

УДК 599.742.1 : 591.151

СТАБИЛЬНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ОКРАСКИ МЕХА В ПОПУЛЯЦИЯХ КРАСНЫХ ЛИСИЦ КАМЧАТКИ

П. М. БОРОДИН

Проведен анализ концентрации гена В (аляскинская чернобурая окраска меха) в популяциях лисиц на Камчатке с 1697 по 1929 г. Показано, что, несмотря на интенсивный промысел, частота гена В за 230 лет практически не изменилась. Обсуждаются причины поддержания стабильного полиморфизма в данном районе. Высказывается предположение, что сбалансированность полиморфизма достигается за счет плейотропных эффектов гена В на поведение лисиц.

В природных популяциях красной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) наблюдается полиморфизм по окраске меха. Чернобурая окраска у лисиц, населяющих север Евразии, Алеутские острова и Аляску, контролируется полудоминантным аллелем В. У гетерозигот Вb формируется промежуточная окраска (сиводушки, крестовки, краснобурые, замарайки). В канадских популяциях лисиц серебристо-черная окраска контролируется геном R, гетерозиготы также отличаются от обоих гомозиготных классов (Ромашов, Ильина, 1942).

На канадских популяциях было показано наличие широтного градиента по частоте аллеля R (Butler, 1945, 1947), зависимость частоты данного аллеля от численности популяций (Calhoun, 1950) и постепенное снижение концентрации меланистов в течение последних 100 лет (Butler, 1945, 1947; Haldane, 1942). Аналогичные факты были установлены и для популяций лисиц, населяющих Финляндию (Voipio, 1950).

При анализе географического распределения частот аллеля В были обнаружены существенные различия в генетических профилях островных и континентальных популяций лисиц, обитавших в Русской Америке в начале XIX в. На континенте частота гена В была на порядок ниже, чем на островах. Важно отметить, что уровень полиморфизма и на островах и на континенте оставался неизменным в течение 28 лет, и для локальных популяций выполнялось соотношение Харди — Вейнберга, что свидетельствует об устойчивости полиморфного состояния данных популяций (Borodin, 1981).

Настоящая работа посвящена анализу полиморфизма по окраске меха в популяциях лисиц, обитающих на Камчатке, где, как и в Русской Америке, полиморфизм по окраске обусловлен аллелями гена В.

Мы располагаем большим объемом информации о камчатских популяциях красной лисицы, который содержится в материалах ясачного сбора и меховой торговли (Ежегодные отчеты..., 1907, 1923; Крашенинников, 1949; Памятники сибирской истории XVIII века, 1885; Прозоров, 1900; Ромашов, Ильина, 1942; Сафронов, 1980; Слюнин, 1895, 1900). Эти данные позволяют проследить за судьбой гена В на протяжении более 200 лет.

Прежде чем приступить к анализу этих данных, следует отметить ряд обстоятельств. Характер источников таков, что не всегда возможно установить точный район промысла лисиц. Этим объясняются колебания частоты аллеля В в выборках за смежные годы или даже за один и тот же год. В некоторых источниках количество меланистов (чернобурых — ВВ, сиводушчатых, краснобурых, крестовок — Вb) представлено в виде суммарной оценки. Поэтому частота гена В оценивалась через частоту гена b, которая вычислялась, исходя из концентрации красных лисиц в выборке.

Оценки генных частот и фактическое распределение фенотипов, полученные на основании анализа источников, приведены в табл. 1. Следует

Таблица 1

Распределение фенотипов и частота гена В в популяциях камчатских лисиц в XVIII—XX вв.

