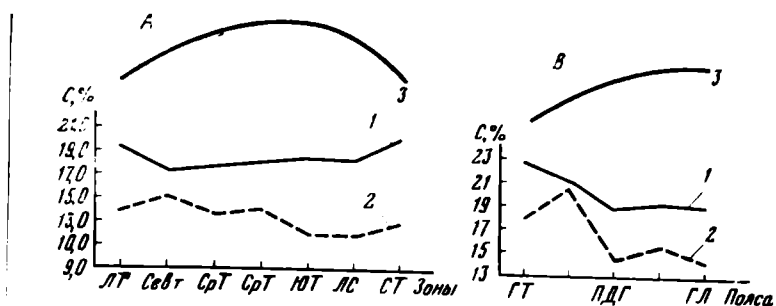


Рис. 1. Средние по совокупности признаков листьев (1) и семян (2) показатели внутрипопуляционной изменчивости (C, %) *Betula pubescens* в рядах: широтном географическом Зауралье (А) и высотном Южного Урала (В)

Зона, подзона и полса: ЛТ — лесотундровая, Сев. Т — северотаежная, СрТ — среднетаежная, ЮТ — южнотаежная, ЛС — лесостепная, СТ — степная, ГТ — горно-тундровая, ПДГ — подгальцовый, ГЛ — горно-лесной, З — кривая оптимума экологических факторов

различных частях ареала. Напротив, соответствующая зона интрогрессии имеет место в предлесотундре или в полосе перехода подгальцового пояса в горнолесной в высокогорьях Урала, где контактируют два подвида березы пушистой — *B. pubescens* subsp. *pubescens* Walter и *B. pubescens* subsp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman (рис. 1).

Примечательно, что в популяциях древесных растений на северном и южном пределах распространения и в высокогорьях встречаются довольно редкие отклонения. Так, у *B. pubescens* и *B. verrucosa* в тундре и степной зоне обнаружены аномалии генеративных органов — андрогинные сережки и другие, обычно встречающиеся только у интродуцентов. У ели сибирской в высокогорьях Северно-Восточного Алтая распространены формы деревьев с необычной сизой, голубой или желтой хвоей, их частота составляет несколько процентов.

В зонах оптимального роста древесных растений подобные отклонения встречаются значительно реже. В частности, у ели сибирской в среднетаежной подзоне найдены так называемая «змеевидная» и форма с белой хвоей, а у сосны обыкновенной в южнотаежной подзоне встречаются особи с «гроздями» шишек (по 20—30 вместо 2—5 штук) на побегах. В горно-лесостепной зоне Алтая и лесостепной зоне Предуралья найдены очень редкие, предположительно триплоидные, особи белых берез. У них же встречается необычная чернокорая вариация и т. д. Многие из перечисленных вариаций представляют не только теоретический, но и большой практический интерес.

Большинство структурных признаков имеет невысокий (средний) популяционный уровень изменчивости. При выборе признаков-маркеров следует иметь в виду, что и сильно варьирующие признаки могут иметь важное таксономическое значение. Так, у березы сравнительно вариабельный признак — степень оттяну-

тости вершинки листа — в таксопомическом отношении не менее важен, чем слабо изменчивые признаки — угол основания пластинки листа или ее индекс. Тем не менее информативная ценность признаков с высоким или очень высоким уровнем изменчивости все же довольно мала, что и исключает их использование в качестве маркеров.

Достаточно полное представление об «информативной» ценности количественных признаков и перспективности их использования для идентификации внутривидовых единиц на разных уровнях интеграции может быть получено путем оценки долей паратипической и непаратипической дисперсии и отдельных форм последней с помощью последовательного дисперсионного анализа. Соответствующий анализ признаков листьев и генеративных органов показал, что, например, у березы основная часть дисперсии приходится на долю паратипической и снижается по мере увеличения уровня интеграции, которую представляет та или другая форма изменчивости примерно в следующем порядке: эндогенная — индивидуальная — экологическая — межпопуляционная (географическая). Однако для отдельных признаков, преимущественно характеризующих форму генеративных органов, наиболее высока для индивидуальной изменчивости. Именно эти признаки и признаки со значительной долей межпопуляционной изменчивости следует использовать в качестве маркеров.

В связи с анализом изученных признаков на предмет целесообразности их использования в качестве маркеров установлено, что многие структурные видовые признаки являются одновременно формовыми и характеризуют структуру популяций. Кстати, такие структурные признаки, как форма листа, строение коры, размеры ствола дерева, — как показал опыт изучения созданных на Урале географических культур берез, — также являются генетически обусловленными и их вполне можно использовать в качестве генетических маркеров.

Для лабильных структурных признаков вегетативных органов характерно явно выраженное быстрое приспособление к меняющимся с географической широтой условиям среды. В этой ситуации нередко наблюдается своеобразное опережение в изменении некоторых лабильных признаков (анатомо-морфологической структуры и физиологических свойств) по сравнению с изменениями стабильных признаков генеративных органов в географическом ряду по мере продвижения с юга на север [Махеев, 1975]. Более того, иногда в отношении формы и размеров генеративных органов наблюдается поразительное сходство территориально разобщенных рас, как, например, киргизской березы из сухостепной подзоны Тургайской впадины Казахстана и березы извилистой из лесотундры — по форме плодовых чешуек (рис. 2). Тем не менее наблюдаемые существенные нарушения в синхронности изменения «лабильных» и «стабильных» признаков могут быть в принципе связаны не только с консерватизмом последних, но вероятно, и с некоторыми особенностями истории формирования коп-

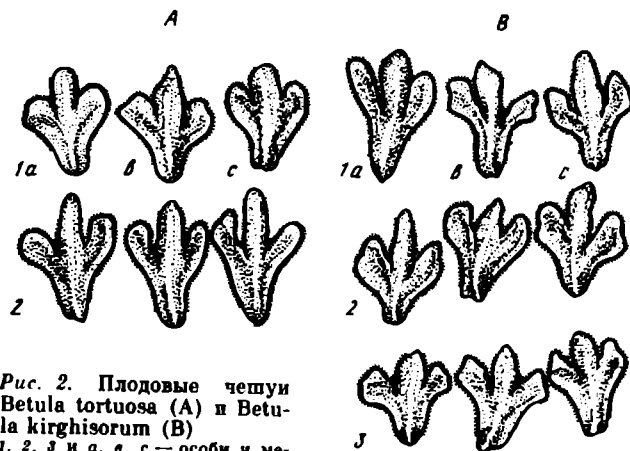


Рис. 2. Плодовые чешуи *Betula tortuosa* (А) и *Betula kirghisorum* (В)  
1, 2, 3 и а, в, с — особи и метамеры в особях, соответственно

кретных частей ареала вида или параллелизмом протекания генетических процессов.

Этот весьма интересный феномен важен прежде всего по той причине, что даже при отсутствии соответствующих палеоботанических материалов создает возможность с определенной степенью вероятности производить реконструкцию ранее существовавших видовых и популяционных ареалов, воссоздавать картину филогенеза видов [Яблоков, 1980]. В этой связи заслуживает внимания береза извилистая, таксономический ранг которой до сих пор остается весьма спорным и неопределенным. Еще Э. Регель [Regel, 1861] рассматривал *B. tortuosa* как отдельный, широко распространенный вид, представленный тремя формами: 1) *genuina*, которая распространена в Судетских горах и горах Алтая, 2) *kusmischeffii*, растущая вдоль Белого моря, 3) *rubescens*, которая представлена в Альпах. Наличие комплексов фенотипов данного таксона (признаков генеративных органов) далеко за пределами его современного ареала дает возможность высказать гипотезу о том, что, вероятно, в плейстоцене или несколько раньше береза извилистая была распространена очень широко на евразийском материке и имеющиеся теперь в высокогорьях Европы, Алтая, Урала и на Севере древовидные формы березы представляют собой лишь незначительные остатки ее ареала. Вместе с тем очевидно, что береза извилистая — более древняя по происхождению форма, чем береза пушистая. Об этом, в частности, свидетельствуют некоторые черты архайчности признаков у первой: более крупные плоды, значительный угол отхода боковых лопасти и др. [Васильев, 1969]. Наличие общих эволюционно-стабильных признаков (сходного спектра формы плодовых чешуй и других) свидетельствует также о близком родстве березы извилистой и березы киргизской, об их общих филогенетических

истоках, хотя сейчас ареалы этих таксонов разделены огромной территорией тайги, лесостепи и степи.

Использование комплексного метода морфофизиологических маркеров, включающего и элементы математического анализа (одно-, двухфакторного и последовательного дисперсионного, а также сравнительно-графического и др.), позволило установить, что структура изучаемых видов, с одной стороны, чрезвычайно сложна, с другой стороны, упорядочена в виде иерархической системы соподчиненных элементов. Первую ступень внутривидовой иерархии составляют цено(микро)популяции, далее следуют популяции, а верхнюю ступень ареальных единиц занимают группы популяций. Популяции, в свою очередь, составлены рядом «безареальных» форм (вариаций).

Данная система единиц внутривидовой дифференциации пока не может непосредственно использоваться в систематике древесных растений, но соответствующие связи популяционных и таксономических единиц имеются. Так, группа популяций нередко эквивалентна подвиду, а целый ряд феногрупп представляет определенный набор разновидностей или форм.

Различия между ценопопуляциями относительно легко обнаруживаются, но они выражены только по лабильным признакам, например по габитуальным (высота дерева, размер кроны и листьев и т. п.), а также по ряду признаков биологических свойств семян. Это, по-видимому, обусловлено экологической спецификой биотопа каждой ценопопуляции.

Следующий уровень дифференциации — популяционный — оказался у древесных растений сравнительно неопределенным и сложным. Несмотря на наличие довольно строгой формулировки понятия и критериев популяций, вопрос о ее объеме и границах у растений все еще остается открытым. Такая картина наблюдается вследствие биологических особенностей самих древесных растений: большая продолжительность жизни, возможность переноса пыльцы и семян на значительные расстояния, доминантное положение в сообществе и т. д. Очевидно, по этой и некоторым другим причинам один из основных факторов дифференциации вида на популяции — пространственная изоляция — у древесных растений в условиях таежной зоны «работает» недостаточно эффективно и четко, что приводит к «размытости» популяционных границ, связанной с относительно незначительной степенью различия популяций.

Хороший пример в этом отношении представляет пространственная структура *B. папа* в условиях равнины. В связи со значительной протяженностью широтного географического ряда, включающего несколько зон с дизъюнкцией ареала в таежной зоне, наблюдается формирование целого комплекса популяций. Но их структура очень выравнена (рис. 3). То же наблюдается и у сосны обыкновенной. Морфологически многие популяции одной группы весьма похожи. Сходство наблюдается и по биохимическим показателям, например спектру изоферментов.

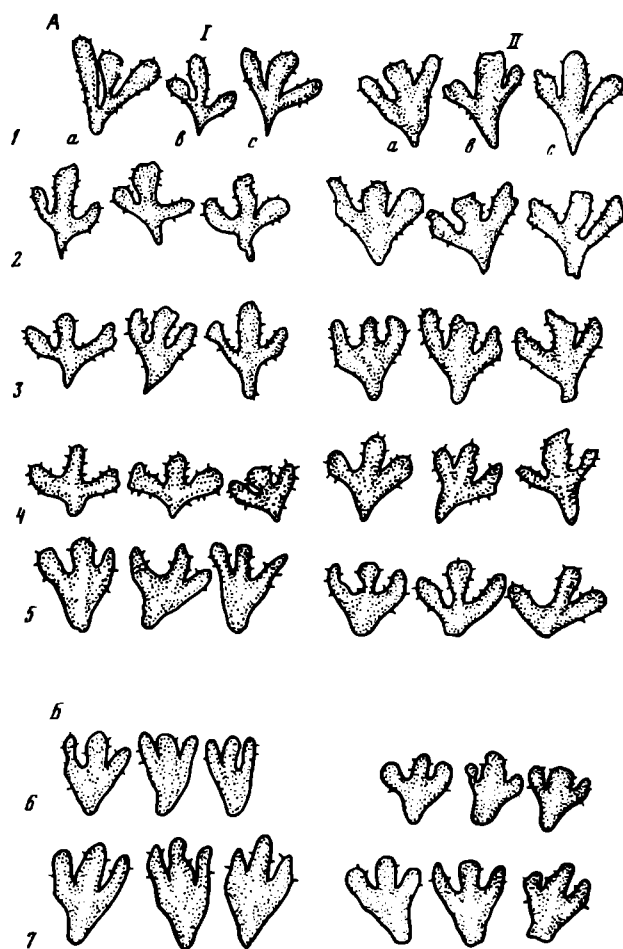


Рис. 3. Плодовые чешуи *Betulula nana* Северной (А) и Южной (В) групп популяций в Предуралье

И, II, а, в, с — особи и метамеры в особях, соответственно, по зонам и подзонам эфиротного ряда: 1 — тундровый, 2 — переходный к лесотундровой, 3 — лесотундровый, 4 — предлесотундровый, 5 — северотаежной, 6 — среднетаежной (северная часть), 7 — среднетаежной (южная часть)

На следующем, макропопуляционном, уровне членение вида наблюдается в масштабе крупных регионов, соответствующих одной или трем смежным зонам, или несколькими провинциями. Структура отдельных популяций в пределах одной группы, как отмечено выше, более или менее однотипна и по ряду показателей, например по биологическим свойствам семян, обнаруживает сходный тип адаптации к конкретному специфичному комплексу

Таблица 1. Частота (в %) особей с различной формой листьев в популяциях березы пушистой (*Betula pubescens*) в Предуралье

Зона, подзона, группа популяций (I—III)	Ромбовидная	Яйцевидно-ромбовидная	Яйцевидная	Широко-яйцевидная	Овально-яйцевидная	Сердцевидная
Лесотундровая, I	4	30	33	18	15	0
Предлесотундровая, I	8	20	32	20	16	4
Северотаежная, II	0	20	56	24	0	0
Среднетаежная, север, II	8	20	32	36	4	0
То же, юг III	28	32	16	4	16	4
Широколиственно-лесная, север III	21	36	13	17	13	0
То же, юг, III	12	19	27	11	31	0
Лесостепная, III	20	40	16	16	8	0
Степная, III	16	24	12	32	12	4

Таблица 2. Частота (в %) особей с различной формой листьев в популяциях березы бородавчатой (*Betula verrucosa*) в Предуралье

Зона, подзона, группа популяций	Округло-ухо-угольная	Округло-широко-угольная	Ухоусеченно-клиновидная	Широко-усеченно-клиновидная	Сердцевидная
I	2	3	4	5	6
Северотаежная, Ia	20	0	28	44	8
Среднетаежная, север, IIa	12	12	36	24	16
То же, юг, IIa	8	21	50	4	17
Широколиственно-лесная, север, IIIa	4	14	62	20	0
То же, юг, IIIa	15	19	50	15	0
Лесостепная, IIIa	11	12	54	23	0
Степная, IVa	4	12	20	52	12

природно-климатических факторов. Некоторое изменение структуры в пределах группы популяций (и всего географического ряда) идет синхронно соответствующему физико-географическому градиенту. Это хорошо прослеживается на примере географического ряда *B. pubescens* и *B. verrucosa* в Предуралье, выявленного с помощью сравнительного географического анализа характеристик формы листьев (табл. 1, 2).

Из табл. 1 видно, что у *B. pubescens* на Севере в условиях повышенного увлажнения и ограниченного количества тепла широко распространена группа овально-яйцевидных форм листьев, далее к югу во II группе популяций число форм сокращается и стабилизируются в основном яйцевидные формы. На юге (III группа популяций) по мере потепления климата и снижения увлажнения значительно возрастает встречаемость ромбовидных форм.

У березы бородавчатой в северной группе популяций также преобладают широколистная, усеченно-клиновидная и сердцевид-

ная формы, а во второй группе популяций сосредоточена значительная доля в общем редкой сердцевидной формы, в то время как в III группе популяций она совершенно отсутствует. Характерно, что у степной группы популяций, в которой данная береза приурочена к узкой адаптивной зоне (овраги, лога, балки), структура популяций довольно сходна с северотаяжскими.

Различия между группами популяций весьма велико и прослеживается по всем лабильным и многим стабильным признакам. Так, например, у *Betula nana* предуральская и зауральская группы популяций четко дифференцированы по форме плодовых чешуй и другим признакам. У *Pinus silvestris* наблюдается четкое различие по типу апофиз, по размеру семян и т. д., по типу изотонизмного спектра.

Как показывает опыт, границы групп популяций древесных растений определяются физико-географическими особенностями территорий и совпадают во многих случаях с границами природно-климатических регионов. По этой причине группы популяций различных видов могут занимать общие географические районы. Так обстоит дело, например, у популяций видов берез (бородавчатой и пушистой), с одной стороны, и сосны обыкновенной — с другой.

В целом при использовании метода морфофизиологических маркеров при исследованиях внутривидовой изменчивости и структуры популяций древесных растений получены следующие основные результаты.

1. Установлены некоторые закономерности внутривидовой географической изменчивости, которые оказались общими для всех изученных видов.

2. Определены закономерности формирования популяционной структуры и конкретные схемы размещения основных, наиболее крупных элементов вида — групп популяций и популяций.

3. Получены доказательства принципиальной возможности использования в качестве маркеров при определении объема и границ популяций (групп популяций) некоторых лабильных структурных и качественных признаков вегетативных и генеративных органов.

4. Дано теоретическое обоснование и указаны направления практического использования результатов фундаментальных исследований в области лесной селекции и семеноводства, а также реализации программы генетического улучшения лесов путем создания генетических резерватов и др.

5. На основе исследований структуры популяций и внутривидовой изменчивости получены данные, позволяющие более глубоко оценить таксономическое значение различных признаков для целей видовой и внутривидовой систематики.

#### ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. Березы Урала. — В кн.: Новые данные о флоре и растительности Урала. Свердловск, 1969, с. 59—140. (Тр. ИЭГиЖ УФ АН СССР, 1969; Вып. 69).

- Мамеев С. А. Уровни изменчивости анатомо-морфологических признаков сосны и их колебания в различных природно-климатических зонах. — Зап. Свердлов. отд-ния ВБО, 1970, вып. 5, с. 59—67.
- Мамеев А. К. Закономерности изменчивости и особенности внутривидовой структуры у берез секции *Albae* на Урале в связи с широтной зональностью. — В кн.: Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск, 1975, с. 15—91. (Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР; Вып. 94).
- Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980.
- Regei E. Monographische Bearbeitung der Betulaceen. — Mosquae. 1861, p. 61—187.

УДК 591.151:595.7

## К ИЗУЧЕНИЮ ПРЕИМАГИНАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

Л. М. Орлов

*Белгородский отдел Всесоюзного института  
экспериментальной ветеринарии,  
Белгород*

Внутривидовая изменчивость непарного шелкопряда (*Osperia dispar*) наиболее разносторонне изучена систематиками по имагинальной фазе. Это позволило И. В. Кожанчикову [1950] выделить в пределах обширного ареала вида две группы географических форм: 1) более крупных, имеющих темноокрашенных (почти шоколадного цвета) самцов восточноазиатских, распространенных до Забайкалья, но особенно характерных для Дальнего Востока, и 2) более мелких и светлых (желтоватых) самцов форм, распространенных от Забайкалья до берегов Атлантики. В пределах первой группы описаны восточный и амурский комплексы географических форм, в пределах второй — среднесибирский, европейский и пиренейский комплексы. Эти географически изоморфные комплексы являются далеко не однородными. Так, по мнению Гольдшмидта, изучавшего восточные популяции вида [цит. по: Кожанчиков, 1950, с. 167], «едва ли не каждой географически обособленной территории соответствует своя, локальная форма с комплексом наследственных структурных и биологических признаков». Только на востоке Азии (не включая Амури и Приморье) им обнаружены, по крайней мере, девять локальных форм, также едва ли достаточно неоднородных. Среднесибирские особи непарного шелкопряда отличаются от европейских цветовыми и структурными признаками: редукцией темного рисунка крыльев у обоих полов, желтовато-дымчатым оттенком в окраске крыльев самок и коричневатым — самцов [Внуковский, 1926]. Эти формы также далеко не однородны.

Таким образом, выделение внутривидовых группировок непарного шелкопряда по морфологическим признакам взрослых особей, как это было принято ранее, ограничивалось констатацией геогра-

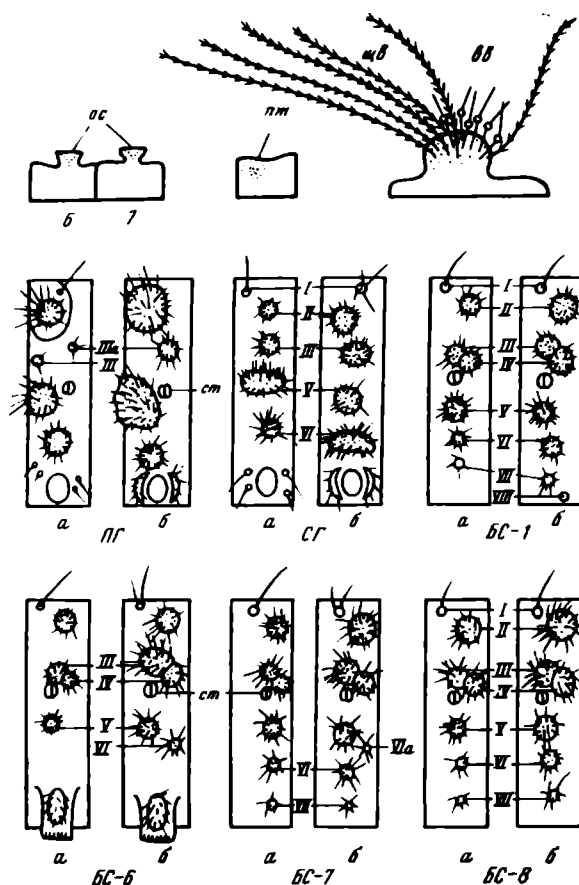
фически изолированных, но далеко не однородных комплексов форм. Предлагаемое изучение структурной изменчивости преимагинальных фаз, в частности фазы гусеницы, представляется важным и перспективным дополнением популяционно-морфологических исследований этого вида. Прежде всего это фаза наиболее продолжительной и активной жизни, проходящей в совершенно иной, чем у имаго, биологической обстановке. Пути эволюции имаго и гусениц до известной степени могут рассматриваться как экологически независимые, что и привело к резкому разграничению функций между этими фазами. Эти биологические предпосылки позволяют надеяться на получение новой микроэволюционной информации при исследовании фенетики гусениц.

Структуры гусениц первого возраста считаются более примитивными. У последующих возрастных стадий они подвергаются в различной степени онтогенетической трансформации и модификациям. При этом морфологические структуры перелинявшей в следующий возраст гусеницы отражают в некоторых деталях результат действия естественного отбора, происходившего в предыдущей возрастной стадии. Взрослая гусеница, прошедшая через «горнило» естественного отбора, является носителем самых надежных, выгодных, с точки зрения сохранения популяции, признаков, которые можно использовать как популяционные маркеры.

Изучение вариаций наследственных структур представляет наибольший интерес в плане выделения онтогенетически стабилизированных признаков среди прочих модификаций.

Посегментное изучение структур большой серии гусениц южноуральской популяции, проведенное нами в 1976—1977 гг., показало следующие особенности их изменчивости (см. рис.).

Структуры переднегруди подвержены очень слабым изменениям по мере роста гусеницы. Отмечено лишь, что бородавки III и IIIa [обозначения по Герасимову, 1952] у гусениц первого возраста отдельные, а во втором возрасте проявляют тенденцию к слиянию. У взрослых гусениц сливаются и образуют единую маленькую бородавку, размещенную над стигмой. Более позднее слияние этих бородавок можно рассматривать как фен. связанный с дополнительной линькой. Среднегрудь и заднегрудь имеют одинаковое размещение бородавок и щетинок. Возрастные изменения отмечены у V и VI бородавок. Относительные размеры бородавки V с возрастом уменьшаются, а бородавки VI — увеличиваются. Брюшные сегменты с первого по пятый имеют одинаковое размещение бородавок и щетинок. Здесь примечательно слияние бородавок III и IV у всех гусениц. Также устойчивое положение имеет пнтраподиальная щетинка (VIII). Шестой сегмент брюшка у гусениц первого возраста имеет пять бородавок (из которых бородавки III и IV слившиеся); у взрослой гусеницы их шесть. Смещение фазы, в которой появляется эта шестая, суправентральная, бородавка, по-видимому, тоже может служить фенетическим признаком. Структуры седьмого сегмента также претерпевают изменения с возрастом, связанные с каудальным



Структуры непарного шелкопряда, подверженные возрастной и индивидуальной изменчивости

ОС — осматерии (вариации по степени развития и цвету), ПЖ — парные железы (вариации по цвету), ШВ — щетинистые волоски (вариации по относительной длине). ВВ — везикулярные волоски (вариации по густоте); бородавки: I и II — варьируют по цвету, III и IV — по степени слияния и взаимному расположению, V и VI — по взаимному расположению, VII и VIII — варьируют слабо. ПГ — переднегрудь, СГ — среднегрудь, БС — брюшные сегменты (1, 6, 7, 8), а — первая фаза, б — взрослая гусеница

смещением бородавки VIa. У взрослой гусеницы сближение бородавок VI и VIa, а также их взаимное расположение могут быть фенетическими признаками. Восьмой сегмент с ростом гусеницы существенно не меняет свои структуры. Девятый и десятый сегменты для фенетического исследования малоперспективны из-за трудностей гомологии щетинок.

Волосной покров гусениц варьирует по густоте и длине. Наибольшая относительная длина волосков (в 3—4 раза больше

ширины тела) у гусениц первого возраста. Для этих гусениц характерны щетинистые длинные волоски, приспособленные для парения при воздушной миграции. Кроме этого, для гусениц первой фазы характерны так называемые визиккулярные волоски, имеющие вздутия посередине или ближе к основанию волоска. Эти волоски размещаются на субдорзальных бородавках и густота их изменчивая. У гусениц второй и последующих возрастных стадий эти волоски отсутствуют. Если гусеница первого возраста обнаруживает явные признаки специализации, в значительной мере связанные с воздушной миграцией, то взрослые гусеницы, наоборот, приближаются к типичной форме. Их структурные признаки стабильные, но окраска довольно изменчивая. Она складывается из мелких вариаций дорзального рисунка и, несомненно, имеет полигенное происхождение (что препятствует четкому фенетическому анализу рисунка в целом). Этот рисунок состоит из светло-желтых и темно-коричневых бархатистых полосок и пятен. Вдоль спины расположена изменчивая по направлению белая полоса. Ее вариации, по-видимому, могут рассматриваться как группа фенов. По сторонам этой полосы на пяти первых сегментах располагаются парные синие бородавки, а на шести последующих сегментах — красные бородавки. Вариации в размещении этих цветных бородавок могут служить хорошими фенами. Ниже этих бородавок на теле гусеницы находятся узкие продольные белые полосы. Вариации этих полос также могут быть фенами. Латерально располагаются серые бородавки с пучками длинных волосков, варьирующих по цвету от желтого до темно-коричневого. С вентральной стороны обволосенность слабая, общий фоп тела желтовато-серый. Здесь пока трудно выделять признаки типа фенов.

Из биологических свойств, которые могут проявляться как дискретные, можно указать на число линек, зависящее от условий питания, географической среды и принадлежности к полу, а также на темпы роста гусениц и развития гонад и длительность эмбриональной диапаузы. Так, у северных и западных форм эта диапауза проходит в условиях обязательного охлаждения, тогда как эмбрионы южных форм могут завершать развитие без охлаждения. Характер этих биологических признаков не оставляет сомнения в постепенном возникновении их в процессе адаптации вида к новым условиям существования по мере расширения его ареала и позволяет надеяться на возможность выделения и среди них признаков — фенов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Внуковский В. В. Новые виды *Lymantria dispar* L. из Сибири и Семиречья. — Рус. энтомол. обзор., 1926, т. 20, № 1/2.  
 Герасимов А. М. Гусеницы. Насекомые чешуекрылые. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1952. (Фауна СССР; Т. 43).  
 Кожанчиков П. В. Волнянки (*Orgyidae*). — Насекомые чешуекрылые. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1950. (Фауна СССР; Т. 42).

## ВОЗМОЖНОСТИ ВЫДЕЛЕНИЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ВАРИАЦИЙ В КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКАХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

*С. А. Петров, Ю. Н. Исаков, А. К. Буторина,  
А. Е. Самсонова, Г. П. Бутова*

*Центральный научно-исследовательский институт  
лесной генетики и селекции,  
Воронеж*

Древесные растения принадлежат к тем объектам, для которых необходимость феноетических исследований является одной из актуальных задач. Это связано с тем, что древесные относятся именно к тем видам, проведение генетических исследований у которых сопряжено со значительными трудностями [Тимофеев-Ресовский и др., 1973].

За последние 100 лет во многих странах мира выполнены обширные исследования по изменчивости альтернативных признаков в популяциях древесных растений. На основе этих исследований выделены и описаны многочисленные внутривидовые формы, различающиеся каким-либо одним признаком (окраска шишек, семян, цветков, листьев, побегов; опушение побегов, листьев, плодов; форма листьев, кроны; тип ветвления побегов и т. д.). В нашей стране наиболее детально изучено формовое разнообразие сосны обыкновенной, лиственницы сибирской, елей обыкновенной и сибирской, кедра сибирского, дуба черешчатого, берез повислой и пушистой, осины. При этом выявлены гомологические ряды изменчивости отдельных видов [Петров, 1973], сделаны попытки статистического анализа фенотипов в популяциях на основе сопоставления эмпирического распределения признака с теоретически ожидаемым распределением Харди—Вайнберга [Драгавцев, 1962; Петров, 1975], изучена хозяйственная ценность некоторых форм, различающихся по альтернативным признакам и т. д. Сейчас ясно, что феноетические исследования лесных древесных растений представляют не только чисто академический интерес, но имеют и практическое преломление при разработке принципов практической селекции. Одной из главных проблем феноетики древесных растений, решение которой может иметь большое хозяйственное значение, является, на наш взгляд, проблема выявления элементарных вариаций (составляющих) количественных признаков.

Рассмотрим примеры анализа структуры некоторых количественных признаков у сосны обыкновенной, имеющих разную степень сложности (окраска пыльников, способность меристемы к регенерации в стерильной культуре, изменчивость монотерпенов, рост деревьев, морфологические и цитологические особенности их

потомства). Основное внимание в наших исследованиях было уделено выявлению различий признаков, так как именно различие признаков определяет их дискретность [Шредингер, 1947; Серебровский, 1970]: даже если в выборке глазомерно регистрируется такой «качественный» признак, как окраска пыльников у деревьев, а фенотипы разбиваются на 3 группы (желтая, красная и промежуточная окраска), то и здесь для правильной идентификации фенотипов важны именно различия.

Поясним сказанное выше примером. Ясно, что без предварительного ознакомления с типичными представителями классов невозможно правильно классифицировать фенотипы. Это понятно, потому что во время «тренировки» путем попарного сопоставления признака у разных особей между собой вырабатывается некий «зрительный образ» соответствующих классов; этот процесс является простейшим случаем многомерного анализа. Однако за счет того, что изменчивость между классами значительно больше, чем изменчивость внутри класса, создается обманчивое впечатление одномерного анализа этих цветовых вариаций и легкости их классификации. Более сложным случаем такого глазомерного «многомерного анализа» с вовлечением нескольких признаков — индикаторов, позволяющих создать более сложный «зрительный образ», является процесс отбора геномных мутантов у древесных растений [Исаков и др., 1977; Иевлев и др., 1978]. Растения одного вида, но разных уровней плоидности обладают определенным комплексом диагностических признаков. Успешность фенотипического отбора геномных мутантов свидетельствует о том, что здесь в качестве «фена плоидности» выступает целый комплекс признаков [«комплексный фен»]. Исходя из представления о регенерации как о признаке [Фадеева и др., 1976], нами проведено изучение регенерационной способности у контрастных форм сосны обыкновенной. О регенерационной способности судили по интенсивности каллусообразования на стеблевых эксплантатах, освобожденных от коры. Результаты показали, что интенсивность каллусообразования была неодинакова у разных форм в разное время года (апрель—декабрь).

Формы	Интенсивность каллусогенеза (средний балл)	Формы	Интенсивность каллусогенеза (средний балл)
1	4,4	10	2,6
2	3,0	11	4,4
3	3,4	12	3,2
4	2,8	13	1,8
5	0,8	14	3,0
6	3,2	15	2,6
7	3,4	16	3,0
8	3,0	17	3,4
9	2,6		

Наиболее ярко различия в способности к каллусогенезу проявились в период интенсивного роста растений в апреле и мае и сохранились в гораздо менее выраженной форме до конца года.

Качественная обусловленность способности ткани к каллусогенезу (в определенных условиях среды) позволяет рассматривать это свойство в качестве «элементарного» признака — фена. На основании анализа удается выделить 3 группы фенотипов: с пониженной, средней и повышенной интенсивностью каллусогенеза. Поскольку формы с пониженной и повышенной интенсивностью каллусогенеза отличались соответственно пониженной и повышенной интенсивностью роста деревьев, предполагается положительная корреляция между двумя этими процессами. Изучение динамики каллусогенеза по срокам проведения опытов посредством кластерного анализа позволило выделить две группы растений по этому признаку.

Анализ регенерационной способности проведен также на микростробилах, изолированных от 10 контрастных форм сосны обыкновенной. В этом случае выделились группы, у которых: а) микростробила не образуют каллуса вообще (2 формы); б) в образовании каллуса принимают участие только микроспорофиллы (2 формы); в) каллус образовывался из всего колоска (6 форм).

Поскольку установлено, что способность к регенерации в значительной мере зависит от внутренних генетически обусловленных особенностей отдельных генотипов [Фадеева и др., 1979; Хотылева, Ермишин, 1979], то, на наш взгляд, по этому признаку (фену) можно выделять целые группы растений, отличающихся генетически обусловленными особенностями роста и развития.

При переходе к анализу более сложных количественных признаков необходимо отметить, что большинству из них присущи некоторые общие свойства. В первую очередь такими свойствами служит направленность процесса онтогенетического формообразования и изменчивость признака как такового. Поскольку эти две составляющие, как правило, существуют вместе, их разграничение для дальнейшего анализа должно представлять одну из важных задач фенетики.

В качестве примера можно рассмотреть выявление и распределение монотерпенов хвои сосны. Как известно, их распределение на хроматограммах идет в определенной последовательности, однако количественные соотношения между отдельными компонентами у различных моделей неодинаковы.

Обычно для анализа используются данные по изменчивости 1–3 монотерпенов —  $\Delta^3$ -карен,  $\alpha$ -пинен,  $\beta$ -пинен, взятых отдельно (одномерный анализ). Более ценным, на наш взгляд, является многомерный анализ, в который включаются данные о всех идентифицированных монотерпенах. Такой анализ позволяет, вероятно, анализируя динамическую составляющую или направленность процесса (в данном случае — процесса образования монотерпенов), выделить деревья с различным типом обмена веществ.

На основании кластерного анализа выявлено две группы растений с различной направленностью обмена: у одной из них компоненты тяготеют к  $\Delta^3$ -карену, а у другой — к  $\alpha$ -пинену. Изучение же разнообразия деревьев с помощью информационного показателя позволило выявить тримодальное распределение по этому признаку.

Следующим примером может служить решение проблем, возникающих при разграничении детерминированной и случайной составляющих количественного признака. Рассмотрим их при анализе особенностей роста дерева. Для изучения составляющих роста дерева была взята выборка сосны обыкновенной с постоянного лесосеменного участка, включающая 240 деревьев: для анализа использовался период онтогенеза после 10 лет жизни дерева, включающий 10—12 последовательных приростов. «Высоту» дерева моделировали длиной всего отрезка ствола в анализируемые годы. «Высота» — сложный признак, состоит из годичных осевых приростов, которые являются структурно более элементарными, чем их общий размер — «высота». Моделирование же «роста в высоту» осуществлялось последовательным суммированием годичных осевых приростов до тех пор, пока не исчерпывался анализируемый период.

Одномерный анализ типов «роста» (аллометрический анализ) позволил выделить деревья с замедляющимся, равномерным и убыстряющимся ростом побега, т. е. сформировать группы деревьев с аллометрическим и изометрическим ростом. Но это — один из подходов к вычленению групп (однородных в некотором отношении внутри себя) в гетерогенной выборке. Он является частным случаем более общего подхода к выявлению элементарных составляющих сложного признака, главными (или основными) из которых служат детерминированная и случайная составляющая. Предполагается, что эти параметры отображают соответственно действие специфичных и общих (базовых) генов [Драганцев, Утемишева, 1975]. Детерминированную (динамическую) составляющую выделяли при помощи использования степени сходства в ходе роста деревьев в многомерном анализе. Распределение деревьев по этому показателю было бимодальным [Исаков, 1980]. Анализ эмпирических линий регрессий высот потомств от свободного опыления в возрасте 11 лет по степени сходства материнских деревьев подтверждает возможность выделения трех типов деревьев: а) сходных по росту с большинством членов выборки; б) несходных по росту с большинством членов выборки; в) промежуточный класс. При этом в нормальных (неэкстремальных) условиях самым слабым ростом в первые годы жизни обладает именно потомство промежуточного класса; это же потомство в экстремальных условиях («засушник», другой опыт) было лучшим. Случайная составляющая хода роста имеет распределение, близкое к нормальному. В настоящее время проводится работа по выяснению признаков, с которыми она связана.

Таким образом, выявляется разный характер распределения у двух элементарных составляющих признаков роста дерева сосны в высоту, причем дискретность детерминированной составляющей выявляется при изучении различий между особями в многомерном анализе.

Составляющие выявленных таким путем типов роста деревьев сосны обыкновенной с морфологическими особенностями хромосом их семенного потомства позволило установить между двумя этими признаками определенную корреляцию. В качестве основных характеристик кариотипа были взяты частота встречаемости вторичных перетяжек в кариотипе особи (в пересчете на одну метафазную пластинку) и их локализация на плечах ядрышкообразующих хромосом. Эти признаки взяты ввиду того, что хромосомный набор сосны обыкновенной представлен 24 крупными (до 30 микроп) хромосомами, а достоверная идентификация возможна только для одной пары хромосом — 12-й, так как эти хромосомы являются субacroцентрическими. Остальные 11 пар хромосом не могут быть идентифицированы на основании их морфометрических параметров, поскольку все они являются метакри или субметакриотриками и по показателям относительной длины между ними существуют плавные переходы. Однако хромосомы сосны имеют четко выраженные центромеры и области вторичных перетяжек. Локализация и частота встречаемости вторичных перетяжек связаны с проявлением действия универсальной группы генов — рибосомальных цистронов. То, что все вторичные перетяжки у сосны обыкновенной являются ядрышкообразующими, доказано нами путем наблюдений за прометафазными хромосомами, у которых можно видеть прикрепление ядрышек к районам ядрышковых организаторов. Число ядрышек при этом может варьировать от 1 до 12, а модальным их числом является 10. Модальным числом хромосом со вторичными перетяжками в кариотипе сосны обыкновенной, по данным исследования 500 метафазных пластинок, также являются 10 или 5 пар. Следовательно, все вторичные перетяжки у сосны, будучи организаторами ядрышек, являются местом локализации рибосомальных цистронов. Общепринято, что число хромосом со вторичными перетяжками в кариотипе организмов является видоспецифичным [Киквадзе, 1972]. Однако, как показали нам наши исследования и как следует из работ других авторов, изучавших хромосомы сосны обыкновенной из различных частей ее ареала, значительная вариабельность по числу хромосом со вторичными перетяжками наблюдается в пределах как вида, так и отдельных форм. Поэтому, на наш взгляд, можно говорить только о модальном числе хромосом со вторичными перетяжками как о видоспецифическом признаке. Вариабельность же хромосом по встречаемости вторичных перетяжек и их локализация отражают дифференциальную активность генов группы рибосомальных цистронов.

Нами установлено, что в выборках из популяций общее распределение вторичных перетяжек на плечах ядрышкообразую-

щих хромосом не случайно [Буторина и др., 1979]. Как правило, имеется явно выраженный один пик их распределения, соответствующий 55—65% расстояния плеча от центромеры, но в отдельных случаях имеет место бимодальный характер распределения с основным пиком той же локализации и с небольшим дополнительным (35—40%). Все разнообразие особей (кариотипов) на фоне постоянной встречаемости вторичных перетяжек в общей зоне (55—65%) можно разбить на 3 группы: 1) особи с почти полным отсутствием вторичных перетяжек в периферической (дополнительной) зоне; 2) и 3) — особи соответственно со средней и значительной встречаемостью вторичных перетяжек в этой зоне. Утверждение о корреляции между типом роста дерева, с одной стороны, и встречаемостью и локализацией вторичных перетяжек на «обобщенном плече» ядрышкообразующих хромосом у сосны — с другой, следует из сопоставления следующих фактов: 1) особенностей распределения этих признаков; 2) наличия взаимосвязи между суммарной частотой встречаемости вторичных перетяжек в кариотипах потомства и изменчивостью материнских деревьев по типу роста [Исаков и др., 1978]; 3) прямого определения кариотипических особенностей потомств деревьев разного типа роста.

Наличие подобной связи может свидетельствовать о том, что на первых этапах жизни у потомства превалирует программа развития материнского типа. В связи с этим можно попытаться провести уточнение типа зигот у материнских деревьев.

Вероятно, альтернативные типы роста у сосны обыкновенной являются «гомозиготами», а промежуточный тип — «гетерозиготой», но по целым участкам (зонам) хромосом, т. е. характер или тип роста в высоту имеет регуляцию на уровне частей хромосом — хромосомную регуляцию [Либберт, 1976]. Протяженность по длине хромосомы означает всегда какую-то последовательность в расположении генов, поэтому можно высказать предположение, что деревья с альтернативными типами роста отличаются разной последовательностью в расположении и работе генов: эти различия должны иметь разное адаптивное значение [обзор см.: Левонтин, 1978]. Примечательным в этом плане является факт обнаружения среди части потомства гетерозигот сеянцев с митотической нестабильностью: со структурными перестройками хромосом сеянцев-миксоплодов. Именно среди таких сеянцев нами был обнаружен абберрант с кольцевой и добавочной хромосомами [Буторина и др., 1979]. Этим и можно, вероятно, объяснить плохой рост потомства таких гетерозигот в нормальных (неэкстремальных) условиях. Расщепление у гетерозигот на абберрантные и нормальные сеянцы позволяет рассматривать их в качестве гибридов по структурным перестройкам хромосом и должно свидетельствовать о нарушениях в хромосомном аппарате материнских форм. В настоящее время эта гипотеза проверяется.

Приведенный пример интересен, на наш взгляд, в нескольких отношениях. Он указывает на один из возможных путей «элемен-

таризации» количественного признака — «сведения» сложного количественного признака, каковым является высота дерева, к более элементарному уровню. Ценность хромосомного анализа заключается в том, что, наблюдая фенотипические изменения участков хромосом, мы прослеживаем в какой-то мере и поведение генотипа (дистанция между генами и фенами здесь должна быть минимальна) [см.: Майр, 1974]. Эта особенность в соединении с элементарной вариацией количественного признака позволяет «проецировать» признак [Куршакова, 1972] от хромосомного уровня через организменный до популяционного, и наоборот.

Изложенный выше материал позволяет считать, что как для познания морфологической структуры отдельных особей, так и для изучения популяций важное значение имеет «элементаризация» количественных признаков. Такая элементаризация явлений (признаков) может быть осуществлена как анализом (расчленением сложного признака или процесса на элементарные составляющие), так и синтезом (объединением многих признаков в небольшое число групп). Основой для выявления элементарных вариаций количественных признаков должен служить биологический анализ соответствующих процессов, а также использование относительной изменчивости и многомерного анализа. В этом случае прослеживается связь между изменчивостью признака на разных уровнях организации (от хромосомного до популяционного), т. е. выделение элементарных вариаций количественных признаков на всех доступных уровнях «спрямляет» (линеаризует) в какой-то мере сложнейший путь от гена к признаку с помощью приведения изменчивости на разных уровнях к единому масштабу. Это еще раз подчеркивает необходимость комплексного подхода к решению данной проблемы. Добавим в заключение, что правомочность выделения элементарных вариаций должна подтверждаться разными методами.

## ЛИТЕРАТУРА

- Буторина А. К., Мурая Л. С., Исаков Ю. Н. Особенности функционирования ядрышковых организаторов хромосом сосны обыкновенной. — В кн.: Селекционные основы повышения продуктивности лесов. Воронеж, 1979.
- Буторина А. К., Мурая Л. С., Исаков Ю. Н. Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.): Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами. — ДАН СССР, 1979, т. 248, № 4.
- Драгаевцев В. А. Методы анализа формообразования древесных растений на основе изучения изменчивости черного саксаула: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1962.
- Драгаевцев В. А., Утемишева Н. В. К проблеме онтогенетической изменчивости генетико-статистических параметров в растительных популяциях. Сообщение 1. Теория вопроса. — Генетика, 1975, т. 11, № 11.
- Яевлев В. В., Буторина А. К., Мурая Л. С. Естественный триплоид дуба черешчатого *Quercus robur* L. — ДАН СССР, 1978, т. 238, № 2.
- Исаков Ю. Н. Влияние особенностей роста материнских деревьев на потомство: Актуальные вопросы генетики и селекции растений. — В кн.: Сибирская региональная конференция: Тез. докл. Барнаул, 1980.

- Исаков Ю. Н., Буторина А. К., Мурая Л. С. Геномные мутанты хвойных пород.— В кн.: Тез. докл. III съезда ВОГиС им. Н. И. Вавилова. Л.: Наука, 1977, т. 1.
- Исаков Ю. Н., Буторина А. К., Мурая Л. С., Машкина Е. С. О корреляции между характером роста материнских деревьев сосны обыкновенной в разных экологических условиях и цитологическими особенностями их семейного потомства.— В кн.: Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. Воронеж, 1978.
- Кикнадзе И. И. Функциональная морфология хромосом. М.: Наука, 1972.
- Куршакова Ю. С. Внутрипопуляционная соматическая изменчивость как объект биометрического исследования.— В кн.: Человек, эволюция и внутривидовая дифференциация. М.: Наука, 1972.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции: Пер. с англ. М.: Мир, 1978.
- Либберт Э. Физиология растений: Пер. с нем. М.: Мир, 1976.
- Майр Э. Популяция, виды и эволюция: Пер. с англ. М.: Мир, 1974.
- Петров С. А. Гомологические ряды изменчивости признаков древесных растений.— В кн.: Лесное хозяйство и агролесомелiorация в Казахстане. Алма-Ата: Кайнар, 1973, вып. 8.
- Петров С. А. Исследование внутрипопуляционной изменчивости признаков древесных растений в связи с вопросами лесной селекции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1975.
- Серебровский А. С. Генетический анализ. М.: Наука, 1970.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973.
- Фадеева Т. С., Козырева О. Г., Лугова Л. А. Регенерационная способность в онтогенезе генетически разных форм томатов.— В кн.: Тез. докл. III Всесоюз. конф. «Культура клеток растений». Абовян, 1979.
- Фадеева Т. С., Лугова Л. А., Козырева О. Г. Регенерация как метод анализа функции гена.— В кн.: Исследования по генетике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976, № 7.
- Хотылева Л. В., Ермишин А. П. Изучение генетической регуляции каллусообразования и стеблевого органогенеза из каллуса у пшеницы.— В кн.: Тез. докл. III Всесоюз. конф. «Культура клеток растений». Абовян, 1979.
- Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики? М.: Изд-во иностр. лит., 1947.

УДК 56.07:564

## НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ФЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ САРМАТСКИХ ЦЕРИТОВ МОЛДАВИИ

Г. С. Пламадяла

Бельский государственный педагогический институт,  
г. Бельцы

Данная работа является попыткой применения фенетических методов исследования на палеонтологическом материале. Для этой цели были выбраны два вида сарматских церитов — *Pirenella picta* (Bast.) и *Pirenella disjuncta* (Sow.), которые, на наш взгляд, вполне соответствуют требованиям, предъявленным к палеонтологическому материалу для такого рода исследований [Сарычева, Яблоков, 1973; Григорьева и др., 1978]. При изучении материала применялась методика, предложенная Н. И. Лариной [1978] и А. В. Яблоковым [1980].

*Pirenella picta* (Bast.) в сарматских отложениях Молдавии, как это показала проведенная ревизия систематического состава [Пламадяла 1971, 1973], представлен подвидом *Pirenella picta mitralis* (Eichw.), который распространен в отложениях раннего и отчасти среднего сармата [Пламадяла, 1971а]. Это одна из самых изменчивых форм сарматских церитов. Особенно непостоянными являются форма раковины и ее скульптура. Форма раковины может быть:

- правильно-башенковидной,
- слабоступенчатой,
- резкоступенчатой.

