

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

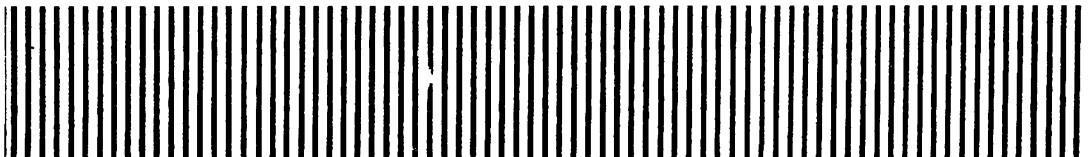
1

ЯНВАРЬ—ФЕВРАЛЬ

1983



Издательство «Наука»



УДК 594.382;575.175

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛИМОРФНОЙ СТРУКТУРЫ
НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА
BRADYBAENA FRUTICUM (MÜLL.)**

И. М. Хохуткин

Исследование полиморфизма популяций разных видов животных имеет сравнительно-эволюционное значение. Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению популяционных структур, многие вопросы не решены. К таковым в первую очередь относится вопрос о границах популяций в природе. Трудности выявления этих границ связаны с двумя моментами. Во-первых, в подавляющем большинстве случаев неизвестна генетика изучаемых признаков; признаки, трактуемые как элементарные, зачастую достаточно сложны, что затрудняет их анализ. Во-вторых, многие исследования относительно кратковременны, и из поля зрения выпадают колебания (сезонные, хронографические и т. д.) тех или иных показателей, могущих существенно изменить первоначальную характеристику данной структуры. Цель настоящей работы — анализ многолетних наблюдений за внутривидовыми параметрами одной из популяций. Это позволит выработать подход к динамической оценке популяций вида в целом.

Исследования проводились в Удмуртии (г. Сарапул) с 1965 г.; собран 15 901 моллюск. Смежные колонии вида располагались на левобережье Камы. Подробное описание местообитания приведено в предыдущих публикациях (Хохуткин, 1971; Лазарева,

Хохуткин, 1974; Хохуткин, Лазарева, 1975), где содержатся также предварительные данные по характеристике полиморфизма этих колоний.

В популяциях вида имеются две морфы — полосатая, имеющая на раковине одну цветную полосу, и бесполосая. Обозначим их условно как морфы I и 0. В опытах установлено моногенное наследование в системе этих признаков «опоясанности»; морфа I гомозиготна по рецессивному аллелю (Хохуткин, 1979). Анализ удобно вести в частотах однополосой морфы (q^2) и рецессивного гена (q). Номера местообитания и площадок приведены по ранее опубликованной схеме (Хохуткин, 1971).

Вначале охарактеризуем топографию распределения морф на примере выборки из одной колонии, сделанной в июле 1968 г. Было заложено 12 площадок по 1 м². Соотношение частот морф дает следующие значения q : 0,45; 0,58; 0,50; 0,71; 0; 0,56; 0,53; 0,41; 0,45; 0,39; 0,52; 0. При нанесении этих величин на сетку координат получаем кривую нормального распределения. Следовательно, животные размещаются по площади колонии так, что на наибольшей ее части преобладает морфа 0 — от 65 до 85%. Такое распределение проявляется на фоне агрегированных скоплений моллюсков как в отдельных куртинах растений, так и на отдельных растениях. Агрегированный тип распределения доказывается следующим расчетом. За все время наблюдений во всех колониях заложено 76 площадок по 1 м², с которых собрано 1211 животных (в среднем 15,9 экз. на одну площадку). Относительная дисперсия σ^2/\bar{x} равна 15,3. Среднеквадратическое отклонение $S = \sqrt{2/N-1}$ составит 0,16. Групповое распределение (теоретически, Грейг-Смит, 1967) наблюдается при $\sigma^2/\bar{x} > 1$, как и имеет место в данном примере. Достоверность отличия σ^2/\bar{x} от единицы рассчитывается по формуле $t = (\sigma^2/\bar{x} - 1)/S$. В нашем случае $t = 89$ при $P \ll 0,001$.

Отмеченная суточная изменчивость активности моллюсков, связанная с колебаниями температуры и влажности, вносит свою долю в перераспределение животных на конкретных площадках, не изменяя характеристики распределений в целом.

Перейдем к анализу сезонной изменчивости «опоясанности». Соотношение частот морф на одних и тех же площадках сбора могло существенно меняться или, напротив, оставалось постоянным в течение вегетационного периода. В целом за весь период наблюдений по всем колониям распределение q довольно равномерно. Средневзвешенные оценки показывают определенное увеличение этой величины в июле и уменьшение к концу вегетационного сезона до исходного значения. В начале лета (май—июнь) она составляет 0,34, в июле—августе 0,37, в сентябре вновь 0,34. Эти отличия достоверны ($t = 2,29$; $P = 0,02$). Такие изменения могут быть связаны со следующими факторами. В колониях отмечались осенние миграции животных старшевозрастных групп, связанные с поиском наиболее благоприятных условий для зимовки. Весенние скопления этих же животных связаны с выбором оптимальных мест (трухлявые пни, опад вокруг стволов с повышенной влажностью) для откладки яиц. Молодые животные располагаются по территории более равномерно. Причем на распределение животных разных морф может повлиять и различие их реакции на одинаковые факторы биогеоценоза.