Годы	Красные, bb	Меланисты, BB и Bb	Всего	p (B), %	Источник
1697	191	10	201	$5,7 \pm 1,5$	Крашенинников, 1949
1707	2483	40	2523	$0,8 \pm 0,2$	То же
1706—1712	3371	61	3432	$0,8 \pm 0,3$	Слюнин, 1895
1711—1712	250	3	253	$0,6 \pm 0,5$	Крашенинников, 1949
1712	80	30	110	$14,7 \pm 3,4$	Памятники сибирской истории, 1885
1713	384	3	387	$0,3 \pm 0,3$	То же
1714	367	7	374	$1,3 \pm 0,6$	»
1714	898	29	927	$1,5 \pm 0,4$	»
1715	771	76	847	$4,6 \pm 0,7$	»
1715	1069	26	1095	$0,7 \pm 0,3$	»
1716	674	67	741	$4,6 \pm 0,3$	»
1716	779	8	787	$0,5 \pm 0,3$	»
1717	249	15	264	$2,8 \pm 1,0$	»
1718	1022	14	1036	$0,6 \pm 0,2$	»
1717—1718	1542	161	1703	$4,8 \pm 0,5$	»
1719	926	16	942	$0,8 \pm 0,5$	»
1720	500	9	509	$0,8 \pm 0,4$	»
1720	183	9	192	$2,3 \pm 1,1$	»
1832	2954	178	3132	$3,0 \pm 0,3$	Сафронов, 1980
1837	3026	298	3324	$4,6 \pm 0,4$	То же
1844	626	37	663	$3,0 \pm 0,7$	»
1847	1106	62	1168	$3,0 \pm 0,5$	»
1875	3400	251	3651	$3,5 \pm 0,3$	Прозоров, 1900
1889	349	33	382	$4,4 \pm 1,1$	То же
1890	916	65	981	$3,4 \pm 0,6$	»
1891	758	48	806	$3,0 \pm 0,6$	»
1892	1310	36	1346	$1,3 \pm 0,3$	»
1893	1233	38	1271	$1,5 \pm 0,3$	»
1894	240	6	246	$1,2 \pm 0,7$	»
1895	133	7	140	$2,5 \pm 1,3$	»
1907	1404	46	1450	$1,5 \pm 0,3$	Ежегодный отчет..., 1907
1910	3517	331	3848	$4,3 \pm 0,3$	То же 1923
1911	1988	56	2044	$1,4 \pm 0,3$	»
1912	4589	539	5138	$5,4 \pm 0,3$	»
1914	1856	63	1919	$1,7 \pm 0,3$	»
1915	1245	30	1275	$1,2 \pm 0,3$	»
1923	6050	237	6287	$1,9 \pm 0,2$	»
1926	1154	70	1224	$2,9 \pm 0,5$	Ромашов, Ильина, 1942
1927	1288	73	1361	$2,7 \pm 0,5$	То же
1928	5957	248	6205	$2,0 \pm 0,2$	»
1929	5627	295	5922	$2,5 \pm 0,1$	»

отметить, что частоты гена В в начале XIX в. на Камчатке и на Аляске (Vorodin, 1981) были идентичны.

Из данных, представленных в табл. 1, видно, что на протяжении 232 лет частота меланистов оставалась практически неизменной. Таким образом, полиморфизм по окраске меха в камчатских популяциях красной лисицы имеет поразительно стабильный характер, в то время как в канадских популяциях лисиц наблюдается довольно быстрое вытеснение меланистических форм, обусловленных геном R. Чем объясняются различия в динамике аллелей, контролирующих развитие черной окраски в данных районах?

Холдейн (Haldane, 1942), анализируя причины падения концентрации аллеля с 1834 по 1933 г., высказал предположение, что ведущим фактором является селективный промысел черных особей, обусловленный большей ценностью данного вида пушнины. Серебристо-черные лисицы в Канаде стоили в 4 раза, а гибриды в 2,5 раза дороже, чем красные, поэтому добыча меланистов была более выгодна и при отстреле охотник преследовал черную лисицу, пренебрегая преследованием красных. При применении ловушек (вообще говоря, неизбирательного метода добычи) также наблюдалась определенная селективность, так как ло-

Цены на шкурки лисиц в руб. (Слюнин, 1900)

Окраска	Годы						
	1804	1827	1836	1850	1893	1891	1896
Красные	0,4	2	2	3	4—5	3—5	5
Сиводушки	0,8	3	4	6	8—10	8—12	8—15
Чернобурые	2	6	6	9	80	60	150

вушки устанавливались предпочтительно на тех участках, где обитали одна или несколько черных лисиц. Расчет Холдейна показывает, что для обеспечения того уровня падения частоты меланистов, который наблюдался в Канаде, достаточно, чтобы вероятность добычи чернобурых лисиц была на 3—4% выше вероятности добычи красной и чтобы ежегодный объем промысла составлял около 10% от численности популяций.

Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что на Камчатке цены на шкурки красных, сиводушчатых и чернобурых лисиц различались еще больше, чем в Канаде. Причем со временем эти различия все увеличивались: если в 1804 г. чернобурая лисица стоила в пять раз дороже красной, то в 1896 г. — в 30 раз.