Изменения скульптуры сводятся к следующему:

- раковина гладкая,
- на оборотах имеются два одинаково развитых ряда бугорков,
- на раковине развиты три ряда бугорков,
- на оборотах развит только верхний ряд бугорков, ниже него расположены два гладких ребра,
- на оборотах развит только один средний ряд бугорков, ниже и выше его имеются по одному гладкому ребрышку.

Было установлено, что между перечисленными формами изменчивости существуют постепенные переходы, и поэтому они не могут быть выделены в качестве фенов.

Более детальное изучение 3082 экз. этого подвида позволило прийти к выводу, что только один признак имеет такие дискретные вариации, которые, на наш взгляд, могут быть признаны как фены:

Признак	1	2	3	4
Число ребер на основании раковины	Одно ребро	Между килем и ребром основания имеется одно вставочное ребрышко	Два ребра	Ниже второго ребра имеется еще несколько тонких ребрышек

Всего было изучено 37 выборок, происходящих из различных пород и имеющих разный геологический возраст. Примерное распределение выборок и процентное соотношение фенов в каждой выборке показано в табл. 1.

Наиболее распространенным является 3-й фен, который не был обнаружен только в двух изученных выборках, но преобладает в 20. Наиболее редким является 4-й фен, который не был обнаружен в 18 изученных выборках и преобладает только в двух выборках.

Анализ частоты вертикального распространения отдельных фенов показал следующее.

Первый фен чаще всего встречается и является преобладающим в выборках из нижнего горизонта среднего сармата, тогда как в выборках из нижнего горизонта нижнего сармата он более редок, а иногда и отсутствует.

Второй фен характеризуется более или менее равномерным распределением во всех выборках из всех трех рассматриваемых горизонтов. Имеющиеся незначительные колебания в его частоте встречаемости в выборках, скорее всего, связаны с различиями между популяциями, из которых происходят те или иные выборки.

Третий фен доминирует или более многочислен в выборках из нижнего сармата и более редко встречается в выборках из среднего сармата.

Четвертый фен более часто встречается в выборках, происходящих из отложений нижнего горизонта нижнего сармата, и совсем не встречается в выборках из отложений нижнего горизонта среднего сармата.

Таким образом, можно сказать, что первый фен более характерен для выборок из среднего сармата, тогда как третий и четвертый фены — для выборок из нижнего сармата.

Если учесть, что первый фен характеризует более простую скульптуру, а третий и четвертый фены — более сложную, то можно прийти к выводу, что эволюция скульптуры у *Pirenella picta mitralis* (Eichw.) в течение сармата шла в сторону ее упрощения. Эта тенденция наблюдается у многих сарматских моллюсков, но выявить и доказать ее обычными методами изучения у рассматриваемого подвида не удавалось.

Анализ соотношения частоты встречаемости преобладающего фена с остальными фенами в пределах различных выборок показывает, что в нижнем горизонте нижнего сармата преобладающий фен чаще всего составляет от 50 до 80% встречаемых фенов, в верхнем горизонте нижнего сармата — от 60 до 98%, а в нижнем горизонте среднего сармата — от 70 до 96%. Таким образом, в нижнем горизонте нижнего сармата частота встречаемости преобладающих фенов значительно уменьшается, что доказывает уменьшение степени изменчивости рассматриваемого признака. Другими словами, можно сказать, что в течение сармата размах изменчивости скульптуры основания раковины у *Pirenella picta mitralis* (Eichw.) постепенно уменьшался, достигнув наименьших размеров в среднем сармате.

*Pirenella disjuncta* (Sow.) в пределах Молдавии был распространен, начиная со второй половины раннего сармата и кончая началом позднего. Он был менее изменчив, чем предыдущий вид, но тем не менее такие признаки, как степень выраженности скульптурных элементов, форма оборотов, форма раковины, ее абсолютные размеры, являются довольно непостоянными, подвергаясь довольно большой индивидуальной изменчивости.

При этом необходимо отметить, что в изменчивости этих признаков не обнаружены какие-либо дискретные вариации. Так,

Таблица 1. Частота (в %) вертикального распространения фонов числа ребер на основании раковины *Pirenella picta mitalis* (Eichw.) в некоторых сарматских разрезах Молдавии и сопредельных областей

Гуарез	Фон																Гура-Кайнарь																
	Бурсук				Молокиш				Северинювка				Гидирим					Лазо				Оргеев											
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4		1	2	3	4	1	2	3	4								
Средний сармат																	нижний горизонт																
сармат																	верхний горизонт																
Нижний																	нижний горизонт																

4	11	66	19	—	3	94	3	—	—	2	5	93	—	6	—	—	88	12	—	—	19	15	66	—
5	15	79	1	—	—	98	2	—	—	4	1	89	6	—	—	—	—	—	—	—	32	22	46	—
—	12	88	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—																			

в пределах одной выборки можно найти постепенные переходы от гладких к хорошо скульптурированным раковинам, от раковин, имеющих башенковидную форму, — к раковинам, имеющим коническую форму, от экземпляров, имеющих большие относительные размеры, к более мелким и т. д.

Тем не менее изучение более чем 2300 раковин этого вида позволило обнаружить, что у такого признака, как число спиральных рядов бугорков на обороте, имеются вариации, которые могут быть приняты как фены:

	1	2	3	4
Число аксиальных рядов бугорков на обороте и их возникновение в онтогенезе	3 ряда	4 ряда		5 рядов
		4-й ряд развивается самостоятельно над средним рядом либо возникает путем разделения последнего	4-й ряд развивается самостоятельно ниже третьего ряда либо возникает путем разделения последнего	

Четвертый фен очень редкий (обнаружена только одна раковина), и поэтому он в дальнейшем специально не учитывался.

Схематическое распространение остальных трех фенов в некоторых сарматских разрезах Молдавии показано в табл. 2. Как видно, в вертикальном распространении отдельных фенов наблюдается определенная закономерность. Первый фен отсутствует только в одной выборке, которая происходит из самых низов верхнего горизонта нижнего сармата. В остальных выборках он обнаружен всегда, причем начиная с выборок, происходящих из верхней части нижнего сармата, данный фен является преобладающим. Второй фен встречается довольно широко, но особенно характерен для выборок из нижней части верхнего горизонта нижнего сармата, где он преобладает. Третий фен обнаружен только в выборках из среднего горизонта среднего сармата и никогда не преобладает.

Таким образом, *P. disjuncta* появляется в разрезах сармата в виде четырехрядных форм, которые впоследствии теряют второй сверху ряд и превращаются в типичные трехрядные формы. Это доказывает, что в сарматское время данный вид был представлен двумя подвидами. К первому подвиду относятся те четырехрядные формы, которые встречаются в верхнем горизонте нижнего сармата и образуют абсолютное большинство в выборках. Ко второму подвиду относятся все трехрядные формы и редкие четырехрядные, которые распространены в лежащих выше горизонтах сарматских отложений. Так как среди множества описан-

Таблица 2. Частота (в %) вертикального распространения фонов спиральных рядов буроевых на обороте *Pirenella disjuncta* (Sov.) в некоторых сарматских разрезах Молдавии

[illegible]

ных вариететов *P. disjuncta* Зибером [Sieber, 1937] под названием *P. disjuncta quadricincta* описаны четырехрядные формы, за первым подвидом должно сохраниться данное название, а для второго — *P. disjuncta disjuncta* (Sow.). Что касается экземпляров, у которых встречается третий фен, то они являются вариантами изменчивости. Данный фен обнаружен только в юго-восточных районах Молдавии. Скорее всего, он показывает обособленность тех популяций *P. disjuncta disjuncta* (Sow.), что обитали в данном районе во время среднего сармата.

Разделение *P. disjuncta* (Sow.) на два подвида, из которых один характеризуется четырехрядной скульптурой, позволяет решить еще один вопрос — вопрос о происхождении этого типично сарматского вида. Дело в том, что *P. disjuncta quadricincta* (Sieber) по форме оборотов и по скульптуре очень похож на *P. andrzejowskii* (Friedb.), который распространен в самых низах нижнего сармата изученных нами разрезов. Это сходство, скорее всего, объясняется их родством и поэтому можно предположить, что *P. disjuncta* (Sow.) произошел от *P. andrzejowskii* (Friedb.), который, в свою очередь, видимо, появился в баденское время от вида *P. pseudoplicata* (Friedb.).

Из сказанного можно сделать вывод, что применение фенетических методов при изучении ископаемых организмов позволяет уточнить объем различных таксономических единиц, обосновать их самостоятельность, найти определенные направления их развития во времени, а также установить возможные филогенетические взаимосвязи между ними.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Григорьева А. Д., Грунт Т. А., Сарычева Т. Г. Палеонтология и фенетика. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, вып. 5(7), с. 22—29.
- Ларина Н. И. Общие проблемы и методы фенетических исследований. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, вып. 5(7), с. 12—22.
- Пламадяла Г. С. О систематическом составе сарматских Potamididae Молдавии: Автореф. доклада. — Бюл. МОИП. Отд. геол. 1971, № 2.
- Пламадяла Г. С. Особенности вертикального распространения церитов в сарматских отложениях Молдавии. — В кн.: Вопросы палеонтологии и стратиграфии верхнего мела и неогена южных окраин Русской платформы. Кишинев: Карта молдовеняскэ, 1971, вып. 1, с. 105—110.
- Пламадяла Г. С. Изменчивость и систематическое значение отдельных морфологических признаков сарматских церитов. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия мезокайнозоя южных окраин Русской платформы. Кишинев: Штиинца, с. 33—42.
- Сарычева Т. Г., Яблоков А. В. Палеонтология и микроэволюция. — Журн. общ. биол., 1973, т. 24, № 3, с. 348—359.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология. — Природа, 1973, № 3, с. 40—51.
- Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 129 с.
- Sieber R. Die miozan Potamididae, Cerithiidae, Cerithiopsidae und Triphoriidae Niederosterreichs. — Festschrift zum 60. Geburtstag von Embrik Strand. Riga, 1937, Bd. 11, S. 473—519.

# БИОХИМИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ФЕНОТИПИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА ПО ОКРАСКЕ ЦВЕТКОВ У ДУШИСТОГО ГОРОШКА (*LATHYRUS ODORATUS* L.)

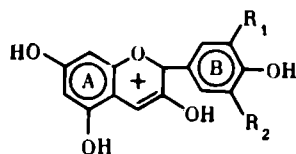
А. В. Раткин, В. С. Андреев

Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР,  
Москва.

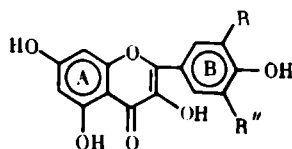
Изучение молекулярной природы фенотипического полиморфизма является одной из актуальных проблем современной генетики. Сложность исследований в этой области связана с тем, что в организме обычно трудно найти соединения, изменения метаболизма которых приводит к конкретным модификациям изучаемого признака.

У растений лишь в некоторых случаях намечается связь между морфологическими изменениями и нарушениями биохимических процессов. В частности, у дремы (*Melandrium album* L.) выявлены нарушения в биосинтезе флавонола изовитексина — отсутствие сахарных остатков в молекуле. У таких растений формировались маленькие цветки с тонкими «курчавыми» лепестками [Brederode, Nigtevecht, 1974]. У тимьяна обыкновенного (*Thymus vulgaris* L.) установлена положительная корреляция между окраской и величиной цветка и содержанием эфирного масла. Формы с мелкими цветками во всех случаях отличались более высокой эфиромасличностью по сравнению с крупноцветковыми [Кондратенко, Таранич, 1980]. Однако обычно остаются невыясненными конкретные процессы, приводящие к нарушениям морфогенеза анализируемых признаков.

С нашей точки зрения, для изучения природы фенотипического полиморфизма удобной моделью является окраска цветков. У многих видов растений выделены многочисленные спонтанные и индуцированные мутанты по окраске цветков [Braun, 1976; Маслов, 1980; и др.]. Показано, что окраска лепестков определяется в основном наличием тех или иных флавоноидных пигментов — прежде всего антоцианов, флавонолов, а также флавонов, аурионов и халконов [Харборн, 1968]. Флавоноидные соединения широко распространены у растений и участвуют в регуляции жизненно важных процессов [Барабой, 1976]. Молекулярная структура пигментов достаточно проста и хорошо изучена (рис.). Показано, что окраска зависит также от наличия сахарных и кислотных остатков в молекулах пигментов, pH клеточного сока, ионов металлов и других факторов [Lawrence, Price, 1940]. Установлено, что изменения в химической структуре пигментов контролируются генетически [Олстон, 1968].



- 1
- пеларгонидин ( $R_1 = R_2 = H$ )
  - цианидин ( $R_1 = OH, R_2 = H$ )
  - пеонидин ( $R_1 = OCH_3, R_2 = H$ )
  - дельфинидин ( $R_1 = R_2 = OH$ )
  - петунидин ( $R_1 = OCH_3, R_2 = OH$ )
  - мальвидин ( $R_1 = R_2 = OCH_3$ )



- 2
- кемпферол ( $R' = R'' = H$ )
  - кверцетин ( $R' = OH, R'' = H$ )
  - мирицетин ( $R' = R'' = OH$ )

Химическая формула антоцианидинов (1) и флавополов (2)

Душистый горошек введен в культуру в конце XVII в. [Китаева, 1970]. Исходные растения имели цветки с пурпурной окраской паруса и лилово-голубыми веслами. Позднее были выделены спонтанные мутанты с белой, красной и оранжевой окрасками цветков. Дальнейшие отборы возникавших мутаций и внутривидовая гибридизация привели к созданию сортов с розовой, карминовой, синей, фиолетовой и другими оттенками окраски. В настоящее время по разнообразию окрасок цветков душистый горошек занимает среди декоративных растений одно из первых мест.

Цель настоящей работы состояла в выяснении роли отдельных флавоноидных пигментов в определении окраски цветков у душистого горошка.

## Материал и методы

Для изучения фенотипического разнообразия по окраске лепестков в период массового цветения нами проводилось визуальное описание окраски цветков душистого горошка. С целью исследования состава антоциановых и флавополовых пигментов проводили индивидуальную фиксацию лепестков в 10 см<sup>3</sup> смеси этанола и концентрированной соляной кислоты (97:3 по объему). Для идентификации пигментов использовали хроматографию на бумаге и спектрофотометрию [Аркатов и др., 1976; Раткин и др., 1977]. Количественное содержание пигментов на хроматограммах оценивали в условных единицах.

## Результаты и обсуждение

Была изучена изменчивость по окраске цветков и составу пигментов у 128 сортов душистого горошка. Полученные данные представлены в табл. 1. Визуально все сорта можно подразделить на 4 группы. В первую группу входят сорта с белой и кремовой окраской лепестков. Растения второй группы представлены сор-

Таблица 1. Полиморфизм по окраске цветков и составу пигментов у сортов душистого горошка

Окраска лепестков	Число изученных сортов	Антоцианидины						Флавонолы		
		Пл	Ц	Пеон	Д	Пт	Мв	К	Кв	М
Белая	11	—	—	—	—	—	—	+	+	—
Кремовая	6	—	—	—	—	—	—	+	+	—
Бледно-оранжевая, оранжевая, оранжево-красная	34	+	—	—	—	—	—	+	—	—
Ало-красная	8	+	Следы	—	—	—	—	+	Следы	—
Светло-розовая, розовая, темно-розовая, розово-красная, красно-бордовая, малиновая, карминовая	31	—	+	+	—	—	—	+	+	—
Сиреневая, лавандовая, светло-лиловая, лиловая, бледно-синяя, синяя, лилово-синяя, сине-фиолетовая, темно-бордовая, фиолетово-карминовая, пурпурная	38	—	—	—	+	+	+	+	+	+

Примечание: Пл — пеларгонидин; Ц — цианидин; Пеон — пеонидин; Д — дельфинидин; Пт — петунидин; Мв — мальвидин; К — кемпферол; Кв — кверцетин; М — мирцетин.

тами с оранжевой окраской (от бледно-оранжевой до оранжево-красной). Для сортов третьей группы характерна качественно иная окраска лепестков: в нее входят растения со светло-розовой, розовой, красно-бордовой, малиновой и карминовой окраской. Растения с ало-красной окраской занимают промежуточное положение между второй и третьей группами, поэтому они выделены в отдельную подгруппу. Наиболее значительный полиморфизм обнаружен у растений четвертой группы, для которой характерна сиреневая, синяя, фиолетово-карминовая и пурпурная окраски лепестков. Каждая группа по окраске представлена примерно равным числом сортов. Следует подчеркнуть, что растения каждой группы сортов четко различаются между собой. В то же время в пределах группы наблюдается большое разнообразие по оттенкам основного тона, что иногда затрудняет классификацию форм.

Для изучения биохимической природы обнаруженного фенотипического разнообразия был исследован состав антоцианидинов и флавонолов. Как видно из табл. 2, у растений с белой и кремовой окраской лепестков антоцианидины отсутствуют. Для растений с оранжевой окраской цветков характерно наличие антоцианидина пеларгонидина (см. рис.). У растений с розовой и карминовой окраской обнаружены пигменты с 20Н группами в кольце В-цианидин и его метилированное производное пеонидин, встречающиеся у душистого горошка всегда совместно. Сорта с синей, фиолетово-карминовой и пурпурной окрасками характеризуются

наличием антоцианидинов группы дельфинидина (3ОН в кольце В). Следует отметить, что дельфинидин и его метилированные дериваты петунидин и мальвидин у душистого горошка, так же как и дигидроксилированные антоцианидины, всегда присутствуют совместно.

Таким образом, у душистого горошка изменение типа окраски основного тона связано с четким изменением в составе антоцианидинов. У каждой группы сортов обнаружен лишь один тип антоциановых пигментов (моно-, ди-, или тригидроксилированные антоцианидины), которые и определяют основной цвет. Исключение составляют растения с ало-красной окраской лепестков, у которых наряду с пеларгонидином обнаружены следы цианидина.

Нами был изучен также и состав другого класса флавоноидных пигментов-флавонолов. Известно, что эти пигменты могут модифицировать основную окраску лепестков, придавая ей голубые оттенки [Peclet, 1962]. В то же время вклад каждого флавонола в изменение окраски остается невыясненным. Как видно из табл. 1, у сортов с разной окраской состав флавонолов неодинаков. У растений с белой и кремовой окрасками лепестков обнаружены формы, содержащие либо только кемпферол, либо смесь кемпферола с кверцетином. Эти результаты указывают на то, что флавонолы, по-видимому, не оказывают существенного влияния на формирование этих окрасок. У сортов с оранжевыми цветками обнаружен только один флавонол кемпферол. Для растений третьей группы характерно наличие флавонолов кемпферола и кверцетина. У сортов четвертой группы присутствуют одновременно три флавонола — кемпферол, кверцетин и мирцетин. Таким образом, у антоциансодержащих сортов всегда встречаются антоцианидины и флавонолы с одинаковой степенью окисления кольца В.

Внутри каждой группы сортов состав антоцианидинов и флавонолов постоянный (табл. 1). Можно было предположить, что изменения в интенсивности окраски в пределах каждой группы связаны с изменениями в количественном содержании пигментов. Для проверки этого предположения мы изучили количественный состав пигментов в цветках. Полученные данные представлены в табл. 2. Как видно из этих данных, в сортах второй и третьей групп с усилением интенсивности окраски увеличивается содержание антоцианидинов пеларгонидина и цианидина с пеонидином соответственно. При этом количество флавонолов кемпферола и кверцетина практически не изменяется. В растениях с синей, фиолетово-карминовой и пурпурной окрасками цветков максимальное содержание дельфинидина обнаружено у форм с синей, а петунидина и мальвидина — у растений с пурпурной окраской лепестков. В этой группе сортов изменяется и количество флавонолов. С усилением красных оттенков увеличивается содержание кемпферола и уменьшается кверцетин и мирцетин.

Таким образом, изменчивость у сортов с оранжевой и карминовой окраской лепестков определяется в основном количествен-

Таблица 2. Содержание антоцианидинов и флавонолов в сортах душистого горошка с различной окраской цветков

Окраска цветков	Антоцианидин		Окраска цветков	Антоцианидин		Флавонол		Окраска цветков	Антоцианидин			Флавонол		
	Пл	К		Ц	Пеон	К	Кв		Д	Пт	Мв	К	Кв	М
Бледно-оранжевая	3	5	Голубая	3	3	3	4	Синяя	5	3	2	3	5	3
Оранжево-красная	4	5	Красно-бордовая	4	4	3	4	Фиолетово-карминовая	4	3	3	4	3	2
Оранжевая	5	5	Карминовая	5	5	3	4	Пурпурная	3	4	4	5	2	2

ным содержанием лишь антоцианидинов. В то же время наиболее значительный полиморфизм у сортов четвертой группы связан с изменением количества как антоцианидинов, так и флавонолов. Полученные данные позволили выявить модифицирующий эффект отдельных флавонолов. Так, увеличение в содержании кемпферола приводит к появлению красных оттенков, а кверцетина и мирицетина — синих.

Как уже указывалось выше, растения из природных популяций, введенные в культуру, характеризовались пурпурной окраской паруса и имели лилово-голубые весла. По составу пигментов они соответствовали растениям четвертой группы. Ранее нами было показано, что биосинтез флавоноидных соединений в цветках душистого горошка осуществляется в направлении увеличения числа ОН групп в кольце В. Исходя из этого антоцианидины группы дельфинидина и флавонол-мирицетин являются наиболее продвинутыми стадиями в биосинтезе этих соединений [Ратькин и др., 1980]. Результаты генетических исследований указывают, что конечные стадии биосинтеза флавоноидных пигментов у душистого горошка контролируется не менее чем 8 основными генами. Ген К ответствен за синтез кемпферола, полимерные доминантные гены Q<sub>1</sub> и Q<sub>2</sub> детерминируют образование кверцетина, ген М — мирицетина. Для проявления активности гена М необходимо наличие в доминантном состоянии генов К, Q<sub>1</sub> и Q<sub>2</sub>. Синтез антоцианидинов контролируется также 4 генами: комплементарные гены С и R детерминируют образование пеларгонидина, ген Sm — цианидина, ген E — дельфинидина [Ратькин, 1980; Beale et al., 1939].

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что спонтанный мутационный процесс привел к появлению форм,

синтезирующих менее окисленные пигменты. Наблюдаемый в настоящее время полиморфизм по окраске цветков у душистого горошка является результатом прежде всего изменчивости по составу антоцианидинов. Разнообразие в пределах каждой группы сортов определяется количественным содержанием и соотношением пигментов. Флавонолы оказывают лишь модифицирующее влияние на окраску цветков.

## Выводы

1. Изучение полиморфизма по окраске цветков у душистого горошка позволило выявить 4 четко различающихся по этому признаку группы сортов: I — белая и кремовая окраска лепестков, II — бледно-оранжевая — оранжевая, III — светло-розовая — карминовая, IV — сиреневая — пурпурная.

2. Анализ состава флавоноидных пигментов показал, что у сортов первой группы имеются только кемпферол или кемпферол совместно с кверцетином. У растений второй группы всегда присутствуют антоцианидин пеларгонидин и кемпферол. Сорта третьей группы характеризуются наличием в лепестках антоцианидинов цианидина и пеонидина и кемпферола и кверцетина. Растения четвертой группы содержали в цветках антоцианидины дельфинидин, петунидин, мальвидин и кемпферол, кверцетин и мирицетин.

3. В пределах каждой группы сортов изменчивость по окраске обусловлена прежде всего изменением количественных соотношений антоциановых пигментов.

4. Выявлена специфика модифицирующего эффекта флавонолов на проявление окраски цветков. У растений четвертой группы увеличение количества кемпферола усиливает красные оттенки, а кверцетина и мирицетина — синие. В то же время флавонолы не оказывают существенного влияния на проявление окраски у сортов первой, второй и третьей групп растений.

5. Возникающие в результате спонтанного мутационного процесса у душистого горошка цветковые формы синтезируют менее окисленные пигменты.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аркатов В. В., Андреев В. С., Раткин А. В. Генетический контроль формирования окраски цветков у душистого горошка (*Lathyrus odoratus* L.). Сообщение 1. Характеристика антоциановых пигментов в цветках душистого горошка. — Генетика, 1976, т. 12, № 8, с. 30—37.
- Барабай В. А. Биологическое действие растительных фенольных соединений. Киев: Наук. думка, 1976, с. 3—202.
- Жигалева Л. А. К вопросу о состоянии культуры душистого горошка в СССР. — В кн.: Научные труды по селекции и семеноводству овощных культур. М.: ВАСХНИИ, 1970, т. 1, с. 197—211.
- Кондратенко Л. М., Таранюк А. П. Результаты улучшения наследственных качеств тимьяна обыкновенного в условиях Украины. — В кн.: Тез. докл. 3-го симпозиума «Актуальные вопросы научения и использования эфиромасличных растений и эфирных масел». Симферополь, 1980, 38 с.

- Маслов А. Б. Сорта сельскохозяйственных растений, полученные методом экспериментального мутагенеза: Каталог. М.: ВИНТИ, 1980, с. 1—27.
- Олстон Р. Е. Генетика фенольных соединений.— В кн.: Биохимия фенольных соединений. М.: Мир, 1968, с. 140—165.
- Раткин А. В., Андреев В. С., Аркатов В. В. Генетический контроль формирования окраски цветков у душистого горошка (*Lathyrus odoratus* L.). Сообщение 2. Изучение флавоноловых пигментов.— Генетика, 1977, т. 13, № 9, с. 1534—1542.
- Раткин А. В. Генетический контроль формирования окраски цветков у душистого горошка (*Lathyrus odoratus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980, с. 7—16.
- Раткин А. В., Запрометов М. Н., Андреев В. С., Евдокимова Л. И. Изучение биосинтеза антоцианидинов и флавонолов в цветках душистого горошка (*Lathyrus odoratus* L.).— Журн. общ. биол., 1980, т. 12, № 5, с. 685—699.
- Харборн Дж. Б. Фенольные гликозиды и их распространение в природе.— В кн.: Биохимия фенольных соединений. М.: Мир, 1968, с. 109—139.
- Beale G. H., Robinson G. M., Robinson R., Scott-Moncrieff R. Genetics and chemistry of flower colour variation in *Lathyrus odoratus*.— J. Genetics, 1939, vol. 37, N 2, p. 375—388.
- Braun A. L'heredite des Antocyanes florales.— Ann. Biol., 1976, vol. 15, N 7/8, p. 293—325.
- Brederode J. Van, Nigtevecht G. Van. Biosynthesis and genetic control of Isovitexin 7-O-Xyloside in the petals of *Melandrium album*.— Phytochemistry, 1974, vol. 13, p. 2763—2766.
- Lawrence W. J. C., Price J. R. The genetics and chemistry of flower colour variation.— Biol. Rev., 1940, vol. 15, N 1, p. 35—58.
- Peckett R. C., Selim A. R. A. A. Blueness of flowers of *Lathyrus* hybrids.— Nature, 1962, vol. 195, N 4841, p. 620.

УДК 598.113.6:591.151

# ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ДВУХ ВИДОВ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ (*LACERTA AGILIS* L., *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SCHREB.) ГЕНЕТИЧЕСКИМ МЕТОДОМ

Л. В. Турутина

Горьковский государственный университет им. Н. И. Лобачевского,  
Горький

Выявление пространственно-генетической гетерогенности популяций животных является одной из важных задач микроэволюционных исследований, поскольку знание таких параметров позволяет понять особенности функционирования популяции как элементарной эволюционной единицы и протекания в ней эволюционных событий. Получение широкого набора генетических данных о природных популяциях стало возможным после формирования генетического направления популяционных исследова-

ний, основанного на выделении и учете частоты встречаемости разнообразных дискретных высоконаследственных признаков-маркеров генотипического состава популяции [Веггу, 1963, 1967; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; и др.].

В настоящей работе была предпринята попытка применения феноетической методики для определения тонкой внутрипопуляционной структуры представителей двух групп высших позвоночных животных: рептилий и млекопитающих. Было проанализировано пространственное распределение признаков-маркеров этих животных, сопоставлена их концентрация в естественных группировках особей, выявлена генотипическая неоднородность популяционного населения на сплошном участке обитания, определены границы и состав первичных пространственно-генетических группировок этих животных, характер их взаимосвязи и объединения в более крупные комплексы. Решение этих задач потребовало выяснения более частных вопросов: выбора достаточно большого числа признаков-маркеров генотипического состава популяции, определение радиусов индивидуальной активности, точного возраста изучаемых животных и др.

В качестве представителей двух групп высших позвоночных животных были взяты прыткая ящерица и рыжая полевка. Причин, определивших выбор прыткой ящерицы в качестве объекта исследования, было несколько. Во-первых, это один из самых многочисленных видов герпетофауны нашей страны, являющийся в ряде случаев фоновым видом позвоночных в биогеоценозах некоторых природных зон. Во-вторых, особенности строения покровов этих животных (чешуйчатость, четкий рисунок спины) позволяет выбрать для исследования большое количество признаков-маркеров генотипического состава популяции.

Вторым видом высших позвоночных животных, вошедших в наше исследование, была рыжая полевка. Этот вид тоже является удобным модельным объектом для изучения внутрипопуляционной структуры, поскольку образует поселения на большой территории с высокой плотностью, что позволяет собрать многочисленный материал. Кроме того, имеется обширная генетическая литература о характере наследования многочисленных скелетных признаков у мелких млекопитающих, что значительно облегчает выбор хороших признаков-маркеров генотипического состава популяции.

Материал по прыткой ящерице собирался на протяжении двух полевых сезонов в составе экспедиции ИБР АН СССР в мае — августе 1975 и июне-июле 1976 г. на Юго-Западном Алтае в Маркакольском районе Восточно-Казахстанской области. Изучаемая территория находится на высоте около 800 м над уровнем моря и представляет собой пересеченную гористую местность, поросшую в основном разнотравно-злаковой растительностью, сильно выгорающей в летний период. На степном участке склона холма по левому крутому берегу реки Кальджир вдоль доро-

ги Приречное—Спасовка была заложена стационарная площадка в 5,2 га. На площадке проводился полный вылов ящериц с точным (до 1 м) картированием мест поимки каждой особи. В результате была составлена карта пространственного размещения прыткой ящерицы. Каждая пойманная особь нумеровалась, затем определялся пол и точный возраст (до 1 года) по слоистым структурам скелета по методике Э. М. Смиринной [1974].

Выбор признаков-маркеров для пространственно-генетического изучения популяции прыткой ящерицы был обусловлен генетическими работами как по этому виду рептилий, так и по близкородственным, в которых было показано, что основные типы окраски спины имеют менделевский характер наследования [Drzewicki, 1926], а также, что и отдельные составные элементы рисунка спины имеют высокую наследственную обусловленность [Gorman et al., 1975]. Особенности окраски покровов часто используются во внутривидовой систематике и микроэволюционных исследованиях различных видов рептилий [White, 1975; Rodovanovic, 1960; Walker, Taylor, 1966; Beatson, 1976]. В частности, у прыткой ящерицы в качестве генотипических маркеров служили дискретные признаки рисунка спины и некоторые особенности шиткования [Fuhn, 1967; Borcea, 1974; Баранов, 1973, 1978; Стрельцов, 1978; Yablokov et al., 1980]. В результате анализа литературных данных и собственных наблюдений нами было отобрано 29 признаков окраски, характеризующих особенности рисунка на дорзальной поверхности тела, и 23 признака фоллидоза, относящихся к особенностям чешуйчатости головы, шейного, грудного и анального отделов.

Объем выборки прыткой ящерицы по годам составил: в 1975 г.—288 экз., в 1976 г.—179 экз. Мы сочли возможным рассматривать выборки обоих лет совместно, поскольку на картах пространственного распределения было отмечено, что в 1976 г. ящерицы отлавливались преимущественно в местах, плохо проловленных в предыдущем году. Кроме того, поскольку отлов ящериц в 1976 г. проводился до выхода молодняка, можно предположить, что за 1975—1976 гг. смены поколений ящериц не произошло: возрастно-половой состав не должен был резко измениться за весенне-летний период (если не считать, что ящерицы, отловленные в 1976 г., на год старше ящериц, пойманных в 1975 г., что учитывалось при определении возрастной структуры популяции).

Отлов рыжей полевки проводился на протяжении семи полевых сезонов: с осени 1970 по осень 1973 г. включительно в окрестностях г. Валдай (Новгородская обл.). В 1 км южнее озера Валдайского была заложена стационарная площадка (65 га), где дважды в год (весной и осенью) отлавливались грызуны с помощью ловушек Геро. Преобладающий тип растительности на площадке — еловый лес, который покрывает северную половину площадки. Южная половина участка занята преимущественно сосняками. На северной половине площадки находятся два заболо-

ченных участка общей площадью 12,49 га, небольшая территория покрыта лесом других типов. Ловушки на площадке выставлялись в линии, ориентированные с севера на юг и удаленные одна от другой на 50 км. Расстояние между ловушками в линии — 10 м. Отлов грызунов в каждый сезон проводился в течение трех суток. За это время, по данным Д. Г. Крылова [Krylov, 1975], отлавливается около половины населения площадки. Место поимки каждого зверька точно картировалось, у него определялся пол и точный возраст. Эта работа по сбору материала была проделана Д. Г. Крыловым, и результаты переданы в наше распоряжение.

В связи с резкими колебаниями численности рыжей полевки на протяжении прослеженных сезонов (от 0,32 зверька на ловушкосутки до 11,7) для изучения внутривидовой структуры популяции рыжей полевки можно было использовать лишь данные трех сезонов исследования (весны и осени 1971 г. и осени 1972 г.); тогда численность была достаточно высокой и на площадке отловлено достаточное количество грызунов. Общее число вошедшего в настоящее исследование материала составило 566 экз. рыжей полевки.

Основой для выбора признаков-маркеров генотипического состава популяции рыжей полевки были многочисленные работы по наследованию отдельных мелких скелетных вариаций у мелких лабораторных грызунов [Gruneberg, 1951, 1963; Deol, 1958; Searle, 1954, 1960]. В результате учитывалось 129 дискретных морфологических признаков, 92 из которых отражают наличие вставочных костей, форму швов и перфорационные особенности костей черепа и 37 — зубные признаки.

Первым шагом в выяснении внутривидовой структуры изучаемых видов животных явилось выделение естественных хорологических (пространственных) группировок особей. Схемы пространственного распределения животных показали, что как прыткие ящерицы, так и рыжие полевки размещаются на обследованных территориях неравномерно, что связано с неравномерным размещением оптимальных биотопов. В результате участки с высокой плотностью животных перемежаются с участками, где численность их значительно ниже или они вовсе отсутствуют. Такие естественные группировки особей с высокой плотностью, занимающие наиболее благоприятные биотопы и отдаленные от других подобных групп пространством с разреженной плотностью животных, назывались элементарными хорологическими группировками.

Следующим этапом работы было изучение пространственного распределения отдельных дискретных признаков на обследованной территории. Для этих целей были составлены фенетические карты. На каждой из них отмечались места поимки животных, обладающих конкретным признаком. Затем пространственные группировки особей сравнивались между собой по концентрации каждого признака. Достоверность различий между хорологическими группами по концентрации сравниваемых признаков оцени-

валась по критерию  $\chi^2$  — Фишера. Различия считались достоверными при достижении этого критерия нижнего доверительного уровня ( $p < 0,05$ ).

### Пространственно-генетическая структура популяции прыткой ящерицы

Как показали наблюдения и карты пространственного распределения, ящерицы в пределах обследованного участка размещаются неравномерно; большинство животных отловлено в ложбинных понижениях между холмистыми возвышенностями рельефа — распадках, где обильная травянистая растительность и имеются кустарники. На вершинах холмов вся растительность к середине лета выгорает, а кустарники, как правило, отсутствуют. На протяжении двух полевых сезонов в засушливых открытых биотопах холмов пойманы лишь единичные особи. Такие неблагоприятные для жизни микробиотопы без сомнения затрудняют контакт между особями разных распадков. При более подробном рассмотрении оказывается, что внутри отдельных распадков ящерицы могут быть дифференцированы на несколько пространственных групп (как правило, это касается распадков с большой протяженностью и сложной конфигурацией). Всего на обследованном участке выявлено 15 пространственных группировок прыткой ящерицы, величина этих группировок варьирует от 6 до 84 ящериц (в среднем — 31,1 экз.).

Фенетические карты, отражающие пространственное распределение выбранных признаков на участке, показали, что часть признаков сравнительно равномерно размещается на площадке, присутствуя приблизительно с равной частотой в большинстве пространственных группировок прыткой ящерицы (различия в концентрации между ними статистически не достоверны). Наряду с этим выявлены признаки, которые неравномерно распределены по участку. Большинство ящериц, имеющих такие признаки, сосредоточены в одной или нескольких хорологических группах; в остальных группировках этих признаков концентрация статистически достоверно отличается.

В результате проведенный фенетический анализ 52 морфологических признаков показал, что фактически все хорологические группировки прыткой ящерицы обладают специфическими фенетическими особенностями и различаются между собой по концентрации этих признаков. Это предполагает наличие генотипических различий между группировками, поскольку для признаков, использованных нами для морфологического анализа, показана высокая наследственная обусловленность. Такие хорологические группировки прыткой ящерицы, которые наряду с пространственной самостоятельностью обладают рядом генотипических особенностей, были названы пространственно-генетическими группами.

Помимо выявления генетической специфичности отдельных хорологических групп прыткой ящерицы, примененный фенети-

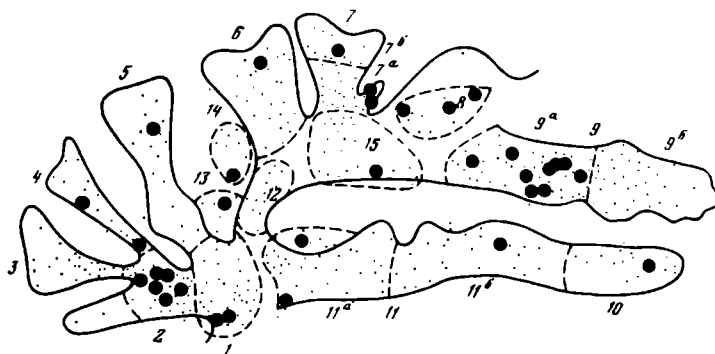


Рис. 1. По концентрации ящериц с прерывистой центральной полосой (крупные значки) статистически достоверно различаются хорологические группы 1 и 2 ( $p < 0,05$ ), 2 и 3 ( $p < 0,01$ ), а также две части хорологической группы 9: 9<sup>а</sup> и 9<sup>б</sup> ( $p < 0,01$ ).  
Мелкие точки — места поимки ящериц

ческий метод исследования позволил вскрыть генотипическую неоднородность некоторых пространственных группировок, подразделение которых на более мелкие составные части, исходя только из пространственного распределения особей по территории, не представлялось возможным. Так, население ящериц, составляющее пространственную группу 9, подразделяется на две части, которые различаются концентрацией 7 различных морфологических признаков (рис. 1).

Всего на изученной территории выявлено 16 пространственно-генетических групп, численность которых варьирует от 10 до 52 экз. (в среднем 25,7 экз.). Эти результаты в целом соответствуют литературным данным [Даревский, 1946; Щепотьев, 1948; Лукина, 1966; Тертышников, 1972], показывающим, что величина пространственных групп у этого вида рептилий в зависимости от особенностей биотопа может варьировать от нескольких (4—6) до нескольких десятков особей.

В половом отношении во внутривидовых группировках прыткой ящерицы несколько преобладают самки, что отражает общее состояние полов в этой популяции [Турутина, 1977]. Аналогичная ситуация некоторого преобладания самок известна и для других популяций прыткой ящерицы из разных точек ареала. Однако преобладание самок в исследуемой популяции характерно лишь для половозрелого населения. Среди неполовозрелых ящериц соотношение полов значительно ближе к 1:1 (52,4% самцов, 53,6% самок). Снижение относительного числа самцов в старших возрастных группах связано с их более высокой смертностью [Жаркова, 1972]. Массовый недовыплод молодняка в 1974—1975 гг. (из-за неблагоприятных погодных условий в период инкубации) не позволил судить о соотношении особей всех возрастных групп. Среди половозрелого населения основная мас-

са приходится на 2—3-летних особей (80,9%). Максимальный возраст прыткой ящерицы в данной популяции — 5 лет. Таким образом, размножающаяся часть популяции прыткой ящерицы представлена в основном 2—3-летними особями.

Анализ пространственного распределения признаков-маркеров генотипического состава популяции прыткой ящерицы позволил не только выявить наименьшие пространственно-генетические группировки, но и объединить некоторые из них в комплексы, так как ряд признаков маркирует своим присутствием (частотой) несколько соседних пространственно-генетических групп или целых распадков. Так, в первом распадке, имеющем наибольшую площадь и сложную конфигурацию, выделено 5 пространственно-генетических групп. Каждая из них обладает специфическими генотипическими особенностями. Кроме того, по одному признаку объединяются пространственно-генетические группы 1 и 2 (ящерицы, живущие в устье распадка); этот комплекс статистически достоверно отличается от соседних групп. Помимо этого, целый ряд признаков маркирует все население ящериц данного распадка и отличает его от населения других распадков. То же можно сказать и о населении ящериц других распадков: особи, обитающие здесь, распределены по отдельным пространственно-генетическим группам, и в то же время некоторые дискретные признаки характеризуют население распадка как целого. В результате просматривается определенная иерархическая взаимосвязь внутривидовых группировок прыткой ящерицы на изученном участке: две-три соседние пространственно-генетических группы по характеру распределения признаков-маркеров могут объединяться в более крупные комплексы (40—50 экз.), и, кроме того, как единое целое выступает население отдельных распадков (50—150 экз.).

### Пространственно-генетическая структура популяции рыжей полевки

Изучение пространственного размещения полевых показало, что на протяжении всех сезонов наблюдения зверьки распределяются на площадке неравномерно. При этом основная масса животных отлавливалась на северной половине площадки, занятой еловыми лесами. Неравномерность распределения зверьков по биотопам особенно резко проявляется в весенние сезоны, когда численность зверьков минимальна. В осенние сезоны с ростом численности животные размещаются по площадке более равномерно. На протяжении трех основных прослеженных сезонов, в соответствии с общим уровнем численности, число пространственных группировок на площадке колебалось от 9 (весной 1971 г.) до 19 (осенью того же года). Число полевых в них варьировало от 3 до 44. С поправкой же на неполный вылов (см. выше) можно говорить, что истинная величина хорологических группировок рыжей полевки в изученной популяции находится в пределах

15—30 особей. Наши данные совпадают с результатами Д. Г. Крылова [1970] по пространственной структурированности популяции рыжей полевки в Московской области. Сравнение выделяемых в каждый сезон хорологических групп показывает, что многие из них от сезона к сезону пространственно совпадают или очень близки. Отдельные группировки особей территориально прослеживаются на протяжении трех сезонов, некоторые — двух, а большинство группировок, формирующихся в период возрастания численности на южной половине участка, существуют, как правило, лишь один сезон.

Следующим шагом, вслед за выяснением хорологической дифференциации популяционного населения рыжей полевки, как и в случае с прыткой ящерицей, явилось изучение пространственного распределения выбранных для исследования признаков-маркеров генотипического состава популяции. В целом было рассмотрено пространственное распределение 129 морфологических признаков на участке. Из них 77 признаков (в сумме по трем сезонам) показали неравномерное хорологическое распределение, маркируя своим присутствием (частотой) отдельные группировки животных. Сравнение хорологических группировок рыжей полевки на протяжении трех сезонов по концентрации этих признаков показало, что все они (за единичным исключением) обладают специфическими генотипическими особенностями и различаются между собой по концентрации этих признаков.

Указанный фенетический метод исследования позволил, кроме того, выявить генотипическую неоднородность некоторых хорологических группировок. Это говорит о том, что пространственная структурированность популяционного населения не всегда точно соответствует генетической. Внутрипопуляционные группировки рыжей полевки, которые наряду с некоторой пространственной обособленностью обладают рядом генотипических особенностей, по аналогии с таковыми у прыткой ящерицы названы пространственно-генетическими группами. В каждый сезон отдельные пространственно-генетические группы рыжей полевки различаются разным числом признаков: максимальные различия между отдельными пространственно-генетическими группировками рыжей полевки весной и осенью 1971 г. составили 6—7 признаков, осенью 1972 г. отдельные группировки полевок различались по 10—15 признакам. Однако отмечены и такие группы, которые отличаются от других лишь по 1—3 признакам. Средний уровень фенотипических различий между пространственно-генетическими группами весной и осенью 1971 г. находился на одном уровне и составил соответственно 4,4 и 4,1 признака. Осенью 1972 г. пространственно-генетические группировки различались в среднем по большому числу признаков (6,3).

Число пространственно-генетических группировок рыжей полевки на территории изученного участка, как и число хорологических групп, варьирует от сезона к сезону и зависит от общего уровня численности полевок. Так, если весной 1971 г. на пло-

падке насчитывалось 9 пространственно-генетических групп, то к осени того же года их число возрастает до 17. Увеличение числа пространственно-генетических групп происходит в основном за счет образования их на южной половине участка, где зверьки весной не встречались. Осенью 1972 г. со снижением численности полевых по сравнению с осенью 1971 г. снижается до 9 и число пространственно-генетических групп.

Среднее число полевых, образующих пространственно-генетические группы, по сезонам составило: 6,7 зверька весной 1971 г., 17,3 зверька осенью 1971 г. и осенью 1972 г. — 10,3 полевых. С поправкой на неполный вылов абсолютная величина наименьших пространственно-генетических группировок рыжей полевки составляет весной 15 особей, а в осенние сезоны — 20—35 зверьков. Эти данные несколько не совпадают с параметрами хорологических групп, что связано с некоторым несоответствием пространственной и генотипической структурированности популяционного населения: некоторые пространственные группы рыжей полевки не обладают генотипическими особенностями и не могут быть названы пространственно-генотипическими. Кроме того, некоторые хорологические группировки объединяются в единые пространственно-генетические группы.

Относительно полового состава пространственно-генетических группировок рыжей полевки можно отметить, что на протяжении двух прослеженных осенних сезонов соотношение полов близко к 1:1. Весной 1971 г. самцы несколько преобладают над самками, в обследованной выборке на самцов приходится 61%. По мнению некоторых авторов [Ильенко, Зубчанинова, 1963], сдвиг в соотношении полов в популяции рыжей полевки весной в сторону самцов объясняется более высокой смертностью самок в зимний период.

Весной и осенью пространственно-генетические группы рыжей полевки различаются по возрастному составу: если весной они представлены только перезимовавшими зверьками (в большинстве своем 9—10-месячными, изредка встречаются более старые — 11—12-месячные полевки), то осенью они состоят из молодых особей текущего года рождения (в основном 1—3-месячные, реже в возрасте 5—8 месяцев).

Примененный фенетический метод исследования показал, что наименьшие пространственно-генетические группировки рыжей полевки по характеру пространственного распределения ряда дискретных признаков могут объединяться в более крупные комплексы. От сезона к сезону число таких комплексов варьирует в зависимости от общего уровня численности полевых. Так, весной 1971 г. формируется только два комплекса. Осенью того же года почти все пространственно-генетические группы объединяются в комплексы разного масштаба, число которых возрастает до 9. Осенью 1972 г. ситуация более простая — выявлен лишь один комплекс, включающий две группировки. Внутрипопуляционные группировки рыжей полевки могут объединяться в

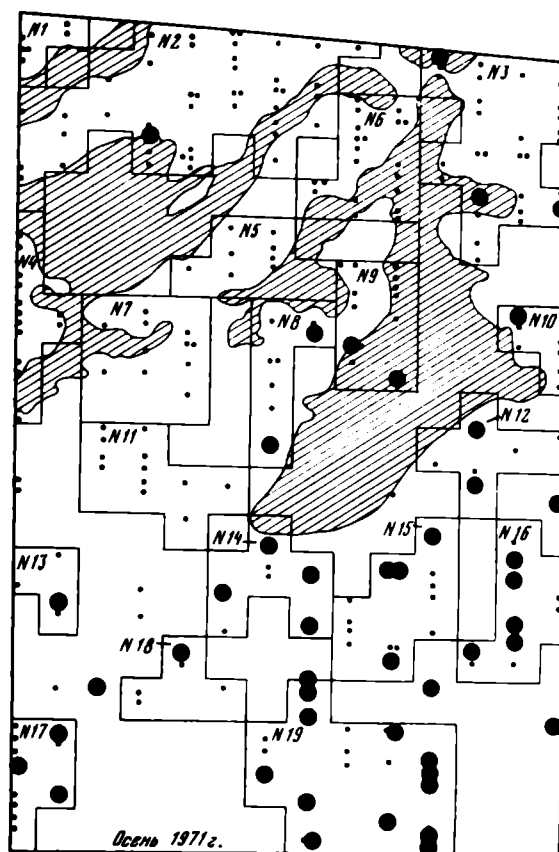


Рис. 2. Высокая концентрация рыжих полевок с признаком — прерывистость зубного ряда между  $M^1$  и  $M^2$  (крупные значки) отличает население южной части площадки от северной ( $p < 0,01$ ). Мелкие точки — места поимки животных. Штриховка — болота

комплексы разного масштаба, включающие от 2 до 6 групп. Небольшие комплексы, состоящие из 2—3 пространственно-генетических групп, в свою очередь, могут входить в состав более крупных. Границы многих комплексов проявляются более чем по одному признаку. В разные сезоны комплексы, как правило, территориально не повторяют друг друга, однако следует отметить, что единичные комплексы, обнаруженные весной 1971 г. и осенью 1972 г., располагаются на северной половине площадки — на территории, наиболее заселенной полевками и где находится большинство комплексов, выявленных осенью 1971 г. На протяжении всех трех прослеженных сезонов проявляется внутрипопуляционная фенотипическая граница, в общих чертах совпадающая с биотипической границей еловых и сосновых лесов на площадке

(рис. 2). Эта граница повторяется по нескольким признакам: весной 1971 г. — по одному, осенью 1971 г. — по пяти и осенью 1972 г. — по восьми признакам. Таким образом, выявляется довольно сложная иерархическая соподчиненность внутривнутрипопуляционных структур рыжей полевки на изученном участке обитания.

