

Ю. П. АЛТУХОВ, Б. А. КАЛАБУШКИН

СТАБИЛЬНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ В СОВРЕМЕННОЙ И ИСКОПАЕМОЙ ПОПУЛЯЦИЯХ МОЛЛЮСКА *LITTORINA SQUALIDA*

(Представлено академиком Н. П. Дубининым 7 I 1974)

Изолированные популяции, обитающие в рамках природных границ, не являются генетически однородными, а представляют собой системы субпопуляций, сформировавшиеся в процессе преемственной дифференциации во времени и в пространстве некоего предкового генофонда (¹). При исследовании таких подразделенных популяций как целого можно обнаружить их длительную стабильность в ряду поколений, что и было показано на нескольких примерах в статье (¹). В настоящем исследовании тот же подход использован в отношении современной и ископаемой популяций полиморфного по окраске раковины брюхоного моллюска *Littorina squalida* Broderip et Sowerby, изученного авторами на Сахалине в 1969—1973 гг. (рис. 1).

Задача работы состояла в том, чтобы на основе сформулированного ранее представления о природных популяциях как исторически сложив-

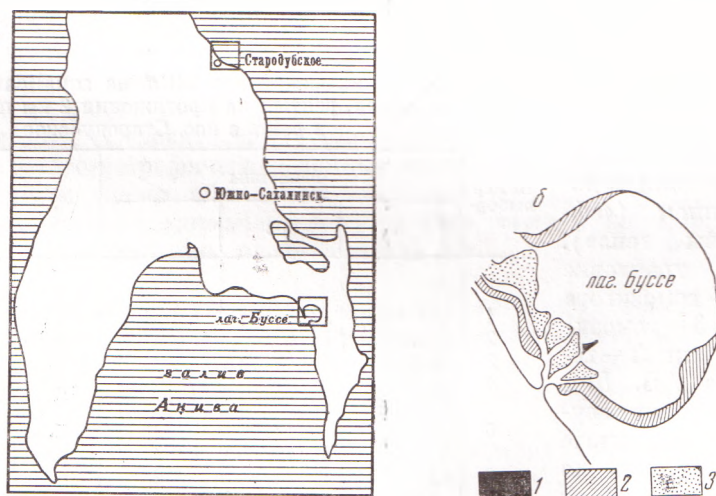


Рис. 1. Районы работ по генетике популяций *L. squalida* (выделено квадратом) (а) и локализация моллюсков в лагуне Буссе (б): 1 — устричная банка; 2 — прибрежные участки; 3 — нижняя литораль

шихся системах получить ответ на вопрос, как изменился генетический облик популяции, испытывающей давление изоляции и специфической внешней среды в условиях лагуны Буссе?

Littorina squalida представляет уникальный объект для такого рода анализа, так как она характеризуется ярко выраженным полиморфизмом рисунка раковины, сохраняющимся и на субфоссильном материале. Окраска раковин сильно варьирует от серовато-желтой до темно-оливковой или даже черной, но уже беглый осмотр материала позволяет идентифицировать два типа особей — темных с полосами и светлых без них.

Более тщательный анализ дает возможность выделить среди полосатых моллюсков еще один, третий тип, промежуточный между двумя первыми, так что окончательная классификация материала выглядит следующим образом: 1) раковины бесполосые, светлые; 2) раковины полосатые (иногда полосы в виде следов заметны только на внутренней стороне раковины), от серовато-желтых до темных, всегда с широкой светлой



Рис. 2. Полиморфизм рисунка раковин у *L. squalida*.
1, 2, 3 — фенотипы А, АВ и В соответственно

полосой на нижней стороне последнего оборота; 3) раковины полосатые, черные или очень темные, с узкой светлой полосой на нижней стороне последнего оборота (рис. 2).