При таких существенных различиях в стоимости шкурок безусловно стимулировался предпочтительный промысел меланистических форм. Правомерно было бы ожидать в такой ситуации очень быстрого вытеснения сравнительно редкого аллеля В из камчатских популяций красной лисицы; тем не менее этого не произошло. Более того, как видно из табл. 1, интенсивный промысел привел даже к некоторому повышению концентрации меланистов на Камчатке. Следовательно, должны существовать факторы, противодействующие столь мощному давлению отбора, направленного на фиксацию красной формы.

Следует выделить три наиболее вероятные причины стабильности полиморфизма: 1) промысел был неселективным; 2) объем добычи был пренебрежимо мал по сравнению с численностью популяций; 3) существовали определенные селективные преимущества носителей гена В, которые компенсировали избирательность промысла.

Промысел на Камчатке велся теми же способами, что и в Канаде, и различия в ценах, а следовательно, стимулы к предпочтительной добыче меланистов были такими же, как в Канаде. Доли промысла от численности популяций в Канаде и на Камчатке сейчас установить практически невозможно, но у нас нет оснований предполагать, что они существенно различны.

Поэтому логично предположить, что значительный вклад в поддержание стабильного и, следовательно, сбалансированного полиморфизма вносили плеiotропные эффекты гена В на физиологические особенности меланистов.

Было показано (Keeler, 1942), что меланистические формы лисиц более устойчивы к действию стрессоров. В таком случае различные неблагоприятные воздействия, в том числе и антропогенные, не оказывают на их репродуктивные качества, которые являются важнейшими компонентами приспособленности, такого сильного влияния, как на воспроизводительную функцию нормально окрашенных особей.

Этим, однако, не ограничивается спектр плеiotропных эффектов данного гена. В опытах Н. И. Калабухова (1941) было показано, что меланисты в условиях свободного выбора предпочитают более низкие температурные режимы. Данная особенность поведения может приводить к тому, что меланисты заселяют более холодные и, следовательно, менее доступные для человека области. Действительно, обнаруженный в Северной Америке широтный градиент в концентрации меланистов наблюдается и на Камчатке (Ромашов, Ильина, 1942). Такие районы могут служить резервуаром, в котором накапливается высокая концентра-

ния гена В. Тогда снижение частоты меланистов в промысловых районах может компенсироваться за счет миграции.

Обе эти особенности присущи, видимо, как гену В, так и гену R. Однако можно предположить, что их проявление в существенной степени варьировало в зависимости от генетического фона популяций, который, был, очевидно, различен в анализируемых районах.

Еще одна особенность поведения носителей гена В, по-видимому, в значительной степени препятствовала их элиминации в процессе промысла. К сожалению, эта особенность не получила объективной оценки в работах современных исследователей. Поэтому мы вынуждены обратиться к сведениям, собранным в XVIII в. первым исследователем Камчатки С. П. Крашенинниковым.

«Сие достойно примечания, что лисицы, чем лучше, как, например, чернобурые, сиводушные, тем хитрее и осторожнее, что не только камчадалы, но и русские промышленники утверждают из истинну. При мне тому пример был, что славный промышленник из тамошних казаков по две зимы сряду ходил за одной черной лисицею, которая недалеко от Большерецкого хутора жила в тундре и, употребляя все возможные способы, не мог ее промыслить» (Крашенинников, 1949). Понятно, что эта особенность поведения давала меланистам существенные селективные преимущества в условиях интенсивного промысла.

В настоящее время невозможно оценить относительный вклад отдельных факторов (селективность промысла, доля добычи, различия в приспособленности) в поддержание стабильного полиморфизма по генам окраски в популяциях камчатских лисиц на протяжении более двух столетий и установить причины различий в устойчивости полиморфизма в канадских и камчатских популяциях.

Необходимо подчеркнуть, что факт столь длительного поддержания полиморфизма на стабильном уровне в природных популяциях млекопитающих обнаружен впервые и является ярким свидетельством действия стабилизирующего отбора.

Сходный пример стабильного полиморфизма был установлен С. М. Гершензоном (1946) на популяциях хомяков Украины и Башкирии, где он показал, что в течение пяти лет, когда проводились исследования, частота меланистов была довольно стабильной для каждого района при существенной географической гетерогенности в пределах ареала. Причиной стабильности полиморфизма автор считал постоянные изменения векторов отбора, связанные с сезонными колебаниями. Наши данные не дают возможности оценить роль сезонных факторов в поддержании полиморфизма, поскольку добыча лисиц производилась всегда зимой (в другое время мех лисиц непригоден для использования). Однако нельзя исключить, что сезонные изменения рангов приспособленности меланистической и нормальной форм играли определенную роль в поддержании полиморфизма. Более того, это предположение представляется вполне обоснованным. Действительно, ряд фактов свидетельствует о меньшей стрессуемости меланистических форм. Между тем Д. К. Беляев и Л. Н. Трут (1964) показали, что стрессоустойчивые лисицы более свободны в регуляции периода размножения от сигнала действия экологических и фотопериодических условий: репродуктивные процессы у них более автономны. В зависимости от конкретных экологических условий эта автономность может как повышать, так и понижать приспособленность данных животных.