Изученная нами рыжая полевка является типичным представителем группы мышевидных грызунов, которым свойственны малая продолжительность жизни, быстрая смена поколений и в связи с этим — высокая скорость обновления популяции и большая подвижность генотипического состава популяции. Примененный фенетический метод исследования позволил уловить изменение генотипического состава изученной популяции рыжей полевки во времени. Так, признаки, являющиеся маркерами генотипического состава популяции и выявляющие различия между внутривнутрипопуляционными группами, от сезона к сезону и от года к году практически не повторяют друг друга. Лишь по концентрации двух признаков различные пространственно-генетические группы различаются на протяжении всех трех прослеженных сезонов и шесть признаков выявили различия на протяжении двух сезонов. Таким образом, лишь 9 из 129 признаков маркировали население отдельных пространственно-генетических групп более чем один сезон. Интересно отметить, что все эти признаки (за исключением одного) отражают перфорационные особенности строения черепных костей.

### Некоторые общие особенности признаков-маркеров генотипического состава популяции

Из 52 дискретных морфологических признаков особенностей рисунка и фоллидоза прыткой ящерицы различия между внутривнутрипопуляционными группами показали 28 признаков (53,8%). У рыжей полевки неравномерность хронологического распределения из 129 признаков показали (в сумме по трем сезонам) 71 (55%); данные по трем отдельным сезонам показывают еще меньшее число «работающих» признаков — 17,8%.

При рассмотрении частоты встречаемости признаков, показавших различия между пространственно-генетическими группами изученных животных, выявляется определенная закономерность: и у прыткой ящерицы, и у рыжей полевки такие признаки, как правило, имеют невысокую частоту в популяции. Так, у прыткой ящерицы признаки, по концентрации которых различаются внутривнутрипопуляционные группы, имеют частоту встречаемости от 4,3 до 36,6%, большинство же приходится на признаки с частотой 5—15%. У рыжей полевки по суммарным данным трех сезонов дали различия между пространственно-генетическими группами признаки с частотой от 0,8 до 61,1%. Наибольшее число «работающих» признаков приходится на признаки с частотой 5—10%. Таким образом, большая часть фенотипов у прыткой ящерицы и ры-

жей полевки, с помощью которых удалось генетически дифференцировать популяционное население, имеет частоту встречаемости в популяции в интервале 1—20%.

Использованные в работе признаки позволили выявить пространственно-генетические группы разного масштаба, однако одни и те же признаки одновременно могут маркировать внутрипопуляционные группы разного уровня; кроме того, от сезона к сезону и от года к году набор признаков, выявляющих пространственно-генетические группы определенного ранга, изменяется. Все это говорит о том, что у обоих изученных видов на внутрипопуляционном уровне «масштаб» фенотипов не является постоянным.

### Заключение

Представленный в настоящей работе материал и примененный фенетический метод исследования позволяет сделать выводы, касающиеся особенностей внутрипопуляционной пространственно-генетической структуры двух видов высших позвоночных животных, взятых в качестве модельных объектов.

Популяционное население изученных видов животных на сплошном участке обитания дифференцировано на мелкие хорологические группы, разделенные пространством с разреженной плотностью животных. Сравнение таких группировок по концентрации признаков-маркеров генотипического состава показывает, что они обладают рядом генотипических особенностей, функционируя как элементарные размножающиеся сообщества.

Величина наименьших пространственно-генетических группировок у прыткой ящерицы и рыжей полевки сходна и составляет в среднем 15—30 особей. Единство фенотипического (генофонда) таких групп позволяет предположить, что они представляют собой семьи или группы семей (демы).

Наименьшие пространственно-генетические группы прыткой ящерицы и рыжей полевки могут объединяться в более крупные комплексы, выделяемые по особенностям пространственного распределения фенотипов. Объединения, включающие 2—3 пространственно-генетические группы, могут входить в состав более крупных комплексов.

Применение фенетического метода позволило выявить следующие особенности использования этого подхода для изучения пространственно-генетической структуры населения высших позвоночных животных на внутрипопуляционном уровне:

а) для надежного выявления внутрипопуляционных структур разного ранга необходимо использовать достаточно многочисленный набор признаков фенотипов. Конкретное число признаков зависит от целей исследования и видовой специфики популяционной структуры, но, видимо, должно быть не менее нескольких десятков;

б) анализ фенотипов, показавших различия между внутрипопуляционными группами у прыткой ящерицы и рыжей полевки, пока-

зал, что они в большинстве своем относятся к редким, со сравнительно низкой частотой встречаемости (1—20%);

в) поскольку одни и те же фены в ряде случаев могут маркировать разные по величине внутрипопуляционные группы особей, то нельзя говорить об их постоянном специфическом «масштабе работы»;

г) изучение изменчивости фенетической картины популяционного населения животных может служить показателем подвижности генотипического состава группировок во времени.

Полученные данные свидетельствуют о том, что фенетический метод исследования может быть успешно использован для изучения тонкой внутрипопуляционной пространственно-генетической структуры разных групп высших позвоночных животных.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Баранов А. С. Особенности окраски прыткой ящерицы европейской части СССР и Закавказья.— В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973, с. 25—27.
- Баранов А. С. Выделение фенов по окраске у рептилий (на примере прыткой ящерицы).— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978, вып. 5(7), с. 68—72.
- Даревский И. С. К биологии прыткой ящерицы.— Природа, 1946, № 9, с. 53—54.
- Жаркова В. К. Специфика лесной и лесостепной популяций прыткой ящерицы в Рязанской области.— В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1972, с. 81—82.
- Ильенко А. И., Зубчанинова Е. В. Круглогодичные наблюдения за мечеными рыжими полевками и лесными мышами в Подмосковье.— Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 4, с. 609—616.
- Крылов Д. Г. Опыт изучения пространственного распределения рыжей и серой полевок.— В кн.: Популяционная структура вида у млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 46—48.
- Лукина Г. П. Пресмыкающиеся Западного Прикавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д, 1966.
- Смирнова Э. М. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости.— Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 1, с. 111—117.
- Стрельцов А. Б. Некоторые результаты и перспективы фенетических исследований прыткой ящерицы в Калужской области.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978, вып. 5(7), с. 120—123.
- Тертышников М. Ф. Экологический анализ и биоэкологическое значение популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichw., 1831) и разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti* Gm., 1789) в условиях Ставропольской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1972.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология.— Природа, 1973, № 5, с. 40—51.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 302 с.
- Турутина Л. В. Возрастно-половая структура популяций прыткой ящерицы.— В кн.: Вопросы герпетологии: Материалы IV Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука, 1977, с. 208—209.
- Щенотьев Н. В. К вопросу о хозяйственном значении прыткой ящерицы в защитных лесополосах.— Зоол. журн., 1948, т. 31, вып. 4, с. 574—583.
- Heatson R. R. Environmental and genetic correlates of disruptive coloration in the water snake, *Natrix sipedon*.— Evolution, 1976, vol. 30, N 2, p. 241—252.

- Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus*.— Genet. Res., Cambrige, 1963, vol. 4, p. 193—220.
- Berry R. J. Genetical changes in mice and men.— Eugenics Rev., 1967, vol. 59, p. 78—96.
- Borcea M. Analiza unor caractere metrice si calitative la *Lacerta agilis chersonensis* Andr. din Moldova.— Stud. si cerc. biol. Ser. Biol. anim., 1974, vol. 26, N 4, p. 225—232.
- Deol M. S. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XXIV. Further data on skeletal variation in wild populations.— J. Embriol. Exp. Morphol., 1958, vol. 6, p. 569—576.
- Drzewicki St. Sur le croisement entre les lizards *Lacerta agilis* L. forma typica et *Lacerta agilis* var. *erythronotus* Fitzing.— C. r. Biol., P. 1926, vol. 93, p. 1631—1632.
- Fuhn I. E. Observation concernant le polymorphisme génétique et la prolificite dans une population de *Lacerta agilis chersonensis* Andr.— Rev. roum. biol. Sér. zool., 1967, vol. 12, N 4, p. 220—232.
- Gorman G. C., Yung K. J. Genetic variation and genetic distance among populations of *Anolis* lizards on two Lesser Antillean island banrs.— Syst. Zool., 1975, vol. 24, N 3, p. 369—373.
- Gruneberg H. The genetics of a tooth defect in the mouse.— Proc. Roy. Soc., 1951, vol. 138B, p. 437—452.
- Gruneberg H. The pathology of development: A study of inherited skeletal disorders in animals. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1963. 309 p.
- Krylov D. G. Tendency to grouping in spatial distribution of small mammals in a forest habitat.— Ecol. pol., 1975, vol. 23, p. 335—345.
- Rodovanovic M. Ergebnisse der Eidechsenforschung auf Adriatischen Inseln in Lichte des Evolutionismus.— Cl. Acad. serbe sci. CCXLIII. cl. math., natur., 1960, N 20, p. 93—140.
- Searle A. G. Genetical studies on the skeleton of the mouse. X. Rare variants in the A and C57BL pure lines.— J. Genetics, 1954, vol. 52, p. 103—117.
- Searle A. G. The genetics and evolution of threshold characters.— In: Proc. cent. bicent. Congr. Singapore, 1960, p. 220—228.
- Walker J. M., Taylor H. L. Morphology and relations of the thetheiid lizard (*Chemidoporus ceralbensis*).— Copeia, 1966, N 3, p. 585—588.
- White R. L. Polymorphism in population of *Sceloporus occidentalis* in Santa Barbara Country, California.— Calif. Fish. Game. 1975, vol. 61, N 4, p. 253—254.
- Yablokov A. V., Baranov A. S., Rozanov A. S. Population structure, geographic variation and microphilogenesis of the sand lizard (*Lacerta agilis* L.).— Evol. biol., 1980, vol. 12, p. 91—127.

Часть третья

**ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ  
И ФЕНОГЕОГРАФИЯ**

---

УДК 597.533:591.157

**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ТИБЕТСКОГО ГОЛЬЦА  
NEMACHILUS STOLICZKAI**

*Т. А. Абылкасымова*

*Киргизский университет, Фрунзе*

Горные районы можно рассматривать как уникальные микроэволюционные лаборатории, где с большей скоростью, чем в других местах, возникают и исчезают элементарные эволюционные явления. Здесь можно ожидать более резкого проявления действия многих эволюционных факторов в результате столь характерной для гор пестроты природных условий: соединения на небольших пространствах различных климатических зон, выраженной изоляции отдельных участков, быстрого изменения физико-географических условий (обвалы, образования озер, землетрясения). Поэтому понятен интерес исследователей к эволюционным процессам, протекающим в горных условиях [Большаков, 1967, 1979; Ляпунова, Воронцов, 1978; Чикатунов, Крюков, 1979; и др.].

Перспективным теоретическим подходом к исследованию микроэволюции в горах оказывается изучение фенофона и феноекологии [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973]. Конкретной задачей настоящего исследования было выяснение особенностей внутривидовой изменчивости по ряду признаков-маркеров генотипического состава популяций тибетского гольца в условиях высокогорья Киргизии.

В качестве объекта исследования голец выбран не случайно. Эта небольшая рыба встречается не только во всех горных районах на разной высоте, но нередко встречается и в предгорной зоне, в долинах, везде относительно многочисленна и весьма изменчива [Абылкасымова, 1978].

**Материал и методика**

Материалом настоящей работы послужили сборы в бассейнах оз. Иссык-Куль, рек Чу и Нарына, на высотах от 700 до 3500 м над уровнем моря, проведенные в 1976—1980 гг. Из бассейна

р. Чу получены следующие выборки: из верхних притоков Кара-Кужур (3 выборки), Тюлек (2), по одной выборке из притоков Тундук и Шамси, из многочисленных родников в районе села Кочкор, Бугучу, Ак-Жар, центрального русла р. Чу ниже водохранилища Орто-Токой, в Боомском ущелье, а также напротив сел Быстровка, Георгиевка, из нижних притоков Аламедин, Ала-Арча и Кара-Балта (всего более 20 выборок).

В бассейне оз. Иссык-Куль выборки были получены из р. Тюп (1), Джеты-Огуз (2), Кара-Суу (2), Алдаке (4), Заука (6), Джууку (3), Барскаун (1), Тосор (4) и Ак-Терек (2). Всего из этого бассейна исследовано 24 выборки.

В бассейне р. Нарын исследовано 9 выборок (из притоков рек Тарагай (2), Бычан (4) и по одной выборке из рек Балыкты и Корумду).

Каждая выборка состояла из 50—60 взрослых (самцов и самок). Все выборки собраны в марте-апреле, т. е. в период нереста. Выборки сравнивались с помощью критерия F-Фишера. При предварительном сравнении большого числа рыб видно, что половой диморфизм по выбранным признакам отсутствует. Поэтому все сравнения сделаны для объединенных групп самцов и самок.

Для исследования внутривидовой изменчивости было выбрано всего 38 различных признаков, включающих 97 вариаций (которые условно можно считать фепами).

### Общий анализ изменчивости

#### *Голова.*

80—98% встреченных особей имеют мелкие пятна. Только в популяциях рыб, живущих в родниках в бассейнах рек Талас, Чу, Иссык-Куль, найдены особи с выпуклыми глазами (телескопия), иногда частота таких особей доходила до 19%. Рыбы, имеющие выпуклое рыло, чаще обнаружены в верхних притоках рек Чу, Кара-Куджур (6,0—13,3%), Тюлек (8,3—10,0%), Суек (6,7—8,3%) и выборках, взятых в районе с. Кочкор (8,3—11,7%). В нижних притоках (Аламедин, Ала-Арча и Карарболта) число особей с выпуклым рылом незначительно — до 3,7%.

#### *Спина.*

Рисунок спины складывается в основном из темных поперечных чередующихся пятен. Выделено 4 группы признаков. К первой относятся вариации пятен: темные пятна, пятна с темной каймой, пятна «размытые» и, наконец, полное отсутствие пятен (пятнистость учитывалась отдельно до и после спинного плавника). Вторая группа признаков окраски спины складывается из асимметричных односторонних пятен и редуцированного центрального пятна. Третья группа признаков по окраске спины складывается из комбинаций односторонних пятен (образующих рисунок, напоминающий продольный светлый зигзаг или продольные светлые полосы). Четвертая группа признаков складывается из редуцированных центральных пятен, слившихся в одну темную продольную полосу (с разрывом или без разрыва).

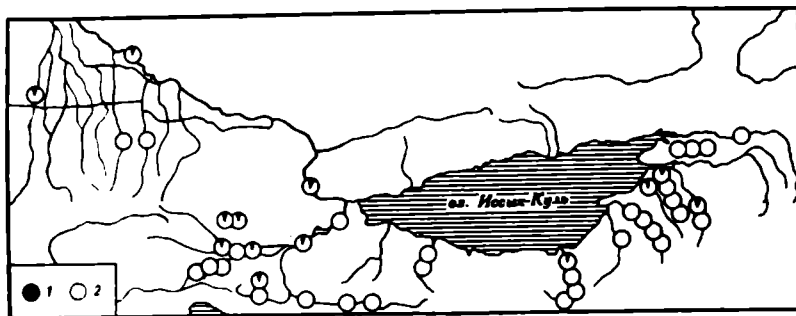


Рис. 1. Частота встречаемости особей с желтой спинкой в популяциях тибетского гольца в Киргизии  
1 — желтый, 2 — не желтый

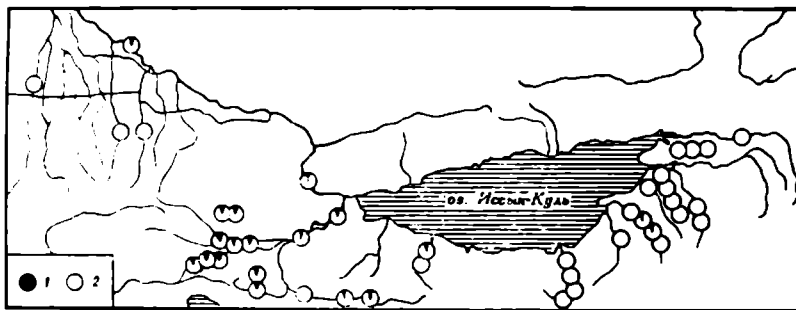


Рис. 2. Частота встречаемости пятнистой (1) и безпятнистой (2) форм анального плавника в популяциях тибетского гольца в Киргизии

Фоновая окраска спины имеет черный, серый, желтый или розовый цвет. В большинстве выборок преобладают особи с серой окраской (70—100%), в выборках, взятых из родников и высокогорных притоков, заметно увеличивается частота встречаемости меланистов (3,6—13%). Розовая окраска спины обнаружена только в родниках (до 10,0%).

Популяции рыб из родников и высокогорных притоков маркируют черная (3,0—13,0%) и розовая (10,0—12,0%) окраски. Рыбы с желтой спиной чаще отмечены в выборках, взятых из предгорных и нижних притоков рек Чу, Аламедин, Ала-Арча и Кара-Балта (рис. 1).

Число темных пятен на спинной стороне и после спинного плавника выделено в самостоятельную группу признаков. До спинного плавника с наибольшей частотой встречаются 3—4 пятна (25,0—50,0%), позади плавника — 4—6 пятен (25,0—50,0%).

В окраске бока обнаружены три вариации: пятнистость (до 38,0% в бассейнах р. Чу и оз. Иссык-Куль), поперечная полосатость (40,0—70,0%) в популяциях бассейна р. Нарын (особенно

в выборках, взятых из р. Сусамыр) и продольная полосатость, обнаруженная в очень редкой концентрации (1,7—3,0%).

#### *Плавники.*

Выделены две главные вариации окраски грудных, брюшных и анальных плавников — плавники, полностью покрытые пятнами, и плавники, полностью или частично лишенные пятен. Грудные плавники имеют основную частоту пятнистости (92,0—100%), брюшные — 20,0—50,0%, анальный плавник в среднем наименее пятнистый (23,0%). Выборки из верхних притоков (и особенно из родников р. Чу) обнаруживают более высокую пятнистость плавников, чем выборки, взятые из нижних притоков (рис. 2).

Число мягких ветвистых лучей в спинном плавнике у гольца варьирует от 6 до 9, наиболее типичен вариант из 7 лучей (видовой признак). В анальном плавнике число ветвистых мягких лучей варьирует от 3 до 6 (типично — 5). В выборках, взятых из высокогорных притоков р. Чу и рек бассейна оз. Иссык-Куль, отмечена тенденция к уменьшению числа лучей в спинном, брюшном и анальном плавниках. В выборках, взятых из нижних притоков р. Чу (особенно в р. Кара-Балте), обнаружена обратная тенденция — увеличение числа мягких лучей в плавниках.

#### *Жаберные тычинки.*

В целом число жаберных тычинок у гольца столбички колеблется от 8 до 18. Однако в бассейне р. Чу отмечено колебание числа жаберных тычинок от 12 до 16, в бассейне оз. Иссык-Куль — от 11 до 18, в бассейне р. Нарын лишь от 9 до 14 (р. Сусамыр и ее притоки) и от 8 до 12 (р. Бырчан).

## Обсуждение

Для сохранения генетического своеобразия популяций необходима хотя бы частичная изоляция. Действия этого фактора особенно ярко проявляются в горных условиях, где на небольшом пространстве наблюдается разнообразие экологических условий.

Для большинства рек Тянь-Шаня характерно ступенчатое течение, на обширных участках, террасах, горные потоки успокаиваются, текут медленно, широко разливаясь на протоки, образуя небольшие озера, чередующиеся с бурными перепадами, разрывными по протяженности [Турдаков, 1963]. Таких террас в бассейне р. Чу несколько, это прежде всего сырты Кара-Куджура, Суека, Тюлека, Шамси, Тундука и др., вторая терраса — Кочкорская долина, длиной 30—40 км, шириной — 10—15 км — до водохранилища «Орто-Токой», затем Кок-Мойнокская и, наконец, Чуйская долина.

Сырты, откуда берут начало притоки Чу (Кара-Куджур, Суек, Тюлек, Шамси и Тундук), во многом напоминают северную тундру: «холодной пустыней» образно называл их О. И. Кашкаров. Водоемы здесь прозрачны, скорость течения небольшая, вода течет как бы уступами: всегда имеет многочисленные спокойные участки. Спускаясь с сыртов, реки устремляются в узкие ущелья

типа каньонов, где скорость течения резко увеличивается. В таких потоках жизнь возможна лишь у дна.

В Кара-Куджуре были сравнены три выборки, взятые в высокогорных водоемах (от 2500 до 3500 м над уровнем моря). Выборка, взятая на самой периферии, отличается встречаемостью черных особей (до 2,5%) с большой частотой пятнистых плавников (грудные плавники — 98,3%, брюшные — 5,8%, анальные — 9,2%) относительно двух остальных выборок. Другой особенностью является большая частота дополнительного мягкого луча в спинном (100%) и анальном (96,7%) плавниках. В единичных случаях только в периферийной выборке обнаружены «полосы» и «зигзаг» на дорзальной стороне и аномальность (неветвистость) мягких лучей в плавниках. По некоторым признакам аналогичная картина обнаружена в периферийных выборках Суека и Тюлека.

Для трех выборок, взятых из Кара-Куджура, характерны серая окраска тела (95,0—100%), голова без пятен (97,0—99,2%), грудные плавники у большинства особей пятнистые (91,7—98,3%), брюшные (97,5—98,3%) и анальные (79,2—90,0%) без пятен. До спинного плавника у большинства особей по 3 пятна (35,8—45,7%), после спинного плавника по 4 (36,5—52,5%).

Суекские выборки маркируют: большая частота пятнистости головы (5,8—8,3%), пятнистости грудных (99,2—100%), брюшных (35,0—39,2%) и анального (16,7—25,8%) плавников; пятна на хвостовом плавнике — в меньшем количестве и образуют ряды (5,8—9,2%), реже обнаружены особи с остроугольным хвостовым плавником (12,5—16,7%).

Тюлекские выборки выделяются частотами пятнистости головы (от 4,2 до 9,0%), окраской брюшных (без пятен 19,2—23,3%), анальных (70,8—75,8%) плавников и по другим признакам.

Следует отметить, что фенетически выборки из Кара-Куджура и Тюлека более сходны. В то же время на основании анализа фенегеографически большего числа признаков можно предположить, что существуют самостоятельные популяции в каждом высокогорном притоке р. Чу. Популяция всех верхних притоков (высокогорье) имеют много общих фенетических черт, вследствие чего их можно объединить в одну «высокогорную» группу.

Фенетически выделяется и «предгорная» группа популяций, обитающих в Кочкорской долине. Эту группу популяций маркируют следующие частоты различных фенов: выпуклые глаза — до 30,3%, выпуклое рыло — до 8,3%, черная (3,3%), желтая (12,5%) и розовая (14,2%) окраска тела и относительно короткий хвостовой стебель.

Водохранилище Орто-Токой, созданное в 1956 г., отделило Кочкорскую группу популяций от популяций центрального русла р. Чу (тибетский голец не обитает в озере).

Хотя 30 лет для микроэволюции не очень большой срок, сравнение выборок из популяций выше и ниже водохранилища дает интересные результаты. Так, в выборках, собранных ниже водохранилища, не обнаружены такие признаки, как выпуклые глаза

и рыло, розовая и черная окраска тела. Выборки, собранные в центральном русле р. Чу, начиная от конца водохранилища «Орто-Токой» до с. Георгиевки, оказываются весьма сходными. Можно предположить, что в центральном русле р. Чу все популяции можно объединить в одну сходную фенетическую группу.

Тибетский голец, хотя и является чисто горной рыбой, проникает в предгорную и долинную зону и встречается в горных, предгорных зонах во всех нижних притоках р. Чу. На численность голецов в этих районах сильно повлиял антропогенный фактор, так как в весенне-летний сезон, совпадающий с перестом голецца, вода в этих речках почти полностью разбирается на полив и нижняя зона русла пересыхает.

При анализе полученных данных при сравнении выборок из притоков Аламедин, Ала-Арча и Карабалта видно, что в каждом притоке обитают специфические по фенотипам, небольшие по численности популяции тибетского голецца. Они достоверно различаются по большинству признаков. В то же время различия соседних выборок (расстояния между р. Аламедин и Ала-Арча 10—12 км) менее значительны, чем более отдаленная (расстояние между р. Аламедин, Ала-Арча и Карабалта более 60—70 км). Несмотря на определенные различия между популяциями нижних притоков, отмечены (кроме упомянутых) и общие черты сходства: желтая окраска тела (до 26,0%), брюшные (до 86,0%), анальные (до 96%) плавники без пятен, еще более укороченный, чем в группе предгорных популяций Кочкорской долины, хвостовой стебель (Ала-Арча —  $15,7 \pm 0,05$ , Аламедин —  $17,9 \pm 0,05$ , Карабалта —  $17,4 \pm 0,02$ ).

Таким образом, на основании полученных данных можно предполагать, что популяции из нижних притоков р. Чу составляют фенетически сходную предгорную группу. Однако эта предгорная группа достаточно заметно отличается от предгорной группы, обнаруженной в Кочкорской долине.

Исследование выборок, собранных в бассейне р. Нарын, дало картину, аналогичную той, которая описана выше для бассейна р. Чу: в многочисленных притоках Нарына в результате частичной изоляции выделяются самостоятельные популяции, границы которых можно обнаружить лишь по большому числу признаков, отдельные популяции, объединенные в группы сходных популяций высокогорья, среднего и нижнего течения.

Несколько иная ситуация наблюдается в условиях бассейна оз. Иссык-Куль. Дело в том, что каждая впадающая в озеро река оказывается замкнутой, изолированной системой именно для тибетского голецца. Изоляция между этими популяциями более глубокая, так как стоячие воды озера, тем более солоноватые, являются непреодолимым барьером для этого вида. Каждая река бассейна озера оказалась несходной по многим физическим параметрам: длина, ширина, химизм, температурный режим, водный баланс и т. д. Например, из исследованных рек только Тюн и

Джеты-Огуз относительно полноводны. Остальные же реки в весенне-летний сезон часто полностью разбираются на полив в низовьях, «прижимая» популяционный ареал гольца к горам (и лишая рыб лучших перестовых мест).

Как уже отмечалось выше, обычно в таких речках численность гольца небольшая. В такой ситуации и маленькие (какие обнаружены в реках Барскаун, Тосор, Ак-Терек, Кара-Суу и др.) и большие (в р. Тюп) группы оказываются в большой степени совершенно изолированными друг от друга и образуют самостоятельные популяции. Об этом же свидетельствуют и полученные высоко достоверные различия между этими популяциями по частотам фонетических признаков. В то же время следует отметить, что по некоторым признакам популяции, обитающие в бассейне оз. Иссык-Куль, объединяются в одну общую группу.

При сравнении популяций трех бассейнов (Чу, Нарын, оз. Иссык-Куль) видно, что группы популяций бассейна р. Чу и оз. Иссык-Куль оказываются более сходными между собой, чем с популяциями бассейна Нарына. Это подтверждает выводы некоторых исследователей, считавших, что бассейны оз. Иссык-Куль и р. Чу могли сообщаться между собой в начале четвертичного периода [Берг, 1949; Турдаков, 1963].

Сравнение выборок, взятых в притоках Кара-Куджур, Суек, Тюлек, удаленных на 10—20—30 км, показывает хороший пример изоляции расстоянием: чем удаленнее выборки, тем в большей степени они различаются фонетически.

## Заключение

Примененные в работе фонетические подходы оказываются перспективными для изучения популяций и их групп тибетского гольца в природных условиях. Выделение и учет частот встречаемости достаточно большого числа разнообразных признаков внешнего вида позволил, с одной стороны, хорошо различать близко расположенные, но достаточно изолированные популяции, а с другой стороны, выделять большие географические и экологические группы популяций. Анализ феногеографических данных позволяет предположить, что в бассейне р. Чу существует несколько групп популяций тибетского гольца. Такие группы существуют в каждом исследованном верхнем притоке на сыртах, и они различаются друг от друга по частотам многих фенотипов.

Глубокая территориально-механическая и экологическая изоляция некоторых популяций рек, впадающих в оз. Иссык-Куль, усиленная влиянием антропогенных факторов, привела к возникновению на небольшом пространстве фонетически резко различных группировок на географически небольшой территории. Изоляция, по-видимому, должна рассматриваться как ведущий микроэволюционный фактор, действующий в условиях горных систем.

Группа популяций бассейна оз. Иссык-Куль образовалась в

результате полной изоляции. В данной ситуации сходство близко расположенных популяций необязательно совпадает с наибольшим сходством в среде обитания. Сравнивая фенокомплексы в соседних группах популяций тибетского гольца, можно обнаружить как сходные, так и несходные по генетическому составу, как в резко различной, так и в сходной среде обитания, и именно в этом заключается особенность микроэволюционного процесса в условиях высокогорья.

В последующих исследованиях было бы интересно попытаться найти корреляцию разных форм изоляции, а также длительности и глубины изоляции с особенностями протекания микроэволюционного процесса. В этой связи может оказаться перспективным сравнение степени фенетических различий между всеми крупнейшими бассейнами рек Тянь-Шаня со степенью физико-географической и палеогеографической изоляции этих бассейнов.

Заслуживает дальнейшего углубленного изучения обнаруженное при сравнении внутри экологически сходных групп популяций (высокогорья, долины предгорьев) сходство фенетических черт; это обстоятельство может говорить о сходно действующих векторах естественного отбора в разных бассейнах.

Специфичность условий в высокогорных, предгорных и долинных зонах и взаимодействие частичной или полной изоляции с естественным отбором, по-видимому, играют решающую роль в микроэволюционной ситуации в горных условиях.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Абылкасымова Т. А. Фенотипический полиморфизм гольцов.— В кн.: Физнологоическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978. вып. 5(7).
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2.
- Большаков В. Н. О диапазоне изменчивости морфофизиологических признаков мелких млекопитающих в северных и горных районах их ареалов.— В кн.: Видовые и природно-климатические адаптации организма животных физиолого-генетические исследования: Рефераты докл. к III Всесоюз. совещ. по эколог., физиол., биохимии и морфол.
- Уимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Готов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973.
- Турдаков Ф. А. К систематике и распределению некоторых видов *Xenotrichus Hasselt* (Pisces, Cipriniformes) Киргизии и Средней Азии.— Тр. Кирг. гос. пед. ин-та, 1948, т. 1, вып. 49—61.
- Турдаков Ф. А. Рыбы Киргизии. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1963.
- Ляпунова Е. А., Воронцов Н. Н. Генетика слепушопок. Сообщ. 1.— Генетика, 1978.
- Чикатунов В. И., Крюков В. И. Фенетический анализ жилкования крыльев высокогорных популяций рапсового листоеда — *Entomoscelis adonidis*.— Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 2, с. 301—306.

## ФЕНЫ КОЖНЫХ УЗОРОВ МЕЖПАЛЬЦЕВЫХ ПОДУШЕЧЕК ЛАДОНИ И СТОП ЧЕЛОВЕКА

С. А. Антонюк

*Брестский государственный педагогический институт  
им. А. С. Пушкина*

Узоры кожи ладоней и стоп человека характеризуются простой элементарностью, альтернативностью, дискретностью. Эти характеристики полностью соответствуют определению фена [Яблоков, 1978]. В связи с этим мы поставили задачу выяснить изменение частоты фенов на межпальцевых подошвенных и ладонных подушечках у представителей больших расовых стволов и на основе изученных признаков установить сходство между расами.

Материалом для данной работы послужили отпечатки ладоней 1034 мужчин и 1000 женщин, а также оттиски стоп соответственно 612 и 442 белорусов западного Полесья. В работе также использованы литературные данные по другим народам (табл. 1). Так, данные по узорам стопы заимствованы из работы С. А. Антонюка [1976]; для характеристики ладоней использованы материалы Т. Д. Гладковой [1966] и Л. И. Тегакко [1976].

Фены на межпальцевых подушечках стоп были изучены у 6977 представителей евразийской, 625 экваторпальной и 17 340 азиатско-американской рас и соответственно на межпальцевых подушечках ладоней у 7386, 1861 и 1799 человек. Таким образом, в работе обобщаются результаты, полученные от исследования 35 988 человек. На интердигитальных подушечках ладоней, согласно разработанной Г. Камминсом и Ч. Мидло [Cummins, Midlo, 1961] дерматоглифической методике исследования отпечатка, может быть представлен узор или открытое поле, а на стопах — дистальная или проксимальная петля, завиток или открытое поле.

Таким образом, на межпальцевых подушечках ладоней можно выделить фены L (истинный узор) и O (открытое поле), а на стопах —  $L^d$  (дистальная) или  $L^p$  (проксимальная петля), W (завиток) и O (открытое поле).

В связи с тем, что на ладонях и стопах имеется несколько интердигитальных подушечек, внизу индекса фена необходимо ставить цифру, обозначающую поле, например,  $L_2^d$  — фен  $L^d$  на второй интердигитальной подушечке.

Как видно из табл. 2 и рис. 1, на второй и четвертой интердигитальных подушечках стоп у представителей всех больших рас преобладает фен O, а на третьей — фен  $L^d$  у евразийской и экваториальной и фен O у азиатско-американской рас. Значительно реже у азиатско-американской расы встречается на второй и третьей подушечках стоп фен W, а на четвертой — он вообще отсутствует (хотя обследовано 17 340 человек). На третьей

Таблица I. Частота истинных узоров (в %) на ладонных подушечках человека

Народы	Автор	n	Подушечки		
			II	III	IV
Евразийская раса					
Русские, с. Холмогоры, Шенкурск	Гладкова, 1957	102	2,5	37,3	39,4
Немцы	Mattes, 1938 [по: Remane и др., 1962]	360	3,8	47,5	46,3
Венгры	То же	489	4,0	31,8	51,6
	Malan, 1940 [по: Remane, и др., 1962]	200	6,3	56,5	50,0
Поляки, Польша	Loth, 1911	107	4,7	47,0	51,0
Французы, Франция	Gessain M., Gessain R., 1956	184	0,8	29,7	36,7
Париж, Вузон, Аппине	То же	162	0,6	25,3	39,9
Баски, Испания, провинция Бискайя	Pons, 1956	102	5,3	59,6	53,5
Испанцы, Испания	Pons, 1962	102	3,9	48,2	55,4
Чехи, Чехословакия	Pospišil, 1963	136	4,4	41,2	59,9
Горегронье	То же	150	8,4	50,5	59,9
Чехи, Чехословакия	Mala, 1961	526	6,5	51,4	47,3
Белорусы	То же	474	1,3	31,2	54,2
	Наши данные	1088	6,1	42,4	46,7
Белорусы	То же	1049	2,6	35,9	49,7
	Тегакко, 1976	562	4,8	38,0	49,5
Русские	То же	503	3,7	43,3	44,4
	»	110	5,0	45,4	44,1
Украинцы	»	100	2,0	37,0	53,5
	Хить [по: Тегакко, 1976]	200	8,0	45,5	53,0
Поляки	То же	140	1,8	37,5	57,7
	Тегакко, 1976	135	5,2	45,9	44,2
Литовцы	То же	100	2,0	39,5	50,0
	»	150	5,3	41,6	55,0
»	»	155	2,9	46,8	44,3
Экваториальная раса					
Негры мангбету, Центральная Африка	Geipel, 1964	37	8,1	19,0	77,7
Негры, Либерия, Сьерра-Леоне	Cummins, 1930	100	9,8	29,6	89,2
Негры банту, Наталь, ЮАР	Pons, 1953 [по: Geipel, 1957]	375	16,3	44,0	83,3
Негритосы	Weninger, 1953 [по: Geipel, 1957]	245	1,0	33,7	65,7
Пигмен бамбути	Geipel, 1956	200	19,4	45,7	91,3
акка	То же	125	14,0	42,8	88,8
басуа	»	123	12,1	46,9	87,0
эфе	»	195	18,4	48,7	78,5
Бушмены, кан	Cummins, 1955	216	13,9	48,6	76,9
бараквенго	То же	61	9,0	43,1	57,3
	»	82	6,1	27,4	67,4
каникве	»	23	13,0	28,3	82,6
	»	40	6,3	31,3	86,3
хойкум	»	18	5,5	52,8	72,2
	То же	21	0,0	33,4	80,9

Таблица 1 (окончание)

Народы	Автор	n	Подушечки		
			II	III	IV
Азиатско-американская раса					
Татары	Гладкова, 1957	209	5,9	39,2	48,1
Монголы	То же	81	1,9	32,1	56,2
Якуты	Гладкова, Хитъ, 1966	100	2,0	26,0	50,5
Чукчи, Уэлен	Гладкова, Левин, 1960	61	0,8	18,8	63,9
Казахи	Гладкова, 1964	85	4,2	25,7	51,0
Киргизы	Хитъ, 1964	100	3,0	21,5	54,0
Киргизы	Григорьева, 1961	84	2,4	20,2	56,5
Татары	Тегакко, 1976	95	7,3	39,5	51,5
Китайцы, Шанхай	Wilder, 1922	100	0,5	7,0	84,5
Китайцы	Shiino, Mikami, 1926	134	3,0	15,7	67,5
Вьетнамцы, хуа	Нгуен Динь Хуа, 1963	109	2,3	17,9	73,4
май	То же	187	3,2	14,9	62,9
монг-конг	»	185	2,3	16,1	79,3
ван-хыеу	»	269	1,6	17,6	70,9

межпальцевой подушечке стопы, где у экваториальной расы частота фена W равна 0,2038 и у евразийской — 0,1030, — у азиатско-американской расы частота этого фена резко понижена — 0,0093.

Очень редко встречается у азиатско-американской расы фен U. Если на второй интердигитальной подушечке стопы частота этого фена равна 0,0361, а на третьей — 0,0059, то на четвертой —

Таблица 2. Частота фенов кожных узоров на интердигитальных подушечках стопы человека [Антонюк, 1976]

Подушечка	Фен	Евразийская раса, n=6977	Экваториальная раса, n=625	Азиатско-американская раса, n=17340
II	O <sub>2</sub>	0.6942	0.6259	0.8538
	L <sub>2</sub> <sup>d</sup>	0.0671	0.0320	0.1010
	L <sub>2</sub> <sup>p</sup>	0.2048	0.3322	0.0361
	W <sub>2</sub>	0.0339	0.0109	0.0091
III	O <sub>3</sub>	0.3465	0.2984	0.5183
	L <sub>3</sub> <sup>d</sup>	0.5053	0.4202	0.4665
	L <sub>3</sub> <sup>p</sup>	0.0452	0.0769	0.0059
	W <sub>3</sub>	0.1030	0.2038	0.0093
IV	O <sub>4</sub>	0.8162	0.7576	0.9441
	L <sub>4</sub> <sup>d</sup>	0.1515	0.2000	0.0557
	L <sub>4</sub> <sup>p</sup>	0.0233	0.0366	0.0002
	W <sub>4</sub>	0.0051	0.0058	0.0000

всего лишь 0,0002. У представителей других больших расовых стволов фен  $L^p$  встречается в 5—100 раз чаще.

В этой связи можно предположить, что популяция, в которой на четвертой межпальцевой подушечке стопы отстает фен  $W$ , по-видимому, может быть отнесена к азиатско-американской расе.

На всех интердигитальных подушечках ладони у экваториальной расы наиболее часто, по сравнению с другими расами, встречается фен  $L$ , и реже он встречается на второй и третьей межпальцевых подушечках у азиатско-американской расы

(табл. 3). Фен  $O$  наиболее часто встречается на второй и третьей подушечках у азиатско-американской расы и на четвертой подушечке — у евразийской расы, а наименее часто — на всех подушечках ладоней у представителей экваториальной расы.

Определение достоверности разности частоты долей фенов у представителей больших расовых стволов, преобразованных в углы  $\phi$ , проведено по критерию Фишера [Плохинский, 1970]:

$$F_d = (\phi_1 - \phi_2)^2 \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} \geq F_{st} \begin{cases} V_1 = 1 \\ V_2 = n_1 + n_2 - 2. \end{cases}$$

Оказалось, что достоверные различия отсутствуют только для фенов  $L_4^p$  и  $W_4$  у представителей евразийской и экваториальной рас и  $W_2$  у представителей азиатско-американской и экваториальной

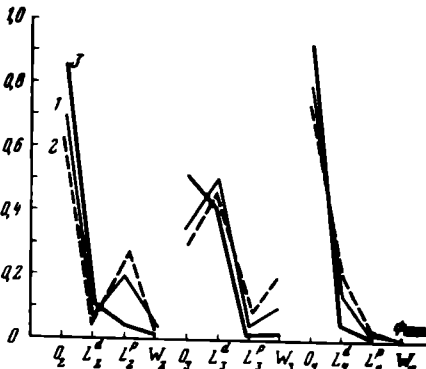


Рис. 1. Частота фенов на межпальцевых подошвенных подушечках человека

1 — евразийская раса,  
2 — экваториальная раса,  
3 — азиатско-американская раса

Таблица 3. Частота фенов кожных узоров на интердигитальных подушечках ладони человека [по сводным данным Антониюка, 1976]

Подушечка	Фен	Евразийская раса, n=7386	Экваториальная раса, n=1861	Азиатско-американская раса, n=1799
II	$L_2$	0,0421	0,1238	0,0297
	$O_2$	0,9579	0,8762	0,9703
III	$L_3$	0,4089	0,4144	0,2200
	$O_3$	0,5911	0,5856	0,7800
IV	$L_4$	0,4894	0,7978	0,6333
	$O_4$	0,5106	0,2022	0,3667

Таблица 4. Матрица расстояний между расами по комплексу фенов межпальцевых подушечек ладоней и стоп

Раса	Евразийская	Экваториальная
Евразийская	—	—
Экваториальная	9,2491	—
Азиатско-американская	11,1905	14,6793

ной рас на интердигитальных подушечках стоп, а также для фена L<sub>3</sub> и O<sub>3</sub> на третьей межпальцевой подушечке у представителей экваториальной и евразийской рас.

Таким образом, по большинству фенов межпальцевых подушечек ладоней и стоп большие расы имеют статистически достоверные различия.

Для определения количественной меры сходства евразийской, экваториальной и азиатско-американской больших рас были вы-

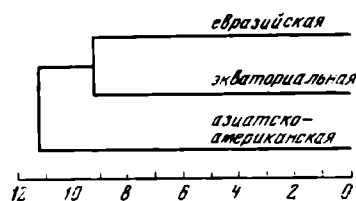


Рис. 2. Дендрограмма сходства между расами по феном дерматоглифики

числены расстояния по комплексу фенов межпальцевых подушечек ладоней и стоп. Они основаны на вычислении сумм внутрипарных разниц по каждому фену, отнесенных к разнице между наибольшей и наименьшей средними величинами признака в пределах групп [Бейли, 1970]. Матрица расстояний приведена в табл. 4.

На основании этой матрицы построена дендрограмма (рис. 2). Она строилась следующим образом: 1) обнаруживается одна или несколько пар, наиболее тесно связанных между собой; 2) вычисляется новая матрица расстояний с меньшим числом групп, так как выделенные пары рассматриваются как самостоятельная группа, причем новые расстояния определяются как среднеарифметические величины расстояний каждого члена одной группы с каждым членом другой группы; 3) снова находится одна или несколько наиболее близких пар уже в этой новой матрице и т. д. до тех пор, пока число выделенных групп будет равняться двум, причем расстояние между группами монотонно возрастает.

Как свидетельствует дендрограмма (рис. 2), евразийская и экваториальная расы, по-видимому, имеют большое сходство между собой (хотя величина расстояния 9,2491), чем с азиатско-американской расой (расстояние сходства — 12,9349).

Таким образом, наши данные подтверждают высказанную Я. Я. Рогинским [1941] точку зрения, что первоначально человечество было разделено на два больших ствола: юго-западный и северо-восточный. Первый дал начало предкам евразийской и экваториальной рас, а второй — азиатско-американской расе.

## ЛИТЕРАТУРА

- Антонюк С. А. Кожные узоры стоп западных белорусов.— *Вопр. антропол.*, 1976, вып. 53.
- Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 1970.
- Гладкова Т. Д. Кожные узоры кисти и стопы обезьян и человека. М.: Наука, 1966.
- Рогинский Я. Я. Человеческие расы.— В кн.: Бунак В. В., Нестурх М. Ф., Рогинский Я. Я. Антропология. М., 1941.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970.
- Тевако Л. И. Распределение дерматоглифических признаков среди населения Белоруссии.— В кн.: Саливон И. И., Тевако Л. И., Микулич А. И. Очерки по антропологии Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1976.
- Яблоков А. В. История, современное состояние и пути развития фенетических исследований.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978, вып. 5(7).
- Cummins H., Midlo Ch. Finger prints, palms and soles: An introduction to dermatoglyphics. Philadelphia, 1961.

УДК 591.15.157+591.93:598.113.6

## ФЕНОГЕОГРАФИЯ И РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСТОРИИ ВИДА

А. С. Баранов

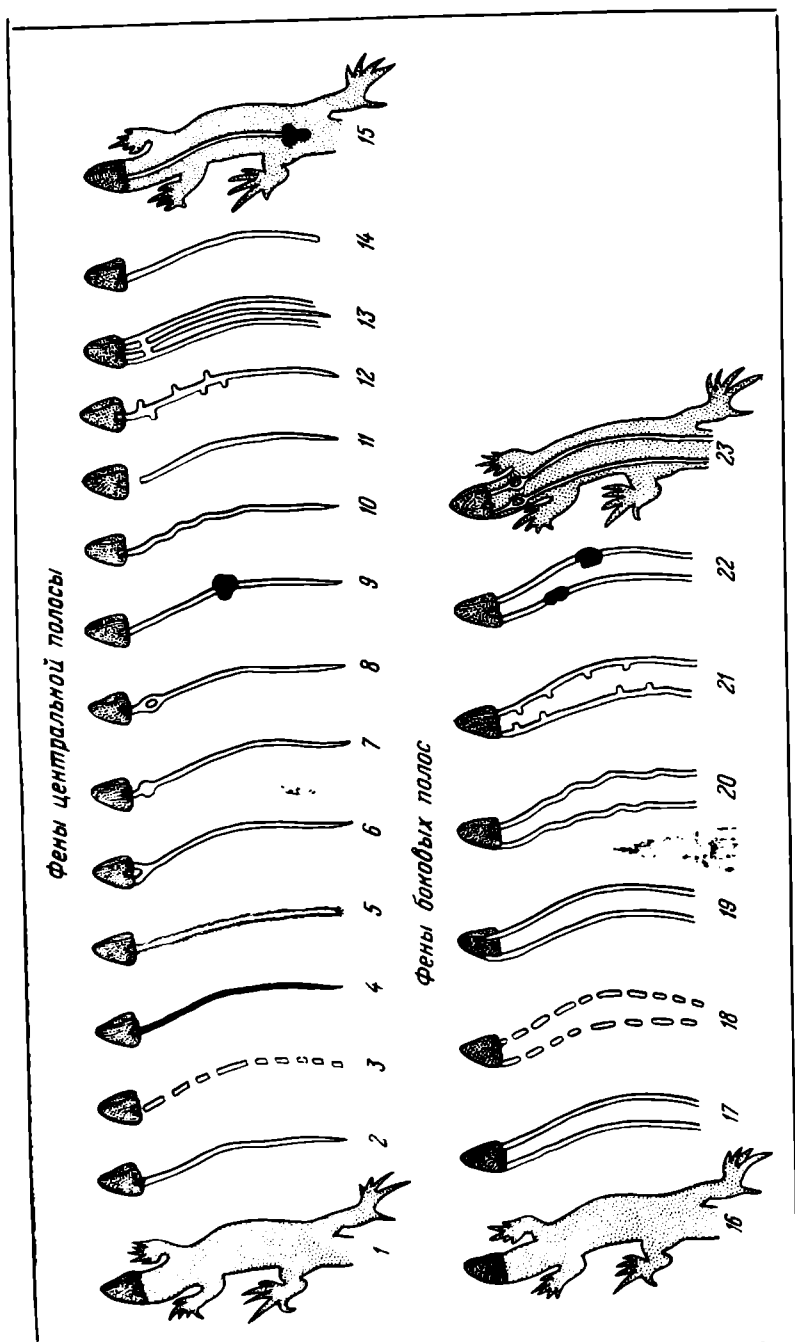
Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР,  
Москва

В результате работ по изучению прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) к настоящему времени получены данные, на основании которых можно предпринять попытку реконструкции микрофилогенеза этого вида.

