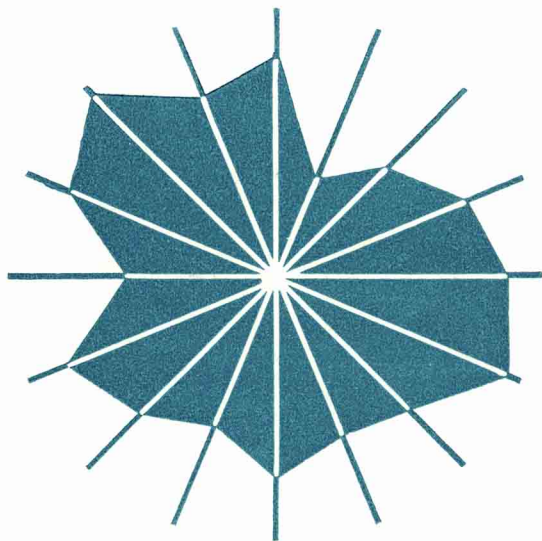


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ФЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

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

ФЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1982

В сборнике, содержащем в основном материалы Второго Всесоюзного совещания по фенетике популяций (Москва, 1979), отражены основные направления исследований в этой области. Представленные работы касаются фенетики популяций животных и растений, распространения фенетических методов в палеонтологии и физиологии, разработки новых методов фенетических исследований, и общих теоретических подходов и принципов фенетики. В нем отражен спектр фенетических исследований, ведущихся в нашей стране, и новые возможности, открываемые при использовании фенетического подхода в изучении природных популяций.

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

Ответственный редактор
доктор биологических наук
А. В. ЯБЛОКОВ

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 фаун в определенных частях ареала двух близких надсемейств инфраотряда Helixiina. 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 не 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, Jaeckel, 1962; Clench, Turner, 1962, 1964, 1966; Solem, 1965, 1966; Шилейко, 1972, 1978, 1979; Backhuys, 1975; Дамянов, Лихарев, 1975; Kerney, 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 семействам, 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 в виде части биотических сообществ или 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*, *Sepaea nemoralis*, *S. hortensis*, *Bradybaena fruticum*, *Br. similaris*, *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—однополосыми, бесполосыми—многополосыми, полосатыми полиморфными и полосатыми номоморфными 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: $M_i \{x_{i,j}\}$, $j = 1, t$, где $x_{i,j}$ — отдельные виды. Степень сходства между регионами оценивается количественно. Это означает, что мы должны построить функцию сходства на множестве H [Дюран, Оделл, 1977] следующим образом. Возьмем произвольную пару из

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

Регион	Окраска раковины						Общее число видов
	Бесполо- сая	Бесполо- сая—од- нополо- сая	Бесполо- сая— много- полосая	Полоса- тая по- лиморф- ная	Полоса- тая мо- номорф- ная		
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 φ 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 $S_{ij}(x_i \varphi x_j)$, где x_i из M_i, x_j из M_j и отнесем к сумме S пар $x_i \varphi y_j$, 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, XXII, XXI+XI в когортах признаков 2-3-4, 2-3-4-5, 1-2-3-4-5

	XXII	XIV		XXI+XI	XIV
XXI+XI	82; 73; 74	34; 18; 16	XXII		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:



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 относительно 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.
- Виленьки Б. Я., Шилейко А. А.* Способ оценки уровня эндемизма фауны.— Зоол. журн., 1979, т. 58, № 11, с. 1720—1727.
- Дюран Б., Оддел 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.
- Сузанов В. В.* Связь между площадью острова и видовым разнообразием.— В кн.: Тез. докл. VII Всесоюз. зоогеогр. конф. М.: Наука, 1980, с. 169—171.
- Хохуткин И. М.* О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Vaduybaena 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).
- Vackhuys W.* Zoogeography and taxonomy of the land and freshwater molluscs of the Azores. Amsterdam: Backuys 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* (Puppuiniinae: Camaenidae).— J. Malacol. Soc. Austral., 1962, vol. 6, p. 3—33.
- Clench W. J., Turner R. D.* Monographs of the genera *Megalacron* and *Rhytidocncha* (Papuiniinae: Camaenidae).— J. Malacol. Soc. Austral., 1964, vol. 8, p. 36—71.
- Clench W. J., Turner R. D.* Monographs of the genus *Rhynchotrochus* (Papuiniinae: 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., Лузарев И. М.* Сухоземни 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 — Janelidae). 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 Britain 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., Jaekel S. G. A.* Mollusken.— In: *Die Tierwelt Mitteleuropas, Ergänzung zu II Bd. 1.* Leipzig, 1962, S. 1—294.