

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

5

СЕНТЯБРЬ — ОКТЯБРЬ

1987



Издательство «Наука»



УДК 594 : 591.151.4

О ПОПУЛЯЦИОННЫХ АСПЕКТАХ МАЛАКОЛОГИИ В СССР

И. М. Хохуткин

В нашей стране за годы Советской власти малакология традиционно развивалась в русле классических дисциплин, в первую очередь систематики и зоогеографии. Развитие популяционно-экологического направления приобрело значительный размах в основном в начале семидесятых годов: появляются целенаправленные исследования авторских коллективов. Однако уже начиная с двадцатых годов выходит ряд ра-

бот, не потерявших свою актуальность и поныне. На пресноводных моллюсках выполнены работы, приведшие к созданию учения о стаии как экологической единице, направляющей изменчивость (Жадин, 1928), к созданию метода корреляционных плеяд (Терентьев, 1928). На наземных моллюсках проведены классические исследования дифференциации популяций и дивергенции при «мгновенном» видообразовании (Цветков, 1938, 1941); популяционным подходом характеризуются работы П. В. Матёкина (1940, 1950) о процессах видообразования и формирования фауны. Начальные процессы дифференциации популяций показаны при исследовании экологии близких видов морских моллюсков (Бекман, 1941).

Принципиально важны исследования А. Н. Голикова (1973, 1974), в которых он рассматривает процесс видообразования на примере морских моллюсков разных видов. Автор считает экофизиологическую адаптацию одним из основных процессов видообразования; аналогичный подход проявляется в работах А. В. Жирмунского (Жирмунский, Сергеева, 1973). Развивая далее свои взгляды, А. Н. Голиков (1973, 1976) делает чрезвычайно интересный вывод: адаптивный характер морфологических свойств высших таксонов определяется переносом от вида к виду нейтральных по отношению к экофизиологическим изменениям морфологических адаптаций и отбором морфологических свойств, наилучше приспособленных к биотической и абиотической среде существования как видов, так и высших таксонов. Этот перенос признаков сохраняет морфологическое единство макротаксона и историческую связь между подчиненными таксонами. Добавим, что дискретные признаки фенотипа (цветовые варианты в частном случае) в значительной степени скоррелированы с экофизиологическими свойствами, они более нейтральны в целом по отношению к факторам среды. Однако и в системе этих признаков сохраняется единство макротаксона, что позволяет рассматривать связи этих признаков как функционирующую во времени систему.

В серии работ (Алтухов, Калабушкин, 1974; Калабушкин, 1976 и мн. др.) развиваются взгляды на популяцию как на устойчивый популяционный комплекс. Рисунок на раковине морского моллюска *Littorina squallida* принимается (без генетических доказательств) за полиморфизм, представленный двухаллельной системой с неполным доминированием. Исследовался современный и ископаемый материал из изолированной лагуны на Южном Сахалине. Значительная пространственная гетерогенность связана с увеличением экологического разнообразия в акватории лагуны в течение времени. Несмотря на изменчивость в своих частях, популяционная система как целое сохраняет генетический состав, унаследованный от прапопуляции — средняя частота гена почти не изменилась за 2—2,5 тысячи поколений. Делается вывод об исключительной устойчивости стабильного полиморфизма. В работах, выполненных на наземном моллюске *Brephulopsis bidens* (наследование цветных морф которого доказано), популяция также рассматривается как популяционный комплекс, сохраняющийся несмотря на давление отбора (Алтухов, Лившиц, 1978; Лившиц, 1978). Гибель в популяциях этого вида составляет до 78% взрослых животных; миграция в репродуктивный период между отдельными колониями не превышает 2,4% особей за 10 дней, значительно (до 20%) возрастая к концу лета. Показано микроклимальное изменение морф в пределах непрерывной популяции, существование физиологических различий между морфами, которые обеспечивают сбалансированность полиморфизма за счет сезонного изменения вектора отбора. Биологическая функция субизолятов состоит в обеспечении популяционного гомеостаза.