Похожий полиморфизм присущ многим видам брюхоногих моллюсков и там, где это возможно, удается расшифровать его

наследственную основу. Например, у традиционного объекта популяционно-генетических исследований наземной улитки *Cerata nemoralis* полосатость наследуется как простой рецессивный признак по отношению к бесполосости. Что же касается нашего объекта, то из-за технических трудностей с созданием искусственных условий для его размножения, нам не удалось проверить наследования обнаруженных типов рисунка в экспериментах скрещивания. Однако мы смогли выполнить популяционный анализ, сопоставляя фактические распределения численностей фенотипов в выборках с ожидаемыми из биномиального закона Харди—Вейнберга. Тот факт, что во всех без исключения выборках присутствуют только три указан-

ных типа раковин, позволяет постулировать двухаллельную систему генного контроля с неполным доминированием («эф-фект дозы гена»). В такой трактовке тип 1 — гомозигота АА; тип 3 — гомозигота ВВ; тип 2 — гетерозигота АВ. Для подобного анализа существуют известные ограничения, тем не менее только в одной из десяти выборок, взятых в районе пос. Стародубское (рис. 1), наблюдалось

значимое на первом уровне расхождение между фактическими и теоретическими численностями фенотипов (табл. 1). Поскольку это отклонение может быть случайным или отражать смешанный характер пробы, нет оснований отвергать постулированную гипотезу. Этот вывод подкрепляется сопоставлением величин первого и второго моментов распределений: при одной степени свободы распределение χ^2 имеет математическое ожидание, равное единице, и дисперсию, равную двум, и если постулируемая гипотеза справедлива, то выборочные параметры не должны существенно отличаться от теоретических. В самом деле, критерии сравне-

Таблица 1
Распределение фенотипов *Littorina squalida* в отдельных выборках, взятых на протяжении 2 км побережья в районе пос. Стародубское

Номер выборок	Фенотипы			N	pA	χ^2
	А	АВ	В			
1	28(27,36)	23(24,22)	6(5,42)	57	0,693	0,40
2	35(32,68)	36(40,68)	15(12,64)	86	0,616	1,14
3	42(41,24)	45(46,56)	14(13,23)	101	0,639	0,11
4	8(7,46)	21(22,08)	17(16,46)	46	0,402	0,13
5	11(7,53)	14(20,94)	18(14,53)	43	0,419	4,73
6	7(4,82)	8(12,33)	10(7,85)	25	0,440	3,10
7	10(8,77)	13(15,44)	8(6,79)	31	0,532	0,78
8	12(10,03)	18(21,69)	14(12,01)	44	0,477	1,41
9	7(5,85)	18(20,37)	19(17,76)	44	0,364	1,26
10	12(11,40)	34(35,22)	28(27,38)	74	0,392	0,05

Примечание. В скобках указаны ожидаемые численности.

ния не показывают значимых различий ($t = 0,58$ при $t_{0,05}(9) = 2,26$; $F = 1,17$ при $F_{0,05}(\infty) = 1,88$). В табл. 1 видны также различия выборок по частотам фенотипов и генов (сравни, например, № 1 и № 9, № 3 и № 10), что служит указанием на обитание в исследованном районе гетерогенной совокупности популяций.

Следующий этап анализа состоял в сопоставлении фенотипических и генных частот, характерных для современной и ископаемой популяций лагуны Буссе. Эта лагуна, диаметром 7—7,5 км, сообщается с Анивским заливом протокой шириной около 100 м. Значительная часть лагуны занята тремя зонами литорали — верхней, средней и нижней, на которых и локализованы исследовавшиеся скопления ныне живущих моллюсков (рис. 16). К первым двум зонам относятся прибрежные участки шириной от 15 до 400 м и устричная банка; третья зона представлена главным образом, участками, остающимися во время отлива под небольшим слоем воды в 60—80 см.

Берега лагуны и косы, отделяющие ее от залива, образованы двумя аккумулятивными террасами, отражающими две последовательные стадии формирования лагуны. Уровню второй террасы соответствуют морские отложения, обнаженные в речном русле на северо-восточном берегу лагуны. В этих отложениях среди разнообразной фауны двусторчатых и брюхоногих моллюсков, включая *L. squalida*, найдены и такие виды, которые ныне отсутствуют у берегов Сахалина и встречаются лишь южнее — вдоль побережий о. Хоккайдо (*Arca boucardi*, *Gastrana contabulata*) и в заливе Петра Великого (*Trapezium lisatum*). Следовательно, геоморфологические и палеогеографические данные позволяют отнести время образования лагуны к среднеголоценовому климатическому оптимуму ⁽²⁾, имевшему место 4500—5000 лет назад.

В условиях лагуны Буссе *L. squalida* достигает половой зрелости в двух-трехлетнем возрасте, а средняя продолжительность жизни не превышает 3—4 лет. Это значит, что современную популяцию отделяет от среднеголоценовой временной интервал порядка 2 тыс. последовательных поколений.