Метод, примененный для реконструкции микрофилогенеза, состоит в сопоставлении реконструкций ареалов (выполненных исходя из палеогеографических и палеоклиматологических данных) с данными по современной феногеографии и микросистематике.

Прыткая ящерица является одним из немногих видов Палеарктики, отвечающим тем требованиям, которые нужно предъявлять при выборе объекта для феногеографического исследования: широкое распространение в различных географических зонах, массовость и легкий сбор материала, большой диапазон изменчивости хорошо учитываемых морфологических структур.

Многие авторы отмечали значительную сложность рисунка, не поддававшегося точному анализу при традиционных подходах [Сухов, 1948; Терептьев, Чернов, 1949; Даревский и др., 1976]. В основу настоящего исследования положен принцип учета альтернативных и дискретных, неметрических вариаций окраски (фенов), которые рассматриваются как признаки-маркеры генотипического состава популяций [Тимофеев-Ресовский и др., 1973]. Изучена изменчивость 13 668 экз. ящериц из 135 точек ареала по 35 феном рисунка и 5 фенокомплексам окраски [Баранов, 1973,



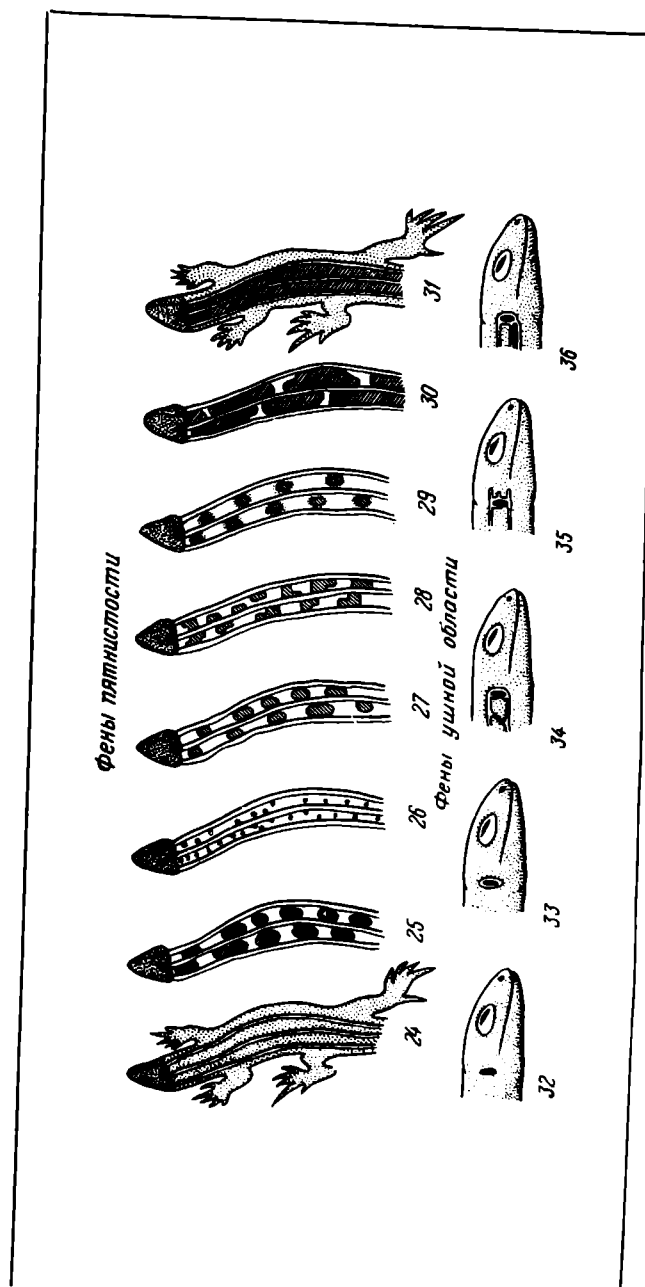


Рис. 1. Схема выделения некоторых фен у прыткой ящерицы

1978; Баранов и др., 1976; Yablokov et al., 1980]; схема учета фенов приведена на рис. 1. Быстрота учета выделенных фенов и фенокомплексов окраски в полевых условиях позволяет после обработки выпускать ящериц, не нарушая биологической целостности популяций (что отвечает одному из требований, предъявляемых в настоящее время к зоологическим исследованиям).

### Феногеография окраски

Некоторые фены (наличие утолщения на центральной полосе, «петля» на центральной полосе и другие фены особенностей центральной и боковых полос, а также ушной области и пятнистости) имеют специфический характер распределения в каждой популяции, и их распространение в ареале вида не дает стройной картины. Распределение других фенов (например, отсутствие центральной и боковых полос, наличие пятен на спине) подчиняется определенным закономерностям: зоны высокой концентрации этих признаков обнаруживаются как в восточной, так и в западной части ареала, как в центре, так и на юге и севере ареала (рис. 2).

Этот вывод, сделанный на материале окраски самцов, подтверждается и анализом аналогичных карт<sup>1</sup> распределения фенов окраски самок.

Если нанести все обнаруженные границы концентраций 35 фенов самцов на единую карту, получается паутина линий, покрывающая весь ареал. Видимо, любая популяция отличается по концентрации хотя бы одного фена от соседних. Однако оказывается, что некоторые зоны резкого перепада частот разных фенов хорошо совпадают одна с другой, образуя какие-то пограничные зоны между группами популяций с более сходным фенообликом [Yablokov et al., 1980].

Необходимо учесть, что точность проведения границ перепада частот фенов разная и в разных участках ареала: более высокая там, где имеются многочисленные сборы, и менее высокая в Западной Европе (откуда проанализированы лишь отдельные мелкие выборки), а также на севере и крайнем востоке ареала (особенно в междуречье Енисей—Ангара и на Восточном Алтае).

Рассматривая ареал в целом, можно выделить целый ряд пограничных зон — областей резких перепадов концентраций фенов (рис. 3). Западноевропейские популяции сравнительно однородны. Наиболее крупная граница здесь проходит, видимо, по северо-западу Германской низменности. Другая крупная пограничная зона начинается в районе Польского Поозерья и идет к югу, видимо, до Судетских гор и далее к востоку. От нее отделяется менее крупная пограничная зона, идущая через Чешско-Моравскую возвышенность к Верхне-Дунайской низменности.

<sup>1</sup> В статье не приводятся.

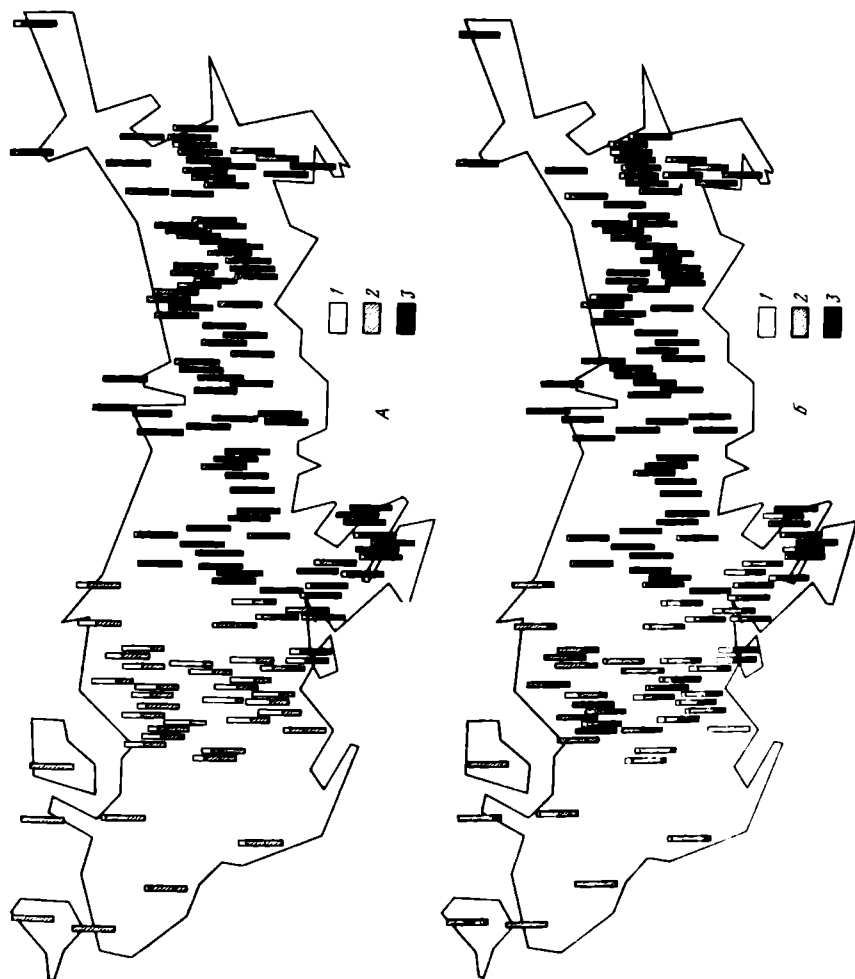


Рис. 2. Частота встречаемости фенотипов характера центральной (А) и боковых (Б) полос степей на ареале притой ящерицы  
1 — нет, 2 — прерывистая, 3 — сплошная



Рис. 3. Фенетическая структура ареала пыльной степи

1 — зоны резкого перепада частот фенотипов, 2 — географические границы. Штриховкой показаны участки ареала пыльной степи разной древности (см. текст)

Одна из крупнейших пограничных зон начинается в низовьях Дуная и Прута и простирается к северо-западу по восточным склонам Восточных Карпат, пересекает Волынскую возвышенность, огибает с запада Полесье, местами проходя по Белорусской гряде. В районе 30° в. д. эта зона резко поворачивает к югу и, пересекая Белорусскую гряду и правобережье Верхнего Днепра, проходит по западной части Днепровской низменности, заканчиваясь на Приднепровской возвышенности. Небольшая пограничная зона приурочена к Южным Карпатам.

Весь этот сложный комплекс западных пограничных зон на севере связан (по Смоленско-Московской возвышенности) с крупной восточноевропейской пограничной зоной. Эта зона тянется почти меридионально с севера, из района Вологды, по 40° в. д., проходя по западу Мещерской низменности и восточным склонам Средне-Русской возвышенности. В районе Донецкого крижа эта зона разделяется на две — одна огибает Донецкий криж с востока и идет в низовья Волги, другая выходит к Азовскому морю в районе Приазовской возвышенности.

Крым населяют фенетически крайне своеобразные ящерицы, в результате чего популяции ящериц Крымского полуострова фенотипически отделяются и от популяций Причерноморской низменности, и от популяций Северного Кавказа.

В кавказской части ареала мощная пограничная зона проходит в районе Кумо-Манычской впадины между Азовским и Каспийским морями, частично выходя на северную часть Ставропольской возвышенности. Кроме того, четко выделяются по частотам фенотипов все изученные восточные популяции Северного Кавказа.

Значительная пограничная зона образуется на Среднем и Южном Урале. Следующая к востоку небольшая пограничная зона частично совпадает с Тургайской впадиной. Самая крупная пограничная зона в восточной части ареала проходит по югу Барабинской степи в районе 80° в. д. На юге эта зона делится

на две: восточную, идущую по предгорьям Алтая, и юго-западную, выходящую на Казахский мелкосопочник в районе Тенгизского понижения.

Две мощные, но небольшие по протяженности пограничные зоны образуются в юго-восточной части ареала: одна совпадает с хребтом Джунгарский Алатау, а другая проходит по хребту Тарбагатай.

В восточной части ареала также имеется целый ряд других более мелких пограничных зон (см. рис. 3).

Судя по приведенным данным, в ряде случаев группы фенетических границ хорошо совпадают со сравнительно небольшими изменениями рельефа — возвышениями и понижениями (возвышенностями, грядками, увалами, впадинами, равнинами). Такое совпадение наблюдается далеко не во всех обнаруженных случаях, но в ряде случаев оказывается несомненным. Интересно, что в целом ряде случаев фенетические границы проходят поперек достаточно крупных рек (например, Волги, Прытвы). В целом складывается впечатление, что феногеографические границы в большем числе случаев совпадают с орографией ареала, чем с гидрографией.

Несмотря на несомненное существование целого ряда вариаций желтого, коричневого, серого, зеленого цветов в окраске спины ищериц, достаточно объективный учет этих оттенков находить не удалось; четко определяется лишь наличие коричневых и зеленых тонов в окраске спины самцов. Анализ полученных результатов феногеографии цвета показывает, что все самцы северных популяций ищериц окрашены без примеси зеленого, тогда как у самцов многих южных популяций чаще имеется зеленый цвет на спине. Некоторые южные популяции содержат исключительно зеленых самцов. Исключением является группа популяций, обитающих на южной границе ареала у оз. Иссык-Куль: у самцов здесь нет зеленых тонов в окраске.

Распространение пяти феноккомплексов, образующих редкие типы окраски (*var. erythronotus*, *var. platini*, *var. rufistata*, *var. immaculata*, полный меланизм), оказывается совершенно различным, маркируя (хотя и низкой частотой) целые географические регионы или изолированные группы популяций. Так, *var. erythronotus* встречаются в основном в возвышенных районах Средней и Восточной Европы, между 15 и 35° в. д. [Сухов, 1948; Никитенко, 1959; Даревский и др., 1976; Fuhr, 1967; Borcea, 1975; Yablokov et al., 1980; и др.], тогда как *var. platini* встречаются всегда восточнее, в бассейне рек Дона, Волги, Кумы и на Малом Кавказе (между 36 и 50° в. д.). Полные меланисты изредка встречены лишь на Алтае и на о-ве Биручий (юг Украины).

В целом по цвету и редким типам окраски (феноккомплексам) можно выделить лишь сравнительно крупные группы популяций, охватывающие целые географические районы.

## История становления современного ареала

После описания основных черт феногеографии вида представляется возможным попытаться реконструировать микрофилогенез вида: восстановить историю становления ареала, используя данные палеогеографии и палеоклиматологии, с одной стороны, и современной феногеографии и систематики — с другой.

При реконструкции истории вида мы исходим из гипотезы, что прыткая ящерица как вид возникла на Кавказском перешейке [Петерс, 1957; Даревский и др., 1976] в позднем миоцене — раннем плиоцене (около 10 млн. лет назад), одном из крупных центров видообразования палеарктической фауны. Возможно, само возникновение этого вида было вызвано грандиозным процессом остепнения Евразии и замены тропических лесов на степь и лесостепь на огромных пространствах от Монголии до Центральной Европы.

Известно, что в верхнем плиоцене Кавказский полуостров получает широкую связь с Русской платформой, и в это время прыткая ящерица могла из района Прикаспийской низменности начать распространение на запад и восток [Даревский и др., 1976]. Другим возможным путем распространения мог быть южный. По побережью Черного и Каспийского морей, по низким горам, покрытым мезофитной растительностью, ящерица могла распространиться на Балканы и далее через Нижнедунайскую низменность в Карпаты, через возникавший неоднократно Босфорский перешеек. По Иранскому нагорью она могла достичь менее высоких тогда предгорий Памиро-Алая и Тянь-Шаня. Так могли образоваться соответственно Балкано-Карпатский и Среднеазиатский центры существования вида с расположенными между ними Кавказско-Малоазиатским центром.

Косвенным подтверждением гипотезы о расселении прыткой ящерицы южным путем в восточном и западном направлениях из Кавказского региона может служить «разорванность» ареалов некоторых видов рептилий (*Lacerta trilineata*, *Angius fragilis* и др.).

В период максимального наступления ледников в риссе (около 200 тыс. лет назад) Балкано-Карпатский, Среднеазиатский и Кавказско-Малоазиатский центры должны были оказаться ледниковыми рефугиумами, из которых в дальнейшем начиналось вторичное распространение вида в границах современного ареала.

Как отмечает А. М. Никольский [1947], в истории фауны палеоарктической области важную роль могла играть Венгеро-Румынская низменность, окруженная сплошным кольцом горных хребтов: с севера, северо-запада и северо-востока Карпатами, с запада — отрогами Альп, с юга — Балканскими горами. Только на востоке, в нижнем течении Дуная, это кольцо прерывалось и низменность соединялась с Украинскими степями.

Огромную роль при формировании рефугиумов и структуры ареала должны были играть наступления и отступления ледников (которых за последние 200—250 тыс. лет на территории Ев-

разии насчитывается не менее семи), трансгрессии и регрессии моря, достигавшие весьма значительных масштабов: десятки и сотни метров выше и ниже современного уровня океана [Зубаков, 1975; Палеогеография, 1975]. В этой далеко еще не ясной в деталях картине развития четвертичных ландшафтов Евразии можно выделить некоторые бесспорные события. Неоднократно происходили похолодания и надвигания с севера ледников (южный край ледника в период днепровского оледенения доходил до нижнего течения Днепра и Дона).

Видимо, в периоды ледниковых трансгрессий именно через коридор, находящийся в нижнем течении Дуная и соединяющий Венгеро-Румынскую низменность с Украинскими степями, происходил отход животных все дальше на юг, вплоть до Балкан. Будучи загнанными ледниковыми периодами в этот Балкано-Карпатский рефугиум, они именно тут могли образовывать те подвиды, которые в дальнейшем расселились по всей Европе.

В периоды максимального оледенения заметно увеличивался ледовый покров на Кавказе, Альпах, Пиринеях, горах Центральной Азии, что не позволило животным мигрировать далеко в глубь гор. Одновременно с увеличением ледового покрова горных массивов происходило понижение уровня Мирового океана. Так, связь бассейна Средиземного моря с Мировым океаном прерывалась на очень значительные периоды (сотни тысяч лет). В течение этого периода уровень Средиземного моря в результате внутренних тектонических движений поднимался и опускался на многие десятки метров, причем, видимо, не всегда синхронно с изменением общего уровня Мирового океана. Падение уровня Черного моря на 200—300 м [Сваричевская, 1975; Казаринов, 1976] приводило к тому, что Крым соединялся широкой полосой суши с Северным Причерноморьем, так как осушалась вся северо-западная часть Азовского моря. Широкая полоса осушавшегося шельфа, покрытого степной растительностью, продолжалась по западному побережью Черного моря до Малой Азии, что позволило приткой ящерице проникнуть в Европу по сухопутной перемычке, существовавшей на месте Босфора. Заселение Крыма в этих условиях могло произойти двумя путями: со стороны Кавказа (что косвенно подтверждается проявлением у притких ящериц Крыма элементов зеленой окраски в форме, свойственной кавказской *L. a. grusini* [Щербак, 1966; Даревский и др., 1976] либо с запада по осушавшемуся шельфу. В рассматриваемый период неоднократно возникала связь между Черным и Каспийским морями, а само Каспийское море на протяжении длительного времени занимало всю Прикаспийскую низменность, доходила на севере до Камышина и, возможно, соединяясь на востоке с Аральским морем.

Все это приводило к тому, что в районе Восточно-Европейской равнины подходящие для существования приткой ящерицы условия были сравнительно кратковременными и ареал вида здесь должен был неоднократно прерываться. Окончательное за-

селение этого региона должно было быть сравнительно поздним, не более 30—50 тысяч лет назад. Еще более поздним должно было быть заселение прибалтийской части ареала, освободившейся от последнего ледникового покрова около 10—12 тыс. лет назад [Структура и динамика ледникового покрова Европы, 1977].

Сравнение первой и второй гипотез путем первоначального расселения вида (по югу или по северу) показывает, что обе эти гипотезы предполагают существование среднечетвертичных ледниковых рефугиумов вида в районе Балкан, Венгеро-Румынской низменности и Кавказа. Эти части современного ареала можно считать наиболее древними (порядка не менее нескольких сотен тысяч лет). Среднеевропейская часть ареала от Южной Англии до Донских степей может считаться средней по возрасту (порядка не более 100 тыс. лет), и северная часть ареала в пределах Европы — самой молодой (порядка 10—15 тыс. лет). Относительно азиатской части ареала возможны, по крайней мере, два решения: если подтвердится гипотеза южного расселения, то тогда Балхаш-Зайсанский рефугиум может быть древностью порядка двухсот-трехсот тысяч лет, если же справедлива гипотеза северокаспийского расселения, тогда юго-восточная часть ареала должна считаться очень молодой (порядка нескольких десятков тысяч лет). На востоке ареала, несомненно, сравнительно молодыми являются все высокогорные участки ареала в Тянь-Шане (окрестности оз. Иссык-Куль), Джунгарском Алатау, Тарбагатае и на Алтае, а также группы уральских популяций и популяций севера Западной Сибири.

Состояние палеогеографии и палеоклиматологии пока не позволяет однозначно решить вопрос о выборе той или иной гипотезы становления ареала и расшифровки на этой основе обнаруженных феногеографических границ. Не может ли феногеография пролить свет на неясные вопросы становления ареала?

Первый шаг в решении этой проблемы — сопоставление описанных выше пограничных феногеографических зон и палеогеографических данных (см. рис. 3). Обе древние части ареала оказываются частично отделенными пограничными фенетическими зонами: Карпато-Балканская зона ограничена с севера и востока (на западе этой зоны материал по сравнению популяций отсутствует); Кавказская часть отделена от остальной части ареала мощной зоной, идущей по Кумо-Манычской впадине. Пограничные зоны, идущие по Балтийской гряде и Средне-Русской возвышенности, возможно, совпадают с положением окраин ледового покрова в период великих оледенений и тем самым могут маркировать зоны разной древности ареала. Таким образом, оказывается, что какая-то часть обнаруженных феногеографических границ близко совпадает с выделенными независимо районами разной древности ареала.

Сопоставление полученных феногеографических данных с распространением современных подвидов прыткой ищерицы показывает, с одной стороны, совпадение некоторых фенетических

пограничных зон с зонами подвидовых границ (например, в Центральной Европе границы между *L. agilis agilis* и *L. a. chersonensis* и, главное, широкой зоны интерградации между *L. a. chersonensis* и *L. a. exigua* на Восточно-Европейской равнине). С другой стороны, феногеографическое подразделение ареала оказывается значительно сложнее, чем принятое ныне подвидовое: ареалы всех крупных подвидов оказываются фенетически крайне неоднородными по фенам окраски, по ряду классических систематических признаков, и в то же время отдельные группы популяций прыткой ящерицы как будто бы заслуживают ранга заметно выше подвидового.

### Обсуждение

Приведенные в данной работе материалы по изучению прыткой ящерицы, с одной стороны, дополняют уже имеющиеся данные по изменчивости рептилий, а с другой стороны, освещают некоторые проблемы, до сих пор специально не привлекавшие внимание при исследовании рептилий, в частности проблемы феногеографии и микрофилогенеза.

На данном этапе исследования прыткой ящерицы уже можно говорить о вскрытии крайней феногеографической неоднородности ареала вида. И этот факт ставит ряд проблем (как теоретических, так и методических), некоторые из которых обсуждаются ниже.

Одна из этих проблем — проблема «масштаба» признаков фенотипа, выбираемых в качестве признаков-маркеров генотипического состава группировок. Сейчас уже известны работы по прыткой ящерице, показывающие, что не все фены показывают различия между одинакового ранга группировками. Так, было отмечено [Турутина, Подмарев, 1978], что по редким или даже, точнее сказать, редчайшим фенам можно выделять семьи и демы внутри сравнительно однородного населения ящериц. Эти же фены использовались и в настоящей работе, и именно по их распределению в ареале вида не прослеживается закономерной картины. Видимо, их можно отнести к фенам внутрипопуляционного ранга.

Выше показано, что некоторые признаки маркируют своим присутствием и частотой целые крупные регионы ареала вида. Среди таких признаков, однако, есть признаки обычные и признаки, встречающиеся в весьма низкой концентрации. Сопоставление этих данных позволяет предположить, что если для тонких внутрипопуляционных сравнений целесообразнее использовать редкие и редчайшие признаки, то для широких географических сравнений и изучения феногеографии можно использовать как низко-, так и высокочастотные признаки.

С проблемой масштаба признака связано и обнаруженное в данной работе некоторое различие между феногеографией признаков цвета и признаков рисунка: по цвету сравнение оказывается несколько «грубее», с помощью частот вариаций цвета выделяют, как правило, лишь географически значительные регионы,

тогда как признаки рисунка могут маркировать специфической частотой присутствия как крупные, так и сравнительно мелкие участки ареала, вплоть до популяции.

При оценке возможных причин появления фенетических границ (и соответственно пограничных зон) кажутся правдоподобными три основных предположения. Во-первых, каждый фен определенной концентрацией может маркировать какую-то адаптивную границу (т. е. каждый фен в своем распространении связан с определенным направлением и давлением естественного отбора как такового, скажем, коричневая окраска покровительственная в условиях коричневого фона, а зеленая — на зеленом фоне). Во-вторых, перепады частот фенов могут маркировать места, исторически складывавшиеся в результате встречи разных потоков генов. Например, при движении навстречу друг другу популяций ящериц из разных рефугиумов в последнемикновое время и восстановление единства ареала в каком-то районе должна произойти встреча разных потоков генов. При этом должна наблюдаться интрогрессия генов (а, следовательно, и фенов) и целых генных комплексов, которая может улавливаться по резким границам в частотах фенов. Видимо, так и можно объяснить существование широкой зоны вторичной интерградации между *L. a. chersonensis* и *L. a. exigua*. Ящерицы этих уже сформировавшихся подвидов в начале общего потепления климата, наступившего после Днепровского оледенения, встретились, и эта встреча маркируется ныне широкой фенетической границей.

Пока нет критериев для разделения этих двух возможностей (местное давление отбора или же поток генов), да и эволюционно они должны быть тесно связаны между собой. Но исходя из реальной феноекологии прыткой ящерицы логично предположить либо возможность существования значительно большего, чем принимается ныне, числа отдельных рефугиумов, либо существование в пределах ареала изучаемого вида большего разнообразия направлений естественного отбора, чем это представляется на первый взгляд. Второе предположение в большей степени, чем первое, доступно проверке. Такая проверка состояла бы из детального сопоставления особенностей распространения отдельных фенов с климатическими и почвенными границами, распространением отдельных видов растений и животных и т. д.

Существует и третье предположение, объясняющее появление фено-географических границ, — действие изоляции. Известно, что даже в достаточно сходных условиях естественного отбора при неизбежно различном генофонде изолируемых популяций в результате случайных по природе процессов (волн численности, мутаций) может произойти изменение генофонда (а соответственно и фенофонда). Возможным примером, подтверждающим это предположение, является значительное фенетическое отличие некоторых резко изолированных участков ареала — Крымского полуострова, некоторых горных популяций Кавказа, популяций Закавказья и Джунгарского Алатау. Интересно, что если

заселение Южной Скандии ящерицами в послеледниковый период происходило по сухопутному мосту, возникшему на месте Датского пролива, то шведские популяции должны быть более похожи на западноевропейские, находящиеся географически на одном с ним расстоянии, но разделенные Балтийским морем (так это и наблюдается в природе).

Несомненно, материал по феногеографии должен пролить свет и на некоторые спорные вопросы внутривидовой систематики этого вида. Вплоть до завершения обработки всего материала по многим признакам не имеет смысла заниматься ревизией внутривидовой таксономии. Однако необходимость такой ревизии уже сейчас становится очевидной: на приведенных феногеографических картах обращает на себя внимание то, что в одних частях ареала 100% особей в популяциях могут иметь определенный фен, тогда как в других частях ареала 100% особей такого фена могут не иметь. Формально эти популяции при попарном сравнении (без учета паличии переходных зон) можно было бы отнести к разным видам.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Баранов А. С. Особенности окраски прыткой ящерицы европейской части СССР и Закавказья.— В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973, с. 25—27.
- Баранов А. С. Выделение фенотипов по окраске у рептилий (на примере прыткой ящерицы).— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978, вып. 5(7), с. 68—72.
- Баранов А. С., Валецкий А. В., Яблоков А. В. Морфология.— В кн.: Прыткая ящерица: Монографическое описание вида. М.: Наука, 1976, с. 96—140.
- Даревский И. С., Щербак Н. И., Петерс Г. Систематика и внутривидовая структура.— В кн.: Прыткая ящерица: Монографическое описание вида. М.: Наука, 1976, с. 53—95.
- Зубаков В. А. Крупные колебания уровня океана в плейстоцене.— В кн.: Колебания уровня Мирового океана в плейстоцене. Л.: ГО СССР, 1975, с. 5—16.
- Казаринов В. П. На путях раскрытия палеогеографических закономерностей в развитии Земли.— Бюл. МОИП, Отд. геол., 1976, т. 51, вып. 2, с. 5—32.
- Никитенко М. Ф. Пресмыкающиеся Советской Буковины.— Тр. эксп. по комплекс. изуч. Карпат и Прикарпатья. Сер. биол. наук. Черновцы: ЧГУ, 1959, т. 7, с. 134—159.
- Никольский А. М. Роль ледникового периода в истории фауны палеоарктической области.— Бюл. МОИП, Отд. биол., 1947, т. 52, вып. 5, с. 3—14.
- Палеогеография СССР: Объяснительная записка к Атласу литолого-палеогеографических карт СССР, 1975, т. 4.
- Петерс Г. Видовое единство прытких ящериц: Дипломная работа. Л.: ЛГУ. Каф. зоологии позвоночных. 1957. 57 с.
- Савричевская Э. А. Возможные причины крупных колебаний уровня океана в кайназой.— В кн.: Колебания уровня Мирового океана в плейстоцене. Л.: ГО СССР, 1975, с. 17—23.
- Сузов Г. Ф. Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1948, т. 7, вып. 3, с. 101—117.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Сов. наука, 1949. 346 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973, с. 5—267.
- Турутина Л. В., Подмарев В. И. Территориальное распределение фенотипов и выделение пространственных группировок в популяциях прыткой

- ящерицы (*Lacerta agilis*).— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, вып. 5(7), с. 72—77.
- Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы / Под ред. Н. С. Чеботаревой. М.: Наука, 1977, с. 5—141.
- Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма.— Киев: Наук. думка, 1966, с. 4—267.
- Borcea M. Consideratii asupra polimorfismului genetic la citeva popalatii de *L. a. chersonensis* Anrz. din Moldova.— Stud. si cercetari de Biolog., Ser., biol. animala, 1975, vol. 27(4), p. 313—316.
- Fuhn I. E. Observations concernant le polimorphisme génétique et la prolificite dans une population de *L. a. chersonensis* And.— Rev. roum. biol. Sér. zool., 1967, vol. 12(4), p. 220—232.
- Yablokov A. V., Baronov A. S., Rozanov A. S. Population structure, geographic variation, and microphylogenesis of the Sand lizard (*Lacerta agilis*).— Evol. biol., 1980, vol. 12, p. 91—127.

УДК 575.21:591.15:599.5

## ФЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КИТООБРАЗНЫХ В ЮЖНОМ ПОЛУШАРИИ

Г. М. Вейнгер, Н. В. Дорошенко

Тихоокеанский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО),  
Владивосток

Популяционная структура промысловых китообразных в Мировом океане в целом и в южном полушарии в частности долгое время оставалась неизвестной, несмотря на длительную историю изучения их биологии, так как крупные, долго живущие и медленно размножающиеся киты являются неудобным объектом для специальных генетико-популяционных исследований. Только с применением фенетических подходов и методов в изучении китов появилась возможность решать вопросы их биохорологической структуры. Фенетический подход в исследовании китов начал вырисовываться еще в 60-е годы, хотя работы тех лет и не назывались фенетическими. Так, В. М. Гудков [1963], Р. Кларк и др. [Clarke et al., 1968], Г. М. Вейгнер [1969] показали, что окраска кашалотов является устойчивым, наследуемым признаком, а в ее многообразии можно выделить признаки-маркеры. К. Фуджино [Fujino, 1963] нашел различия популяционного характера у кашалотов, исследуя типы крови; М. М. Слепцов [1965], С. Осуми и др. [Ohsumi et al., 1970], Н. В. Дорошенко [1975] обнаружили популяционные различия у малых полосатиков по ряду морфометрических признаков. Позже, в 70-е годы, появились работы, в которых полиморфизм различных признаков использовался для дифференциации китов из разных районов промысла. Г. А. Клевезаль и Д. Д. Тормосов [1971] по особенностям слоев в дентине зубов кашалотов выделили две популяции этого вида

Южной Атлантике и показали однородность кашалотов Индийского океана. Полиморфизм в расположении Якобсонова органа позволял провести внутривидовую дифференциацию сейвалов и финвалов в юго-западной Атлантике [Михалев и др., 1975]. Различия в форме и размерах подъязычной кости малых полосатиков легли в основу дифференциации этих китов в Северной и Южной Пацифике [Satake, Omura, 1974]. Фенетический анализ окраски кашалотов позволил показать различия популяционного уровня в структуре стад кашалотов из Индийского океана и четырех районов Тихого океана (Вейнгер, 1974). Это исследование показало методическую перспективность метода, и с 1974 г. в лаборатории начались целенаправленные поиски признаков-маркеров сначала для кашалотов, а затем для малых полосатиков. Еще раньше были проведены исследования, в которых найденные признаки использовались для выяснения внутривидовой организации китов [Вейнгер, 1969]. Как у белух [Клейнберг и др., 1964] и других мелких зубатых китов, основу внутривидовых групп кашалотов составили животные, связанные различными узлами родства (чаще всего — мать с детьми двух-трех поколений).

Изучение морфологии китов показало, что практически любой экстерьерный или интерьерный признак изменчив. Задача состояла в выявлении диагностических признаков, изменчивость которых поддавалась четкой классификации и не была бы связана с полом или возрастом. Особенно это было важно для кашалотов, половозрастной диморфизм которых сказывается не только в пропорциях тела, но и в географическом распределении. Скопления кашалотов в высоких широтах Антарктики (южнее 50° ю. ш.) образованы только взрослыми самцами, поэтому надо было искать такие признаки, которые были бы характерны для животных всех половозрастных групп и изменчивость которых носила бы только географический характер. К сожалению, у исследователей пока нет возможности проследить за развитием того или иного признака или его изменением на протяжении жизни одного какого-то кашалота или малого полосатика. Поэтому анализу подвергались признаки, которые встречались как у самцов, так и у самок, независимо от размеров тела или возраста китов. Некоторые признаки, такие, как форма развилки хвостовой лопасти для кашалотов и малых полосатиков или кожные складки на боку головы кашалотов, были «приняты на вооружение» сразу, не вызывая сомнений относительно своего половозрастного происхождения. Другие признаки проходили проверку и отбор на пригодность. Главным критерием пригодности для работы признака служило его одинаковое проявление у самцов, самок и, главное, у эмбрионов обоих полов. Таким признаком был, например, рельеф кожного покрова кашалотов. Одни кашалоты на всей поверхности тела имели гладкую кожу, у других спина от головы до хвоста покрыта мелкими складками. Этот признак был принят для работы после того как было выяснено, что он присущ с одинаковой частотой самцам и самкам и встречается у эмбрио-

нов. В процессе проверки от ряда признаков пришлось отказаться, несмотря на очевидное отсутствие зависимости их полиморфизма от пола или возраста. Причины отказа от таких признаков было, как правило, две: либо слишком большая субъективность при определении варианта признака, либо большая методическая трудоемкость, препятствующая сбору массового материала. К первой категории таких признаков можно отнести многообразие окраски, в которой первоначально выделялось шесть вариантов и которые затем были сведены к двум. Ко второй категории признаков можно отнести признаки строения скелета: формы грудины, строение первого пальца у малого полосатика или число поясничных позвонков у кашалота. Однако один признак получил «права гражданства», несмотря на его явное вторичное происхождение и очевидное отсутствие зависимости его проявления от генофонда кашалота. Речь идет о прижизненных повреждениях хвоста. Не было обнаружено ни одного эмбриона с такими повреждениями, и в то же время у кашалотов практически любой стадии постнатального развития можно обнаружить заросшие или зарастающие повреждения тонких конечных частей хвостовых лопастей, иногда представляющие собой овальные сквозные дырки. Происхождение таких повреждений, очевидно, справедливо связывают с деятельностью некоторых видов мелких акул, которые выкусывают у кашалотов небольшие куски кожно-жирового слоя или хвостовой лопасти [Шевченко, 1971]. Количество кашалотов, имеющих такие повреждения хвоста, неодинаково в различных частях ареала. Есть районы, где от сезона к сезону все без исключения кашалоты имеют повреждения; есть районы, где такие повреждения характерны лишь для небольшой части кашалотов. Судя по имеющимся материалам, наиболее вероятно встреча с кашалотом, имеющим поврежденный хвост, в тропической или субтропической зоне западной части Тихого океана: именно здесь повреждения хвоста имеют почти 100% животных. В индийском океане вероятность такой встречи составляет 90%.

Пелагический промысел китов (ныне — только кашалотов и малых полосатиков) при переработке сырья на крупнотоннажных плавучих базах экономически эффективен только при обнаружении и работе на скоплениях китов достаточно высокой концентрации на ограниченной акватории. Эта особенность китобойного промысла дает предпосылки для выявления скоплений китов, а феноетический анализ таких скоплений позволяет с большей или меньшей степенью достоверности судить об их популяционной принадлежности. На протяжении многих лет скопления кашалотов и малых полосатиков в определенные сезоны приурочены к определенным местам и относительно стабильны по половозрастной структуре. Для кашалотов в южном полушарии характерны два вида скоплений: смешанные, состоящие из самок различного возраста и физиологического состояния; взрослых самцов и молодика обоих полов. Обитают такие скопления обычно не южнее 42–45° ю. ш. и являются репродуктивными ядрами по-

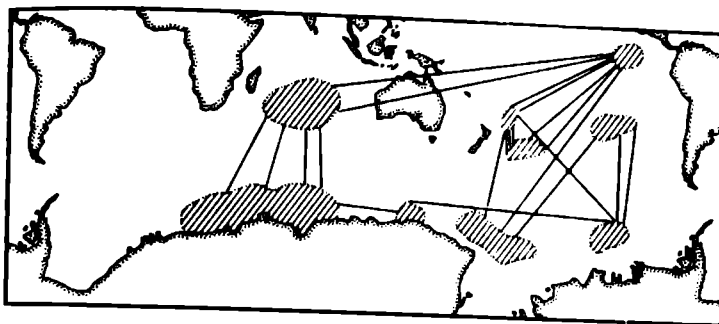


Рис. 1. Уровень различий между скоплениями кашалотов из разных частей ареала

Количество линий соответствует количеству признаков, различия по которым достоверны

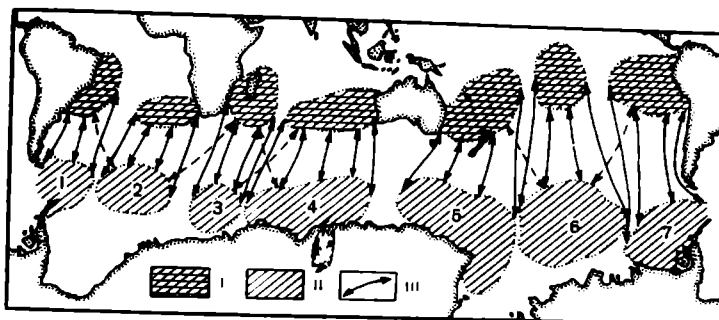


Рис. 2. Распространение и миграция малого полосатика в южном полушарии

Популяции: 1 — бразильская, 2 — африканская, 3 — мадагаскарская, 4 — индоокеанская, 5 — новозеландская, 6 — тихоокеанская, 7 — чилийско-перуанская. I — районы зимовок, II — районы нагула, III — миграции

пуляций. Самцовые скопления, состоящие только из взрослых самцов, встречаются в высоких широтах Антарктики вплоть до береговой линии или до кромки льдов в летний сезон. В последние годы в Южной Пацифике и в Индийском океане зарегистрировано несколько таких скоплений кашалотов и несколько скоплений малых полосатиков, фактический анализ которых и составляет содержание настоящей статьи. В 1968—1979 гг. были исследованы следующие скопления кашалотов (рис. 1): индоокеанское, район станции «Мирный», район моря Дюрвиля, район моря Росса, район моря Амундсена, центральная часть Тихого океана, районы о-вов Чатам, Кермадек.

Исследования скоплений малых полосатиков относились к следующим районам (рис. 2): Бразильскому, Африканскому, Мадагаскарскому, Индоокеанскому, Новозеландскому, Тихоокеанскому и Чилийско-Перуанскому.

В умеренной зоне Индийского океана «репродуктивное ядро» популяций кашалотов приурочено к центральной части океана в

пределах 30—35° ю. ш., сдвигаясь в различные сезоны к востоку или западу. Географическая и популяционная изоляция этих кашалотов очевидна и ни у кого не вызывает сомнений. В высоких широтах Индоокеанского сектора Антарктики в летний сезон обитает скопление второго типа, состоящее из самцов. Что же это за самцы, каково их происхождение? Близость смешанного скопления из центральной части Индийского океана и отсутствие видимых преград для миграций дают основания предполагать, что это скопление образовано кашалотами индоокеанской популяции, спустившимися сюда для нагула. Однако фенетический анализ скоплений из умеренной зоны и из высоких широт Индийского океана свидетельствует о популяционной разобщенности кашалотов этих двух районов (табл.). По крайней мере, по четырем из шести признаков (в том числе по повреждениям хвоста) обнаружена достоверная разница в частоте встречаемости различных вариантов. Только у высокоширотного индоокеанского скопления кашалотов отмечен такой низкий процент встречаемости повреждений хвоста (81%). Следует добавить, что при сравнении этих двух скоплений обнаружен наиболее высокий уровень достоверности различий по разным признакам. Все вместе взятое, на наш взгляд, свидетельствует об отсутствии генетических связей между этими скоплениями и о другом (не индоокеанском) происхождении кашалотов из скопления в районе ст. «Мирный». Сравнение фенетической структуры этого скопления с другими высокоширотными скоплениями и скоплениями из умеренных или субтропических вод Тихого океана также показывает большие или меньшие различия между ними. Между высокоширотными скоплениями Тихого океана разница сравнительно невелика (по одному-двум признакам), в то время как между ним и смешанным скоплением из района о-ва Чатем разница по четырем признакам. Таким образом, сомнительно и чисто тихоокеанское происхождение этого скопления.

Если скопление кашалотов в районе о-ва Чатем обнаружено давно и даже получило название чатемской популяции кашалотов, то смешанное скопление, расположенное всего в 600—800 милях к северу, открыто сравнительно недавно и стабильно встречается примерно в одном месте на протяжении нескольких последних лет. Уже упоминалось о различиях между кашалотами чатемской популяции и из скопления в районе ст. «Мирный». С другими высокоширотными скоплениями западной части Тихого океана из моря Дюрвиля, моря Росса и моря Амундсена чатемские кашалоты не обнаруживают различий по одному исследуемому признаку. Это позволяет говорить о едином происхождении кашалотов из указанных четырех районов, а их общий ареал считать ареалом чатемской популяции.

Сравнение указанного выше скопления из района о-ва Кермадек с чатемской популяцией по материалам исследований 1978—1979 гг. вновь показало значительные различия. Между чатемскими и кермадекскими кашалотами достоверные различия

Частота встречаемости некоторых морфологических признаков кашалотов в разных частях ареала (в % и абсолютных величинах)

Ареал	Форма хвостовой развилки	Повреждение хвоста	Пятно жинота	Окрас нёба	Рельеф кожного покрова	Щель головы	Профиль головы
Центральная часть Индийского океана	44 16 40	10 90	215 85	16 84	15 85	80 20	
	407 144 369	74 634	441 776	418 637	137 770	417 107	
	920	708	917	755	907	524	
Индоканский сектор Антарктики	59 18 23	28 72	33 67	12 88	7 93	77 23 27 32 41	
	572 173 229	226 574	321 649	412 817	69 890	322 95 58 70 87	
	974	800	970	929	959	417	215
Море Дювилья	57 10 33	6 94	24 76	11 89	8 92	58 42 12 37 51	
	92 16 53	8 123	38 121	17 137	13 146	55 40 5 15 20	
	161	131	159	154	159	95	40
Море Росса	50 13 37	7 93	34 64	11 89	8 92	54 46 31 43 26	
	103 26 75	14 189	88 156	20 10	16 188	39 33 19 26 16	
	204	203	244	190	204	72	61
Море Амундсена	65 11 24	13 87	54 46	16 84	14 86	80 20 34 41 24	
	46 8 17	9 63	37 32	11 59	10 61	21 5 10 12 7	
	71	72	69	70	71	26	29
Район островов Чатем	37 23 40	2 98	64	17 83	21 79	57 43 31 42 27	
	449 274 487	29 1163	431 777	136 678	254 959	379 482 30 41 25	
	1210	1192	1208	814	1213	661	96
Район островов Кермадек	30 10 60	100	58	81	25 75	77 23 6 46 48	
	120 89 241	406	172 234	58 253	102 306	175 53 6 43 45	
	400	406	406	311	408	228	94

обнаружены по трем признакам, между кермадекскими кашалотами и скоплением из моря Амурдсена — по трем признакам, между кермадекскими кашалотами и скоплением из моря Росса — по двум признакам. Сравнивать кашалотов о-ва Кермадек с высокоширотным индоокеанским скоплением да и со скоплением из моря Дюрвиля нет смысла — географическая изоляция и так очевидна. Таким образом, кашалоты смешанного скопления из района о-ва Кермадек не имеют генетических связей с чатемской популяцией, несмотря на географическую близость двух районов и отсутствие видимых рубежей между ними. Этот вывод подтверждается и материалами паразитологических исследований, проведенных в этом районе [Вейнгер, 1978]. Кашалоты о-ва Кермадек принадлежат к самостоятельной популяции, южная граница ареала которой проходит по 35° ю. ш. Берзиным А. А. было высказано предположение о существовании самостоятельной популяции кашалотов в районе о-ва Фиджи [Берзин, 1974]. Вероятно, кашалоты о-ва Кермадек являются южной частью именно этой фиджийской популяции. В сезоне 1978/79 г. было обнаружено скопление кашалотов между 40—42° ю. ш. и 110—130° з. д. Географически этот район представляется восточным продолжением ареала чатемской популяции. Однако сравнение добытых здесь кашалотов с кашалотами последней дают основание предполагать некоторую степень их генетической обособленности. По крайней мере, по одному из признаков — форме развилки хвостовой лопасти — обнаруживаются достоверные различия. Настораживает и другое: повреждения хвоста, различия по встречаемости которого почти достигают уровня достоверности и по которому эти кашалоты заметно отличаются от кашалотов чатемской популяции. Наконец, от кашалотов о-ва Кермадек эти кашалоты отличаются не менее чем по четырем признакам. Мало общего у кашалотов этого района и с кашалотами из высокоширотных скоплений Тихого океана. Сравнительно небольшое число проанализированных животных не позволяет делать окончательных выводов о популяционной принадлежности кашалотов этого района. Возможно, картина несколько прояснится при сравнении их с кашалотами, добытыми в северной части Тихого океана, в районе Гавайских островов.

По данным различных авторов в южном полушарии обитает 6—7 популяций малых полосатиков [Будыленко, Первушин, 1972; Дорошенко, 1977]. Первоначальные исследования, проведенные нами в четырех удаленных друг от друга районах: в юго-западной части Тихого океана (Ново-Зеландский район), в море Беллинсгаузена (Чилийско-Перуанский район), в юго-западной части Атлантического океана (Бразильский район) и в антарктическом секторе центральной части Индийского океана (Индоокеанский район), показали популяционные различия между ними по ряду признаков морфометрии.

Массовый феноетический материал, который по малому полосатику начал собираться лишь в последнее время, позволил по

только уточнить существование в юго-западной части Тихого океана и в антарктических водах Индийского океана двух самостоятельных популяций этого вида китов, но и установить границы ареалов этих популяций. Индоокеанская популяция в летнее время обитает на акватории между 55 и 110° в. д., а повозеландская между 135° в. д. и 165° з. д. Северная граница основных концентраций полосатиков проходит по 58—60 параллелям, а южная совпадает с кромкой льда.

В заключение отметим, что фенетический подход к изучению морфологической изменчивости дает дополнительные подтверждения существования морфологических различий не популяционного, а видового уровня между малыми полосатиками северного и южного полушарий.

## Выводы

1. Фенетический подход позволяет решать вопросы биохорологической структуры китообразных, недоступные без применения этого метода.
2. В умеренной зоне и высоких широтах Индийского океана обитают кашалоты, принадлежащие к различным популяциям.
3. В Южной Пацифике обитают несколько популяций кашалотов, ареалы которых разграничены как по широте, так и по долготе.
4. В высоких широтах Антарктики возможно временное смешивание кашалотов из разных популяций.
5. В южном полушарии обитает 7 популяций малых полосатиков.
6. Различия между малыми полосатиками южного и северного полушарий достигают видового уровня.