На *Littorina obtusata* из Белого моря исследована фенотипическая

структура континуальных популяций (Сергиевский, 1982а и др.), под которыми имеются в виду популяции с постоянной плотностью населения, с нарушенной панмиксией вследствие изоляции расстоянием. Величина размера соседства индивидуумов («neighbourhood size») в них меньше размера популяции в десятки и сотни раз. Полиморфизм окраски раковины этого вида адаптивен и является механизмом, обеспечивающим существование популяций в условиях экологически неоднородной окружающей среды (зараженность партенитами трематод, опреснение, температура и т. д.). В пределах единой популяции такого типа могут происходить изменения фенотипической структуры. На другом объекте — *Sepaea hortensis* — показано (Сергиевский, 1982, 1983), что все основные этапы преобразования окраски раковины наследственно обусловлены, причем общая функциональная система полиморфизма окраски раковины заставляет предполагать ее наследственную обусловленность у моллюсков, не изучавшихся генетически (Сергиевский, 1983а и др.). Общее заключение С. О. Сергиевского сводится к тому, что поскольку признаки окраски раковины маркируют различия в разных сферах жизнедеятельности (фенотипическая и экологическая структура), полиморфизм не просто адаптивен, но и полифункционален. Полиморфизм — эффективный механизм гомеостатических регуляций в системе «популяция—среда».

Нами изучался полиморфизм популяций наземного моллюска *Bra-dybaena fruticum* в Предуралье и Зауралье; также было исследовано наследование окрасочных признаков раковины (Хохуткин, 1979, 1983, 1984; Хохуткин, Лазарева, 1985; Зейферт, 1985). Вид имеет две окрасочные морфы — бесполосную и однополосную, входящие в систему признака «опоясанность» («banding»). Наследование признака моногенно, доминирует бесполосная морфа, однополосная гомозиготна по рецессивному аллелю. Анализ производили в частотах рецессивной морфы (q^2) и рецессивного гена (q). Колонии вида в Предуралье обитают на левобережье р. Камы, в двух полуизолированных участках с преобладанием крапивы (*Urtica dioica*) в травянисто-кустарничковом ярусе, где вид имеет массовое распространение. Исследованная площадь имела протяженность с севера на юг около 4 км; ближайшие колонии (№ II, III, IV) отстояли друг от друга на 3—6 м. Структура колоний вида из Зауралья была аналогична, но животные занимали более разнородные станции. Сезонная изменчивость «опоясанности», связанная с осенними и весенними миграциями в пределах колоний, дает закономерные колебания с возвращением к исходному уровню. Наблюдения за хронографическими изменениями структуры полиморфизма постоянно вели на пограничных площадках предуральских колоний:

Год	Колония				
	I	II	III	IV	
1968	22,9	20,0	9,8	—	
1969	12,3	11,3	4,7	8,7	
1972	26,4	21,0	11,6	10,1	
1973	22,5	18,4	10,7	8,6	
1974	22,4	19,8	13,7	8,3	
1975	25,2	15,1	14,9	9,6	
1976	21,3	14,5	10,8	8,0	
1977	21,7	16,3	18,4	7,0	
1978	22,2	15,2	10,2	10,6	
1979	25,0	16,7	13,8	18,1	
1980	26,4	18,0	12,6	10,6	
1981	21,0	20,7	11,8	0,0	
1982	9,7	12,6	—	23,7	
Среднее, %	22,8	18,0	12,4	9,9	
<i>n</i>	3280	6449	3322	1380	

Сравнение колоний между собой по χ^2 подтверждает существенность их отличий и, следовательно, специфичность каждой из них.

