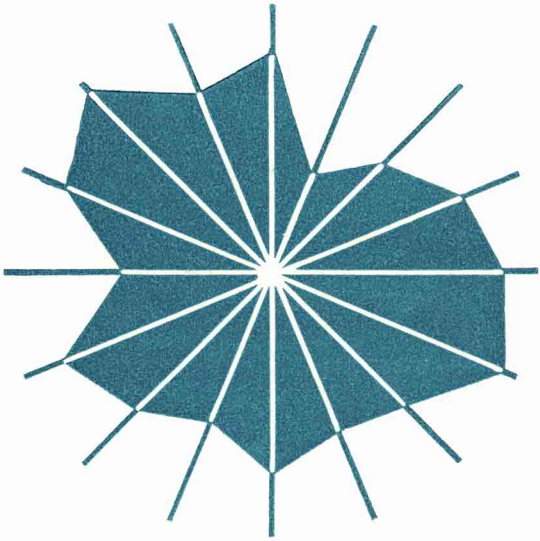
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ФЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

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

ФЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1982

УДК 632.937.2+591.526

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

Ф $\frac{2005000000-261}{055(02)-82}$ 483—82, кн. 2.

© Издательство «Наука», 1982 г.

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 УНЦ АН СССР, Свердловск

Вид, согласно биологической концепции, представляет собой систему викариирующих 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; Левонтин, 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. Основоположником 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; Gruneberg, 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 [Berry, 1963] доказал, что так же могут быть охарактеризованы и дикие популяции домовой мыши. 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 домовой мыши, 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 черепе не рассматриваются.

При обработке материала проводилась классификация особей, при которой отмечалось наличие того или иного признака на черепе 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 [Berry, 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 пойменные популяции рыжей полевки из Оренбургской области.

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

Поселение	1	2	3	4
1 – пойма Сакмары I		–0,006	0,012	–0,026
2 – пойма Сакмары II	0 ж		0,006	–0,028
3 – колки	0,014	0,010		–0,024
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 стенотопности вида, строгой его приуроченности к пойменным лесам. Было установлено, что зверьки избегают степных стаций 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.

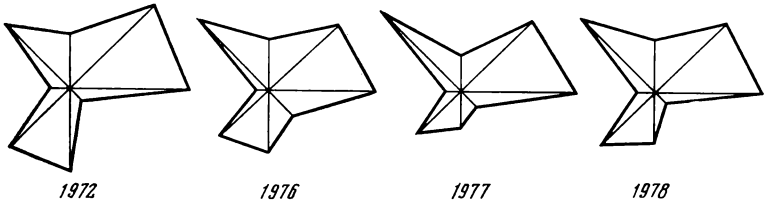
Из табл. 1 видно, что фенетические дистанции между этими поселениями крайне малы и ни одна из них не является статистически значимой.

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-



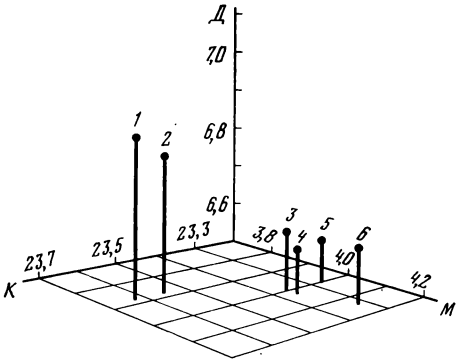


Рис. 1. Хронологические изменения встречаемости некоторых неметрических признаков в сакмарской популяции рыжей полевки (в %) в разные годы наблюдений

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

Д — длина диастемы (в мм);
К — кондилобазальная 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 внутрипопуляционными группировками. Изученный период времени охватывает около двадцати поколений полевок. 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. Фенетические 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		−0,005	0,029	0,044	0,048	0,086
2	0		0,013	0,054	0,065	0,071
3	0,015	0,011		0,017	0,068	0,084
4	0,021	0,023	0,011		0,029	0,079
5	0,022	0,025	0,023	0,017		0,013
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

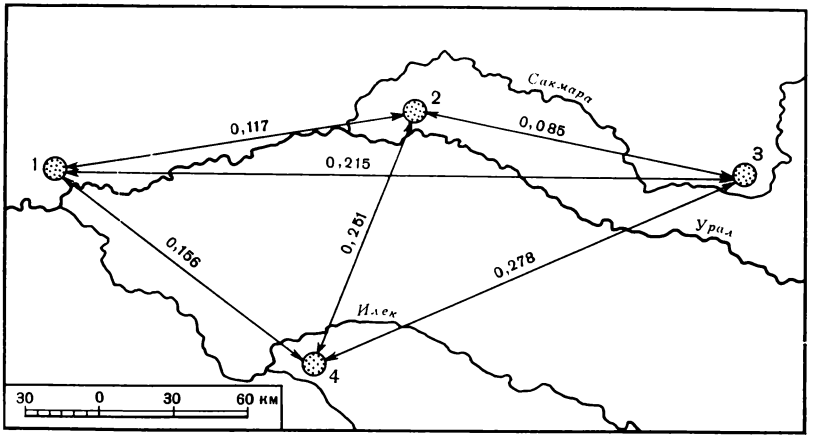


Рис. 3. **Фенетические дистанции между сравниваемыми популяциями рыжей полевки в Оренбургской обл. (1978 г.)**

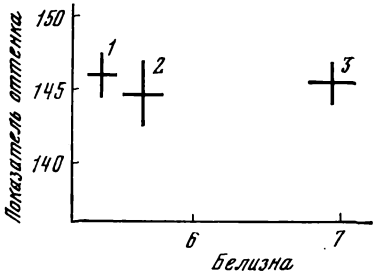
Популяции: *3* — сакмарская, *2* — оренбургская, *1* — илекская, *4* — шубарагашская

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 соединявшийся 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-



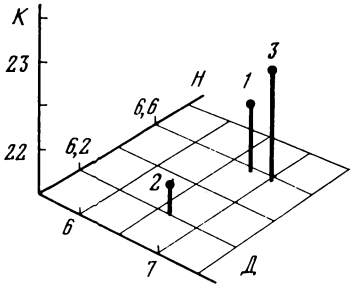


Рис. 4. Сравнение окраски изолированных популяций красной полевки

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 диастемы (в мм), *К* — кондилобазальная 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. r. 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±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). Напрашивается 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 популяциямим красной полевки

Популяции	1	2	3
1 – командорская		0,125	0,592
2 – камчатская	0,026		0,427
3 – сахалинская	0,097	0,091	

вполне адаптировалась к жизни на острове, причем ее экологическая структура резко изменилась. Популяция приобрела специфические островные черты фенооблика (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 полевками 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. (Тр. 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 естественноисторическая 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 G. M. Genetical studies on the skeleton of the mouse. V. «Interfrontal» and «parted frontals».— J. Genetics, 1952, vol. 51, p. 115—122.