При хронологическом обследовании современной популяции обнаруживается хорошо очерченная структура генетически различающихся субпопуляций, приуроченных к трем основным экологическим нишам: в прибрежье $\bar{p}A = 0,043$ (15 выборок, 1006 экз.); на устричной банке $\bar{p}A = 0,169$ (5 выборок, 478 экз.); на нижней литорали $\bar{p}A = 0,449$ (20 выборок, 2334 экз.). Выборки субфоссиального материала (6 выборок, 479 экз.) также различаются частотами фенотипов и генов, отражая подразделенность предковой популяции и приуроченность, хотя и не столь выраженную, ее субпопуляций к тем же экологическим зонам. С учетом этого обстоятельства мы и должны теперь сравнить генетический облик современной и ископаемой популяционных систем, получая его усреднением генных частот по соответствующим компонентам структуры*. При

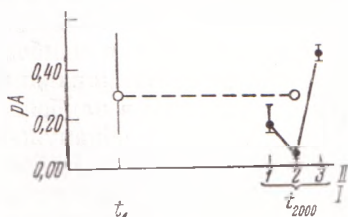


Рис. 3. Генетическая стабильность популяционной системы *L. squalida* как целого (показано кружками) в исследованном интервале поколений t_1 — ископаемый материал суммарно: $\bar{p}A = 0,287 \pm 0,028$; $N = 479$; вертикальная линия показывает размах изменчивости генных частот по отдельным выборкам. t_{2000} — современный материал. Показаны средние значения частот гена A с 95% доверительным интервалом в выборках из районов устричной банки (I), прибрежных участков (2) и зоны верхней литорали (3). $\bar{p}A = 0,273 \pm 0,01$; $N = 3818$. I, II — выделенные уровни популяционной нерарности

* Такой подход не есть некая математическая формализация, но отражает, как было показано, реальный биологический процесс формирования популяционной системы в данном ареале ⁽¹⁾.

таком сопоставлении видим отсутствие сколько-нибудь заметного сдвига частоты гена в исследованном интервале поколений (рис. 3).

Таким образом, проделанная работа дает нам еще один аргумент в пользу представлений о процессах генетической дивергенции популяций не как о начальных этапах движения их к статусу новых видов, а как об универсальной стратегии природы, позволяющей популяциям и видам оставаться самими собой в условиях нормально колеблющейся природной среды. Разумеется, такая устойчивость обнаруживается лишь в тех случаях, когда от исследования элементарных популяционных единиц мы переходим к анализу их целостных совокупностей — исторически сложившихся популяционных систем, обитающих в рамках границ, данных самой природой.

Напомним, что и наиболее яркий пример стабильности полиморфизма с плейстоцена до наших дней, описанный Дайвером ⁽³⁾ для *Seraea petogalis* и вошедший в наиболее общие сводки по эволюции и генетике популяций ^(4, 5), был обнаружен благодаря соответствующей системе наблюдений. К сожалению, Дайвер не привел никаких количественных данных, однако описание приемов анализа не оставляет сомнений в том, что его подход аналогичен изложенному выше: неизменность частот генов выявляется именно при сравнении суммарных выборок современного и ископаемого материала.

Механизмы генетической стабилизации популяций в процессе их многократного самовоспроизведения в поколениях и по ареалу могут быть разными для различных бисексуальных видов, и задача теперь состоит в вычленении факторов и условий, определивших устойчивое состояние исследованного нами изолята. Такой анализ, уже выполненный авторами, позволяет утверждать, что главным фактором здесь выступает стабилизирующий отбор, отличающийся по интенсивности в трех основных экологических нишах лагуны. Этому вопросу будет посвящено специальное сообщение.

Выражаем глубокую признательность Г. А. Евсееву, предоставившему нам данные относительно ископаемой фауны двустворчатых моллюсков лагуны Бусе.

Институт общей генетики
Академии наук СССР
Москва

Поступило
30 XII 1973

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ю. П. Алгузов, Ю. Г. Рычков, Журн. общ. биол., т. 31, 507 (1970). ² А. Н. Жузе, Изв. АН СССР, сер. географ., № 2, 12 (1959). ³ C. Diver, Nature, v. 124, 183 (1929). ⁴ E. Mayr, Animal Species and Evolution, Cambridge, 1965. ⁵ Н. П. Дубинин, Эволюция популяций и радиация, 1966.