Эмпирическое распределение q в репродуктивной группе животных («breeding size») в нашем случае приближается к теоретическому, отвечающему большой эффективной численности популяций. В такой популяции группировка частот генов происходит вокруг точки устойчивого равновесия. Такое состояние популяции, уравнивающее давление мутации, отбора и миграции, возникает при динамически стабильных факторах биогеоценоза. В предуральской популяции наблюдаем увеличение доли каждой из гомозигот на величину σ_q^2 за счет уменьшения доли гетерозигот. Это свидетельствует о подразделенности популяции по данной системе признаков. Аналогичная картина выявляется в зауральских колониях вида. Таким образом, есть все основания полагать существование крупных популяций этого вида как подразделенных популяций, состоящих из полуизолированных колоний. Распределение q в группе половозрелых особей и во всей популяционной выборке аналогично его распределению в репродуктивной группе. В предуральской популяции q колеблется от 0 до 0,6, в зауральской — от 0,2 до 0,8. Большой диапазон перекрытия показателей не изменяет достоверных различий двух популяций по наиболее частым значениям для каждой из них — 0,4 и 0,5 соответственно. В других популяциях вида из этих же районов, где производились разовые сборы, колебания q также велики. Поэтому только длительные наблюдения позволяют выявить изменчивость полиморфной структуры популяций из близких географических районов. Различия в фенотипической структуре двух популяций связаны с более совершенными энергетическими механизмами однополосной морфы при адаптации к пониженной температуре (Рункова и др., 1974). В зауральской популяции, находящейся в более «холодном» климате, ее процент выше.

У наземных моллюсков, главным образом *Bradybaenidae*, показана четкая структурированность как колоний, так и более крупных поселений (Абылкасымова, 1985). Она зачастую сохраняется, несмотря на различные флюктуации во времени. Подчеркивается иерархичность этих структур — подчиненность генетической структуры популяции общей генетической структуре групп популяций. Селективность окрасочных морф проявляется на фоне той или иной степени затененности фитоценозов; у *Br. fruticum* в слабо затененных биотопах отмечена тенденция на отбор бесполосной морфы. Адаптивность фенотипов эстераз не выявляется (Матёкин, Макеева, 1977). Фенооблик популяций изученных видов рассматривается как результат взаимодействия дрейфа генов и отбора. Определение «генетических расстояний» между популяциями наземных моллюсков, вычисленных как усредненное генотипическое различие между ними по исследованным полиморфным локусам, позволяет найти, по мнению авторов, то количество времени («эволюционное время»), за которое может произойти установленная степень дивергенции между популяциями в связи с геоморфологическими и ландшафтообразующими процессами (Матёкин и др., 1983 и другие работы авторов).

Методом электрофореза белковых фракций показано, что тип популяционной структуры определяется способами размножения и расселения, особенностями ареала. У *Lymnaea stagnalis* расположение панмиктических популяций мозаично и никаких пространственных группировок, характеризующихся сходной частотой аллелей, обнаружить не удается. Подобная структурированность обусловлена, видимо, пространственной изоляцией отдельных водоемов. У *Palinopten yessoensis* вдоль советского побережья Приморья расположен ряд популяций, значительно различающихся между собой частотами аллелей отдельных

локусов и представляющих собой единую совокупность (Логвиненко и др., 1985). На морской двустворке *Crenomytilus grayanus* биохимически показана микропространственная генетическая дифференциация популяций, подразделенность поселений в заливе Петра Великого (Японское море). Разнос личинок по акватории определяет единый генный пул ($I_{Nei}=0,01$). Однако наблюдаются значительные генетические различия между соседними друзами вследствие процесса естественного отбора (Картавцев и др., 1978; Балакирев, Пудовкин, 1984). Другой вид, исследованный в этом заливе (Никифоров, Пудовкин, 1977) — *Crassostrea gigas*, демонстрировал значительное генетическое сходство своих поселений. В этом же заливе исследовался аллозимный полиморфизм *Mytilus edulis* (Картавцев, 1981). Здесь обитают генетически единые подразделенные популяции, состоящие из большого числа поселений. Показана сбалансированность адаптивного полиморфизма. В целом работы «биохимического» направления приводят разных авторов зачастую к противоречивым выводам как в отношении связей биохимических и морфологических тестов, так и собственной оценки закономерностей, получаемых тем или другим путем. Такие противоречия объясняются сложностью исследуемого объекта, т. е. вида. Как показал Я. И. Старобогатов (1977), промеры особей ряда видов *Unio*, *Crassiana* и *Anodonta* из смешанных популяций говорят о том, что они не принадлежат к одной совокупности. Между тем формы не различались по набору воднорастворимых мышечных белков.