Наблюдения за хронографическими изменениями структуры постоянно вели на пограничных площадках. На юге, на большом участке леса, располагалась колония I (площадки 1—3); приблизительно через 3 км на север находилась колония II (площадки 6—8); с площадкой 6 этой колонии непосредственно граничила IV колония в «островке» леса; через три метра к ней подступала территория другого, меньшего лесного участка, где располагалась площадка 1 колонии III. Среднее многолетнее соотношение частот двух морф не отличалось на площадках 6, 7 и 8 колонии II, как и на площадках 1, 2 и 3 колонии I. Эти соотношения отличались при сравнении площадок 1—3 и 6—8 в целом, так же как последних и площадки 1 колонии III (табл. 1).

Таблица 1

Количество животных морфы I в сарапульских колониях *Br. fruticum*,
% (в скобках — n)

Год	Колония			
	I	II	III	IV
1968	22,9(493)	20,0(105)	9,8(102)	—
1969	12,3(106)	11,3(106)	4,7(107)	8,7(104)
1972	26,4(784)	21,0(935)	11,6(354)	10,1(238)
1973	22,5(258)	18,4(2348)	10,7(852)	8,6(209)
1974	22,4(174)	19,8(601)	13,7(564)	8,3(109)
1975	25,2(107)	15,1(159)	14,9(174)	9,6(52)
1976	21,3(282)	14,5(454)	10,8(223)	8,0(100)
1977	21,7(411)	16,3(724)	18,4(365)	7,0(201)
1978	22,2(162)	15,2(402)	10,2(245)	10,6(113)
1979	25,0(200)	16,7(156)	13,8(123)	18,1(105)
1980	26,4(110)	18,0(195)	12,6(103)	10,6(85)
1981	21,0(100)	20,7(169)	11,8(110)	0(26)
Среднее	23,2(3187)	18,1(6354)	12,4(3322)	9,5(1342)

Соотношение частот морф в колонии IV отличалось от такового колоний II и III, но было ближе к колонии III, из которой, вероятно, в большей мере происходит пополнение этого поселения.

Предварительные расчеты показали, что соотношение частот морф не меняется с возрастом. Поэтому сравнивались выборки в целом за каждый год. Вначале рассматривали выборки за все время наблюдений, затем только те годы, где не было разрыва в наблюдениях, т. е. с 1972 г. (табл. 2).

Таблица 2

Значения χ^2 для анализа однородности выборки в каждой из колоний

Годы	Колония				Возможность принятия нуль-гипотезы
	I	II	III	IV	
1969—1981	14,5; $DF=11$ 6,72; $DF=9$	19,8; $DF=11$ 16,2; $DF=9$	24,9; $DF=11$ 17,7; $DF=9$	14,4; $DF=10$ 14,2; $DF=9$	Принимается
1972—1981					»
1969—1981					Отвергается
1972—1981					Принимается
1969—1981					Отвергается
1972—1981					»
1969—1981					Принимается
1972—1981					»

Для I и IV колоний можно говорить о несущественности хронографических колебаний нашего показателя; во II и III колониях они достоверны. Однако в колонии II колебания частот морф несущественно изменялись в 1972—1981 гг.

Анализ отклонений каждого из значений χ^2 от среднего выявил наибольшие колебания в 1969 и 1972 гг. в колонии I; в 1972 г. — в колонии II, в 1969 и 1977 гг. — в колонии III. Эти колебания безусловно связаны с флюктуациями численности, зависящей от взаимодействия микроклиматических факторов, в первую очередь температуры и влажности. Так, наибольшая численность моллюсков (до 90 экз/м²) отмечена в июле 1967 г. Сбор в этом, а также в 1965 г. производился на территории всех колоний без их разграничения. Количество осадков за апрель—июль составило 144, 163 и 196 мм, а сумма положительных температур за вегетационный период 2488, 2617 и 2142° соответственно в 1966—1968 гг. Изменения этих факторов, таким образом, могли существенно повлиять на изменение структуры той или иной колонии. Впоследствии происходило возвращение структуры к исходному состоянию, которое вновь могло быть нарушено, как, например, в колонии III в 1977 г.

Сравнение соотношений частот морф одновременно на всех участках показало, что вклад в изменчивость морфы 1 несравнимо больше, чем морфы 0 ($\chi^2=165$ и 34 соответственно при $DF=3$). Сравнение между собой колоний подтвердило существование их отличий ($\chi^2=199$, $DF=3$) и, следовательно, специфичность каждой из них. Отклонение χ^2 от среднего для всех колоний равны 87; 4,2; 53 и 55 соответственно.

Таким образом, относительно небольшие и зачастую однонаправленные колебания изученного параметра заставляют предполагать существование в данном местообитании единой популяционной системы в виде полуизолированных колоний.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступило в редакцию
12 мая 1982 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967, 357 с.
- Лазарева А. И., Хохуткин И. М. Сезонные изменения в полиморфной структуре двух популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) — Экология, 1974, № 6, с. 71.
- Хохуткин И. М. Полиморфизм и границы популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena*. — Экология, 1971, № 4, с. 73—80.
- Хохуткин И. М. О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.). — Генетика, 1979, 15, № 5, с. 868—871.
- Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Хронографические изменения полиморфной структуры смежных популяций *Bradybaena fruticum* (Müll.). — Информ. материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1975, с. 44—45.