## ЛИТЕРАТУРА

- Берзин А. А. Актуальные проблемы изучения китообразных (на примере китообразных Тихого океана).— В кн.: Зоология позвоночных, 1974, т. 6, с. 159—189.
- Будыленко Г. И., Первушин А. С. Распределение и промысел малых полосатиков в Антарктике.— Рыб. хоз-во, 1972, № 12, с. 24—25.
- Вейнгер Г. М. О чем говорит окраска кашалотов.— Природа, 1969, № 4, с. 71—73.
- Вейнгер Г. М. Морфологическая характеристика кожного покрова и изменчивость окраски кашалота *Physeter macrocephalus* как популяционный признак: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1974, с. 1—145.
- Вейнгер Г. М. К популяционной структуре кашалотов юга Индийского и Тихого океанов.— В кн.: Тез. докл. на VII Всесоюз. совещ. по морским млекопитающим. Симферополь, 1978, с. 58—59.
- Гушков В. М. Об особенностях окраски кашалотов вод Дальнего Востока.— Тр. Ил-та океанол. АН СССР, 1963, т. 21, с. 207—222.
- Дорошенко Н. В. Пропорции тела малого полосатика из Антарктики.— В кн.: Морские млекопитающие. Киев: Наук. думка, 1975, ч. 1, с. 108—110.
- Дорошенко Н. В. О популяционной структуре малого полосатика южного полушария.— В кн.: Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО, 1977, вып. 8, с. 91—97.

- Клевезаль Г. А., Тормосов Д. Д. О выделении локальных группировок кашалотов по характеру слоев в дентине зубов.— Тр. АтлантиИРО, 1971, вып. 39, с. 30—34.
- Клейнберг С. Е., Яблоков А. В., Белькович В. М., Тарасевич М. Н. Белуха: Опыт монографического исследования вида. М.: Наука, 1964. 455 с.
- Мизалев Ю. А., Шевченко В. И., Неижко В. И. Расположение Якобсонова органа как популяционный признак у некоторых усатых китов.— В кн.: Морские млекопитающие. Киев: Наук. думка, 1975, ч. 2, с. 14—15.
- Слепцов М. М. Малый полосатик южного полушария.— В кн.: Морские млекопитающие. М.: Наука, 1965, с. 53—59.
- Шевченко В. И. К вопросу о происхождении «белых шрамов» на теле китов.— В кн.: Исследования морских млекопитающих. Калининград, 1971, с. 67—74.
- Clarke R., Aguayo A., Paliza O. Sperm Whale of the Southern Pacific.— Hvalrædets Skrifter. Sci. results of mar. biol. res., 1968, N 1.
- Fujino K. Identifications of breeding Subpopulations of the sperm whales in the waters adjacent to Japan and around Aleutian Islands by means of blood typing investigations.— Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 1963, vol. 29, N 12.
- Ohsumi S., Masaki Y., Kawamura A. Stock of Antarctic minke whale.— Sci. Repts. Whales Res. Inst., 1970, N 22, p. 75—125.
- Satake Y., Omura H. A taxonomic study of the minke whale in the Antarctic by means of hyoid bone.— Sci. Repts. Whales Res. Inst., 1974, N 28, p. 15—24.

УДК 574.3:575.21:597.554.3

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ ПЛОТВЫ (RUTILUS RUTILUS) ВОДОЕМОВ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов, В. Н. Яковлев

Институт биологии внутренних вод АН СССР,  
Борок

Изучение популяционной биологии вида обычно начинается с поиска надежных дискретных, наследственно обусловленных признаков, позволяющих установить его хорологическую структуру. В классической ихтиологии приняты 2 группы признаков — пластические (экстерьерные индексы) и меристические (счетные). Несмотря на простоту использования этих признаков, их недостатки очевидны. Экстерьерные индексы слишком вариабельны, причем большая часть изменчивости связана с прямым действием среды [Кирпичников, 1979]. Кроме того, изменение экстерьерных индексов в онтогенезе не позволяет сравнивать выборки рыб, относящихся к разным размерным группам. Пять счетных признаков — число лучей в спинном и анальном плавниках, число чешуй в боковой линии, число тычинок на первой жаберной дуге и число позвонков — находятся под более жестким контролем генотипа, показатели наследуемости этих полигенных признаков находятся в пределах 0,5—0,9 [Svardson, 1950]; Ненашев, 1966; Кирпичников, 1979]. В принципе этими признаками

можно обойтись при сравнении и выделении популяций [Андреев, Решетников, 1977]. Недостатком меристических признаков является длинный счет — десятки чешуй в боковой линии, позвонков, тычинок, являющийся дополнительным источником случайных ошибок. Число жаберных тычинок вдобавок изменяется в онтогенезе [Кирпичников, 1979; Gadowska, 1968].

В настоящее время популяционистами широко используются биохимические и кариологические маркеры [Алтухов, 1974; Горшкова, 1978; Дорофеева, 1977]. Методики изучения этих признаков сложны и требуют от исследователя специальной квалификации. Сторонники изучения белкового полиморфизма не всегда обращают внимание на то, что связь ген—белок не является абсолютно жесткой. Между тем средовая вариация в проявлении белкового полиморфизма безусловно присутствует, причем она может возрастать очень значительно в определенных условиях [Хочачка, Сомера, 1977]. Белковые варианты наследуются, как правило, моногенно, поэтому классификационные построения по разным белковым системам будут различны, а исследование по многим локусам (30—50) требует колоссального труда и не всегда возможно.

Исходя из перечисленных фактов, мы отобрали ряд дискретных признаков (фенов), ранее не применявшихся в изучении популяционной морфологии карповых рыб. В качестве фенов мы рассматриваем 3 группы признаков, обладающих ранней (эмбриональной) закладкой.

1. Число отверстий каналов сенсорной системы на костях черепа (*frontale*, *parietale*, *praepreoperculum*, *dentale*). Указанные кости парные, поэтому черепные фены обозначались следующим образом, например: Fso 7—7 означает, что на левой и правой *frontale* по 7 отверстий, Dc 4—5 — на *dentale* слева 4, а справа 5 отверстий, Pso 3—2 — на *parietale* слева 3, а справа 2 отверстия и т. д.

2. Варианты формулы глоточных зубов.

3. Варианты строения переходных позвонков. Для карповых характерны 2 типа строения переходных позвонков. Тип А — парапофизы срастаются, образуя перегородку под гемальным каналом. Тип Л — парапофизы не срастаются. Позвонки обоих типов встречаются в различных сочетаниях по числу и положению. Например, ЛА, ЛЛА, ЛАЛ и т. д. Более подробно эта методика описана В. Н. Яковлевым и др. [1981].

Объектом наших исследований была избрана плотва *Rutilus rutilus* (L.), популяционный подвид которой образует в водоемах Верхней Волги локальные экологические формы, различающиеся темпами роста, плодовитостью, продолжительностью жизни и, следовательно, хозяйственной ценностью [Поддубный, 1966; Володип, 1963].

Так, в оз. Плещеево на фоне существенной эвтрофикации водоема темп роста всеядной плотвы резко замедлился и она полностью утратила промысловое значение [Макковеева и др., 1964].

Однако в сильно эфтрофированном оз. Неро плотва с тем же (преимущественно растительным) типом питания сохранила высокий темп роста, несмотря на интенсивное воздействие промысла. В Рыбинском водохранилище в связи с проникновением дрейссены в конце 50-х годов размножилась и широко расселилась ходовая — моллюсковоядная — плотва, которая стала важнейшим объектом промысла [Поддубный, 1966]. Условия обитания плотвы в перечисленных водоемах различны. Эти водоемы характеризуются разными термическим и уровенным режимами, глубинами, площадями зарастаемых мелководий, кормовыми ресурсами.

Приведенные примеры убедительно показывают, что процесс формирования морф плотвы может происходить очень быстро и не всегда в однозначном соответствии с изменением типа питания, кормности водоема или интенсивности промысла.

Используя популяционно-фенетический метод, мы попытались выделить локальные группировки и проследить за их взаимодействиями.

Материал для данной работы собирали в течение четырех лет — с 1976 по 1979 г. на трех станциях 3-километровой полосы закрытого побережья Рыбинского водохранилища в районах: Красный ручей, Плесо, Сутка и в трех открытых плесах: Волжском, Шекснинском и Моложском, а также в озерах Неро и Плещеево. Всего собрано 1160 экз. плотвы. Использован 101 фен. Сходство популяций определялось по показателю  $r$  Л. А. Животовского [1979]. Темп роста популяций анализировали по наблюдаемым данным и по обратным расчислениям, сделанным по формуле Э. Леа. Возраст определялся обычным способом по *cleitrum*.

## Результаты и обсуждение

### *Линейный рост*

Одной из основных популяционных характеристик, отражающих условия обитания рыб, является темп роста. Изменение темпа роста — важнейшее приспособление, при помощи которого популяция реагирует на изменение обеспеченности пищей путем перестройки темпа размножения, интенсивности и характера потребления кормов, а также процесса старения [Васнецов, 1974].

Приведенные на рис. 1, а, б кривые линейного роста плотвы свидетельствуют о разных темпах роста рыб из исследованных водоемов. Подтверждены установленные ранее А. Г. Поддубным [1966, 1971] различия в темпах роста прибрежной и ходовой плотвы Рыбинского водохранилища. Темп роста плотвы из оз. Неро близок к таковому рыбинской ходовой плотвы. Аномально низкий темп роста обнаружен у плотвы из оз. Плещеево. Между тем в 30-х годах плещеевская плотва отличалась высоким темпом роста [Суетов, 1934].

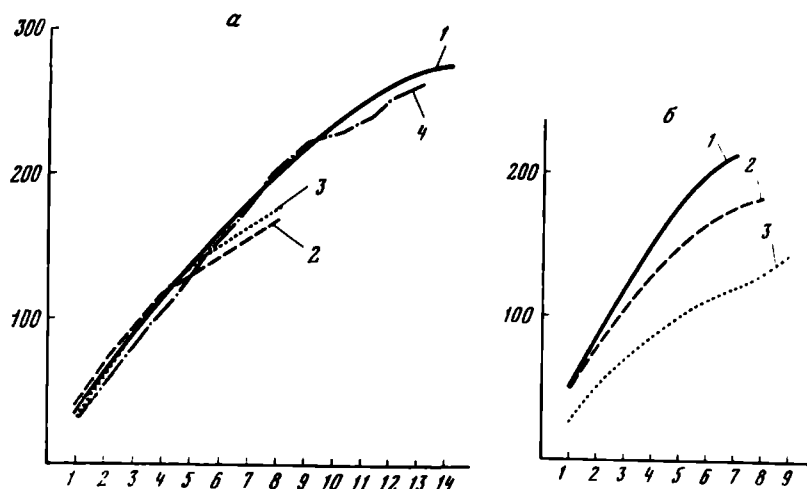


Рис. 1. Линейный рост плотвы из разных водоемов

а — Рыбинское водохранилище и оз. Неро (1, 2, 4 — наши данные), 3 — данные Поддубного [1971]; б — оз. Плесеево [1 — Сутова, 1934; 2 — Манковска и др., 1964; 3 — данные авторов]. По оси ординат — возраст (годы), по оси абсцисс — длина тела (в мм)

Обычно различия в темпах роста рыб ихтиологи объясняют внешними факторами — обеспеченностью кормом, прессом хищников, паразитов, гидрохимическими условиями и т. д. Безусловно, все эти факторы действуют достаточно сильно, но только ими объяснить наблюдаемые нами различия нельзя. Темп роста находится в зависимости также и от генотипа особи, точнее, он определяется взаимодействием генотипа — среда. В нашем случае установленные темпы роста плотвы невозможно объяснить только условиями обитания. Возник парадокс — моллюсковоядная плотва из Рыбинского водохранилища и преимущественно растительноядная [Кулемин, 1933] плотва из оз. Неро, бедного моллюсками, обнаруживают сходные темпы роста, в то время как рыбинская прибрежная и плещеевская, сходные по спектрам питания, по темпам роста резко различаются (см. рис. 1). Обеспеченность пищевой плотвы и в прибрежье Рыбинского водохранилища и в оз. Плесеево хорошая [Симерной, Митропольский, 1978; Бакапов, 1980]. Вероятно, причину различий в темпах роста следует искать глубже, а именно в структуре генофонда изучаемых популяций. Так как частная генетика диких рыб, в том числе и генетика роста, совершенно не разработана, исследование генофондов в настоящее время можно вести методом популяционной фенетики, используя фены.

### Популяционная изменчивость

Как показали наши исследования распределения основных фенотипов, каждая изученная популяция плотвы обладает характерным спектром частот (табл. 1). Вместе с тем по отдельным признакам можно сгруппировать популяции. Например, плотва из открытых плесов Рыбинского водохранилища характеризуется повышенными, по сравнению с прибрежной, частотами фенотипов *d. f. 6—5* и пониженными частотами фенотипов *dentale 4—4*, *parietale 2—2*. Популяции из оз. Неро и Плещеево занимают по изученным признакам промежуточное положение между популяциями ходовой и прибрежной морф рыбинской плотвы.

При изучении распределения частот и спектров фенотипов в популяциях плотвы Рыбинского водохранилища обнаружилось несоответствие между коэффициентами сходства популяций и их взаимной удаленностью. Прибрежные популяции, отстоящие одна от другой примерно на 1 км, различаются между собой больше, чем популяции ходовой плотвы, расстояние между которыми составляет десятки километров. Вероятно, этот факт можно объяснить большой протяженностью миграций ходовой плотвы и ее малым консерватизмом по отношению к местам нагула и нереста, вследствие чего происходит постоянный обмен генами между волжской, моложской и шекснинской популяциями. Популяции прибрежной плотвы, вероятно, более стойко придерживаются выбранных ими участков.

Более точное представление о сходстве популяций по всем исследованным фенотипам дает показатель  $r$  Л. А. Животовского [1979]. Все приведенные ниже значения  $r$  достоверно отличны от 1:

Внутри ходовых популяций	Внутри прибрежных популяций	Прибрежно-ходовые	Ходовые — Неро	Ходовые — Плещеево	Прибрежные — Неро	Прибрежные — Плещеево	Неро — Плещеево
0,99	0,97	0,95	0,97	0,97	0,99	0,96	0,97

Полученные величины  $r$  показывают, что популяции ходовой плотвы образуют практически единую группировку. Другая плеяда представлена прибрежными популяциями. Так как исследование велось по фенотипам с высокой наследственной обусловленностью, различия между двумя группами свидетельствуют о генетических различиях между ходовой и прибрежной плотвой Рыбинского водохранилища по исследованным признакам. Следуя разрабатываемым в настоящее время представлениям о генотипе как целостной системе [Майр, 1974; Левонтин, 1978], согласно которым изучение ряда наследственных признаков позволяет судить о генотипе в целом, мы пришли к заключению о генети-

Таблица 1. Частоты основных фонов плотов Рыбинского водохранилища и озерных популяций  
(по данным 1976-1979 гг.)

Место лова	Глоточные зубы				dentale	praesorculum		Тип позвонков		frontale		горизонт. 2-2	верти- кальн. 2-2
	6-5	5-5	4-4	5-5		6-8	9-9	ЛПА	ЛПАА	6-8	7-7		
Рыбинское водохранилище	Волжский плес	0,919	0,074 74	0,151 73	0,288	0,216	0,185 85	0,487	0,158 76	0,239	0,169 71	0,233	0,627 67
	Шекснинский плес	0,906	0,078 128	0,203	0,163 123	0,198	0,198 121	0,446	0,136 132	0,339	0,189 124	0,375	0,667 39
	Моложский плес	0,937	0,051 79	0,218	0,269 78	0,319	0,125 76	0,468	0,227 79	0,371	0,161 62	0,250	0,500 60
	Красный ручей	0,853	0,131 164	0,413	0,168 179	0,322	0,117 171	0,500	0,220 182	0,397	0,132 219	0,422	0,757 116
	р. Сутка	0,897	0,186 161	0,259	0,148 135	0,264	0,149 148	0,478	0,160 163	0,438	0,088 160	0,466	0,708 120
	Плесо	0,874	0,113 318	0,374	0,166 316	0,253	0,161 304	0,491	0,146 322	0,314	0,200 175	0,467	0,727 165
Оз. Пего	0,812	0,164 213	0,228	0,265 215	0,255	0,146 212	0,428	0,218 220	0,293	0,143 140	0,252	0,784 123	
Оз. Палцево	0,881	0,110 318	0,296	0,235 234	0,276	0,142 239	0,400	0,150 247	0,186	0,164 274	0,302	0,099 236	

Примечание. Верхние цифры — частоты фенов, нижние — объем выборки, в экз.

Примечание. Первые цифры — частоты фонов, нижние — объем выборки, в экз.

ческой дивергенции плотвы на прибрежную и ходовую морфы. Обе морфы взаимно дополняют друг друга, отражая возникновение после образования водохранилища новых экологических ниш.

Спектр питания рыб определяется генотипом. Доказательством этого положения служит то, что ходовая плотва Волжского плеса и прибрежная из Красного ручья перестятся на одном нерестилище [Захарова, 1955]. Удалось показать, что различия между ходовой и прибрежной плотвой поддерживаются за счет их разновременного подхода на нерест (А. Н. Касьянов, *in litt*). Молодь и ходовой и прибрежной плотвы нагуливается в прибрежье, питаясь одной и той же пищей. Тем не менее, достигнув определенного размера, ходовая плотва уходит на глубины и переходит на питание моллюсками, прибрежная же остается на мелководьях в районе Красного ручья. Выбор пути определяется, очевидно, врожденными инстинктами, т. е. генотипом. Ниже будет показано, что инстинкт пространственной ориентации у плотвы действительно существует.

По комплексу изученных фенотипов плотва из оз. Неро оказалась сходной с плотвой из прибрежья Рыбинского водохранилища, т. е. генетически эти популяции мало различаются. Однако темп ее роста выше. Вероятно, это противоречие можно объяснить тем, что за тысячелетие существования плотвы в оз. Неро она очень точно приспособилась к данному биотипу, который за это время практически не менялся [Новский, 1970]. Следует отметить, что темп роста прибрежной плотвы Рыбинского водохранилища за последние 10—15 лет возрос (см. рис. 1), т. е. сложилась определенная система генотипов, адаптированных к данному биотипу. Такой же процесс, очевидно, прошел когда-то и в оз. Неро.

Менее понятны адаптационные значения низких темпов роста плотвы из оз. Плещеево. Судя по значениям показателя сходства, плотва из этого водоема одинаково отлична от плотвы Рыбинского водохранилища и от плотвы оз. Неро. В настоящее время она отличается также чрезвычайно низким темпом роста, причем резкое снижение произошло за последние 10—15 лет (см. рис. 1, б).

Несмотря на то, что данное озеро характеризуется повышенными показателями биомассы зообентоса, плотва питается там в основном личинками и хидоридами, т. е. имеет сходный тип питания с неровской плотвой и с прибрежной морфой Рыбинского водохранилища. Снижение темпа роста плещеевской плотвы, вероятно, объясняется нарушением популяционного гомеостаза плотвы вследствие выпадения одной или нескольких локальных группировок за счет перекрытия плотинной р. Вексы.

Можно выдвинуть следующую гипотезу о плачевном состоянии плотвы в оз. Плещеево в настоящее время. Раньше [Суетов, 1934; Макковеева и др., 1964] плотва в данном озере обладала высоким темпом роста, сходным с темпом роста ходовой плотвы в Рыбинском водохранилище (см. рис. 1). После перекрытия плотинной р. Вексы, где происходил нерест крупной моллюскояд-

ной плотвы и вследствие этого выпадение одной или нескольких локальных группировок (вероятно, быстрорастущих), в процессе отбора последственно закреплялись признаки тугорослой плотвы по морфологическим признакам и темпу роста (см. рис. 1), сходные с прибрежной морфой плотвы Рыбинского водохранилища.

Наименьшие показатели частот фенотипов *frontale* 6—6 и ЛЛА, вероятно, свидетельствуют о том, что в изолированном оз. Плещеево обитает особая форма плотвы, по многим биологическим и морфологическим признакам похожая на прибрежную морфу рыбинской плотвы.

### *Изменчивость поколений*

Приведенные в табл. 1 частоты фенотипов характеризуют генофонд популяции в целом, т. е. являются усредненными показателями, включающими фенетические характеристики ряда генераций. Между тем условия нереста и нагула рыб, интенсивность миграций и обмена генами колеблются год от года, что не может не сказаться на фенетической структуре отдельных генераций. Исследования показали, что между поколениями существуют значительные колебания частот фенотипов (табл. 2).

*Таблица 2. Изменения частот фенотипов ЛЛА и dentale 4—4 в ряду генераций плотвы двух популяций*

Год рождения генерации	Оз. Плещеево		Красный ручей	
	ЛЛА	dentale 4—4	ЛЛА	dentale 4—4
1971	0,429	0,229	0,416	0,363
1972	0,426	0,295	0,471	0,474
1973	0,369	0,246	0,469	0,352
1974	0,388	0,224	0,526	0,210
1975	0,350	0,350	0,459	0,432

Обращает на себя внимание тот факт, что частоты данных фенотипов у разных поколений плещеевской плотвы более стабильны, чем у поколений прибрежной морфы рыбинской плотвы. Это, вероятно, связано с колебаниями уровня режима в отдельные годы (рис. 2). Так, в оз. Плещеево амплитуда колебаний между многолетними средними значениями составляет 45 см [Фортунов, Московский, 1970]. Вследствие этого субпопуляции в данном озере постоянно приурочены к определенным нерестилищам и обмен генами между ними если и происходит, то в незначительной степени.

В Рыбинском водохранилище наблюдается другая картина. В отдельные годы колебания уровня достигают приблизительно 3 м от нормального подпорного уровня (НПУ), в результате чего обсыхают большие площади мелководий, где плотва обычно не-

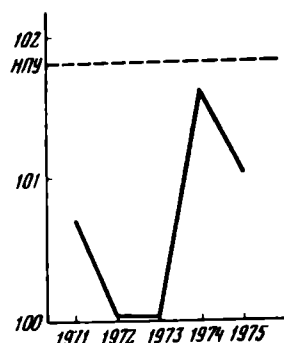


Рис. 2. Уровни наполнения водохранилища в мае 1971—1975 гг.

По оси ординат — годы, по оси абсцисс — высота над уровнем моря (м)

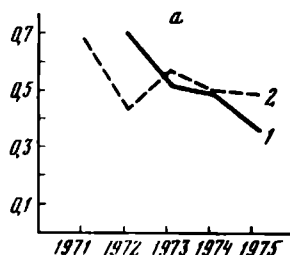
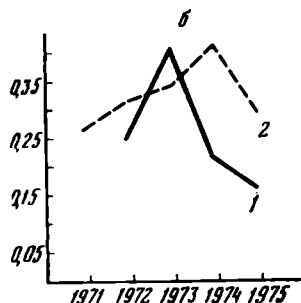
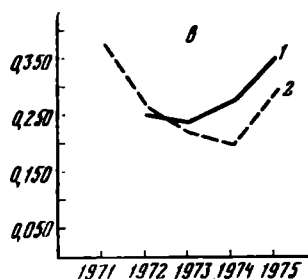


Рис. 3. Динамика частот основных фенов популяций плотвы из района Плесо и р. Сутки

а — частота ЛЛА;

б — частота *dentale* 4—4;

в — частота *praeoperculum* 8—8.

1 — р. Сутка,

2 — Плесо. По оси ординат — поколения (годы), по оси абсцисс — значения, частот (в долях единицы)

перестится. В такие годы происходит обмен генами между популяциями прибрежной морфы плотвы из-за их почти одновременного перераста на одних и тех же перестилищах. Поэтому, вероятно, частоты фенов у поколений прибрежной плотвы и обнаруживают флуктуации. Более подробно этот вопрос исследован нами на примере двух граничащих популяций — Сутки и Плесо. Прослежено изменение частот фенов ЛЛА, *dentale* 4—4 и *praeoperculum* 8—8 в поколениях 1971—1975 гг. (рис. 3, а, б, в). Эти годы характеризовались различным уровнем и разной площадью залитых перестилищ (см. рис. 2). Соответственно менялись частоты исследованных фенов, а также степень сходства между популяциями. В 1972 и 1973 гг. во время перераста уровень воды был низкий, перестилище Плесо залито не было. Поэтому плотва этой популяции устремлялась в р. Сутку, где отнерестились вместе с популяцией этой реки. Поколения 1972 и 1973 гг. являются гибридными, о чем свидетельствуют практически одинаковые частоты

ты фенов ЛЛА, *dentale* 4—4, *praeperculum* 8—8 для обеих популяций. Последующие годы (1972—1975) были многоводными. Плотва из обеих популяций нерестилась на свойственных им нерестилищах, и межпопуляционный обмен генами снизился, о чем свидетельствуют различия между популяциями по частотам фенов *dentale* 4—4 и *praeperculum* 8—8 (см. рис. 3, б, в). В этой ситуации странным является совпадение частот фенов ЛЛА в генерациях 1974 г. (см. рис. 3, а), объяснить которое можно двояко. Возможно, фены переходного отдела позвоночника более подвержены, по сравнению с фенами *dentale* и *praeperculum*, прямому действию среды. В этом случае определенные экологические условия при инкубации икры могут сдвинуть генотипически заданное расщепление частот фенов. Сходные условия развития икры у разных популяций приведут к одинаковому результату — совпадению частот фенов. Второе объяснение — изменение частот фенов через отбор — предполагает наличие различной селективной ценности фенов переходного отдела позвоночника. Отбор может сформировать оптимальное для данных условий сочетание фенов, причем при одинаковом направлении отбора, идущего в популяциях Плесо и Сутки, результат его будет тот же, что и при прямом изменении морфогенеза, — частоты фенов должны совпасть. Пока трудно отдать предпочтение какому-либо объяснению. Вопрос о различной селективной ценности фенов в настоящее время изучается.

Полученные данные свидетельствуют о реальности существования выделяемых фенетическими методами локальных популяций плотвы из прибрежья Рыбинского водохранилища, а также о консервативности этих популяций по отношению к местам нереста. Стремление нереститься на своих нерестилищах (и возможность находить к ним дорогу) развиты у прибрежной плотвы, вероятно, не в меньшей степени, чем хоминг у тихоокеанских лососей [Goldsprink, 1977]. Это приспособление создает четкую популяционную структуру и противодействует перенаселению при пересте.

## Заключение

Подводя итоги изложенным фактам, можно сделать общий вывод о существующей в Рыбинском водохранилище популяционной структуре плотвы. Этот вид представлен здесь двумя группами популяций — ходовыми, моллюскоядными, между которыми происходит частный обмен генами, и прибрежными, биологически более изолированными друг от друга. Плотва прибрежных популяций, отличающаяся тугорослостью, не представляет большого промыслового значения, тем не менее считать ее «сорной» рыбой нельзя. Биологический смысл ее существования состоит, возможно, в том, что она является резервом для поддержания численности ходовой морфы. Генетическая дивергенция между ходовой и прибрежной морфами зашла не столь далеко, чтобы

стать необратимой (судя по значениям показателя  $r$ ). Кроме того, при нересте, несомненно, может происходить какой-то обмен генами между прибрежными и ходовыми популяциями. Поэтому гены ходовой плотвы могут сохраняться в гетерозиготном состоянии в популяциях прибрежных, и выщепляющиеся в ряду поколений ходовые рыбы пополняют промысловые популяции. Обратный процесс — выщепление растительноядной плотвы из популяций ходовой, вероятно, происходит также. При сложившихся к данному времени численности и условиях обитания ходовой и прибрежной плотвы в Рыбинском водохранилище переход из одной морфы в другую носит, по-видимому, равновесный характер.

Иная ситуация сложилась в оз. Плещеево, где численность моллюскоядной плотвы снизилась почти до нуля из-за утраты нерестилища и снижения биомассы моллюсков [Баканов, 1980]. Нарушение гомеостаза и утрата популяциями части генов привели к тому, что подавляющее преимущество получила тугорослая, питающаяся растительностью плотва. В оз. Неро состояние плотвы пока не внушает опасений. Однако там необходимо провести подробные исследования локальных популяций, без сомнения в этом озере существующих, и их взаимодействий, чтобы в будущем не допустить повторения судьбы плотвы оз. Плещеево.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974.
- Баканов А. И. О бентосе Плещеева озера. 1980. 15 с. (Рукопись деп. в ВНИИТИ № 269—80 Деп.).
- Васнецов В. В. Рост рыб как адаптация. — Бюл. МОИП, 1974, т. 52, вып. 1, с. 23—33.
- Володин В. М. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* в Рыбинском водохранилище. — Вopr. ихтиол. 1963, т. 3, вып. 2(27), с. 266—274.
- Гидрологический ежегодник. Т. 4. Вып. 1—3.
- Горшкова Г. В. Некоторые особенности кариотипов тихоокеанских лососей. — Цитология, 1978, т. 20, № 12.
- Дорофеева Е. А. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевых рыб. — В кн.: Основы классификация и филогении лососевидных рыб. Л.: Наука, 1977.
- Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биол., 1979, т. 10, № 4, с. 587—603.
- Зазаров Л. К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. Борок, 1955, вып. 2, с. 200—267.
- Ненашев Г. А. Наследуемость некоторых морфологических (диагностических) признаков ропшинских карпов. — Изв. ГосНИОРХ, 1966, т. 61, с. 125—135.
- Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 392 с.
- Кулемин А. А. Ростовское озеро (Неро). — В кн.: Рыбное хозяйство ИПО и его перспективы. М.; Иваново: ОГИХ, 1933, вып. 1, с. 10—14.
- Левонти Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Макколеева Н. И., Кулемин А. А., Чапкина М. А., Солонова М. И. Рыбохозяйственное исследование Плещеева озера. — В кн.: Докл. на науч. конф., 1964, т. 2, вып. 4, с. 58—63.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 453 с.

- Новский В. А. Геологическая история озер Ярославской области.— В кн.: Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970, с. 208—234.
- Поддубный А. Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания.— В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. М.: М.: Наука, 1966, с. 131—138.
- Симерной В. И., Митропольский В. И. Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища.— Тр. ИВВВ АН СССР, 1978, вып. 39(42), с. 74—104.
- Суетов С. В. Биология и темп роста некоторых промысловых пород рыб Переславского озера.— Тр. Лимнол. ст. в Косине. 1934, т. 18, с. 65—69.
- Фортунагов М. А., Московский Б. Д. Озера Ярославской области: Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики.— В кн.: Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970, с. 3—177.
- Хачапка П., Сомеров Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 392 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР, 1969, вып. 65. 197 с.
- Яблоков А. В. История, современное состояние и пути развития фенологических исследований.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд. Сарат. ун-та, 1978, вып. 5(7), с. 5—11.
- Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Фенетический метод исследования карповых рыб.— Биол. науки, 1981, № 2.
- Gadowska M. The biometrie comparison on the bream *Abramis brama* (L.) from Polish water with the bream other European countries.— Věst. Českosl. společnosti zool., 1968, sv. 32, N 4, S. 319—337.
- Goldspink C. R. The return of marked roach (*Rutilus rutilus* L.) to spawning grounds in Tjeukemeer, The Netherlands.— J. Fish. Biol., 1977, vol. 11, N 6, p. 599—603.
- Svardson G. The coregonid problem.— Ann. Rep. Inst. Freshw. Res., 1950, vol. 31, p. 151—162.

УДК 595.78:591.157

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА (*LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY.) В ПРЕДЕЛАХ АРЕАЛА

Ф. С. Козманюк

Брестский педагогический институт им. А. С. Пушкина,  
Брест

Колорадский жук в отношении изучения механизмов и закономерностей эволюции является весьма перспективным видом. Этот вид характеризуется очень сложной популяционной структурой, высокой индивидуальностью и популяционной изменчивостью, легкостью сбора массового материала, широкими мероприятиями по регулированию его численности по всему ареалу. Все это дает возможность для глубоких долговременных наблюдений и экспериментов по выяснению особенностей микроэволюции этого вида.

бурно протекающей на глазах исследователей [Кохманюк, Климец, 1976а, б, 1977; Кохманюк, 1978; Кохманюк, Гейман, 1979; Кохманюк, Гайдук, 1979]. В этом плане ценно и то, что по всему ареалу хорошо изучена биология и экология вида [Ушатинская, Норковский, 1976; Tower, 1906, 1918; и мн. др.]. В связи с этими особенностями этот вид был выбран как модель феноетических исследований для выяснения механизмов и закономерностей микроэволюции насекомых.

В выполнении данной работы принимали участие студенты Гойлик М. В., Кохманюк А. Ф., Масюкевич О. Н., Нижник В. М., Тарасова А. В., которым автор выражает искреннюю благодарность.

## Материал и методика

Массовые сборы колорадского жука проводились в Белоруссии и на Украине, небольшие партии жуков собраны в Удмуртии, Краснодарском крае и ГДР. При обработке собранного материала учитывались частоты фенов и их симметричность расположения на переднеспинке. На переднеспинке имеются 10—11 черных пятен и полос, которые в совокупности образуют типичный рисунок у жуков этого вида, вариации которого могут рассматриваться как фены. При анализе изменчивости рисунка можно выделить ряд фенов по изменчивости формы центральных полос А (рис. 1). Для анализа частот фенов на переднеспинке колорадского жука была использована видоизмененная формула Л. В. Тауэра [Tower, 1906]. Формула имеет вид дроби, где в числителе буквами обозначаются фены левой стороны переднеспинки, а в знаменателе — правой, цифрами обозначается их число, а скобками указывают их слияние. Фены рисунка, расположенные на продольной оси, обозначаются впереди формулы (К, М, L, Р), а фены группы А (рис. 1) — в конце формулы. Формула приведенного рисунка будет иметь вид:

$$KMLP \frac{A^1BCD_1E_{(3)}GHF}{A_1BCD_2E_3GHF} U.$$

Наиболее изменчивы фены групп А, D, E, K. Анализ их изменчивости позволил выделить как самостоятельные фены некоторые их модификации. Так, полоса А может иметь изгиб вверх (символ А') или вниз (А<sub>1</sub>), сливаться с феном В — (АВ) или же фены А правой и левой сторон сливаются вместе. Если полосы А не слиты вместе, то такое сочетание их мы принимаем за самостоятельный фен U (в наших ранних работах он назывался типом рисунка), если полосы А сливаются между собой нижними концами — образуется фен V. Соединение полос А горизонтальной полоской в нижней части образует фен H. В некоторых случаях фен V сливается с феном Р и образуется новая вариация — фен Y. Очень редко фен V имеет также аностомоз (горизон-



## Пространственная изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука

Для анализа фенетической изменчивости структуры популяций колорадского жука в пространстве в данной работе использовались фены A, B, D, E, V, P, M, L, которые, как показано ниже, могут служить маркерами популяционных процессов.

Следует указать, что использование фенетического подхода для выяснения популяционных процессов у колорадского жука нами было предпринято еще в конце 60-х годов [Кохманюк, Климец, 1976, 1977; Кохманюк, 1978; Кохманюк и др., 1978; Кохманюк, Гецман, 1979], но несовершенство методики фенетических исследований в то время привело к получению недостаточных результатов, чего, кстати, не избежал также А. Соколов [1979]. И только использование четко определенных фенов у колорадского жука позволило нам более точно охарактеризовать внутривидовые процессы, протекающие на новом ареале у колорадского жука.

Из 30 фенов рисунка на переднеспинке колорадского жука оказались работающими на популяционном уровне только 7 (еще не проанализированы 6 фенов группы K). Анализ изменчивости структуры рисунка (см. рис. 1) показал, что фены H, G, L являются маркерами значительных частей видового населения. Так, фены H, G встречаются у жуков Северной Америки и отсутствуют в Европе, а фен L (желтая или бурая полоска) встречается у жуков в Европе. Вероятнее всего, отсутствие фенов H и G в европейской группе популяции объясняется дрейфом генов, а появление фена L в Евразии отражает появление новой мутации или изменение экспрессии гена.

Анализ фенетической структуры совокупностей в европейской части СССР показал (табл. 1), что каждая из них характеризуется своим набором частот фенов. В то же время даже весьма удаленные совокупности могут иметь сходные частоты фенов (например, Львовская и Сочинская), а территориально близкие — сильно отличаются по частотам тех же фенов (табл. 2). Амплитуда колебаний частот фенов в зависимости от удаленности анализируемых совокупностей (табл. 3) послужила основой для выделения фенов-маркеров целых популяций (AB, D, E<sub>(2)11</sub>, V, P, M, L) и фенов-маркеров меньших совокупностей (E<sub>3</sub>, E<sub>(3)</sub>).

В табл. 1 приведены данные по частоте фенов у жуков первой генерации (сборы июня-июля). Для сравнения здесь же даются данные по частоте этих фенов в Сочи в 1977 г. и Чикаго в 1902 и 1907 гг. (по результатам исследований Л. Гауэра, 1906, 1918). Сопоставление частот фенов в совокупностях указывает на стабильность фенетической структуры жука в Чикаго и необыкновенно высокую вариабельность на территории СССР как в пространстве, так и во времени (см. ниже).

Таблица 1. Частоты некоторых фенотипов окраски колорадского жука в Европе в 1976 г.

Место сбора	n	Фен								
		AB	D	E <sub>2</sub>	E <sub>(1)</sub>	E <sub>(2)+1</sub>	V	P	M	L
Гродно	47	70,2	97,9	48,9	38,3	6,4	8,5	89,4	29,8	18
Брест	107	23,4	88,5	86,2	0	7,5	13,0	70,0	13,1	1,9
Ковель	29	27,0	98,0	8,0	58,0	11,0	5,0	67,0	36,0	3,0
Львов	81	27,2	100	23,5	75,3	1,2	22,2	81,1	16,0	2,5
Ивано-Франковск	20	25,0	100	70,0	20,0	5,0	5,0	40,0	30,0	5,0
Лейпциг	13	46,1	61,5	0	15,4	0	23,1	69,2	38,5	0
Кобрин	172	29,1	82,5	7,5	47,7	0,6	4,2	80,8	19,2	15,1
Столин	100	48,0	94,0	2,0	61,0	6,0	10,0	70,0	12,0	4,0
Гомель	35	22,8	97,1	0	0	0	7,0	63,1	10,3	3,5
Ижевск	13	15,4	100	46,2	38,5	15,4	0	62,2	38,5	0
Минск	100	55,0	83,0	6,0	57,0	0	6,0	78,0	31,0	46,0
Днепропетровск	100	29,0	94,0	7,0	38,0	4,0	10,0	55,0	19,0	7,0
Мелитополь	83	26,5	97,0	2,9	38,2	2,9	5,9	64,7	26,5	8,8
Армавир	59	23,7	100	42,4	35,6	6,8	0	66,1	45,7	8,5
Сочи, 1977	88	45,5	100	1,1	87,5	6,8	23,6	80,6	37,5	6,7
Чикаго, 1902	2695	40,5	100	5,7	90,5	3,8	33,4	86,1	13,0	0
1907	2265	36,9	97,4	1,5	91,7	6,8	29,0	81,6	38,7	0

Значительная вариабельность фенетической структуры на фоне большого радиуса индивидуальной активности имаго жука (100 км и более) может быть связана с необычайно сильным антропогенным воздействием (химические, биологические и другие меры борьбы). И все же, несмотря на это, на территории Европы у колорадского жука прослеживается по отдельным фенам клинальная изменчивость. Так, частота фена АВ уменьшается с севера на юг (1—5, 11—14) и с запада на восток (6—10), а частота фена D, наоборот, увеличивается в этом направлении (см. табл. 1). Тенденцию к клинальной изменчивости проявляют также фен V (частота его увеличивается с севера на юг и уменьшается с запада на восток) и фен Р (клинальная изменчивость в тех же направлениях выражена слабо).

А. Соколов [1979] на территории европейской части СССР выделяет четыре популяции, в том числе западную. На основании анализа частот фенотипов (см. табл. 2) видно, что совокупности на юго-западе (7—11) различаются между собой. На основании этого мы выделяем две популяции, граница между которыми совпадает с северной границей Полесья и проходит в Белоруссии, приблизительно по 52 параллели. В этих популяциях заметна клинальная изменчивость фенотипов АВ, V, М, Р, L, и резкий перепад их частот указывает на наличие границы между северо-за-

Таблица 2. Частоты некоторых фенотипов окраски колорадского жука в Белоруссии в 1976 г.

Место сбора	n	Фен								
		AB	D	E <sub>2</sub>	E <sub>(2)</sub>	E <sub>(2)+1</sub>	V	P	M	L
п. Скидель, Гродненской обл.	47	70,2	97,9	48,9	38,3	6,4	8,5	89,4	29,4	18,0
п. Городея, Минск. обл.	67	37,3	83,6	10,4	41,8	0	11,9	67,1	23,9	31,3
п. Яновичи, Минск. обл.	160	55,0	83,0	6,0	57,0	0	6,0	78,0	31,0	46,0
Барановичи, Брест. обл.	100	56,0	95,0	2,0	52,0	2,0	14,0	84,0	29,0	18,0
п. Ружаны, Брестской обл.	100	57,0	96,0	4,0	48,0	3,0	20,0	76,0	22,0	2,0
р-н Беловежской пущи	127	62,0	100	5,5	74,8	0,78	10,5	55,4	4,3	0,7
п. Жабинка, Брестской обл.	74	51,4	91,9	2,7	73	4,0	13,5	95,9	31,1	12,2
Кобрин, Брестской обл.	172	29,1	82,6	7,6	47,7	0,6	4,2	80,8	19,2	15,1
Столин, Брестской обл.	100	48,0	94,0	2,0	61,0	6,0	10,0	70,0	12,0	4,0
Гомель	35	22,8	97,1	0	0	0	7,0	63,1	10,3	3,5
Брест										
западный р-н	83	20,5	88,5	19,3	67,5	0	6	51,8	32,5	14,5
юго-западный р-н	107	23,4	88,5	86,2	0	7,5	13,0	70,0	13,1	1,9
южный р-н	106	4,7	97,2	99,0	0	0	13,2	77,3	18,4	19,8

надной и юго-западной популяциями (см. табл. 2). Граница между популяциями «размазана» в силу высокой миграционной способности жука и дрейфа генов. Это хорошо видно по частотам фенотипов в совокупностях в окрестностях Бреста, где расстояние между ними не превышает 10 км по прямой.

Таким образом, изучение пространственной структуры совокупностей колорадского жука в европейской части СССР позволило установить наличие клинальной изменчивости, провести границу на западе Белоруссии между северной и южной популяциями и выявить фенотипы-маркеры популяционных процессов и других группировок.

### Хронологическая изменчивость

Для уточнения границы между северо-западной и юго-западной популяциями были проведены наблюдения по хронологической изменчивости фенетической структуры совокупностей в

Таблица 3. Суммарные частоты фенов в зависимости от величины популяционных групп

Группа популяций (число выборок)	Фен								
	AB	D	E <sub>1</sub>	E <sub>(3)</sub>	E <sub>(2)+1</sub>	V	P	M	L
Европа (23)	54,8	38,5	86,2	87,5	15,4	23,1	49,4	35,4	46,0
БССР (17)	47,4	15,3	46,9	44,5	6,0	15,8	32,8	18,7	44,0
Окрестности г. Бреста (4)	18,7	9,2	79,7	67,5	7,5	13,2	25,5	19,4	17,9

двух точках северо-западной и в одной точке юго-западной популяции (табл. 4, 5). В Пушанской совокупности хронологическая изменчивость показана на фоне интенсивной химической борьбы с вредителем [1977, 1978, VII], а в Колдычевской совокупности Барановичского района жуки собирались на приусадебных участках, где химическая обработка не проводилась. В окрестностях Бреста был организован лишь интенсивный ручной сбор имаго колорадского жука. Естественно, указанные факторы в какой-то мере повлияли на частоту фенов в этих совокупностях, но при этом следует иметь в виду и то обстоятельство, что на каждом поле в любое время происходит интенсивная миграция жуков: одни вселяются, а другие улетают.

Анализ изменчивости структуры территориальных совокупностей во времени показывает, что каждая из них характеризуется определенным набором частот фенов и частота варьирует вокруг определенного среднего значения (см. табл. 4—5). При этом совокупности внутри разных популяций обладают своими, характерными для всей популяции частотами фенов и амплитудой их колебания. Так, в северной популяции сравнительно в большом числе встречаются фены AB, D, E<sub>(3)</sub>, E<sub>(2)+1</sub>, а в южной — E<sub>1</sub>, V, P, M, L.

В то же время изменчивость частот многих фенов в совокупностях имеет большую амплитуду колебаний, что указывает на разнонаправленность действия факторов внешней среды (фены AB, группы E и др.). Наряду с этим в некоторых совокупностях отдельные фены показывают направленное изменение частот во времени. Так, фены V и L в Пушанской совокупности явно проявляют тенденцию к уменьшению их частоты, а частота фенов E<sub>1</sub> и E<sub>(3)</sub> в совокупности из южной окрестности г. Бреста, наоборот, увеличивается в ряду генераций жука.

Для точного определения границ между популяциями и другими внутривидовыми и внутрипопуляционными группировками изучение хронологической изменчивости частот фенов и их амплитуды колебаний является надежным критерием. В то же время хронологическая изменчивость может показывать направление отбора и его скорость.

**Таблица 4. Хронологическая изменчивость частот фенотипов окраски колорадского жука северо-западной популяции**

Год, месяц сбора	Фен								
	AB	D	E <sub>0</sub>	E <sub>(1)</sub>	E <sub>(2)+1</sub>	V	P	M	L
<b>Беловежская пуща</b>									
1975.IX	48,8	97,7	0	93,0	2,3	13,9	61,5	7,0	7,0
1976.VI	—	94,9	5,5	92,1	0	28,8	68,8	28,8	7,0
1976.IX	62,2	100	9	74,8	0,8	10,5	55,4	4,3	0,7
1977.XI	58,0	99,0	0	88,0	11,0	1,0	83,0	20,0	1,0
1978.VII	54,0	91,0	0	83,0	8,0	0	77,0	7,0	0
1978.VIII	63,0	97,0	0	79,0	4,0	2,0	72,0	10,0	0
1978.IX	55,0	97,0	0	82,0	8,0	0	81,0	16,0	0
1979.VII	72,0	93,0	0	92,0	5,0	6,0	43,0	3,0	0
Среднее 1975–1979	59	96,2	1,8	85,5	4,8	7,8	67,7	9,8	1,8
<b>Окрестности п. Колдычево, Барановичский р-н</b>									
1977.VIII	62,0	99,0	0	100	0	9,0	60,0	1,0	9,0
1978.VII	76,0	96,0	0	100	0	6,0	74,0	0	6,0
1978.VIII	78,0	97,0	0	100	0	2,0	84,0	0	2,0
1978.IX	43,0	100	0	100	0	1,0	27,0	0	9,0
1979.VII	77,0	92,0	0	100	0	12,0	71,0	1,0	1,0
1979.VIII	72,0	100	0	100	0	22,0	83,0	8,0	7,0
1979.IX	70,0	97,0	0	100	0	8,0	70,0	0	5,0
Среднее 1977–1979	68,3	97,3	0	100	0	8,8	67	1,4	5,6

**Таблица 5. Хронологическая изменчивость частот фенотипов окраски колорадского жука в юго-западной популяции (район г. Бреста)**

Год сбора	Фен								
	AB	D	E <sub>1</sub>	E <sub>(1)</sub>	E <sub>(2)+1</sub>	V	P	M	L
<b>Западные окрестности</b>									
1975	36,8	84,2	11,2	73,7	15,8	10,5	78,7	18,6	10,5
1976	37,0	86,0	2,0	46,0	14,0	6,0	89,0	17,0	7,0
1977	63,0	100	0	0	0	18,0	86,0	21,0	23,0
1978	33,8	75,3	6,2	38,4	18,5	4,5	85,6	21,5	16,9
Среднее	42,65	86,37	5,8	52,6	16,1	9,75	84,81	19,5	12,1
<b>Южные окрестности</b>									
1975	72,5	90,2	2,4	76,5	15,7	29,4	83,4	15,5	10,4
1976	4,7	97,2	2,4	72,3	23,8	11,3	70,6	23,3	15,1
1977	30,2	90,7	3,5	83,4	15,2	3,6	59,3	22,0	5,0
1978	36,6	92,6	12,2	84,6	12,2	4,8	92,4	6,0	1,0
Среднее	36	92,7	5,1	78,9	16,7	12,3	76,4	16,7	7,9

## Адаптивность фенов

Важным в фенетике колорадского жука является вопрос об адаптивности фенов. Полученные данные в основном являются косвенными доказательствами адаптивного значения фенов; определить непосредственное адаптивное значение их на фоне плейотропии не так-то легко.

Косвенным доказательством адаптивности фенов служит уже то обстоятельство, что из тысяч возможных сочетаний элементов рисунки на переднеспинке в природе устойчиво встречаются не более 30 раз. Вторым таким доказательством может быть тот факт, что слияние фенов рисунка в большем числе и с большим разнообразием наблюдается на юге ареала, чем на севере. В северной популяции рисунок имеет типичную форму, а с продвижением на юг происходит все более интенсивное слияние между феноми (AB, DE, EF, DEF, VP, VPH, VPHL и т. д.). Можно сказать, что тенденция слияния фенов имеет клинальный характер — с севера на юг.