Таким образом, можно констатировать все возрастающий интерес советских авторов к исследованию популяционных вопросов малакологии. Наряду с традиционно развивающейся популяционной морфологией и фенетикой, значительную роль играют методы изучения белкового полиморфизма. Нам видится будущее этого направления во взаимосвязи различных подходов, в комплексной оценке популяционных структур. В то же время оно является органической частью проблем популяционной биологии, успешно развиваемой в нашей стране.

Институт экологии растений и животных
УрО АН СССР

Поступила в редакцию
5 марта 1987 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Абылкасымова Т. А. Микроэволюция в условиях гор. — Фрунзе: Илим, 1985. — 214 с.
- Алтухов Ю. П., Калабушкин Б. А. Стабильный полиморфизм в современной и ископаемой популяциях моллюска *Littorina squalida*. — ДАН СССР, 1974, 215, № 6, с. 1477—1480.
- Алтухов Ю. П., Лившиц Г. М. Факторы дифференциации и интеграции генофонда изолированной популяции моллюска *Chondrus bidens* (Kryn.). — ДАН СССР, 1978, 238, № 4, с. 955—958.
- Бекман М. К. К биологии морских Gastropoda — *Nassa reticulata* v. *pontica* Mouter и *Nassa (Cyclonassa) neritea* (L.). — Изв. АН СССР, сер. биол., 1941, № 3, с. 343—349.
- Балакирев Е. С., Пудовкин А. И. Микропространственная генетическая дифференциация популяций двустворчатого моллюска мидии Грея. — В кн.: Морфология, систематика, филогения и экогенез двустворчатых моллюсков. М., 1984, с. 10—12.
- Голиков А. Н. (Golikov A. N.). (Вид и видообразование у пойкилотермных животных.) Species and speciation in poikilothermal animals. — Mar. Biol., 1973, 21, № 4, с. 257—268.
- Голиков А. Н. Изменение внутривидовой пластичности в процессе эволюции и некоторые вопросы видообразования. — В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Труды ЗИН АН СССР, Л., 1974, 53, с. 174—208.
- Голиков А. Н. О количественных закономерностях процесса дивергенции. — В кн.: Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976, с. 90—96.
- Жадин В. И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Müll. — Серия: Монографии Волжской биол. станции, 1928, № 3, 94 с.

- Жирмунский А. В., Сергеева Э. П. Влияние среды и происхождения видов на формирование генотипических тепловых адаптаций морских беспозвоночных и их клеток — В кн.: Материалы эволюционного семинара. Владивосток, 1973, с. 61—67.
- Зейферт Д. В. Некоторые аспекты биоэнергетики наземных моллюсков. — В кн.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск; УНЦ АН СССР, 1985, с. 76—88.
- Калабушкин Б. А. Внутрипопуляционная изменчивость современной и голоценовой популяции *Littorina squalida*. — Журнал общ. биол., 1976, 37, № 3, с. 369—377.
- Картавец Ю. Ф. Аллозимный полиморфизм у двух видов мидий. — В кн.: Генетика и размножение морских животных. Владивосток, 1981, вып. 2, с. 36—58.
- Картавец Ю. Ф., Пудовкин А. И. Генетическая и морфометрическая изменчивость мидии *Crenomytilus grayanus* (Dunker). — В кн.: Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов. Л., 1978, с. 116—118 и 246—248.
- Лившиц Г. М. Адаптивное поведение как фактор поддержания генетической стабильности изолированной популяции наземного моллюска *Chondrus bidens* (Grup.). — Генетика, 1978, 14, № 3, с. 449—455.
- Логвиненко Б. М., Кодолова О. П., Правдухина О. Ю. Особенности популяционной структуры двух видов моллюсков с разными типами ареалов. — В кн.: Генетика популяций. М., 1985, с. 111—113.
- Матёкин П. В. К вопросу о происхождении горной фауны наземных моллюсков Заилийского хребта (Тянь-Шань). — Тезисы докл. научной конф. студентов биол. почв. факультета МГУ, 1940, с. 16—17.
- Матёкин П. В. Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории современных лесов района. — Зоол. журнал, 1950, 29, вып. 3, с. 193—205.
- Матёкин П. В., Макеева В. М. Полиморфная система эстераз и пространственная структура вида у кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Müll.). — Журнал общ. биол., 1977, 38, № 6, с. 908—913.
- Матёкин П. В., Пахоруклова Л. В., Уголкина Н. Г. и др. Опыт исследования внутривидового полиморфизма наземных моллюсков и реальность геолого-географических экстраполяций полученных результатов. — В кн.: Моллюски: систематика, экология и закономерности распространения. Л., 1983, с. 78—79.
- Никифоров С. М., Пудовкин А. И. Генетическая и морфометрическая изменчивость дальневосточной гигантской устрицы. — Тезисы докл. Всесоюзной научной конф. по использованию промысловых беспозвоночных на пищевые, кормовые и технические цели. М., 1977, с. 60—61.
- Рункова Г. Г., Максимов В. Н., Ковальчук Л. А., Хохуткин И. М. Эндогенная активность оксидаз и их реакция на тироксин в гомогенатах двух морф *Bradybaena fruticum* (Müll.) в условиях разных температур. — ДАН СССР, 1974, 219, № 2, с. 471—472.
- Сергиевский С. О. Клиальная изменчивость полиморфизма окраски раковины в популяции *Cerata hortensis* (Müll.). — Генетика, 1982, 18, № 11, с. 1845—1848.
- Сергиевский С. О. Фенотипическая структура континуальных популяций. — В кн.: Генетика популяций. М.: Наука, 1982а, с. 104—111.
- Сергиевский С. О. Парататрическая дифференциация популяций. — Журнал общ. биол., 1983, 44, № 4, с. 491—500.
- Сергиевский С. О. Полиморфизм окраски раковины моллюсков: параметрическая система. — В кн.: Моллюски: систематика, экология, закономерности распространения. Л., 1983а, с. 52—54.
- Старобогатов Я. И. О соотношении биологической и типологической концепций вида. — Журнал общ. биол., 1977, 38, № 2, с. 157—166.
- Терентьев П. В. Вариации раковины *Limnaea (Limnus) stagnalis* из окрестностей Чердына (Урал). — Русский гидробиол. журнал (Саратов), 1928, 7, № 3—4, с. 81—86.
- 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. Внутрипопуляционная изменчивость полиморфной структуры наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.). — Экология, 1983, № 1, с. 84—86.
- Хохуткин И. М. Организация и изменчивость полиморфной структуры видов наземных моллюсков. — Журнал общ. биол., 1984, 45, № 5, с. 615—623.
- Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Популяционная экология брюхоногого наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.). — В кн.: Региональные проблемы экологии. Казань, 1985, с. 122—124.
- Цветков Б. Н. Правые и левые формы моллюска *Fruticicola lantzi* и их географическое распространение. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1938, 47, № 5—6, с. 414—419.
- Цветков Б. Н. Изменчивость *Fruticicola lantzi* Lndh. (Mollusca, Pulmonata). — Сборник трудов Государственного зоол. музея МГУ, 1941, № 6, с. 287—302.