Следующим косвенным доказательством адаптивности фенов может быть факт корреляции ( $r=0,7-0,8$ ) частот некоторых фенов с биометрическими показателями (рис. 2, B). Так, частота фена АВ обратно коррелирована с коэффициентом вариации ширины переднеспинки, а частота фена  $E_{(2)+1}$  — с коэффициентом вариации длины элитр. Более прямыми доказательствами адаптивности фенов является факт неодинаковой реакции имаго жуков

*Таблица 6. Влияние инсектицидов на фенетическую структуру совокупности колорадского жука (1 — до обработки, 2 — через сутки после обработки)*

Инсектицид	n	Показатель	Частота фенов							
			AB	D	E <sub>1</sub>	E <sub>(2)</sub>	E <sub>(2)+1</sub>	V	P	L
Полихлорпиненбоверин	—88	1	25,3	78,2	1,1	29,9	6,9	1,1	49,5	2,2
	66	2	21,4	73,8	1,2	57,1	1,2	1,2	40,4	5,4
Хлорофос	100	1	28,0	91,0	0	83,0	8,0	4,0	87,0	0
	100	2	53,0	97,0	0	79,0	4,0	2,0	72,0	0
Дилор	100	1	32,0	66,0	0	84,0	16,0	12,0	60,0	6,0
	50	2	56,0	66,0	0	76,0	12,0	12,0	74,0	0

на действие инсектицидов и фитонцидов (табл. 6). Так, при действии инсектицидов (полихлорпинена, дилора, хлорофоса и др.) наблюдается 5 форм кривых смертности жуков, маркированных разными феноми в интервале времени 0—8 часов от начала опыта (рис. 2, A). Так, жуки с феноми А, В, М, К, погибают равномерно во всем интервале времени летального действия, жуки с феноми АВ, D, E<sub>(2)</sub> в большинстве погибают сразу же после обработки их, и число погибших жуков увеличивается на 7—8-м

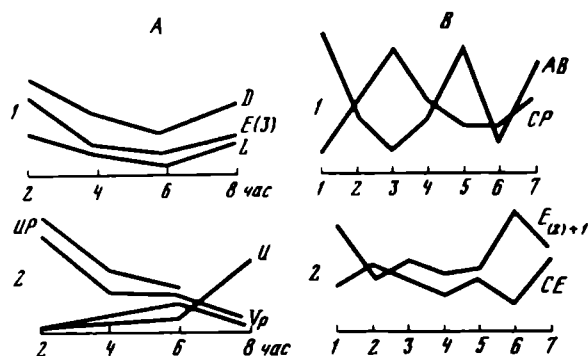


Рис. 2. Влияние факторов среды на динамику некоторых фенов

А — летальное действие полихлорпинена (1) и смеси хлорофоса и полихлорпинена (2); В — зависимость частоты фенов в совокупностях от коэффициента вариации ширины переднеспинки (1, CP) и коэффициента длины элитр (2, CE) в северной (1—4) и южной (5—7) популяциях

часу действия инсектицида (8-часовой интервал является предельным при летальной дозе яда  $L$  ( $D_{100}$ ). Концентрация фена  $U_p$  у погибших жуков в совокупности оказывается резко сниженной, а фена  $U$  — только в интервале 6—8 час. от начала обработки. Кривая частоты гибели жуков с феном  $U_p$  в обработанной совокупности имеет форму кривой нормального распределения. Кривые смертности жуков с разными фенами имеют разную форму в северной и южной популяциях, а также зависят от времени обработки жуков, температуры, влажности и других факторов. В данном случае плеiotропность действия генов, пожалуй, проявляется во всем их спектре.

При действии фитонцидов на имаго жуков также была обнаружена корреляция с фенами. Так, фитонциды черемухи убивают жуков с асимметричным феном  $U$  ( $AB$ )/ $AB$ , а лука —  $UAB$ /A'B.

Наконец, было установлено, что первыми на зимовку уходят жуки с феном  $U$ ,  $E_{(2)}$ , а первыми выходят с зимовки жуки с феном  $E_3$ ,  $V$ , затем  $E_{(3)}$ , ( $AB$ ),  $A$ .

Все эти наблюдения указывают на связь фенов с важными для выживания биологическими свойствами.

## Заключение

Изучение изменчивости фенетической структуры популяций колорадского жука во времени и пространстве дает возможность четко определить границы между популяциями и другими внутривидовыми группировками, а также определять направление и темп отбора, что является важным в изучении проблем микроэволюции вида.

На основании феноеографических данных удалось определить границу между северной и южной популяциями жуков на западе Белоруссии, установить направленную изменчивость некоторых фенотипов во времени и пространстве и доказать связь фенотипов с важными биологическими свойствами организмов, обеспечивающими выживание в экстремальных условиях. Изучение фенофона и феноеографии колорадского жука перспективно и для разработки эффективных методов борьбы с ним.

## ЛИТЕРАТУРА

- Козманюк Ф. С. Внутривидовая дифференцировка у колорадского жука.— В кн.: XIV Междунар. генет. конгр: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 648—649.
- Козманюк Ф. С., Гайдук В. Е. Изучение структуры и динамики популяций методами фенетики.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979, с. 365—370.
- Козманюк Ф. С., Гецман Н. Н. Рисунок на переднеспинке колорадского жука как модель популяционных исследований.— В кн.: Материалы XVII Всесоюз. науч. студ. конф. Биология. Новосибирск: Наука, 1979, с. 42—47.
- Козманюк Ф. С., Климец Е. П. Модель микроэволюции — колорадский жук: Тез. докл. III съезда БелОГИС. Минск, 1976а.
- Козманюк Ф. С., Климец Е. П. О фенетической структуре популяций колорадского жука.— В кн.: Биологические основы освоения реконструкции и охраны животного мира Белоруссии: Тез. докл. Минск, 1976б, с. 175—176.
- Козманюк Ф. С., Климец Е. П. Пространственная структура популяций колорадского жука: Тез. докл. III съезда БелОГИС. Л.: Наука, 1977.
- Козманюк Ф. С., Климец Е. П., Бибицкая Л. А. и др. Об изменчивости рисунка на переднеспинке у колорадского жука.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978, вып. 5(7), с. 141—148.
- Орлов Л. М. Жилкование крыла златоглазки (*Chrysopidae*, *Neuroptera*) как модель микроэволюционных исследований.— Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 6, с. 902—913.
- Соколов А. Изменчивость морфологических признаков колорадского жука.— В кн.: Вопросы экологии и охраны животного мира Нечерноземной зоны РСФСР. Иваново, 1979, с. 110—117.
- Ушатинская Р. С., Иорковский Г. Г. Экология и физиология колорадского жука. М.: Наука, 1976, с. 1—130.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология.— Природа, 1973, № 5, с. 40—51.
- Яблоков А. В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980, 132 с.
- Tower L. W. An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*.— Publ. Carnegie Inst., Wash. 1906. 158 p.
- Tower L. W. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*.— Publ. Carnegie Inst., Wash., 1918. 384 p.

# КРАНИОМЕТРИЯ И ФЕНЕТИКА БОЛЬШОЙ ПЕСЧАНКИ (RHOMBOMYS OPIMUS)

*В. А. Лапшов*

*Институт антропологии и микробиологии им. Н. Ф. Гамалеи АМН СССР,  
Москва*

Выяснение особенностей пространственной структуры населения большой песчанки, эдификатора пустынь и основного носителя большинства природоочаговых инфекций аридной зоны, несмотря на значительные успехи зоологов противозидемической службы, остается задачей, требующей дальнейшей разработки. Существующая практика подразделения обследуемых частей ареала большой песчанки основывается на данных лишь по пространственному размещению и динамике численности [Бурделов и др., 1965; Наумов, Лобачев, 1956; Димитрюк, Хрущевская, 1970; Наумов, 1971; Дубровский, Кучерук, 1971; и др.]. Ни одна из известных попыток выделения в пределах ареала большой песчанки группировок разного ранга не строилась на основании оценки морфологических особенностей исследуемых группировок. В то же время было показано [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1968, 1970], что применение фенетического подхода при анализе структуры вида в ряде случаев позволяет выявить широкий спектр характерных особенностей фенотипического облика внутривидовых группировок разного ранга.

При выделении внутривидовых группировок большой песчанки по морфологическим показателям решались три основных группы вопросов: 1) обладают ли пространственные группы, разобщенные расстоянием в тысячу и более километров, характерными морфологическими особенностями; 2) подвержены ли эти особенности половой, возрастной, хропографической и микрогеографической изменчивости; 3) какова зависимость различных показателей изменчивости черепа от различий в условиях обитания и степени пространственной разобщенности исследуемых группировок особей.

## Материал и методика

Были использованы сборы большой песчанки<sup>1</sup>, сделанные весной 1977 г. в трех удаленных друг от друга точках Туранской части ареала (рис. 1), общим объемом более 600 черепов.

При региональном сравнении как отдельные выборки рассматривались следующие: южнокаракумская (242 экз.), прибал-

<sup>1</sup> Автор глубоко признателен сотрудникам Туркменской, Талды-Курганской и Араломорской противочумных станций, предоставившим этот материал.

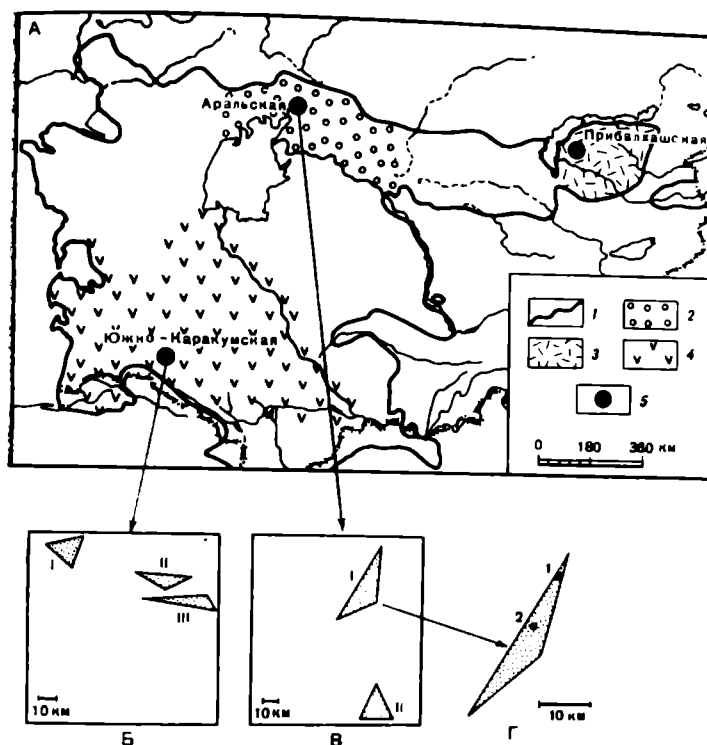


Рис. 1. Места отлова больших песчанок

А — Туранская часть ареала большой песчанки: 1 — граница Туранской части ареала, 2—4 — региональные комплексы: 2 — Приаральский, 3 — Прибалхашский, 4 — Туркменский [Дубровский, Кучерук, 1971], 5 — региональные выборки больших песчанок. Б—В — пространственные группы больших песчанок в местах сбора материала. Г — конкретные точки сбора

хашская (171 экз.) и аральская (197 экз.). Для микрогеографического анализа эти суммарные региональные выборки были разбиты на следующие группировки в соответствии с районами сбора материала (см. рис. 1): южнокаракумская — на три группы, пространственно удаленные друг от друга на 15–40 км (I — 54 экз., II — 65 и III — 69 экз.); аральская — на две группы, отстоящие на 40 км друг от друга (I — 101 экз., II — 55 экз.), и две группы — на расстоянии 10–12 км (I — 40 экз., II — 31 экз.).

Все особи отлавливались в биотипически сходных песчаных массивах в местах сплошных поселений. Песчанки рассматриваемых выборок представляют три несомненно обособленных региональных комплекса популяций [Дубровский, Кучерук, 1971] — южнокаракумская выборка — Туркменский регион, аральская и прибалхашская — Приаральский и Прибалхашский регионы соответственно. Туркменский регион расположен в южной подзоне северных пустынь, две других — в северной подзоне.

Анализ изменчивости черепа большой песчанки проводился с использованием как традиционных количественных непрерывно варьирующих, так и дискретно варьирующих признаков. Сопоставление результатов, получаемых при применении различных подходов на одном и том же материале, видимо, может позволить выявить возможности и особенности использования каждого из них.

Череп больших песчанок указанных выборок сравнивались по 9 размерным признакам, общепринятым в краниометрии грызунов по несколько измененной схеме измерений (все измерения производились с точностью 0,1 мм штангенциркулем).

I. Общая длина черепа — от переднего края носовых костей до наиболее выступающей срединной части затылочной кости.

II. Длина лицевого отдела черепа — от основания левого верхнего третьего коренного зуба ( $M^3$ ) до наиболее выступающей впереди точки левой предчелюстной кости.

III. Длина верхнего ряда коренных зубов — длина жевательной поверхности левых коренных зубов по внешнему краю.

IV. Скуловая ширина — наибольшее расстояние между наружными поверхностями скуловых отростков височных костей.

V. Межглазничный промежуток — наименьшее расстояние между верхними отверстиями глазниц.

VI. Ширина черепной капсулы — наименьшее расстояние между наружными поверхностями чешуйчатых костей за скуловыми отростками.

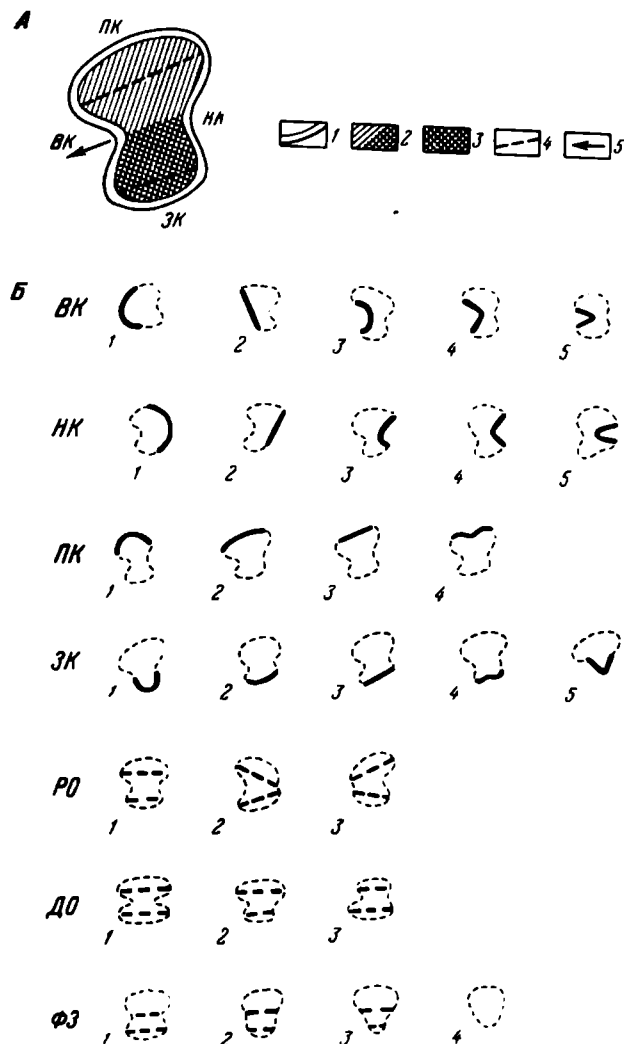
VII. Расстояние между надглазничными буграми.

VIII. Высота черепной капсулы — расстояние между нижней поверхностью основания задней клиновидной кости и стреловидным швом при следующем положении штангенциркуля: нижняя ножка устанавливается на основание задней клиновидной кости и одновременно на оба затылочных мыщелка, верхняя ножка к соответствующей точке стреловидного шва (при всех других измерениях высоты черепной капсулы получаемые результаты не стабильны).

Кроме анализа абсолютных размеров, исследовалась и изменчивость относительных размеров черепа. Значение каждого из указанных признаков выражалось в процентах к общей длине черепа. Кроме того, рассматривались следующие индексы: длина верхнего ряда коренных зубов к длине лицевого отдела, ширина межглазничного промежутка к расстоянию между надглазничными буграми, высота черепной капсулы к ширине черепной капсулы. Таким образом анализировалось 11 черепных индексов.

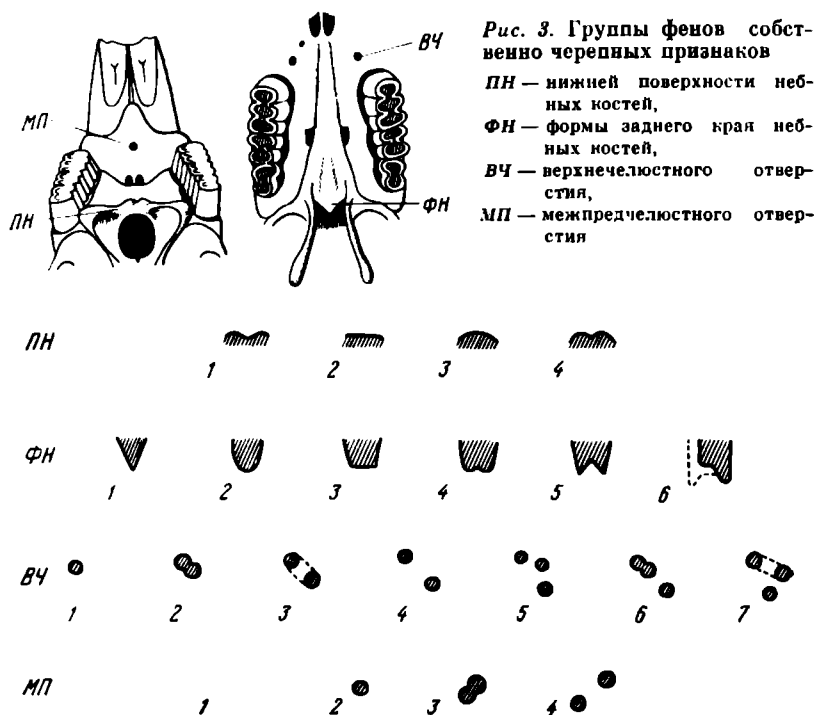
Коэффициент корреляции, отражая степень сопряженного варьирования двух размерных признаков, рассматривался как один из показателей изменчивости [Россолимо, Павлинов, 1976]. Коэффициенты корреляции рассчитывались между всеми размерными признаками.

Фенетический подход включал рассмотрение 11 дискретно варьирующих признаков, 50 фенотипов которых дифференцировались



**Рис. 2. Фены жевательной поверхности  $M^3$  у большой песчанки**

**А** — структурные элементы жевательной поверхности  $M^3$ : 1 — эмаль, 2 — дентиновое поле, 3 — задняя лопасть дентинового поля, 4 — поперечные оси лопастей, 5 — медиальное направление. **Б** — группы фенотипов жевательной поверхности  $M^3$ : БК — внутренний край дентинового поля, НК — наружного края дентинового поля, ПК — переднего края, ЗК — заднего края, РО — расположения поперечных осей, ДО — соотношения длин поперечных осей, ФЗ — формы задней лопасти



строго однозначно как дискретные далее не подразделимые вариации (рис. 2—3).

Сопоставление результатов анализа непрерывно и дискретно варьирующих признаков требует выражения их изменчивости в сравнимых величинах. В связи с этим не только изменчивость дискретно варьирующих признаков оценивалась по частотам отдельных фенотипов, но и изменчивость непрерывно варьирующих признаков оценивалась по частотам отдельных классов вариационного ряда (во всех исследованных выборках были использованы одни и те же классовые интервалы).

Оценка достоверности различия частот по всем признакам проводилась с использованием критерия  $\chi^2$ -квадрат с поправкой Йейтса. Достоверность различия значений коэффициента корреляции определялась по t-критерию Стьюдента.

## Результаты и обсуждение

Сравнение различных выборок по размерным признакам и индексам проводилось исключительно по черепным признакам самок, поскольку в исследованных выборках самки были более многочисленны, а кроме того, были обнаружены половые различия в распределениях данных признаков.

Большинство размерных признаков черепа самок всех трех региональных выборок различаются на высоко достоверном уровне. Большие песчанки северных регионов имеют сходные частотные характеристики вариационных рядов длины верхних коренных зубов, скуловой ширины и расстояния между надглазничными буграми. От них резко отличаются по многим признакам более мелкие песчанки Южнокаракумской выборки. Увеличение общих размеров и веса тела у большой песчанки с юга на север и с запада на восток отмечалось рядом авторов [Бурделов и др., 1974, 1977; Терехина и др., 1977; и др.]. Эта закономерность прослеживалась и в отношении размеров черепа [Бурделов и др., 1980].

Был обнаружен высокий уровень корреляции общей длины черепа с длиной лицевого отдела и скуловой шириной во всех трех выборках. Коэффициенты корреляции южнокаракумских песчанок достоверно отличаются от полученных значений в обоих северных выборках. У больших песчанок с южной границы ареала отмечается достоверно меньшая корреляция общей длины черепа с двумя промерами крыши черепа. Меньшая сопряженность варьирования изученных размерных признаков черепа песчанок южнокаракумской выборки, видимо, свидетельствует [Россолимо, Павлинов, 1976] о некоторой дестабилизации морфофункциональной модели черепа больших песчанок южного региона.

Частотные различия вариационных рядов черепных индексов также указывают на определенную специфику изолированных регионов. Достоверно различаются относительные величины длины лицевого отдела и межглазничного промежутка при сравнении всех трех выборок большой песчанки. Среди южнокаракумских песчанок значительно реже встречаются особи с большим значением индексов верхних коренных зубов (более половины особей из северных регионов имеют высокие значения этих индексов). Прибалхашские песчанки отличаются меньшим относительным расстоянием между надглазничными буграми и достоверно отличаются от двух других выборок по индексу крыши черепа. Песчанки аральской выборки отличаются меньшим значением относительной ширины черепной капсулы и большим значением индекса скуловой ширины. Отмеченные различия в пропорциях черепа отражают существенные изменения жевательного аппарата и мозговой капсулы в популяциях, населяющих отдаленные части ареала.

Сравнение частот черепных фенотипов больших песчанок проводилось по всей совокупности самцов и самок (в связи с отсутствием половых различий по частотам изученных фенотипов).

Из 11 изученных дискретных признаков выделялись 2, фенотипы которых встречались примерно с одинаковой частотой во всех выборках ( $3K_{1-3}$  и  $DO_{1-3}$  см. рис.). Каждая из трех выборок достоверно отличалась по частотам семи черепных фенотипов. Кроме того, каждая из них достоверно отличалась от двух других спе-

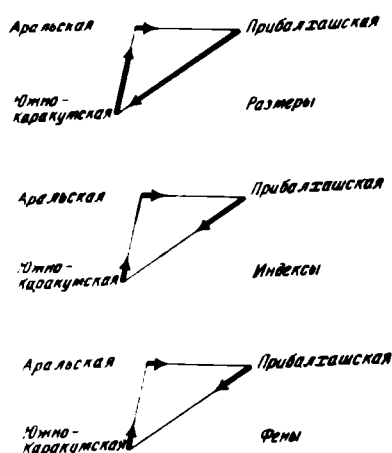
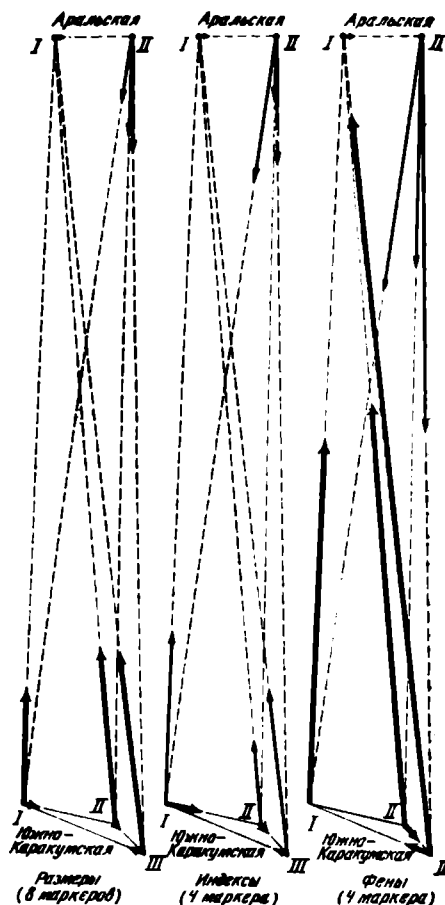


Рис. 4. Фенетические дистанции

Сравнение суммарных региональных выборов. Величина вектора пропорциональна дистанции.

Удаленность точек на рисунке пропорциональна пространственной разобщенности выборов. Длина вектора соответствует фенетической дистанции, определяемой по суммарному значению критерия  $\chi^2$  при сравнении частот признаков-маркеров.

Рис. 5. Сравнение мелких пространственных групп большой песчанки внутри и между региональными выборками



цифической концентрацией нескольких фенов. Судя по достаточно глубоким различиям в представленности дискретных вариаций черепных признаков — фенов, микроэволюционные процессы, протекающие в популяциях больших песчанок удаленных регионов, вероятно, привели к существенному расхождению генотипического состава этих групп особей [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Большаков, Васильев, 1975; Берри, 1977].

Большое число параметров изменчивости черепа, относящиеся лишь к размерам, коррелятивным связям, пропорциям черепа или фенам, показывают, что большие песчанки удаленных регионов обладают определенной спецификой черепных характеристик. Отличия же южнокаракумских песчанок от песчанок северных регионов ареала, видимо, сформировались как под воздействием обособления населения расстоянием, так и под влиянием специфики условий обитания в южной подзоне пустынь.

Согласно цели данной работы рассмотрим значимость различных признаков как маркеров популяционных группировок разной степени разобщенности.

Сопоставление величины различий комплекса черепных параметров больших песчанок между северными выборками и южнокаракумской выборкой показывают, что отличие южнокаракумских песчанок от северных оказывается более сильным, чем при сравнении двух северных выборок между собой (эта закономерность прослеживается по всем рассматриваемым параметрам). Фенетические параметры почти равнозначно характеризуют различия между всеми региональными выборками. Различия, обнаруживаемые по пропорциям черепа, сходны с результатами, полученными при сравнении размерных признаков (рис. 4).

Поскольку региональные выборки аральская и южнокаракумская составлены из песчанок нескольких пространственных групп (рис. 5), представляется возможность проверить, сохраняются ли региональные различия при сравнении мелких пространственных групп и существует ли сопряженность величины фенотипических различий со степенью пространственной разобщенности.

Было проведено сравнение попарно 4 групп: 2 пространственных групп аральской и 2 групп южнокаракумской региональных выборок. Различия между пространственными группировками внутри каждой из региональных выборок оказались намного меньше различий, получаемых при сравнении группировок, принадлежащих к разным региональным выборкам. Пространственные группы песчанок, удаленные друг от друга на десятки километров, достоверно отличаются лишь по фенетическим параметрам.

Сравнение песчанок 2 подгрупп (удаленных на расстояние 10—12 км друг от друга), выделенных внутри одной из групп аральской региональной выборки (см. рис. 5), показало, что размерные характеристики черепов песчанок, разделенных расстоянием в десять километров, могут значительно различаться. При объединении этих подгрупп в группы более высокого ранга эти разнонаправленные размерные различия, по-видимому, нивелируются. Различия черепных индексов в исследованных подгруппах недостоверны и по уровню полностью соответствуют различиям, обнаруженным при сравнении пространственных групп внутри южнокаракумской и аральской региональных выборок.

Фенетические характеристики, достоверно дифференцирующие пространственные группы песчанок, отстоящие друг от друга на расстояние около 40 км, не дают ни одного достоверного различия при сравнении подгрупп, удаленных на расстояние порядка десяти километров. Отсутствие фенетических различий при сравнении столь мелких пространственных группировок представляется вполне естественным для песчанок, обитающих в сплошных поселениях на колониях, разделенных расстоянием в 10—12 км, так как в процессе миграционных движений они легко

преодолевают это расстояние [Лобачев, 1973]. Полученный результат, видимо, свидетельствует о генотипическом единстве подобных поселений больших песчанок.

Для оценки фенетической дистанции между сравниваемыми региональными выборками были использованы признаки-маркеры. В качестве маркеров рассматривались параметры, обнаруживающие достоверные частотные различия при сравнении пространственных групп, принадлежащих к разным региональным выборкам. Сравнение размерных признаков проводилось по частотам различных классов. 13 классов 9 исследованных признаков оказались достоверными маркерами различий южнокаракумской и прибалхашской выборок, несколько меньше размерных признаков-маркеров дифференцируют аральских песчанок от южно-каракумских и прибалхашских. Среди рассмотренных признаков черепных индексов число маркеров региональных различий еще меньше.

Выявление фен-маркеров региональных различий потребовало дополнительного анализа половой и возрастной изменчивости, поскольку, в отличие от размеров и индексов, фены оценивались на всей совокупности особей в выборках. Выделение возрастно-размерных групп песчанок проводилось на основе распределения значений общей длины черепа. Песчанки, имеющие длину черепа модального значения, сравнивались со всеми остальными. Анализ фенетических различий между разными половыми и возрастно-размерными группами позволил выявить фены-маркеры региональных различий. Причем фены-маркеры региональных различий не обнаруживали существенных различий при сравнении пространственных групп внутри региональных выборок. Различия между пространственными группами внутри региональной выборки определялись частотами других фенов.

Как показывают полученные данные, только фенетические дистанции, полученные по фенам-маркерам, пропорциональны степени изоляции — пространственной разобщенности рассматриваемых группировок. Значительные различия в экологии больших песчанок северных и южных пустынь находят, видимо, свое выражение в значительно большем отличии размерных признаков южнокаракумских песчанок от аральских и прибалхашских. Индексы-маркеры практически равнозначно оценивают отличия аральских песчанок от песчанок, обитающих на востоке — Прибалхашье и на юге — Южные Каракумы.

Фенетические дистанции, получаемые при сравнении мелких пространственных группировок, принадлежащих к разным региональным выборкам (аральская и южнокаракумская), оказываются в десятки раз больше, чем дистанции, получаемые при сравнении мелких пространственных групп внутри каждой из региональных выборок. Вероятно, значимость фенетических различий заключается в отражении тех черт фенооблика, которые возникли под влиянием изоляции, определившей своеобразие гепофонда. Различия размерных параметров, видимо, отражают фенотипические особенности, возникающие при разнонаправленном воздейст-

вии конкретных условий местообитания. Различия пропорций черепа свидетельствуют о дивергенции пространственных групп под воздействием конкретных условий, формирующих фенотипы песчанок. Но различия в пропорциях как более глубокие изменения морфофункциональной системы черепа, вероятно, проявляются лишь при достаточной пространственно-временной изоляции, что сближает их по значимости с фенетическими характеристиками.

Последующий анализ хронологической стабильности выделенных черепных параметров-маркеров, вероятно, сможет показать объективность используемых критериев оценки фенетического сходства пространственных групп большой песчанки разной степени изоляции.

### Заключение

Комплексный анализ изменчивости различных признаков черепа большой песчанки позволил выявить специфические особенности варьирования отдельных параметров.

Группы больших песчанок, изолированные расстоянием в тысячу и более километров, достоверно различаются по размерам их коррелятивным связям, пропорциям и частотам фенотипов черепа. Характерные особенности как непрерывно, так и дискретно варьирующих параметров черепа каждого изолированного региона сохраняются в различных половых, возрастно-размерных и мелких пространственных группах, выделяемых внутри региональных выборок.

Песчанки сплошных поселений в группах, разделенных расстоянием в десятки километров, достоверно различаются только по фенетическим характеристикам. Пространственные группы, отстоящие друг от друга на 10—12 км, не обнаруживают достоверных различий.

Индексы черепа, и в первую очередь его размеры, по-видимому, в большей степени отражают адаптивные особенности, возникшие под длительным направленным воздействием характерных условий обитания в северных и южных пустынях.

Только фенетические параметры достоверно маркируют группы больших песчанок разной степени пространственной изоляции. Были выявлены фены-маркеры региональных различий и фены, маркирующие внутрирегиональные различия между мелкими пространственными группами. В целом фенетические дистанции, получаемые с использованием фенотипов-маркеров, оказываются пропорциональны пространственной разобщенности сравниваемых группировок.

## ЛИТЕРАТУРА

- Берри Р. Дж. Изменчивость у млекопитающих: Основные концепции и проблемы.— В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 5—25.
- Большаков В. Н., Васильев А. Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала.— В кн.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск: Кн. изд-во, 1975, с. 3—31.
- Бурделов А. С., Бондарь Е. П., Варагушин П. С. Независимые популяции грызунов в южном Прибалхашье и эпизоотии чумы.— В кн.: Материалы IV науч. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата, 1965, с. 46—47.
- Бурделов А. С., Бондарь Е. П., Зубков В. В. Экстерьер *Rhombomys opimus* (Rodentia) в разных частях ареала. В кн.: Первый Междунар. териол. конгр. М.: Наука, 1974, т. 1, с. 90—91.
- Бурделов А. С., Бондарь Е. П., Зубов В. В. и др. Экстерьер и интерьер большой песчанки в разных частях ареала.— В кн.: Материалы Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок фауны СССР. Ашхабад, 1977, с. 48—51.
- Бурделов А. С., Корнеев Г. А., Бондарь Е. П. и др. Материалы к характеристике краниологических признаков и их географической изменчивости у большой песчанки.— Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 1, с. 100—103.
- Димитрюк Г. Я., Хрусцелевская В. П. Территориальное распределение и характер поселений большой песчанки в Муюнкумах и Саксаулдале.— В кн.: Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1970, вып. 4(14), с. 158—164.
- Дубровский Ю. А., Кучерук В. В. Пространственная структура среднеазиатско-казахстанской части ареала большой песчанки.— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 2, с. 259—271.
- Лобачев В. С. О дальних миграциях большой песчанки и особенностях их изучения.— Вестн. МГУ. Биология, почвоведение, 1973, т. 5, с. 29—34.
- Наумов Н. П. Пространственная структура вида у млекопитающих.— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 7, с. 965—980.
- Наумов Н. П., Лобачев В. С. Структура поселений и подвижность больших песчанок. В кн.: Материалы IV науч. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата, 1965, с. 178—181.
- Пантелеев П. А., Терезина А. Н., Варшавский А. А. Морфологические различия большой песчанки из популяций разного ранга.— В кн.: Материалы Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок фауны СССР. Ашхабад, 1977, с. 52—54.
- Россолимо О. А., Павлинов И. Я. Географическая изменчивость коррелятивных связей признаков черепа у млекопитающих.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1976, т. 81(6), с. 16—31.
- Терезина А. Н., Пантелеев П. А., Варшавский А. А. Анализ правила Бергмана у большой песчанки и соотношение его с правилом оптимума.— В кн.: Материалы Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок фауны СССР. Ашхабад, 1977, с. 56—58.
- Тимофеев-Ресовский Н. Н., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973.
- Яблоков А. В. Популяционная морфология животных.— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 12, с. 1749—1765.
- Яблоков А. В. Морфология и микроэволюция.— Журн. общ. биол., 1970, т. 31, вып. 1, с. 3—13.

## ИССЛЕДОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЛИСТВЕННИЦ МЕТОДАМИ ФЕНЕТИКИ

Л. И. Милютин

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР,  
Красноярск

Использование методов фенетики для изучения древесных растений очень перспективно, так как собственно генетическое изучение этих видов растений практически невозможно.

В наших исследованиях методы фенетики использовались при изучении популяций наиболее распространенных лесообразующих пород нашей страны: лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и лиственницы даурской (*Larix gmelini* Rupr.), а также гибридного комплекса в зоне контакта их ареалов — лиственницы Чекановского (*Larix czekanowski* Sz.). Некоторые результаты этих исследований уже частично опубликованы [Круклис, Милютин, 1977; Милютин, 1978]. Целью данной работы является анализ опыта использования фенетических методов в генетико-эволюционном и таксономическом изучении лиственниц Восточной Сибири.

Популяции лиственницы изучались по 14 морфологическим, а также анатомическим, физиолого-биохимическим и кариологическим признакам. Основное внимание уделялось признакам морфологическим, из числа которых шесть (цвет молодых женских шишек, форма края семенной чешуи, тип плоскости семенной чешуи, форма шишек, цвет молодых побегов, опушенность молодых побегов), по нашим данным, можно считать фенами.

При анализе материалов использовались различные методы. Особенно широко применялся метод средних гибридных индексов (обобщенное балльное сравнение фенофонов). Этот метод при всех его достоинствах имеет и некоторые недостатки. Среди них следует отметить определенную условность и схематичность индексации признаков, что ведет, как справедливо отметил А. В. Яблоков [1980], к потере части информации.

Поэтому в наших исследованиях внутри- и межпопуляционной изменчивости лиственниц использовались и математические методы многомерной классификации: дискриминантный и кластерный анализы, определение расстояний Махалабиса.

Выявлены широкие возможности дискриминантного анализа для изучения популяционной структуры видов. В то же время установлено, что для изучения структуры популяций наиболее перспективен другой метод многомерной классификации — кластерный анализ. Особенно эффективен он при исследовании структуры гибридных популяций. Вычленение групп гибридных особей, близких к тому или иному виду, проведенное в популяциях с помощью метода гибридных индексов и кластерного анализа,

показало лучшую дискриминирующую способность последнего метода.

Как известно, основными методами фенетики являются популяционная морфофизиология, феноегеография и изучение фенотипа [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973].

Важнейшей и наиболее сложной проблемой популяционной морфофизиологии можно считать нахождение и выделение фенотипов.

У лиственниц, как и у других лесных пород, выделение фенотипов связано со значительными методическими трудностями, так как такие признаки фенотипа, как дискретность и неделимость, в данном случае весьма условны из-за неограниченной панмиксии в популяциях большинства видов древесных растений. Это «несовершенство» данных видов не должно быть, по нашему мнению, препятствием для широкого использования фенотипов в целях изучения вопросов микроэволюции, генетики, селекции и внутривидовой систематики лесных пород. Важно другое: фенотипы должны быть признаками простыми, не производными от других признаков и не варьирующими в популяции под влиянием экологических факторов.

Исследование частоты встречаемости выделенных фенотипов в более чем 140 популяциях лиственниц Восточной Сибири позволило выявить не только их феноегеографию, но и внутривидовую дифференциацию и направление микроэволюционных процессов в разных частях обширного ареала лиственницы, а также в определенной степени межвидовые взаимоотношения в роде *Larix*.

Например, изучение феноегеографии окраски шишек лиственницы показало (рис. 1), что особи с красным цветом шишек имеют абсолютное преобладание (до 90% и более) преимущественно в популяциях сибирской лиственницы в восточных районах ее ареала, прилегающих к зоне контакта с ареалом лиственницы даурской. В популяциях же даурской лиственницы, граничащих с гибридной зоной, резко возрастает доля зеленошишечных особей (до 1/3 всех деревьев и более). Объясняется это, по-видимому, явлением смещения признаков [Brown, Wilson, 1956; Одум, 1975]. «В тех же частях ареала, где встречается только один вид, его популяции более сходны с популяциями другого вида. В области перекрывания, где оба вида встречаются вместе, их популяции расходятся больше и различимы легче, т. е. «сдвигаются» одна относительно другой по одному или большему числу признаков» [Одум, 1975, с. 316]. Указанное смещение признаков усиливает генетическую изоляцию видов.

Гибридные популяции лиственницы Чекановского по частоте встречаемости особей с различным цветом шишек занимают промежуточное положение. Обнаружена также локальная встречаемость желтошишечных особей в популяциях даурской лиственницы в Восточном Забайкалье.

Материалы феноегеографии формы края семенной чешуи позволили выявить, во-первых, встречаемость в маргинальных популяциях сибирской лиственницы признака «чужого» вида (слабо-

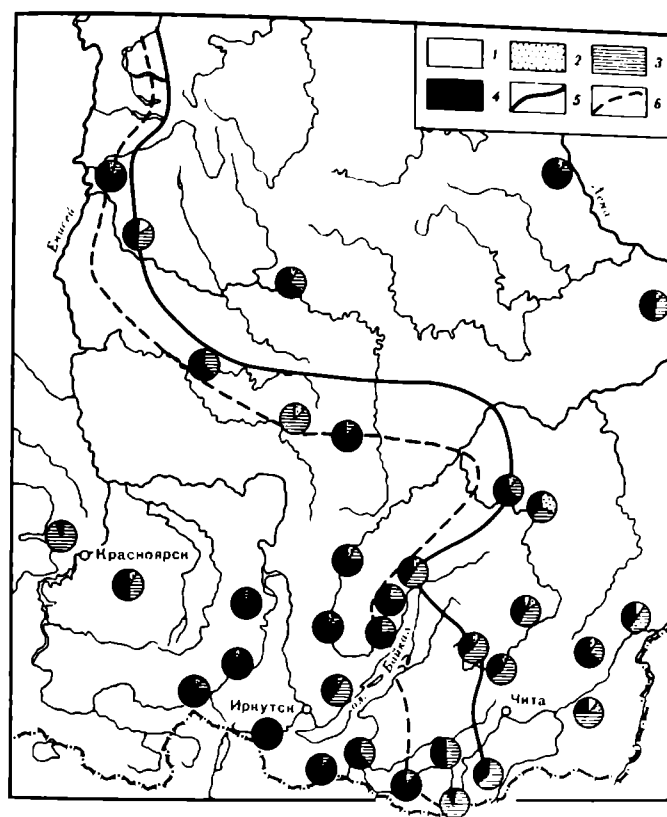


Рис. 1. Частота встречаемости лиственниц с различной окраской шишек в популяциях Восточной Сибири (по югу Красноярского края — материалы А. И. Ирошпикова, по Якутской АССР — Л. К. Позднякова и Н. С. Медведевой)

1 — желтая, 2 — зеленая, 3 — переходная красно-зеленая, 4 — красная, 5 — западная граница ареала *Larix gmelinii*, 6 — восточная граница ареала *L. sibirica*

выемчатой и прямой формы края чешуи), а во-вторых, — увеличение частоты (от 42 до 100%) выемчатой формы чешуи у даурской лиственницы по мере продвижения от периферийных популяций на восток, в глубь ее ареала (рис. 2). Прямая форма края семенной чешуи наблюдается чаще всего в популяциях даурской лиственницы у западной границы ее ареала, нередко встречается эта форма и у восточных пределов распространения сибирской лиственницы. Таким образом, прямой край семенной чешуи является менее устойчивым признаком даурской лиственницы, чем выемчатый.

Исследование феногеографии типа плоскости семенной чешуи показало, что отвороченный и слабо ложковидный типы встречаются преимущественно в гибридной зоне, в полосе контакта

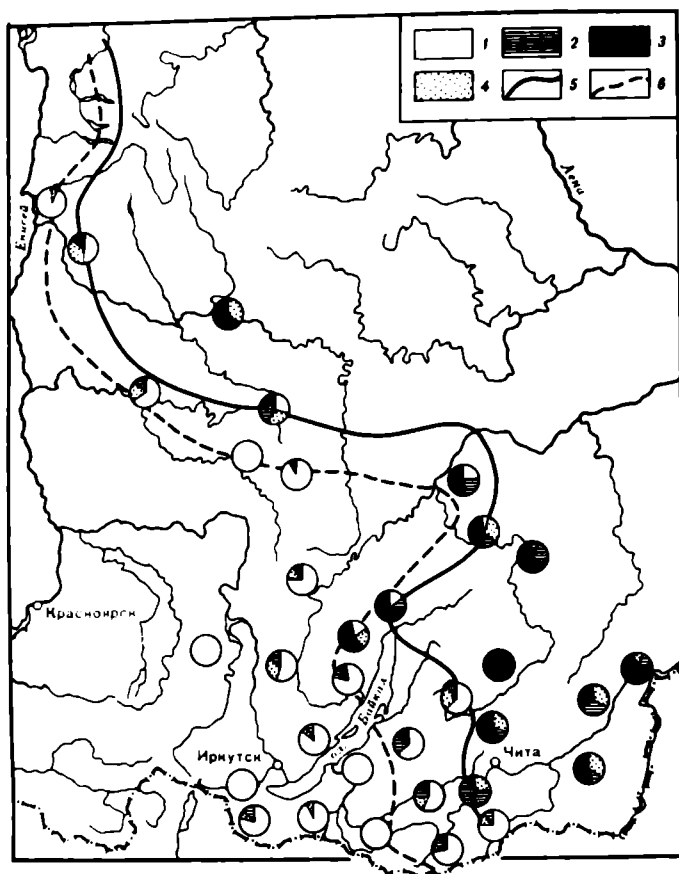


Рис. 2. Частота встречаемости лиственниц с различной формой края семенной чешуи в популяциях Восточной Сибири

1 — округлая, 2 — слабовыемчатая, 3 — выемчатая, 4 — прямая, 5 — западная граница ареала *Larix gmelinii*, 6 — восточная граница ареала *L. sibirica*

ареалов лиственниц сибирской и даурской, однако преобладает в этой зоне (в некоторых популяциях до 100%) ложковидный тип, характерный для сибирской лиственницы. Это свидетельствует о том, что данный тип плоскости семенной чешуи более устойчив по сравнению с другими. При гибридизации лиственниц сибирской и даурской гены сибирской лиственницы, контролирующей этот признак, дольше других сохраняются в генотипе гибридной лиственницы Чекановского.

Изучение феногеографии формы шишек позволило сделать вывод о географической специфичности этого признака, не зависящей от видовых особенностей сибирской и даурской лиственниц. В пределах сравнительно небольшого географического райо-

на популяции лиственницы имеют близкие значения формы шишек. Так, у лиственницы Чекановского в южных районах Читинской области форма шишек в четырех популяциях характеризовалась средними значениями отношения ширины шишек к их длине от 0,58 до 0,68; в юго-западной Якутии в трех популяциях — от 0,65 до 0,69. В четырех популяциях лиственницы сибирской в бассейне верхнего течения Лены отношение ширины шишек к их длине — 0,81—0,87; в двух популяциях на юго-западном побережье Байкала — 0,66—0,68. В популяциях сибирской лиственницы в среднем течении Подкаменной Тунгуски отношение ширины шишек к их длине равно 0,75—0,79, а в популяциях лиственницы Чекановского в том же районе — 0,74.

Частоты встречаемости особей с более темной или более светлой окраской молодых (одногодичных) побегов, а также с различной степенью опушенности таких побегов могут служить фенами на уровне популяции и вида [Круклис, Милютин, 1977].

Как известно, фенами могут быть и некоторые количественные признаки, но только такие, которые образуют два или более дискретных, не перекрывающих друг друга варианта [Яблоков, 1980]. Из рассмотренных нами количественных морфологических признаков (диаметр дерева, длина и ширина шишек, число чешуй в шишке, длина хвои, число хвощков в пучке) фены выделять не удалось, так как все эти признаки, одни в большей степени, другие в меньшей, находятся под сильным влиянием экологических факторов и характеризуются непрерывной изменчивостью.

Определенная дискретность обнаружена при рассмотрении такого анатомического признака хвои, как число клеток гиподермы. Установлено, что среднее значение этого признака может служить феном и для популяции и для вида.

Фенами можно считать и биохимические признаки — спектры изоэнзимов пероксидазы и эстеразы хвои в популяциях сибирской и даурской лиственниц [Лариопова, 1977]. Изоэнзимы обоих ферментов проявляют себя как фены разного масштаба: спектры изоэстераз и изопероксидаз могут быть маркерами особей, клонов, популяций, а спектры изопероксидаз, кроме того, специфичны и для вида.

Исследования кариологических признаков лиственниц сибирской и даурской, проведенные М. В. Круклис [Круклис, Милютин, 1977; и др.], показали, что среди этих признаков можно выделить лишь один фен на уровне вида: число пар хромосом со вторичной перетяжкой. В кариотипе сибирской лиственницы таких пар две в группе метацентрических хромосом, кариотип даурской лиственницы имеет еще одну пару хромосом со вторичной перетяжкой в группе акроцентрических хромосом.

Как видно из приведенных данных, исследования популяций лиственниц Восточной Сибири выявили сравнительно небольшое число фенов. Это объясняется, во-первых, слабой изученностью многих признаков древесных растений, а во-вторых, недостаточ-

ной методической основой исследования ряда признаков. Например, более совершенные методы изучения кариотипов (дифференциальная окраска хромосом и др.), слабо разработанные для хвойных, позволят расширить число фенотипов среди кариологических признаков.

Важное значение в исследованиях популяций древесных растений имеет изучение их фенотипа. Одной из основных задач лесной генетики и селекции, особенно в Сибири, является изучение генофонда лесных пород и разработка мероприятий по его охране. На практике изучение генофонда древесных растений сводится к изучению их фенотипа. Посадки, отличающиеся большим фенетическим полиморфизмом или хозяйственно-важными признаками и свойствами, должны быть сохранены как резервации ценного генофонда (фенотипа). Такими резервациями должны, в частности, стать высокопроизводительные и исключительно полиморфные посадки сибирской лиственницы в районах Верхней Лены и Среднего Приангарья и лиственницы Чекановского — в ряде районов Предбайкалья и Забайкалья.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бруклис М. В., Милютин Л. И. Лиственницы Чекановского. М.: Наука, 1977. 211 с.
- Ларионова А. Я. Изменчивость изоэнзимов в хвое лиственниц. — В кн.: Оперативные информационные материалы. Иркутск: Сиб. ин-т физиологии и биохимии растений, 1977, с. 27—29.
- Милютин Л. И. Фенетические исследования популяций лиственниц Восточной Сибири. — В кн.: Проблемы эволюционной и популяционной генетики. Махачкала, 1978, с. 94—95.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблокова А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология. — Природа, 1973, № 5, с. 40—51.
- Яблокова А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 135 с.
- Brown I. L., Wilson E. O. Character displacement. — Syst. Zool., 1956, N 5, p. 49—64.

# СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ РАПСОВОГО ЛИСТОЕДА (*ENTOMOSCELIS ADONIDIS*) В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ГОРНОЙ СРЕДНЕЙ АЗИИ

*В. И. Чикатунов*

*Таджикский университет, Душанбе*

Фауногенетические исследования на уровне родов и видов решают интересные и важные задачи. В то же время методы этих исследований не позволяют разрешить целый ряд конкретных эволюционных проблем, связанных с происхождением определенных элементарных фаун. Создается впечатление, что интенсивные процессы видообразования в горах протекали только в периоды бурных перестроек ландшафта и климата во время четвертичных оледенений. В настоящее время эти процессы постепенно затухают и прекращаются. Выяснению особенностей современных формообразовательных процессов в горах помогают методы микроэволюционных, в частности фенетических, исследований изолированных популяций жесткокрылых.

В ранее опубликованных работах [Чикатунов, Крюков, 1978, 1979] было установлено, что широко распространенный рапсовый листоед (*Entomoscelis adonidis* Pall; Coleoptera, Chrysomelidae) оказался очень удобной моделью для фенетических исследований: слабая индивидуальная активность, моногафия, массовость, отсутствие полета при сохранившихся крыльях и возможность выделения относительно большого количества фенотипов. Было показано, что рапсовый листоед в высокогорных условиях дробится на мелкие популяции, отличающиеся наборами и частотами фенотипов жилкования крыльев.

В данной работе проводится фенетический анализ жилкования крыльев изолированных предгорно-долинных и высокогорных популяций рапсового листоеда, обитающих в различных экологических условиях.

## Материал и методика

Серии рапсового листоеда собирались в высокогорьях Гиссаро-Дарваза (Гиссарский, Дарвазский, Каратегпиский хребты), южных районах Таджикистана (предгорья невысокого хребта Аратан, Бешкентская долина). Если в высокогорьях сбор больших серий не представляет сложную задачу, то в южных районах почти в течение восьми лет собирались лишь единичные экземпляры. Впервые 230 экземпляров модельного вида были собраны в

1978 г. В. И. Крюковым в предгорьях хребта Припанджский Каратау, а в 1979 г. автором найдена серия (300 экз.) в Бешкентской долине, которая и послужила материалом для феноетического анализа жилкования крыльев.

Препараты крыльев готовились по методике, описанной ранее [Чикатунов, Крюков, 1979], и хранятся в феноетике кафедры зоологии Таджикского университета. Сравнительный феноетический анализ жилкования крыльев самцов и самок не показал заметных различий в наборах и частотах выделенных фенов. В то же время эти показатели различаются в сериях, собранных в разные годы в одном и том же районе. По сути дела наборы и частоты фенов уникальны в каждой генерации, но при этом специфичны для определенных популяций.

В первой работе, посвященной феноетическому анализу жилкования крыльев высокогорной группы популяций рапсового листоеда [Чикатунов, Крюков, 1979], были исследованы три популяции: анзобская (высокогорья Гиссарского хребта, перевал Анзоб, 3375 м над уровнем моря), искандеркульская (окрестности озера Искандер-куль 2500 м), хобуработская (высокогорья Дарвазского хребта, перевал Хобуработ, 3175 м). В данной работе анализируются серии вахшской популяции (Бешкентская долина, 350 м), такобской (субальпийские луга в верховьях реки Таков, Гиссарский хребет, 2700 м) и южнодарвазской (предгорья хребта Хозратишо, 1300 м). Число экземпляров в выборках из разных точек ареала составляло 250—300.

В качестве стандарта была выбрана наиболее обычная форма жилкования крыльев рапсового листоеда, отмеченная в анзобской серии с частотой — 57% от общего числа просмотренных препаратов в данной серии, в искандеркульской — 37%, хобуработской — 51%, такобской — 42,3%, южнодарвазской — 42,9%, вахшской — 44%. Стандартный тип жилкования крыльев насекомых является одним из видоспецифичных признаков, и поэтому факты встречаемости стандартного типа жилкования в популяциях с разной частотой имеют большое значение при сравнении популяций. Кроме того, было выделено 50 фенов, из которых 18 встречаются в различных популяциях с относительно большой частотой, а остальные относятся к категории редких.

На рис. 1 изображены и наиболее часто встречающиеся феновы: 1 — стандартный тип жилкования; 2 — продольный отросток от поперечной жилки; 3 — «лишняя» анальная жилка; 4 — перекрещивание анальных жилок; 5 — полное отсутствие анальной жилки; 6 — дополнительная («лишняя») анальная жилка; 7 — разрыв поперечной анальной жилки; 8—13 — появление на ближайшей к кубитальной анальной жилке различных отростков; 14 — 1-й внутренний отросток медиальной жилки; 15 — 2-й внутренний отросток медиальной жилки; 16 — разрыв медиальной жилки; 17 — вместо замкнутой четырехугольной радиальной ячейки замкнутая треугольная; 18 — внешний отросток радиальной ячейки; 19 — разрыв радиальной ячейки. Среди редких фенов

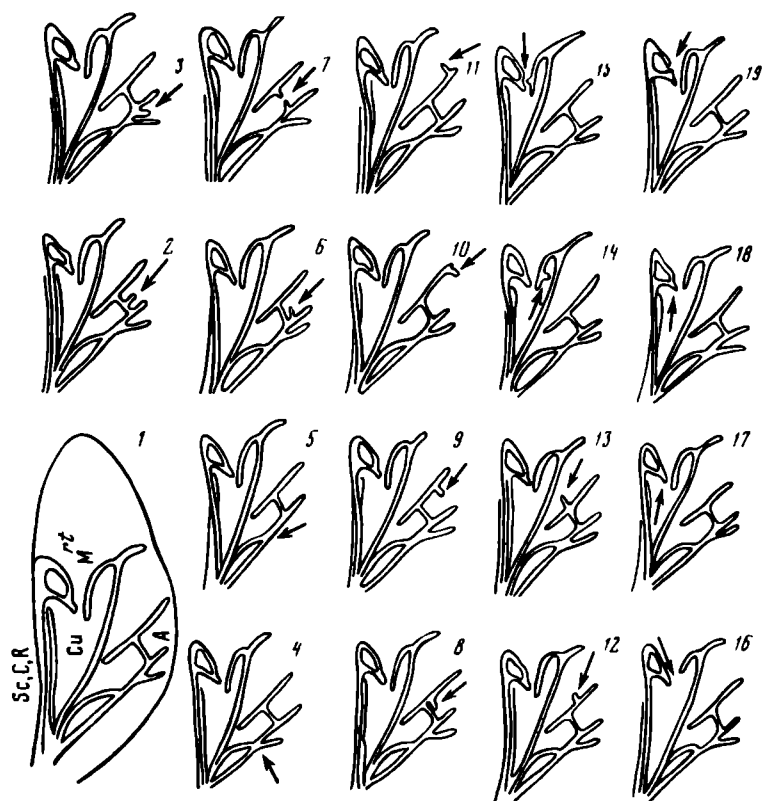


Рис. 1. Стандартная форма жилкования крыла рапсового листоеда и наиболее часто встречаемые фены

Обозначения жилок: Sc — субкостальная, C — костальная, R — радиальная, Cu — кубитальная, M — медиальная, A — анальная, rt — радиальная ячейка [Чинатунов, Крюкова, 1979]

были выделены: крючкообразное ветвление медиальной жилки (1 фен), разнообразные ветвления анальной жилки (17 фенов), образование открытой ячейки (1 фен), дугообразный изгиб анальной жилки (1 фен), соединение анальной и кубитальной ячеек (1 фен), разрыв жилки, отходящей от радиальной ячейки (1 фен), второй внешний отросток от замкнутой ячейки (4 фена), различные модификации анальной и кубитальной жилок, а также ячеек (6 фенов).

### Сравнение популяций

На рис. 2 показано соотношение частот наиболее часто встречающихся фенов. Бросается в глаза, что частоты и наборы фенов во всех популяциях различны. Например, фен 2 относитель-

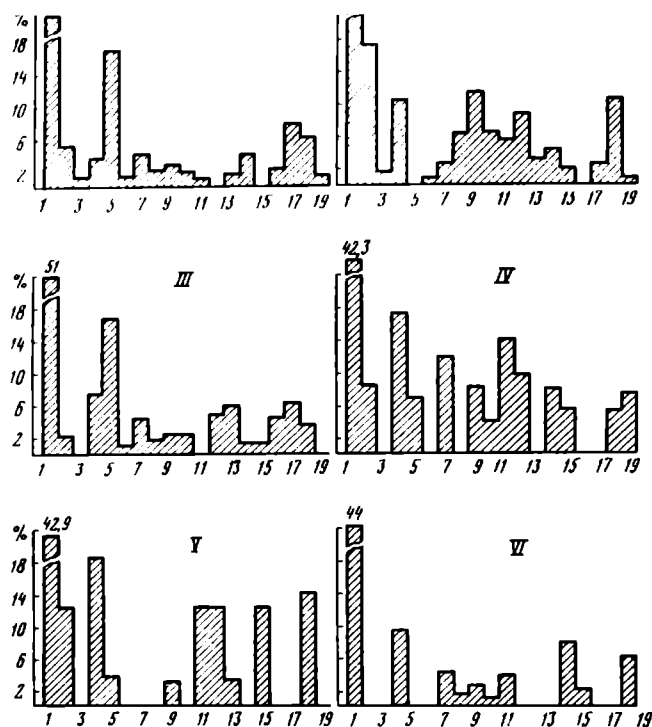


Рис. 2. Частоты фенотипов жилкования крыльев в различных популяциях расового листопада

I — анзобская, II — искандеркульская, III — кобуработская, IV — таковская, V — южнодарвазская, VI — вахшская; ось абсцисс — порядковые номера фенотипов, ось ординат — частота фенотипов (%)

но хорошо выражен в горных и высокогорных популяциях и полностью отсутствует в вахшской. Фен 3 характерен только для высокогорных популяций, а фен 4, относящийся к группе наиболее часто встречаемых, напротив, слабо представлен именно в высокогорьях. Высокогорные популяции отличаются также высокой частотой фена 5 (до 17%), который выпадает в вахшской и искандеркульской популяциях. Подобное распределение характерно также для фена 6. Фен 7 с достаточно высокой частотой встречается в таковской популяции и очень слабо — во всех других. Для всех популяций характерен фен 9. Для вахшской популяции наиболее типичен фен 14, отсутствующий в предгорной южнодарвазской и редкий в остальных популяциях. Существуют фены, отмеченные для групп популяций одного географического района. Например, для популяций расового листопада Гиссарского хребта специфичны фены 7 и 19.

популяций рапсового листоеда (цифрами обозначены номера фенов, описанных в тексте)

Популяция	Высота над у. м.	Фенокомбинации
1. Анзобская	3375	2, 5, 17, 18
2. Хобуработская	3175	4, 5, 13, 17
3. Такобская	2700	2, 5, 4, 7, 9, 11, 12, 14, 19
4. Искандеркульская	2500	2, 4, 8, 9, 10, 12, 18
5. Южподарвазская	1300	2, 4, 11, 12, 15, 18
6. Вахшская	350	4, 7, 14, 18

Максимальное количество редких фенов отмечено для искандеркульской популяции, а в остальных они встречаются: в анзобской — 4 фена, хобуработской и такобской по 6, среди особей южной группы популяций редкие фены вообще не обнаружены.

Наибольший размах фенетической изменчивости жилкования крыльев рапсового листоеда отмечен в высокогорных изолированных популяциях (от 66 до 40% фенов от общего числа выделенных фенов во всех популяциях), наименьший — в южных предгорно-долинных районах (20%). В то же время для понимания степени изолированности популяций значение имеет не просто сравнение наборов и частот всех выделенных фенов, а фенов, встречающихся с относительно высокой частотой. Учитывая в общем невысокие значения частот встречаемости фенов, в каждой популяции выделялись фены, встречающиеся с частотой выше 5%. Полученные фенокомбинации (табл. ) должны косвенно свидетельствовать о специфичности генокомбинаций в каждой изолированной популяции, о степени давления изоляции и в конечном итоге о микроэволюционной судьбе отдельных популяций.

Фенетический анализ жилкования крыльев географических популяций модельного вида показал, что все популяции различаются набором и частотами выделенных фенов, степенью фенетической изменчивости и комбинациями наиболее часто встречающихся фенов. В то же время совершенно очевидны сходство между высокогорными популяциями, с одной стороны, и отличие их от группы долинно-предгорных популяций — с другой.

### Некоторые итоги микроэволюционных исследований рапсового листоеда на юге горной Средней Азии

В горных странах возможности образования изолятов более благоприятные, чем в условиях равнинного ландшафта. При этом образование изолированных популяций всегда бывает связано с определенными орографическими особенностями хребта или

горной системы. В нашем случае ареал голарктического рапсового листоеда в условиях горной Средней Азии распался на огромное количество популяций. В силу ограниченных видовых миграционных возможностей все популяции, вероятно, не связаны друг с другом генетически, а некоторые из них, например долинные и высокогорные, разделены мощными полосами среднегорий, в которых данный вид не обитает. С полным основанием можно представить себе, что для различных горных и долинных районов Средней Азии от Джунгарского Алатау до Гиссаро-Дарваза характерны свои группы изолированных популяций, отличающихся друг от друга. Наличие подобных групп может привести к интенсивному видообразованию, в частности в экстремальных высокогорных условиях. Однако совершенно не обязательно, чтобы каждая изолированная популяция со временем превратилась в новый вид. Существует множество видов, изолированные популяции которых разбросаны в различных частях горной Средней Азии по крайней мере с конца неогена, а виды отличаются относительной однородностью. Уместно вспомнить замечание Э. Майра [1968] о том, что у политипических видов изолятов значительно больше, чем подвидов или дериватных видов. В то же время, если изолированные популяции обитают в совершенно различных экологических условиях (например, долинно-предгорные и высокогорные популяции рапсового листоеда), повышается вероятность появления новых таксонов, адаптированных к конкретным условиям.

Фенетические отличия между долинными и высокогорными популяциями рапсового листоеда на юге горной Средней Азии хорошо дополняют данные эколого-морфологического анализа. Особи высокогорных популяций являются монофагами адониса или горницета, а особи долинных популяций питаются на крестоцветных. Интересно заметить, что в умеренных широтах рапсовый листоед связан с крестоцветными, а в более высоких — с адонисом. В высокогорных популяциях скорость прохождения отдельных стадий развития выше, чем у долинных. Активность последних продолжается в ранневесеннее время и связана с периодом вегетации эфемеров, в высокогорьях жуки активны весь теплый период (июнь—август). Долинные популяции диапаузируют в стадии куколки, высокогорные зимуют во всех стадиях, что является необходимым для поддержания плотности популяций на достаточно высоком уровне в экстремальных условиях. Личинки высокогорных и долинных популяций отличаются по степени интегрального поглощения света кожными покровами в 1,6 раза, т. е. высокогорные личинки ослабляют интенсивность падающего света в интервале 300—400 нм в 40 раз больше, чем личинки долинных популяций [Дашевская, Чикатунов, 1977]. Личинки высокогорных популяций более приспособлены к токсичной УФ-радиации, характерной для высокогорий, чем личинки долинных популяций. Имаго самцов и самок долинно-предгорных популяций крупнее высокогорных и в отличие от них обладают нормальными летательными способностями.

Доказанная нами повышенная степень фенетической изменчивости жилкования крыльев высокогорных групп популяций по сравнению с долинными не может быть объяснена однозначно. С одной стороны, нефункциональные крылья высокогорных особей более изменчивы по сравнению с крыльями летающих долинных форм, которые находятся под воздействием стабилизирующего отбора, сохраняющего определенную норму фенетической изменчивости и элиминирующего любые новообразования. С другой стороны, повышенная изменчивость обычно свойственна популяциям или группам особей, осваивающим новые условия или находящимся на окраине видового ареала. Высокогорья, являющиеся высотной окраиной ареала рапсового листоеда, отличаются наличием целого ряда мутагенных факторов, к которым относятся повышенное напряжение УФ-радиации, низкие температуры, активные алкалоиды и глюкозиды, содержащиеся в кормовом растении и т. д. Поэтому появление мутаций любого типа могут вызвать мутации генных участков, обуславливающих жилкование крыльев. Подтверждением этого предположения может служить находка в высокогорьях Гиссарского хребта мутантов с аномальными элитрами и крыльями. Мутанты отличаются асимметричным укорочением элитр, изменением размеров и характером жилкования крыльев. У особей с укороченной левой элитрой в левом крыле полностью отсутствуют две апальные жилки, а вместо замкнутой четырехугольной ячейки появляется замкнутая треугольная. У особей с укороченной правой элитрой в правом крыле замкнутая ячейка становится открытой, нарушается анатомическая структура слившихся субкостальной, костальной и радиальной жилок. Размеры аномальных крыльев не превышают размеров укороченных надкрыльев.

Экземпляры с аномальными элитрами и крыльями встречаются в высокогорьях Гиссарского хребта из года в год, что говорит о постоянном внесении в генофонд популяции этих мутаций. Это еще раз свидетельствует о том, что в высокогорных популяциях естественный отбор безразличен к всевозможным отклонениям в строении крыльев.

Перечисленные сравнительные характеристики долинных и высокогорных популяций показывают, что обнаруженные нами отличия выходят за рамки популяционных и являются видовыми. Учитывая большое морфологическое сходство между особями этих популяций, мы считаем возможным предположить существование в высокогорьях Средней Азии видов-двойников и типичного вида в долиново-пустынных районах. Группы видов-двойников встречаются почти в каждом семействе жесткокрылых, но особенно часто их можно обнаружить среди листоедов подсемейства *Chrysomelinae* [Майр, 1968], к которому и относится рапсовый листоед. Наши исследования доказывают, что методами фенетики можно обнаружить не только существование определенных популяций, этапы внутривидовой дифференциации, но и виды-двойники.

## Заключение

Одной из главных задач современных микроэволюционных, и в частности фенетических, исследований должна быть историческая интерпретация полученных данных. На основе изучения современных микроэволюционных ситуаций можно представить себе процессы, происходившие в далекие времена. В этом и будет заключаться связь фауногенетических исследований с фенетикой.

Рапсовый листоед — степной голарктический вид — мог обитать на территории Средней Азии еще в неогене. О достаточной древности этого вида свидетельствует широкое распространение его по открытым пространствам Евразии и проникновение в Северную Америку. В плиоцен — плейстоцене отдельные группы рапсового листоеда начали осваивать вертикальные пояса гор Средней Азии. Фрагментарный характер лесной растительности начал складываться в середине плейстоцена. Сплошной пояс горных лесов являлся препятствием для проникновения аридных видов в высокогорье, и поэтому только в плейстоцене начались массовые миграции степных элементов по распространяющимся в высокогорья аридным пространствам. Ледниковый покров на хребтах Средней Азии не был сплошным [Агаханянц, 1977]. Фрагментарность ледникового покрова, наличие участков, свободных ото льда и снега, делали возможным существование рефугиумов, хорошо изолированных друг от друга. Можно предположить, что в этих рефугиумах начальные процессы внутривидовой дифференциации шли интенсивнее, чем в условиях сплошного ареала. Во время потеплений ранее изолированные популяции рапсового листоеда объединялись, что сглаживало возникшие в изолятах новообразования. Однако именно этот процесс усиливал гетерогенность популяций и повышал вероятность переживания новых оледенений. По всей вероятности, мозаичный характер ареалов высокогорных популяций рапсового листоеда, сложная субпопуляционная структура сформировались во время четвертичных оледенений.

Образование видов-двойников в высокогорьях юга горной Средней Азии происходило обычными путями видообразования, хотя перестройка генотипов, приведшая к взаимной репродуктивной изоляции не обязательно сопровождалась видимыми морфологическими изменениями фенотипов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Агаханянц О. Е. Географические аспекты эволюции растительного покрова гор Средней Азии. — В кн.: Динамика природных процессов горных стран. М.: ГО СССР, 1977, с. 93—108.
- Дашевская И. И., Чикатунов В. И. Некоторые данные о внутривидовой дифференциации листоеда *Entomoscelis adonidis* Pall. — В кн.: Материалы Респ. конф. молодых ученых ТаджССР. Душанбе, 1977, с. 146—147.
- Миллс Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
- Чикатунов В. И., Крюков В. И. Изучение степени меланизации элитр особей рапсового листоеда *Entomoscelis adonidis* Pall. (Coleoptera, Chrysomelidae).

melidae) из различных районов высокогорий Гиссаро-Дарназа.— В кн.: Фауна и экология животных Таджикистан. Душанбе, 1978, с. 76—81.  
Чикатунов В. И., Крюков В. И. Фенетический анализ жилкования крыльев высокогорных популяций рапсового листоеда *Entomoscella adonidis* Pall. (Coleoptera, Chrysomelidae).— Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 2, с. 301—306.

УДК 591.451:599.3

## ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЧЕРЕПА СИБИРСКОГО КРОТА (*TALPA ALTAICA*)

Н. Г. Шубин, М. Л. Седокова

Томский университет, Томск

Явления полиморфизма в природных популяциях привлекают все более пристальное внимание. По данному вопросу опубликовано большое количество работ [Э. Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Слепцов и др., 1977; Левонтин, 1978; Ищенко, 1978; и др.], в которых вскрываются закономерности и значение этих процессов, их широта и динамика.

Материалом для настоящей работы послужили коллекции сибирского крота (*Talpa altaica* Nik.), хранящиеся в зоологических музеях Биологического института СО АН СССР и Томского университета.

В качестве фенов использованы число и расположение перфорационных отверстий на нёбной кости черепа, связанных с выходом кровеносных сосудов и нервов, а также число предкоренных зубов па верхней челюсти. Всего просмотрено 784 черепа из 24 пунктов (табл. 1). На основании различного сочетания отверстий па нёбной кости черепа выделено шесть фенов — А—О (рис. 1), а по числу предкоренных зубов обнаружено четыре фена — К — Р (рис. 2). Об изменчивости последнего признака сообщает Б. С. Юдин [1977]. В данном сообщении мы касаемся особенностей соотношения фенов в различных районах и в различные годы.

Рассматривая в этом плане популяции с запада на восток, необходимо отметить большое фенетическое разнообразие сибирского крота в окрестностях Апжиро-Судженска. В 1939 г. чаще регистрировались зверьки с фенами Е (40,6%) и А (35,1%), а с феном В занимали третье место — 13,5%, еще реже встречались животные с феном D — 10,8%. В 1966 г. здесь также преобладали зверьки с феном Е (47%), а кроты с фенами А и D встречались с одинаковой частотой (табл. 2).

Разнообразие признаков характерно и для животных из Горной Шории; наибольшее число из них имели фен Е — 45% (А — 25%, В — 15%, D — 10%, С — 5%). Зверьков с феном К отмечено 8,8%, а с феном М — 4,4%.

**Таблица 1. Число просмотренных черепов сибирского крота  
из различных районов**

Место и время сбора	По числу отверстий	По числу зубов
<b>Бурятская АССР</b>		
ст. Танхой, 1972 г.	12	—
Горная Шория, 1938—1939 гг.	20	23
окр. пос. Турочак, 1938—1939 гг.	28	36
<b>Иркутская область</b>		
Жигаловский район, 1960—1962 гг.	12	—
<b>Томская область</b>		
Асиновский район, 1938 г.	35	55
окр. г. Нарым, 1939 г.	32	43
р. Колпашево, 1949 г.	7	11
Кожевниковский район, 1950 г.	37	44
Белый Яр, 1949 г.	3	—
д. Головинки, 1957 г.	—	24
с. Золотые Юрты, 1951 г.	—	44
с. Заварзино, 1960 г.	—	7
окр. г. Томска, 1950—1951 гг.	9	22
с. Коломино, 1970 г.	4	—
<b>Новосибирская область</b>		
Легостаевский район, 1938 г.	5	—
с. Маслянино, 1938 г.	34	54
Новосибирск. Академгородок, 1968—1971 гг.	98	161
Тогучинский район, 1965, 1977 гг.	16	—
с. Конинино, 1960 г.	—	12
<b>Красноярский край</b>		
р. Чуна, 1971 г.	25	34
д. Пашенка, 1938 г.	—	28
Ширинский район, 1960 г.	8	—
Апухтинское лесничество, 1953 г.	7	—
г. Анжеро-Судженск, 1939 г.	37	55
1957 г.	—	55
1966 г.	62	—
<b>Юго-Восточный Алтай, 1962 г.</b>	6	19
Телецкое оз., 1970 г.	5	—
Тувинская АССР, Тандынский район, 1935 г.	3	—
Кузнецкий Алатау, 1935 г.	5	6
<b>Кемеровская область</b>		
с. Алаево, 1962 г.	—	9
Салаирский кряж, 1934 г.	—	29
всего:	510	784

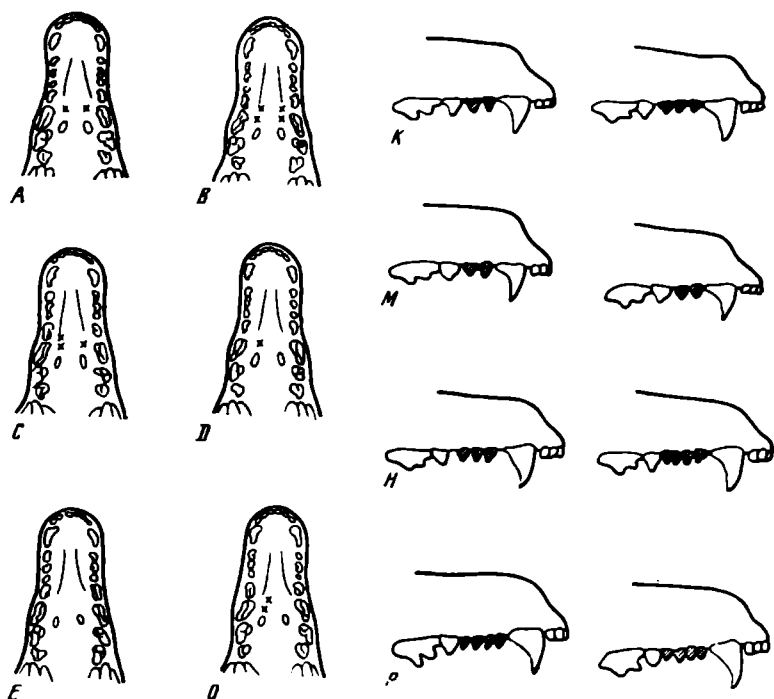


Рис. 1. Фены сибирского крота по числу и расположению отверстий на носовой кости черепа

Рис. 2. Фены сибирского крота по числу предкоренных зубов

У сибирских кротов, живущих по берегам р. Чуна (Красноярский край), первое место занимали животные с феном А (28%), фен Е имели 24% зверьков (В, С и D — 16%), М — 2,9%.

В Маслянинском районе (по сборам в 1938 г.) найден фен О (9%), большинство кротов обладали феном А (38,2%), на втором месте стоят животные с феном D — 32,8% (В — 14,7%, С — 5,8%). С феном К обнаружено 24% и с феном М — 11,5% животных.

В районе Телецкого озера кроты несут все признаки в равном количестве: А, В, С, D и Е — 20% (просмотрено только 5 экз.).

В Жигаловском районе (12 экз.) доминируют животные с феном А — 50% (D — 8,3%, В — 25%, Е — 16,6%).

Большинство кротов Новосибирской области в районе Академгородка в 1968—1971 гг. были с феном А — 37,7% (М — 4,5%, С — 28,7, D — 6,1, К — 3,6, Н — 2,7, Р — 0,9%).

В Тогучинском районе в небольшой смешанной выборке 1965 и 1977 гг. были животные с фенами А и С в равном количестве — 31,2% (Е — 25%, В — 12,5%).

Таблица 2. Встречаемость фенов у сибирского крота из различных районов ареала (в %)

Фен	Алутинское лесничество	Телецкое озеро	Турочак	Юго-Восточный Алтай	Танхой	Г. Шория	Жигалово	Анжеро-Судженск, 1939 г.
А	28,4	20,0	3,6	16,6	50,0	25,5	50,0	35,1
В	14,2	20,0	—	50,2	25,0	15,0	25,0	13,5
С	56,4	20,0	3,6	16,6	25,0	5,0	—	—
Д	—	20,0	32,1	—	—	10,0	8,4	10,8
Е	—	20,0	60,7	16,6	—	45,0	16,6	40,6
К	—	—	16,7	—	—	8,8	—	16,3
М	—	—	2,8	—	—	4,4	—	14,5
Н	—	—	2,7	—	—	—	—	1,8
Л	—	—	77,8	—	—	86,8	—	67,4

Таблица 2 (продолжение)

Фен	Анжеро-Судженск, 1957	Ала-сво	Пашенка	Шира	р. Чува	Кузнецкий Алатау	Академгородок	Лего-стаево
А	—	—	—	50,0	28,0	40,0	37,7	80,0
В	—	—	—	—	16,0	—	27,5	—
С	—	—	—	12,5	16,0	40,0	28,7	20,0
Д	—	—	—	—	16,0	—	6,1	—
Е	—	—	—	37,5	24,0	20,0	—	—
К	3,6	11,1	3,6	—	—	—	3,6	—
М	1,8	—	3,6	—	2,9	—	4,5	—
Н	—	—	—	—	—	—	2,7	—
Л	94,6	88,9	—	—	97,1	100	88,3	—

Таблица 2 (продолжение)

Фен	Маслянино	Тогу-чан	Са-лаир	Асино	Белый Яр	Голо-винка	Золотые Юрты	Ковы-нино	Колпа-шево
А	38,2	31,2	—	20,0	66,0	—	—	—	28,5
В	14,7	12,5	—	—	—	—	—	—	14,3
С	5,9	31,2	—	—	34,0	—	—	—	57,1
Д	32,2	—	—	14,3	—	—	—	—	—
Е	—	25,0	—	65,7	—	—	—	—	—
О	9,0	—	—	—	—	—	—	—	—
К	24,0	—	—	12,7	—	13,0	11,5	16,7	37,3
М	11,2	—	—	10,9	—	17,0	4,5	8,3	—
Н	1,8	—	—	1,8	—	—	—	—	9,0
Л	63,0	—	100	74,5	—	70,0	84,0	75,0	63,7

Таблица 2 (окончание)

Фен	Анжеро-Судженск, 1966 г.	Коломино	Кожениково	Нарым	Томск, 1951 г.	Томск, 1949 г.	Тува
А	—	25,0	10,8	18,7	11,2	—	66,7
В	—	50,0	59,5	—	55,5	—	33,3
С	—	25,0	27,0	—	33,3	—	—
Д	—	—	2,7	34,5	—	—	—
Е	—	—	—	46,8	—	—	—
К	5,0	—	2,3	11,6	—	18,3	—
М	—	—	6,9	7,2	—	22,7	—
Н	—	—	—	—	—	4,5	—
Р	—	—	—	2,2	—	—	—
Л	95	—	90,8	78,0	—	54,5	—

Для животных Томской области характерно разнообразие фенетического состава. Почти в каждой популяции сибирского крота отмечается наличие зверьков с феном В. Так, в Кожениковском районе их обнаружено 59,5% (А — 10,8%, С — 27%, D — 2,7%), но лишь у 2,3% и 6,9% из этих зверьков найдены фены К и М; в г. Коломино регистрируется 50% животных с феном В (А и С — 25%), а в окрестностях г. Томска — 55,6% (С — 33,3%, А — 11,1%), у которых также обнаружены фены М — 22,7%, К — 18,3, и Н — 4,5%, однако в Асиновском районе, где отмечены кроты с фенами К (12,7%) и М (10,9%), и в Нарыме, где зарегистрированы животные с редким феном Р (2,3%), фен В не обнаружен, а преобладающими являются кроты с феном Е (65,6 и 46,8%). В районе г. Колпашево у животных чаще регистрируются фены С — 57,1%, К — 27,3, В — 14,3, Н — 9,0%.

В Бурятской АССР (ст. Танхой, 12 экз.) чаще встречаются животные с феном А — 50% (В и С — 25%).

В Алтайском крае популяция сибирского крота характеризуется наличием фена Е (60,7%), а фены А и С отмечаются у животных очень редко (3,6%). На юго-востоке Алтай картина несколько иная: фен В — 50%, А и С — 16,6%. Среди зверьков Апухтинского лесничества отмечено преобладание фена Е — 56,8% (А — 28,4%, В — 14,2%). В Кузнецком Алатау животные с фенами А и С встречались с равной частотой — 40% (Е — 20%). Для этих районов более или менее обычны фены М (21% — 2,8%) и К (16,8 — 10%), а также сравнительно редкий в других местах фен Н (26%).

Нанесенные на картосхему данные фенетического состава по числу дополнительных отверстий на пяльной кости (фены А — О) демонстрируют специфику популяций сибирского крота в различных частях ареала. Вверх по течению р. Оби наблюдается некоторое сокращение числа наблюдаемых фенов, а также происходит смена доминирующего признака. Так, в районе г. Колпашево

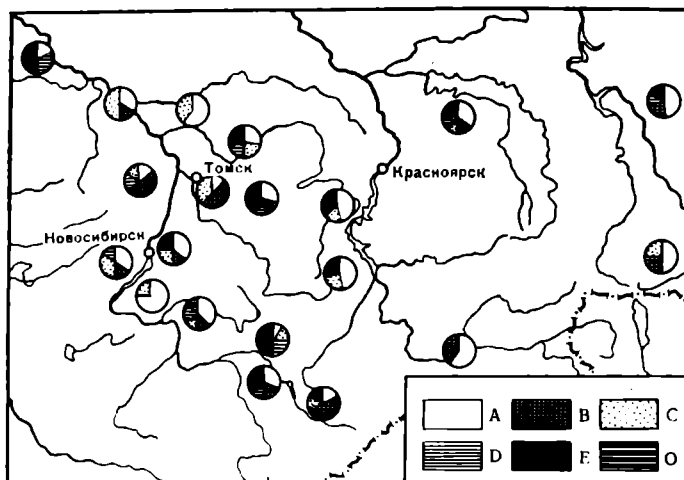


Рис. 3. Частоты фенотипов небной кости у сибирского крота в популяциях из разных частей ареала

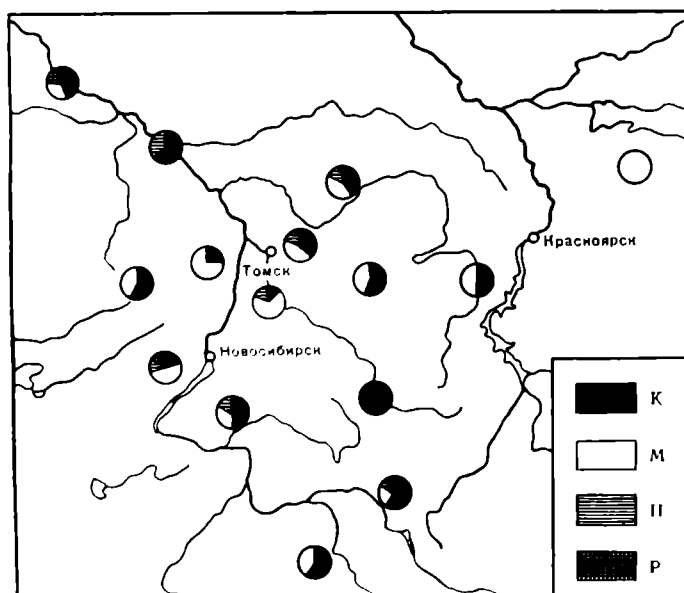


Рис. 4. Частоты фенотипов числа предкорневых зубов сибирского крота в популяциях из разных частей ареала

преобладают зверьки с феном С, а в районе Томска и Новосибирска — с феном В. В окрестностях Нарыма в 30-е годы преобладали животные с феном Е, в районах Томска и Новосибирска — большинство кротов несло фен А (остальные — С); к востоку от Томска их место занимают зверьки, имеющие фен Е.

В Красноярском крае наблюдается тенденция к увеличению числа фенов у зверьков до 5, а лидирующими являются животные с феном А, в то время как в южных районах встречены землерои только с двумя фенами (большинство также с феном А). Аналогичные результаты получены при сравнении популяций крота Иркутской области (рис. 3).

По особенностям строения предкоренных зубов обращает на себя внимание популяция сибирского крота Томской области. Здесь зверьки с фенами М и К и преобладанием фена М. К югу и северу от Томска преобладает фен К и наблюдается появление фенов Н и Р. В целом в восточной части ареала сибирского крота отмечается тенденция к увеличению числа зверьков, имеющих фен М (рис. 4).

## Заключение

Популяции сибирского крота, обитающие в бассейне р. Оби в пределах Томской и Новосибирской областей, в рассматриваемой области черепа имеют от 2 до 4 фенов. Причем у животных на юге Томской области регистрируется в основном фен В (56% — 60%), а к северу и югу преобладают кроты с феном А (66% — 80%) (у этих животных часто встречается также фен М 7,0% — 22,7%).

В окрестностях г. Анжеро-Суджапска с 1939 по 1966 г. наблюдается увеличение числа учитываемых фенов от 4 до 6, однако фен Е остается преобладающим (40% — 47%).

На Алтае для кротов состав населения характеризуется 4—5 фенами из группы А — О и 2—3 фенами из группы К — Р.

В Красноярском крае на берегу р. Чуна у кротов отмечается большое фенетическое разнообразие. Они имеют фены А, В, С, D и Е, но лишь у 2,9% зверьков изменяется число предкоренных зубов.

Фены О и Р встречаются редко и с низкой частотой и отмечены только в окрестностях г. Нарыма и Новосибирского Академгородка (Р — 2,3%; 0,9%), Анжеро-Суджапска и с. Маслянино (О — 1,6%; 9%).

## ЛИТЕРАТУРА

- Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978.  
Левонтина Р. Генетические основы эволюции: Пер. с англ. М.: Мир, 1978. 351 с.  
Майр Э. Зоологический вид и эволюция: Пер. с англ. М.: Мир, 1968. 398 с.  
Слепцов М. К., Васильев Н. С., Соломонов Н. Г. и др. Полиморфизм белков

- крови сельскохозяйственных животных Якутии. Новосибирск: Наука, 1977. 143.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Юдин Б. С. Индивидуальная и популяционная изменчивость зубной системы сибирского крота в связи с проблемой происхождения многовершинных зубов.— В кн.: Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 178—199. (Тр. Биол. ин-та; Вып. 31).

УДК 575.21/22:576.316:599.3

## МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРИОЛОГИЧЕСКИ ДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СЛЕПУШОНОК НАДВИДА *ELLOBIUS TALPINUS*

*Л. В. Якименко, Н. Н. Воронцов*

Биолого-почвенный ин-т, ДВНЦ АН СССР,  
Владивосток

Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР,  
Москва

Слепушонка обыкновенная — политипический вид, включающий 9 подвидов по наиболее принятой систематике [Огнев, 1950], занимает широкий ареал от юга Украины на западе до Монголии на востоке. Интенсивное кариологическое изучение этого вида, начатое в 1967 г., показало, что на большей части ареала обитают две хромосомные формы слепушонки с  $2n = NF = 54$  (полностью акроцентрический кариотип) и с  $2n = 54$ ,  $NF = 56$ , отличающиеся по наличию у последней пары метацентрических хромосом [Иванов, 1976; Воронцов, Раджабли, 1967; Воронцов и др., 1969; Белянин, 1970; Быкова, 1976; Ляпунова, Воронцов, 1978а]. В Алайской долине Киргизии обнаружена форма с  $2n = 52$ ,  $NF = 56$ , описанная как вид-двойник *E. alaicus* [Воронцов и др., 1969]. В Таджикской ССР на участке протяженностью 150 км нами обнаружен уникальный хромосомный робертсоновский веер форм с числом хромосом 31—54 [Lyapunova et al., 1974; Ляпунова и др., 1978а, 1978б, 1978в; Lyapunova et al., 1980].

Существующее ныне подвидовое разделение *E. talpinus* основано главным образом на изучении окраски шкурки и размерах тела и черепа. Оно не учитывает полученных в 1967—1980 гг. кариологических данных и в ряде случаев явно им противоречит. Так, в подвид *E. t. rufescens* С. И. Огневым [1950] включены формы, по всей вероятности, имеющие как  $NF = 54$ , так и  $NF = 56$ .

Применив популяционно-морфологические методы исследования [Яблоков, 1968], мы попытались оценить морфологическую дифференциацию этого комплекса видов, объединяемых нами в

надвид *Ellobius talpinus*, и совместить ее с данными кариологии. Отразилась ли давность разделения двух основных хромосомных форм на строении их зубной системы? Сопряжены ли колоссальные различия в числе и форме хромосом с различиями в макроморфологии слепушенок из Алайской долины и Таджикской ССР?

Строение зубной системы слепушенок изучалось рядом исследователей. Так, С. И. Огнев [1950] обращает внимание на разную степень сложности  $M^3$  у слепушенок из разных частей ареала. Морфотипическая изменчивость рисунка жевательной поверхности  $M^1$  и  $M^3$  у рецентных и ископаемых форм *E. talpinus* с юго-востока европейской части СССР (Волгоградская, Саратовская, Оренбургская области, Башкирская АССР) дана в работах И. В. Ереминой [1974], И. В. Ереминой, А. В. Ерофеева [1976]. Строение коренных зубов слепушонки из верхне- и позднелейстоценовых отложений Украины и Крыма и сравнение их с современными *E. talpinus* изучено В. А. Топачевским [1965, 1973] и рядом других авторов. Этот материал указывает на существование внутри- и межпопуляционной изменчивости в строении  $M_1$ ,  $M_2$  и  $M^3$  у слепушонки.

В. А. Топачевский [1965] предложил выделить в роде *Ellobius* *E. lutescens* и *E. fuscocapillus*, которые образуют четкую подродовую группу, в подрод *Afganomys*. Он предложил также крайне восточные формы подвидов *E. t. tancrei*, *E. t. fusciceps*, *E. t. caenosus* и *E. t. larvatus* [Огнев, 1950] выделить в самостоятельный вид, сохранив за ним, по правилу приоритета, название *E. tancrei* Blasius, 1884. При этом в качестве видовых признаков надо считать наличие у *E. tancrei* усложненных и относительно более длинных  $M^3$ , со значительно более вытянутой «пяткой» и в целом сильнее развитыми выступающими углами с наружной и внутренней сторон зуба; другим признаком *E. tancrei* В. А. Топачевский считает наличие почти у 100% особей призматической складки на  $M_1$  против 10% у западных форм *E. talpinus* (из которых В. А. Топачевским изучены подвиды *E. t. tanaiticus* и *E. t. transcaspiae*).

Накопленный к настоящему времени музейный материал позволяет провести анализ строения зубной системы слепушенок практически из всех частей ареала. Применение популяционно-морфологического метода позволит подойти к решению вопросов внутри- и межвидовой систематики слепушенок, более обоснованно выделять подвиды и очерчивать их границы. Широкая встречаемость остатков слепушенок в ископаемых термокомплексах также делает необходимой систематизацию морфотипов рецентных форм слепушенок.

## Материал

Строение зубной системы изучено у 1248 экз. слепушенок из коллекций: Зоологического ин-та АН СССР (174 экз.), Зоологического музея МГУ (565 экз.), Инт-та экологии растений и

животных УНЦ АН СССР (393 экз.), Биолого-почвенного ин-та ДВНЦ АН СССР (76 экз.), Биологического ин-та СО АН СССР (40 экз.).

Мы признательны сотрудникам этих институтов: В. Н. Большакову, Г. И. Барановой, Э. А. Гилевой, В. П. Позмоговой, О. Л. Россолимо, Б. С. Юдину, любезно предоставившим коллекции слепушонов для нашего исследования.

Изученный материал отнесен нами к 32 региональным группам и охватывает практически весь ареал надвида *E. talpinus*. Из-за отсутствия серийного материала из некоторых пунктов в ряде случаев был объединен материал из близлежащих точек. Особи со стертymi зубами для анализа не использовались.

Слепушоники изучены из следующих регионов<sup>1</sup>.

1. Украинская ССР, 15 экз., в том числе: окр. Мелитополя, 6 экз., Крым (окр. Симферополя, 8 экз., окр. Севастополя, 1 экз.).
2. Северный Кавказ и Предкавказье, 35 экз., в том числе: Ростовская обл., станица Зимовники, 4 экз., и Дубовский р-н (Жуковское, 1 экз., станица Атаманская, 4 экз., хутор Федосеевка, 12 экз.); сев. берег оз. Маныч, 1 экз. Ставропольский край, Благодаринский р-н, 3 экз. Чечено-Ингушская АССР, станица Котляревская, 4 экз., Грозненская обл. (Ачикулак), 1 экз. Северо-Осетинская АССР, Орджоникидзе, 1 экз., Моздок, 2 экз., Кабардино-Балкарская АССР, Прохладный, 1 экз. Дагестанская АССР, Кизляр, 1 экз.
3. Волгоградская обл., 11 экз. (Заволжье, Валуйская опытная станция).
4. Саратовская обл., 43 экз. (окр. Вольска, с. Терсы).
5. Куйбышевская обл., 7 экз. (Самарская Лука, лесничество Моркваши).
6. Казахская ССР, Уральская обл., 10 экз., в том числе: а. Погодаев, 7 экз.; с. Январцево, 3 экз.
7. Оренбургская обл., 31 экз. (д. Хазимухаметовая).
8. Оренбургская обл., 185 экз. (Кувандыкский р-н, с. Кашкук).
9. Башкирская АССР, 100 экз., в том числе: Абзелиловский р-н (окр. р. Сакмара, 80 экз. и хр. Ирендык, 17 экз.), Байнакский р-н (д. Тубинская, 3 экз.).
10. Оренбургская обл., 65 экз. (окр. Орск, хут. Саверово).
11. Казахская ССР, Актыобинская обл., 14 экз., в том числе: Актыобинск, 2 экз., Темир (Джурун), 12 экз.
12. Челябинская обл., Кунашакский р-н, 136 экз., в том числе: пос. Радиомайка, 51 экз., окр. оз. Шугуняк, 85 экз.
13. Кустанайская обл., Семнозерский р-н, 25 экз., в том числе: пос. Аксуат, 4 экз., Наураум, 21 экз.
14. Кокчетавская обл., 21 экз. (окр. Боровое).
15. Кокчетавская обл., 50 экз. (окр. Щучинска).
16. Омская обл., 28 экз. (Саргатский р-н, с. Степановка).
17. Новосибирская обл., 7 экз., в том числе: Купинский р-н (с. Лягуты, 3 экз., д. Басково, 2 экз.); Карасукский р-н (д. Грамотино, 1 экз.) юго-восточный берег оз. Чаны, 1 экз.
18. Северо-запад Туркменской ССР, колодец Чагыл, 6 экз.
19. Туркменская ССР, сев. Кара-Кумы, пос. Чарышла, 8 экз.
20. Туркменская ССР, окр. Ашхабада, 46 экз.
21. Туркменская ССР, Ташауаская обл., пос. Калантинск, 8 экз.
22. Узбекская ССР, 10 экз., в том числе: Сурхандарьинская обл., 4 экз., Кашкардарьинская обл., 1 экз., Самаркандская обл., 3 экз., Сырдарьинская обл., 2 экз.
23. Таджикская ССР, 57 экз., Дангаринский р-н, окр. Душанбе; долины рек Вахш, Сурхоб; Дарвазский хр. Из них 16 экз., слепушонов с 2 п=54.

<sup>1</sup> Нумерация выборок соответствует номерам на феногеографических картах.

24. Узбекская ССР, Ферганская долина, 11 экз. (18 км от Коканда, кишл. Урганчи).
25. Киргизская ССР, Алайская долина, 73 экз.
26. Казахская ССР, Чимкентская обл., 16 экз. (Тюлькубасский р-н, с. Новополисаевка, заповедник Аксу-Джабаглы).
27. Центральный Тянь-Шань, 8 экз. (Кеченский хр., Куулук-Тау).
28. Казахская ССР, юг Алма-Атинской обл., 10 экз.
29. Киргизская ССР, окр. оз. Иссык-Куль, пос. Покровка, 127 экз.
30. Казахская ССР, Талды-Курганская обл., Лепсы, 22 экз.
31. Казахская ССР, Восточно-Казахстанская обл., 27 экз. (хр. Тарбагатай).
32. Тувинская АССР и Монгольская народная республика, 39 экз., в том числе: Тува, 7 экз. (Монгун-Тайгинский р-н, г. Каргы; южный склон хр. Танну-Ола, р. Ирбитей; Тес-Хемский р-н, с. Холь-Ежу; Эрзипский р-н, Ховдей); Монголия, 32 экз. (Ара-Хангайский аймак, южный Хангай и Товшрулех; Восточно-Гобийский Аймак, Хатыл-булак; Хобийский аймак; Дзабханский аймак; окр. г. Улясутай).

### Изменчивость $M^3$

Рисунок жевательной поверхности  $M^3$  у слепушонок подвержен, как и у многих других *Microtinae* [Громов, 1976], значительной изменчивости. Спектр изменчивости  $M^3$  в порядке усложнения его рисунка представлен на рис. 1. Жевательная поверхность  $M^3$  может быть как очень сложной (см. рис. 1: 13—20), так и упрощенной почти до полного отсутствия углов (см. рис. 1: 1—8), что напоминает возрастную изменчивость по мере стирания зубов. Для количественной оценки изменчивости  $M^3$  было выделено 4 морфотипа, используя в качестве критерия строение нижней лопасти — наиболее изменчивой части зуба:

морфотип I (простой) характеризуется округлой нижней лопастью (см. рис. 1: 1—9);

морфотип II (см. рис. 1: 10, 11), «усложненный», на нижней лопасти есть небольшая «пятка» — внутренний выходящий угол;

морфотип III, «сложный» (см. рис. 1: 12—15). На нижней лопасти зуба есть сильно выступающая «пятка»;

морфотип IV, «раздвоенный» (см. рис. 1: 16—20). Нижняя лопасть зуба раздвоена.

Формы  $M^3$  16, 20, 21, 22 (см. рис. 1, а) отмечены у единичных особей.

В 32 исследованных выборках слепушонок были изучены частоты встречаемости этих 4 морфотипов (рис. 2). Выборки слепушонок с юго-востока ареала резко отличаются от остальных выборок высокой частотой встречаемости «сложных» (III) и «раздвоенных» (IV) морфотипов, суммарная частота которых варьирует от 65% в выборках 30 до 100% в выборках — 21, 22, 24. Количество «раздвоенных» (IV) морфотипов, наиболее сложных, может варьировать от 0 (выборки 27, 30) до 69% (выборка 32).

Высокая частота в выборках «сложных» и «раздвоенных» (III и IV) морфотипов  $M^3$  хорошо совпадает с распространением кариоморфы с  $2n=54$ ,  $NF=56$ . Особый интерес представляют ка-

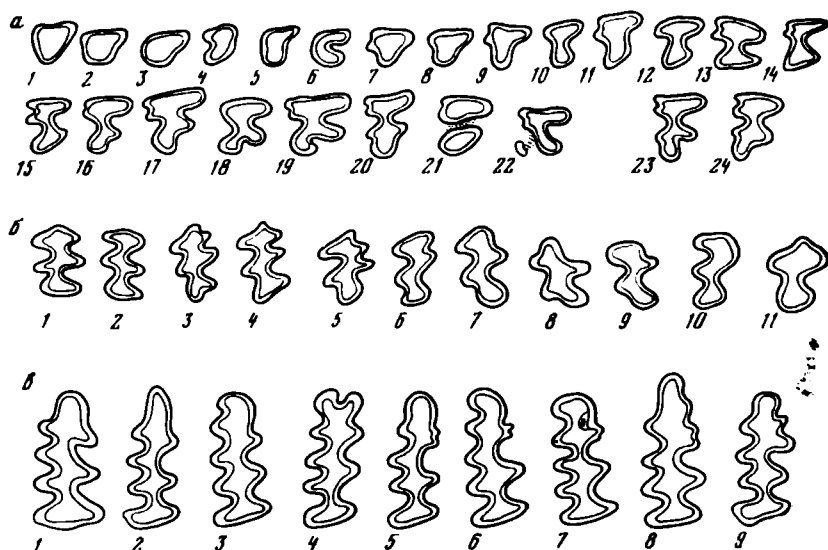


Рис. 1. Изменчивость строения жевательной поверхности коренных зубов у *Ellobius*

а — строение  $M^3$ : 1—22 — варианты  $M^3$  у надвида *E. talpinus*, 23 — *E. fuscocapillus*, 24 — *E. lutescens*; б — строение  $M^3$  у надвида *E. talpinus*; в — строение  $M_1$  у надвида *E. talpinus*

риологически не изученные слепушонки из Туркмении, где  $M^3$  — простого и усложненного строения (морфотипы I и II), причем среди простых морфотипов здесь преобладают формы  $M^3$  с наиболее упрощенным строением (1—8), сравнительно редкие в других выборках, где также преобладают морфотипы I и II.

В зоне обитания слепушонок с  $NF=56$  абсолютно доминируют сложная форма строения  $M^3$  (морфотипы III, IV). Можно предположить, что эти морфотипы могут служить морфологическими маркерами для популяций с  $NF=56$ . В таком случае кариологически не изученные слепушонки из Туркмении (за исключением крайнего востока республики) должны принадлежать к кариморфе, имеющей  $2n=NF=54$ . В восточной части Туркменской ССР должна проходить граница между двумя хромосомными формами.

В центральной части Казахстана слепушонки, судя по отсутствию музейного материала и данным И. Г. Шубина [1961], крайне редки.

У слепушонок с  $2n=NF=54$  (полностью акроцентрический кариотип) наиболее часто встречаются I и II морфотипы  $M^3$ , особенно формы 9—11 (см. рис. 1). В то же время в выборках с Южного Урала, Оренбургской, Актыбипской и Кокчетавской областей наблюдается повышенное содержание морфотипов III, составляющих в выборках 7, 8, 9, 10, 11, 15 соответственно 13, 19, 14, 21, 4, 16.

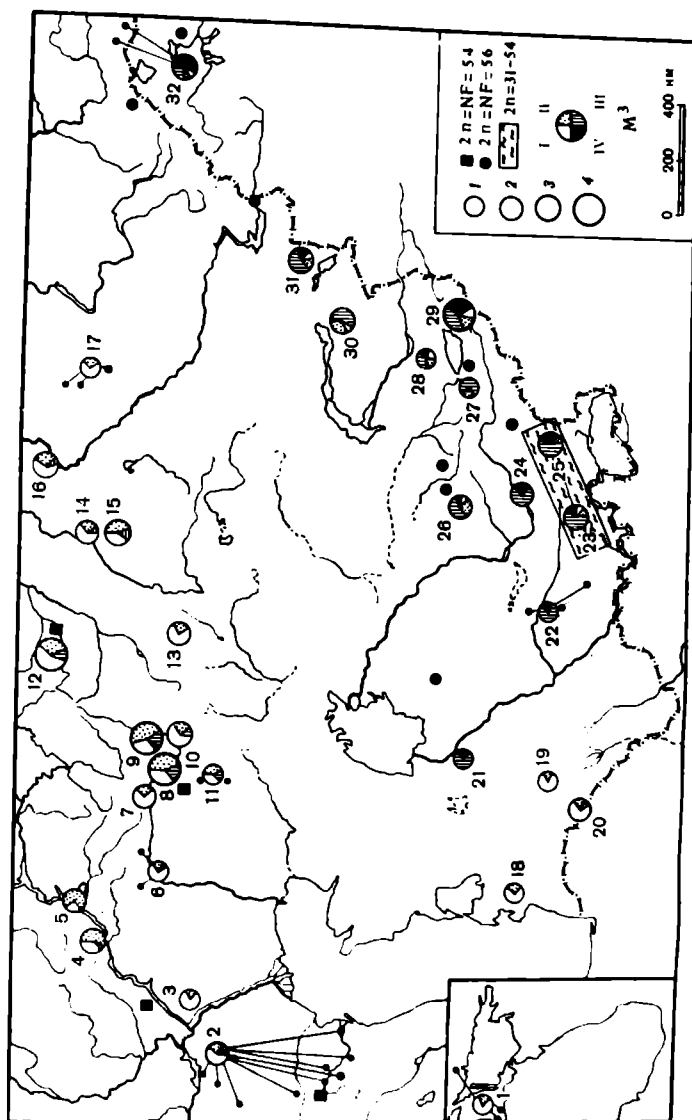


Рис. 2. Феногеография распределения частот морфотипов  $M^3$  в надвиде *E. talpinus* ( $\frac{1}{4}$  морфотипа)  
 На рис. 2-5 объем выборки (в экз.): 1 - 21; 2 - 21-50; 3 - 51-80; 4 - более 80. I-VI - варианты морфотипов

Если [как это предполагают В. А. Топачевский, 1973, И. В. Еремина, 1974, А. Г. Малеева, 1976] объединить часто встречающиеся в популяции морфотипы в группу основных (доминирующих), редко встречающиеся — в группу резервных, то для слепушонок с  $2n=NF=54$  основными морфотипами являются I и II, а для слепушонок с  $2n=54$ ,  $NF=56$  — морфотипы III и IV. Значительные различия в соотношении основных и резервных морфотипов в популяциях слепушонок из западной и юго-восточной частей ареала свидетельствуют о серьезных эволюционных изменениях, которые могут быть результатом давнего разделения этих двух групп слепушонок. Морфологическое и кариологическое различие этих двух групп слепушонок позволяет считать их разными видами, как и предлагает В. А. Топачевский [1965], выделив юго-восточные формы в вид *E. tancrei*. Следует заметить, что различия в строении  $M^3$  *E. talpinus* и *E. tancrei* не являются абсолютным критерием для их разделения. Популяции этих видов резко различаются лишь по частотам основных и «резервных» морфотипов.

Сложное строение (морфотипы III—IV)  $M^3$  у *E. tancrei* не является чем-либо новым в роде *Ellobius*. На рис. 1, а: 23, 24 изображены  $M^3$  слепушонок *E. fuscocapillus* и *E. lutescens*. Обращает внимание сходство их с  $M^3$  *E. tancrei*. В систематическом отношении *E. fuscocapillus* и *E. lutescens* (морфологически очень сходные между собой) отстоят от *E. tancrei* значительно дальше, чем *E. talpinus*, поэтому одинаковое строение  $M^3$  у *E. tancrei* и слепушонок подрода *Afganomys* оправданно рассматривать как проявление закона гомологических рядов в наследственной изменчивости [Вавилов, 1967].

Изучение частот морфотипов  $M^3$  у слепушонок из Таджикистана, принадлежащих к хромосомному Робертсоновскому вееру, и вида-двойника *E. altaicus* показало, что по строению  $M^3$  и соотношению частот морфотипов — это типичные представители *E. tancrei* (рис. 1: 23, 25).

### Изменчивость $M_3$

Строение нижнего коренного зуба ( $M_3$ ) слепушонок больше подвержено вариациям, чем строение  $M_1$  и  $M^3$ , вероятно потому, что роль его в жевании больше и, как следствие, действие на него стабилизирующего отбора более интенсивно. Тем не менее в строении этого зуба можно проследить варианты с хорошо развитым верхним наружным входящим углом и далее его постепенное исчезновение как результат слияния I и II наружных углов. По степени развития наружного входящего угла мы выделили 4 варианта морфотипов:

морфотип I. 1-й наружный входящий угол хорошо развит, расположение наружных и внутренних входящих и выходящих углов супротивное или почти супротивное (см. рис. 1: 1—2);

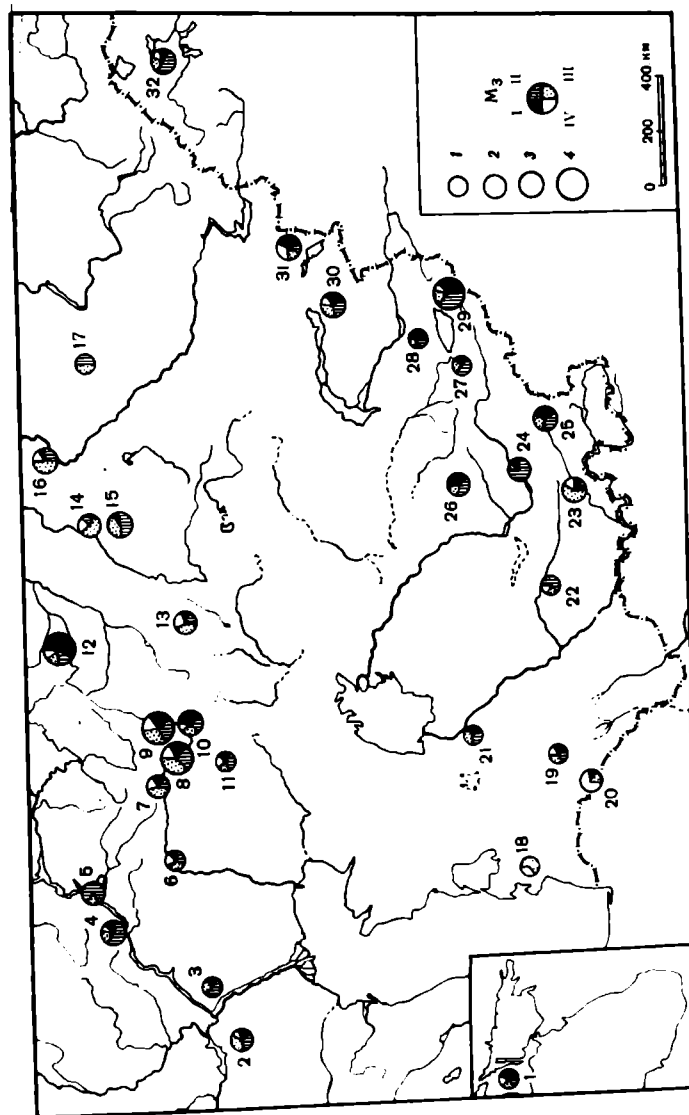


Рис. 3. Феногеография распределения четырех морфотипов M<sub>1</sub>, E. talpinus

морфотип II. 1-й паружный входящий угол хорошо развит, но паружные и внутренние входящие и выходящие углы не противопавны (смещение хорошо заметно) (см. рис. 1: 3—5);

морфотип III. 1-й наружный входящий угол развит слабо (почти «разглажен»), паружные и внутренние входящие и выходящие углы смещены друг относительно друга (см. рис. 1: 6—9);

морфотип IV. Зуб упрощен, 1-й наружный входящий угол отсутствует (см. рис. 1: 10—11). Вариант II встречается редко.

Частоты морфотипов  $M_1$  в 32 изученных популяциях слепушенок показаны на карте (рис. 3). Обращает на себя внимание сходство между собой географически близких выборок на Южном Урале (7, 8, 9, 10), а также в системе Тянь-Шаня — Джунгарского Алатау (25, 26, 27, 28, 29, 30). Значительный интерес представляют слепушонки из окрестностей Ашхабада (20), где наблюдается самая высокая частота (75,6%) морфотипов IV — наиболее упрощенных. Как показано выше,  $M^3$  в этой выборке также упрощен.

Слепушонки из Алайской долины (*E. alaicus*) по соотношению частот морфотипов  $M_1$  более сходны со слепушонками с Тянь-Шаня (27, 28, 29), чем со слепушонками из Таджикистана, где наблюдается повышенная частота морфотипов III (52,6%) и IV (21,1%), тогда как  $M^3$  здесь сложного строения.

Строение  $M_1$  не может быть использовано в отличие от  $M^3$ , как видовой признак *E. talpinus* или *E. tansgei*, но может быть использовано для межпопуляционных сравнений, а также для выявления своеобразия отдельных популяций.

### Изменчивость $M_1$

Жевательная поверхность  $M_1$  подвержена значительной изменчивости, особенно это касается паракоидного отдела этого зуба. На рис. 1, в были показаны некоторые варианты строения  $M_1$ . Паракоидный отдел  $M_1$  может быть высоким (см. рис. 1, в: 2, 8, 9), средним по величине (см. рис. 1, в: 1, 4—5) или низким (см. рис. 1, в: 3, 6, 7). Головка паракоида может иметь призматическую складку (рис. 1, в: 5, 6, 7, 8), которая может быть хорошо развита. Головка паракоида  $M_1$  может нависать, образуя с внутренней стороны зуба дополнительные входящие и выходящие углы. Варианты 7 (зуб имеет «марку»), 8 и 9 встречаются очень редко, тогда как варианты 1—6 обычны у слепушенок.

В качестве признаков  $M_1$  — маркеров генотипического состава популяций слепушенок мы выделили по степени развития призматической складки  $M_1$  следующие морфотипы:

морфотип I. Призматическая складка хорошо развита и присутствует на обоих зубах;

морфотип II. Призматическая складка хорошо развита, присутствует на одном зубе;

морфотип III. Призматическая складка зачаточна, есть на одном или обоих зубах;

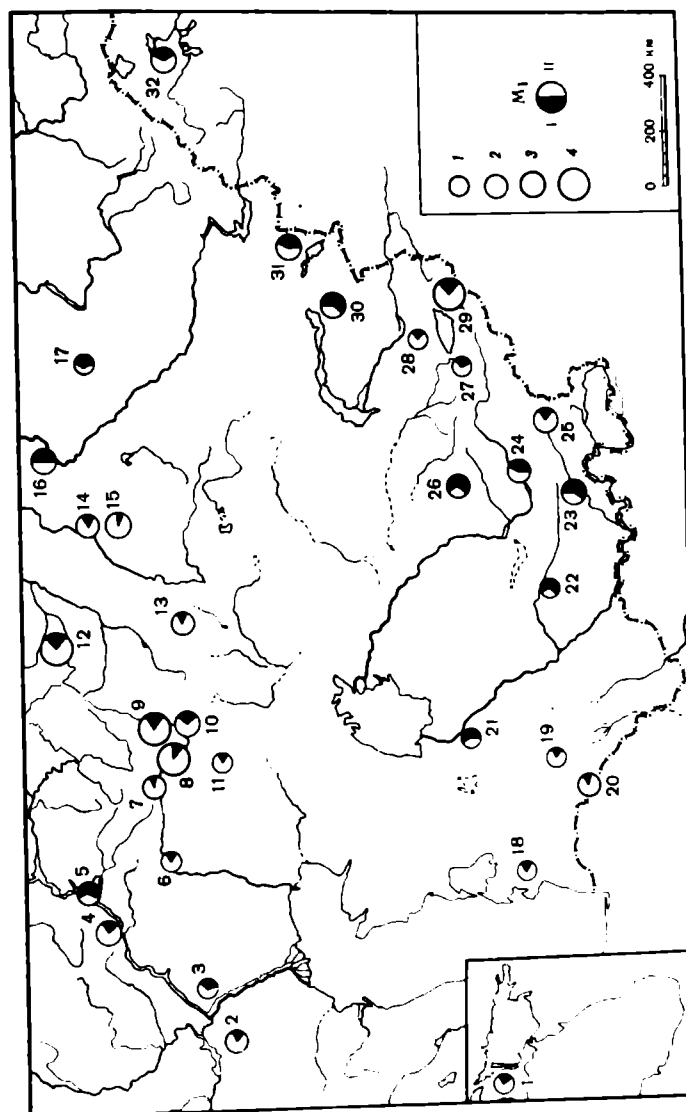


Рис. 4. Феногеография частот четырех морфотипов *M<sub>1</sub>* (призматическая складка) в пидвиде *E. latrinus*

морфотип IV. Призматическая складка отсутствует.

На рис. 4 представлены результаты изучения распределения частот морфотипов  $M_1$  в изученных выборках слепушонов. Как отмечалось, В. А. Топачевский [1965] считает, что наличие призматической складки почти у 100% особей наряду со сложным строением  $M^3$  — видовой признак *E. tapsciei*. Наши результаты показывают ошибочность такого утверждения, обусловленную тем, что В. А. Топачевский в качестве представителей *E. talpinus* исследовал слепушонов подвидов *E. t. tanaiticus* (Крым) и *E. t. transcaspiæ* (Туркмения), у которых, действительно, число особей, имеющих хорошо развитую призматическую складку, составляет, по нашим данным, 0—14%, а имеющих зачаточную, — 2—16—21%. Не встречается или редко встречается призматическая складка у слепушонов с Кавказа (см. рис. 4: 2) и Поволжья (см. рис. 4: 3, 4) в некоторых выборках из Казахстана (11, 13, 14). Но в выборках с южного Урала и Оренбургской области (7—10), Челябинской (12) и Омской (16) областей процент особей с хорошо развитой призматической складкой высок (30—57%).

В выборках *E. tapsciei* процент особей, имеющих хорошо развитую призматическую складку, высок (37,5—100%). Причем, как и в случае с  $M^3$ , наблюдается резкое различие в частоте морфотипов  $M_1$  между выборками из Туркмении (см. рис. 4: 18, 19, 20 и 21). Но среди типичных *E. tapsciei* обнаружены популяции с крайне незначительным процентом особей, имеющих призматическую складку. Такова выборка 29 из окрестностей оз. Иссык-Куль, где лишь 3,6% особей имеют призматическую складку. В выборке 32 (Тува, Монголия) таких особей всего 17%. Слепушонки из Таджикистана и Алайской долины (23, 25) сходны по частоте встречаемости особей с призматической складкой (56,1 и 48% соответственно).

Таким образом, призматическая складка  $M_1$  может служить удобным признаком для сравнения между собой популяций слепушонов, не являясь при этом, как и отдельные морфотипы  $M_2$ , маркером одного из видов надвида *E. talpinus*.

Две группы морфотипов  $M_1$  могут быть выделены по признаку «нависание головки параконида»:

морфотип I. Головка параконида нависает, образуя дополнительные входящий и выходящий внутренние углы;

морфотип II. Головка параконида не нависает.

На рис. 5 представлены результаты исследования выборок слепушонов по наличию этого признака. Как видно, нависание головки параконида, усложняющее строение  $M_1$ , чаще встречается в выборках *E. tapsciei*, достигая 67% (22, 26). Выборка 21 из восточной части Туркмении и по этому признаку резко отлична от остальных туркменских выборок (18—20). Но и среди *E. talpinus* отмечены выборки с высокой частотой встречаемости нависания головки  $M_1$ . Это выборки 5 (57,1%) и 16 (42,9%). Тем не

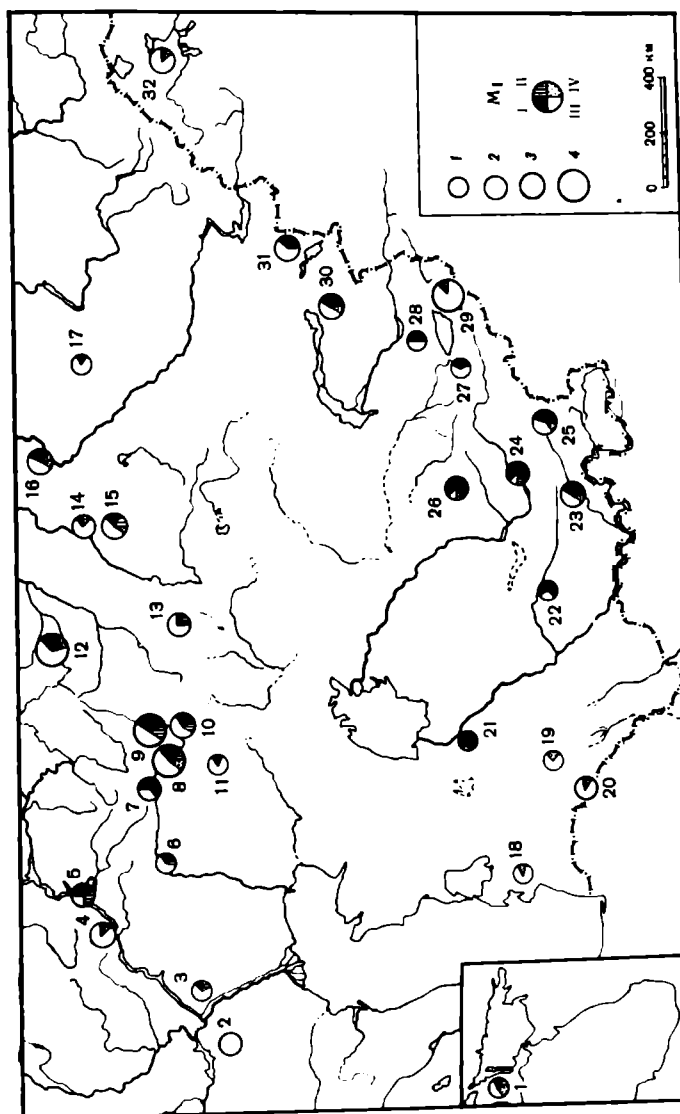


Рис. 5. Феногеография частот двух морфотипов *M<sub>1</sub>* (написание головки паракониды) у надвида *E. latrinus*

менее можно говорить о том, что для вида *E. tansgei* характерно более сложное строение  $M_1$ , так как у них в целом чаще встречаются и призматическая складка, и нависание головки паракониды.

## Заключение

Использование популяционно-морфологического метода позволяет различать две основные кариоморфы слепушонок по специфическим частотам зубных морфотипов, делает возможным установление границ обитания каждого из двух видов слепушонок (*E. talpinus* и *E. tansgei*), используя музейные коллекции этих грызунов.

Упрощение рисунка жевательной поверхности моляров у слепушонок представляет собой, по-видимому, вторичное явление. Упрощение  $M^3$ ,  $M_1$ ,  $M_2$  наиболее ярко выражено у слепушонок из Туркмении, а в целом — у *E. talpinus*, имеющих  $2n = NF = 54$ . Но отдельные группы популяций (с южного Урала и Оренбургской области) содержат значительное число особей со сложным (для слепушонок архаичным) строением  $M^3$ ,  $M_1$  и  $M_2$ .

Разнохромосомные слепушонки из Таджикистана и *E. alaicus* по строению зубной системы — типичные представители *E. tansgei*, что так же, как и результаты их биохимического исследования [Lyapunova et al., 1980], говорит в пользу их недавней хромосомной дифференцировки.

## ЛИТЕРАТУРА

- Белянин А. Н. Кариологический анализ обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) из северной части ареала. — В кн.: Вопросы физиологической и популяционной экологии. Саратов: 1970, вып. 1, с. 140—142.
- Быкова Г. В. К вопросу об изменчивости кариотипов у обыкновенной слепушонки. — В кн.: Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск, 1976, с. 28—29.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1967.
- Воронцов Н. Н., Лапунова Е. А., Закарян Г. Г. и др. Кариология и систематика рода *Ellobius* (Rodentia, Microtinae). — В кн.: Млекопитающие (эволюция, кариология, систематика, фаунистика): Материалы ко II Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Новосибирск, 1969, с. 127—129.
- Воронцов Н. Н., Раджабли С. И. Хромосомные наборы и цитогенетическая дифференциация двух форм слепушонок надвида *Ellobius talpinus* Pall. — Цитология, 1967, т. 9, № 7, с. 848—852.
- Еремича И. В. География и эволюция фенотипа рисунка жевательной поверхности коренных зубов некоторых представителей подсемейства Microtinae (Rodentia, Cricetinae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1974.
- Еремича И. В., Ерофеев А. В. Изменчивость рисунка жевательной поверхности первого нижнего моляра позднеплейстоценовой и современной обыкновенной слепушонки юго-востока европейской части СССР. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1976, вып. 3(5), с. 96—103.
- Иванова В. Г. Хромосомный комплекс обыкновенной слепушонки. — Цитология, 1976, т. 9, № 7, с. 846.

- Ляпунова Е. А., Воронцов Н. Н. Генетика слепушонов (Ellobius, Rodentia).— Генетика, 1978а, т. 14, № 11, с. 2012—2021.
- Ляпунова Е. А., Воронцов Н. Н., Коробицына К. В. и др. Робертсоновский веер *Ellobius talpinus*.— В кн.: Тез. II Междунар. тервол. конгр. (Brno, Czechoslovakia), 1978б, с. 412.
- Ляпунова Е. А., Ивануцкая Е. Ю., Якименко Л. В. Робертсоновский веер *Ellobius talpinus*.— В кн.: Тез. XIV Междунар. генет. конгр., 1978в, ч. 1, с. 266.
- Малеева А. Г. Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*).— В кн.: Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: Наука, 1976, с. 48—57. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 66).
- Огнев С. И. Звери СССР и прилегающих стран: Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, т. 7, с. 658—706.
- Топачевский В. А. Насекомоядные и грызуны Ногайской позднелистоносовой фауны. Киев, 1965, с. 97—100.
- Топачевский В. А. Грызуны Таманского фаунистического комплекса Крыма. Киев, 1973, с. 117—149.
- Шубин И. Г. Об экологии слепушонки в Центральном Казахстане.—Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 10, с. 1543—1551.
- Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны / Под ред. И. М. Громова. М., 1976. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 86).
- Яблоков А. В. Морфологическая изменчивость в популяциях млекопитающих: Зоология. Итоги науки, 1968, с. 45—84.
- Lyapunova E. A., Vorontsov N. N., Martynova L. Ya. Cytogenetical differentiation of burrowing mammals in the Palaearctic.— Proc. Inter. Symp. Sp. & Zoogeog. Europ. Mamm. Pr., 1974, p. 203.
- Lyapunova L. A., Vorontsov N. N., Korobitsyna K. V. et al. A robertsonian fan in *Ellobius talpinus*. In animal genetics and evolution.— In: Sel. pap. XIV Inter. Congr. Genet. Hague, 1980. 239 p.

## СОДЕРЖАНИЕ

Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций <i>А. В. Яблоков</i> . . . . .	3
---	---

### Часть первая

#### ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ФЕНЕТИКИ И МЕТОДЫ ФЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции <i>А. Г. Васильев</i> . . . . .	15
Фенетические исследования ископаемых популяций <i>А. Д. Григорьева</i> . . . . .	24
Теория селекционной идентификации генотипов растений по фенотипам на ранних этапах селекции <i>В. А. Драгавцев, А. Б. Дьяков</i> . . . . .	30
Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам <i>Л. А. Животовский</i> . . . . .	38
Феногенетический аспект исследования природных популяций <i>В. М. Захаров</i> . . . . .	45
Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок <i>Н. И. Ларина, И. В. Еремина</i> . . . . .	56
Адаптивная роль хромосомной изменчивости в популяциях цветковых растений <i>Л. А. Малахова</i> . . . . .	69
Географическая изменчивость и популяционная структура вида <i>Ю. И. Новоженев</i> . . . . .	78
Дополнительные возможности определения природы фенотипических признаков и изучения популяций позвоночных <i>А. С. Розанов</i> . . . . .	91
Фенотипическая структура континуальных популяций <i>С. О. Сергеевский</i> . . . . .	104
Эволюционные потенции хромосомно монотипных и полиморфных видов <i>В. Н. Стегний</i> . . . . .	112
Ландшафтно-экологическая изменчивость концентрации фенотипов в популяциях растений <i>В. А. Углов</i> . . . . .	119
Опыт применения бинарных отношений для оценки сходства биотических сообществ на примере наземных моллюсков <i>И. М. Хотуткин, Ю. А. Елькин</i> . . . . .	125

### Часть вторая

#### ВЫДЕЛЕНИЕ ФЕНОВ И ИЗУЧЕНИЕ ФЕНОФОНДА ПОПУЛЯЦИЙ

Полиморфизм по числу костных шипов и межпопуляционная изоляция трехиглой колючки ( <i>Caryocrosteus aculeatus</i> ) Белого моря <i>Н. В. Зюганов</i> . . . . .	133
--	-----

Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфофизиологических маркеров <i>С. А. Мамеев, А. К. Мазнев</i> . . . . .	140
К изучению преимагинальной изменчивости непарного шелкопряда <i>Л. М. Орлов</i> . . . . .	150
Возможности выделения элементарных вариаций в количественных признаках древесных растений <i>С. А. Петров, Ю. Н. Исаков, А. К. Буторина, А. Е. Самсонова, Г. П. Бугова</i> . . . . .	154
Некоторые результаты фенетических исследований сарматских перитов Молдавии <i>Г. С. Пламатьяла</i> . . . . .	161
Биохимическая природа фенотипического полиморфизма по окраске цветков у душистого горошка ( <i>Lathyrus odoratus</i> L.). <i>А. В. Раткин, В. С. Андреев</i> . . . . .	168
Изучение пространственно-генетической внутрипопуляционной структуры двух видов позвоночных животных ( <i>Lacerta agilis</i> L., <i>Clethrionomys glareolus</i> Schreb.) фенетическим методом <i>Л. В. Турутина</i> . . . . .	174

### Часть третья

### ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ И ФЕНОГЕОГРАФИЯ

Внутривидовая изменчивость и микроэволюция тибетского гольца <i>Nemachilus stoliczkae</i> <i>Т. А. Абылкасымова</i> . . . . .	188
Фены кожных узоров межпальцевых подушечек ладони и стоп человека <i>С. А. Антонюк</i> . . . . .	196
Феногеография и реконструкция истории вида <i>А. С. Баранов</i> . . . . .	201
Фенетические исследования китообразных в южном полушарии <i>Г. М. Вейнгер, Н. В. Дорошенко</i> . . . . .	214
Популяционная морфология плотвы ( <i>Rutilus rutilus</i> ) водоемов Верхней Волги <i>Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов, В. Н. Яковлев</i> . . . . .	222
Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука ( <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say.) в пределах ареала <i>Ф. С. Козманюк</i> . . . . .	233
Краниометрия и фенетика большой песчанки ( <i>Rhombomys opimus</i> ). <i>В. А. Лапшов</i> . . . . .	244
Исследования популяций лиственниц методами фенетики <i>Л. И. Милютин</i> . . . . .	255
Сравнительный фенетический анализ жилкования крыльев рапсового листоседа ( <i>Entomoscelis adonidis</i> ) в южной части горной Средней Азии <i>В. И. Чикатунов</i> . . . . .	261
Эпигенетический полиморфизм черепа сибирского крота ( <i>Talpa altaica</i> ) <i>Н. Г. Шубин, М. Л. Седокова</i> . . . . .	369
Морфологическая изменчивость кариологически дифференцированных популяций слепушонки падьвида <i>Ellobius talpinus</i> . <i>Л. В. Якименко, Н. И. Воронцов</i> . . . . .	276

УДК 591.151.

**Состояние исследований и некоторые проблемы феноетики популяций.** Яблоков А. В. — В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

В статье рассматривается современное состояние и некоторые проблемы развития феноетики популяций. Анализируется проблема фена, методы феногеографических исследований, связь феноетики с близкими областями популяционной биологии и другими биологическими дисциплинами. Подводятся итоги феноетических исследований за последние годы. Табл. 1, ил. 4, библи. 20 назв.

УДК 599.323;591.151.

**Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции.** Висильев А. Г. — В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

На примере исследования красной и рыжей полевок показана перспективность использования демографического, морфометрического и фенетического подходов для оценки уровня дифференциации внутривидовых группировок разного иерархического уровня: от внутрипопуляционных поселений до разных подвидов. Установлена прямая связь уровня популяционной дифференциации от длительности и степени пространственной изоляции. Табл. 4, ил. 5, библи. 20 назв.

УДК 56.07;564.

**Фенетические исследования ископаемых популяций.** Григорьев А. И. — В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

На конкретных примерах показана возможность изучения популяционного уровня на палеонтологическом материале с применением фенетического подхода. Библи. 10 назв.

УДК 581.15;575.822.

**Теория селекционной идентификации генотипов растений по фенотипам на ранних этапах селекции.** Драгачев В. А., Дьяков А. Б. — В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

В статье рассматривается теория селекционной идентификации лучших генотипов в популяциях растений на базе элементов аналитической геометрии. Табл. 1. Ил. 2. Библи. 8 назв.

УДК 57.087.1.

**Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам.** Животовский Л. А. — В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

На основании нового методологического подхода к получению показателей популяционной изменчивости, в соответствии с которым постулируются определенные требования, приводятся показатели, позволяющие оценить внутрипопуляционное разнообразие и сходство популяций по полиморфным признакам. Табл. 1, библи. 6.

УДК 57.018.725;598.113.6;597.531.

**Феногенетический аспект исследования природных популяций.** Захаров В. М. — В кн.: *Фенетика популяций*. М.: «Наука», 1982.

Обосновывается необходимость феногенетического аспекта исследования природных популяций при популяционно-генетическом и популяционно-морфологическом анализе. Рассматриваются подходы популяционно-феногенетического исследования. Обсуждаются возможности использования стабильности индивидуального развития как новой популяционной характеристики, дающей дополнительную информацию о состоянии природных популяций. Табл. 2, ил. 2, библи. 28 назв.

УДК 591.151+591.5.

**Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок.** Ларина И. И., Еремича Н. В. — В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

Рассматриваются методы выявления фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок. Обсуждается соотношение фено- и генофонда. Ил. 2, библи. 21 назв.

УДК 575.22;576.316.2;582.57.

**Адаптивная роль хромосомной изменчивости в популяциях цветковых растений.** Малахова Л. А.— В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

В статье на конкретных примерах анализируются некоторые цитогенетические особенности адаптации отдельных видов цветковых растений к различным условиям внешней среды. Рассматриваются следующие типы хромосомных изменений: структурные дислокации хромосом, изменения гетерохроматинных блоков, полиморфизм спутничных (ядрышкообразующих) хромосом. Ил. 3, библи. 23 назв.

УДК 595.7;591.151.

**Географическая изменчивость и популяционная структура вида.** Новоженко Ю. И. В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

В статье обосновывается необходимость изучения географической изменчивости не отдельных признаков, а отдельных популяций, в пределах вида, что позволит понять механизм видообразования и в ином свете увидеть микроэволюционный процесс. Табл. 3, ил. 4, библи. 19 назв.

УДК 57.087.1.

**Дополнительные возможности определения природы фенотипических признаков и научения популяций позвоночных.** Розанов А. С.— В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

В статье предлагается алгоритм, основанный на возможно более полном выделении всех разнородных закономерностей в распределении измеренных признаков в популяциях. С его помощью выбирается правильное решение в отношении природы используемых фенотипических признаков не из бесконечного множества возможных, а из вполне определенного небольшого числа вариантов.

Ил. 1, библи. 21 назв.

УДК 575.21+857;594.

**Фенотипическая структура континуальных популяций.** Сергеевский С. О.— В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

На примере фенетического анализа популяций литорального моллюска обосновывается отличие микроэволюционных процессов в континуальных популяциях от таковых в панмиктических популяциях.

Ил. 3, библи. 17.

УДК 575.2;575.8;576.316.

**Эволюционные потенции хромосомно мономорфных и полиморфных видов.** Стегний В. Н.— В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

На основании собственных и литературных данных по видовым комплексам двукрылых насекомых развивается положение об эволюционной инертности видов с адаптивным инверсионным полиморфизмом. Генераторами видообразования, напротив, являются узкоспециализированные, хромосомно мономорфные виды, занимающие обычно стволное положение в близкородственных видовых комплексах.

Ил. 1, библи. 23 назв.

УДК 575.21;581.55.

**Ландшафтно-экологическая изменчивость концентрации фенолов в популяциях растений.** Углов В. А.— В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

На примере анализа территориального распределения частот фенолов гребенника шиповатого обсуждается возможность решения проблемы фенетического картографирования с использованием хорошо разработанного в ландшафтоведении деления на природные территориальные комплексы.

Табл. 1, библи. 3 назв.

УДК 594.382.4;591.157.

**Опыт применения бинарных отношений для оценки сходства биотических сообществ на примере наземных моллюсков.** Хохуткин И. М., Елькин Ю. А.— В кн.: *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982.

Аналізу подвергнуты материалы по 975 видам наземных моллюсков. Признаки окраски раковины подчиняются тем же закономерностям, что и признаки, используемые в систематике и филогении моллюсков. Использование бинарных отношений дает надежный критерий сходства между сообществами.

Табл. 4, библи. 38 назв.

УДК 575.21:591.15:597.531

**Полиморфизм по числу костных щитков и межпопуляционная изоляция трехглазой моллюшки Белого моря.** Зюганов В. В.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

В статье рассматриваются особенности распространения трех морф трехглазой моллюшки в различных водоемах бассейна Белого моря, обсуждаются возможные пути возникновения морф и оценивается их таксономический статус. Полиморфизм по числу костных щитков обуславливается действием отбора или гибридизацией между разными популяциями.  
Ил. 1, библ. 15 назв.

УДК 575.2:581.412

**Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфофизиологических маркеров.** Малаев С. А., Мазнев А. К.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

В статье приводятся данные по внутривидовой изменчивости и структуре популяций древесных растений. Выявлена возможность использования ряда признаков в качестве маркеров при определении объема и границ популяций, указаны пути практического использования результатов исследования.  
Табл. 2, ил. 3, библ. 5 назв.

УДК 591.151:595.7

**К изучению пространственной изменчивости непарного шелкопряда.** Орлов Л. М.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

В статье описывается ряд признаков гусениц непарного шелкопряда, вариация которых рассматриваются как фенотипы.  
Библ. 3 назв.

УДК 575.2:581.412

**Возможности выделения элементарных вариаций в количественных признаках древесных растений.** Петров С. А., Исаков Ю. Н., Вуторина А. К., Самсонов А., Е. Бутова Г. П.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

Обсуждается возможность использования элементарных вариаций количественных признаков (интенсивность каллусогенеза в тканевой культуре, изменчивость монотерпенов, изменчивость каротиноидов и др.) для фенетического анализа популяций лесных древесных растений.  
Библ. 21 назв.

УДК 56.07:564.

**Некоторые результаты фенетических исследований сарматских чертов Молдавии.** Шлападала Г. С.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

Фенетический метод применялся для изучения двух видов чертов из сарматских отложений Молдавии. Выборки чертов из разных геологических периодов различались по частотам ряда фенотипов. Делается вывод о применимости фенетических методов для уточнения объемов различных таксономических единиц и определения направлений их развития во времени.  
Табл. 2, библ. 9 назв.

УДК 575.21:581.19

**Биологическая природа фенетического полиморфизма по окраске цветков у душистого горошка (*Lathyrus odoratus* L.)** Раткин А. В., Андреев В. С.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

Выявлены 4 группы сортов душистого горошка по признаку окраски цветков, различающиеся между собой по качественному составу флавоноидных пигментов. В пределах каждой группы сортов изменчивость обусловлена прежде всего количественным соотношением антоциановых пигментов.  
Табл. 2, ил. 1, библ. 15 назв.

УДК 598.113.6:591.151.

**Изучение пространственно-генетической внутривидовой структуры двух видов позвоночных животных (*Lacerta agilis* L., *Crotaphytus glareolus* Schreb.) фенетическим методом.** Турутина Л. В.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

Выявлены особенности применения фенетического метода для изучения внутривидовой структуры у прыткой ящерицы и рыжей полевки. Величина наименьших пространственно-генетических группировок у этих видов сходна и составляет в среднем 16—30 особей.  
Ил. 2, библ. 31 назв.

УДК 597.553:591.157

**Внутривидовая изменчивость и микроэволюция тибетского гольца *Nemachilus stoliczkae*. Абылмысылов Т. А.** — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

На географически небольшой территории обнаружены фенетически резко различные популяции гольцов. Выявлено сходство фенетических черт внутри экологически сходных групп популяций. Ведущим микроэволюционным фактором, действующим в условиях горных систем, по-видимому, является изоляция.

Табл. 1, ил. 4, библ. 8 назв.

УДК 572.524.12.

**Фены кожных узоров межпальцевых подушечек ладони и стопы человека. Антонож С. А.** — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

Сравнивались частоты фенов кожных узоров межпальцевых подушечек ладони и стопы у представителей разных рас. На основании анализа дендрограмм по исследованным признакам можно сделать вывод о том, что евразийская и экваториальная расы более сходны между собой, чем с азиатско-американской расой.

Табл. 4, ил. 2, библ. 8 назв.

УДК 591.15.157+591.93:598.113.6.

**Феногеография и реконструкция истории вида. Баранов А. С.** — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

На основании изучения географической изменчивости нескольких десятков дискретных признаков окраски (цвет и рисунок) у прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) из 135 точек ареала вскрыта глубокая фенетическая неоднородность вида. На основании феногеографических данных делается попытка реконструкции становления ареала этого вида в разные исторические эпохи.

Ил. 3, библ. 20 назв.

УДК 575.21:591.15:599.5.

**Фенетические исследования китообразных в южном полушарии. Вейнгер Г. М., Дорошенко Н. В.** — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

Выявлена ценность фенетического подхода для решения вопросов биохологической структуры китообразных. Обнаружены межпопуляционные различия для кашалотов и малых полосатиков южного полушария. Различия между малыми полосатиками южного и северного полушарий достигают видового уровня.

Ил. 2, библ. 17 назв.

УДК 574.3:575.21:597.554.3

**Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus*) водоемов Верхней Волги. Исаев Ю. Г., Касьянов А. Н., Яковлев В. Н.** — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

Методами фенетики изучалась плотва Рыбинского водохранилища. Обнаружено, что мелкие прибрежные популяции различаются между собой больше, чем популяции ходовой плотвы, разделенные большими расстояниями. Плотва из оз. Плещеево и оз. Неро отличается по ряду фенов от плотвы Рыбинского водохранилища.

Табл. 3, ил. 3, библ. 27 назв.

УДК 595.78:591.157

**Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotaga decemlineata* Say.) в пределах ареала. Козманюк Ф. С.** — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.

На основании феногеографических данных определена граница между северной и южной популяциями колорадского жука на западе Белоруссии. Установлена направленная изменчивость некоторых фенов во времени и пространстве. Доказана связь фенов с важнейшими биологическими свойствами организмов.

Табл. 6, ил. 2, библ. 14 назв.

УДК 599.323.4:591.151

**Краниометрия и фенетика большой пестянки (*Rhombotus orithus*). Лапшов В. А.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.**

Фенетические параметры достоверно маркируют группы больших песчанок разной степени пространственной изоляции. Выявлены фены-маркеры региональных и внутрирегиональных различий. Фенетические дистанции оказываются пропорциональными пространственной разобщенности сравниваемых группировок.

Ил. 3, библи. 17 назв.

УДК 575.2:581.412

**Исследование популяций лиственниц методами фенетики. Милютин Л. И.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.**

Методы фенетики применялись при изучении популяций лиственницы сибирской, лиственницы даурской, а также гибридного комплекса в зоне контакта ареала этих видов — лиственницы Чекановского. Использовались 14 морфологических, а также биохимические и кариологические признаки.

Ил. 2, библи. 7 назв.

УДК 595.768.2

**Сравнительный фенетический анализ жилкования крыльев рапсового листоеда (*Epitomoscella adonidis*) в южной части горной Средней Азии. Чикатунов В. И.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.**

Выявлены фены жилкования крыльев рапсового листоеда. Обнаружена повышенная степень фенетической изменчивости высокогорных групп популяций по сравнению с долинными. Выдвигается предположение о существовании в высокогорьях видов-двойников и типичного вида в долино-пустынных районах. Табл. 1, ил. 1, библи. 5 назв.

УДК 591.151:599.3

**Эпигенетический полиморфизм черепа сибирского крота (*Talpa altaica*). Шубин Н. Г., Седокова М. Л.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.**

Популяции сибирского крота различаются по частотам выделенных фенотипов черепа. В качестве фенотипов использованы число и расположение перфорационных отверстий на небной кости черепа и число предкоренных зубов на верхней челюсти. В окрестностях г. Анжеро-Судженска число фенотипов увеличивается за период с 1939 по 1986 г.

Табл. 1, ил. 4, библи. 6 назв.

УДК 575.21/22:576.316:599.3

**Морфотипическая заметчивость кариологически дифференцированных популяций слепушонки надвида *Ellobius talpinus*. Якименко Л. В., Воронцов Н. Н.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982.**

Изучалась морфотипическая заметчивость рисунка жевательной поверхности зубов слепушонки из музейных коллекций, собранных со всего ареала надвида. Две основные кариоформы слепушонки различаются по специфическим частотам зубных морфотипов, что позволяет установить границы их обитания, используя музейные коллекции.

Ил. 4, библи. 20 назв.

## ФЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Утверждено к печати Институтом биологии развития им. Н. К. Кольцова Академии наук СССР

Редактор издательства А. М. Гидаевич. Художник Д. И. Бочаров  
Художественный редактор Н. Н. Власик. Технический редактор Т. С. Жарикова  
Корректоры Л. И. Левашина, К. П. Лосева

ИБ № 24014

Сдано в набор 18.01.82. Подписано к печати 17.05.82 Т-04335. Формат 60×90/16.  
Бумага книжно-журнальная. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 18,75. Усл. кр. отт. 19. Уч.-изд. л. 21,2. Тираж 3000 экз. Тип. экз. 1298. Цена 2 р. 20 к.  
Издательство «Наука» 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90  
2-я типография издательства «Наука» 121009, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10