Анализируя причины наличия черных хомяков в одних районах и отсутствия в других, С. М. Гершензон предположил, что определяющими факторами являются характер растительности, высокая плотность популяций и повышенная влажность. Последние два фактора играют, видимо, существенную роль в детерминации географического распределения меланистов и у лисиц. Действительно, особенно высокие частоты меланистов обнаруживаются в островных популяциях (Borodin, 1981), которые, как правило, имеют большую плотность населения на единицу площади из-за ограниченных возможностей для эмиграции. Климат се-

верных тихоокеанских островов (Курильских, Алеутских, Кадьяка, Афонака и др.), а также п-ва Кенай более влажный по сравнению с близлежащими континентальными областями.

Эти два фактора, характерные для многих островов (высокая плотность популяций и повышенная влажность), являются условиями, благоприятными для распространения в островных фаунах меланистических форм. По-видимому, гены меланизма имеют ряд плейотропных эффектов, обеспечивающих их носителям селективные преимущества в данных условиях существования. Некоторые из этих эффектов были перечислены выше. Сходство в плейотропных эффектах мутаций, дающих темную окраску тела, является еще одним подтверждением закона гомологических рядов, сформулированного Н. И. Вавиловым (1926).

Л. С. Берг еще в 20-х годах отмечал, что «островные формы сплошь и рядом отличаются... более темной окраской, чем их сородичи на материке» (Берг, 1977, с. 254). Он приводил длинный список видов, для которых это правило справедливо. В данный список входят не только млекопитающие, но и птицы и даже насекомые. Л. С. Берг интерпретировал эту тенденцию в географическом распределении как подтверждение его положений о закономерной изменчивости, о непосредственном влиянии ландшафта на процесс формообразования. На самом же деле геногеография островных форм является прекрасным примером действия механизмов, обеспечивающих конвергенцию на микроэволюционном уровне: в сходных экологических условиях у самых разных видов получают селективное преимущество гены со сходными плейотропными эффектами. Процесс преобразования окраски идет, по-видимому, наиболее интенсивно на первых этапах заселения островов. В дальнейшем в популяциях устанавливается стабильный полиморфизм, который может поддерживаться на неизменном уровне в течение десятков и сотен поколений.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляев Д. К., Трут Л. Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. I. Корреляция свойств поведения со временем размножения и плодовитостью.— Бюлл. МОИП, 1964, т. 69, № 3, с. 5.
- Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1967.
- Гершензон С. М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus* L.).— Ж. общ. биол., 1946, т. 7, № 2, с. 97.
- Ежегодные отчеты о состоянии Приморского края за 1907, 1923 гг. Фонд Камчатского обл. краеведческого музея.
- Калабухов Н. И. Изменчивость и массовое размножение.— Ж. общ. биол., 1941, т. 2, № 3, с. 381.
- Крашенинников С. П. Описание земли Камчатки. М. Л.: Изд-во АН СССР, 1949.
- Памятники сибирской истории XVIII века. СПб, 1885.
- Прозоров Н. А. Экономический очерк Охотско-Камчатского края. СПб, 1900.
- Ромашов Д. Д., Ильина Е. Д. Анализ популяций лисицы по формуле Гарди.— Докл. АН СССР, 1942, т. 37, № 5—6, с. 220.
- Сафронов Ф. Г. Русские промыслы и торги. М.: Наука, 1980.
- Слюнин Н. В. Промысловые богатства Камчатки, Сахалина и Командорских островов. СПб, 1895.
- Слюнин Н. В. Охотско-Камчатский край. СПб, 1900.
- Borodin P. M. Phenotype and gene frequencies in red fox populations of Russian America in 1803—1832.— J. Heredity, 1981, v. 72, № 5, p. 343.
- Butler L. Distribution and genetics of the color phases of the red fox in Canada.— Genetics, 1945, v. 30, № 1, p. 39.
- Butler L. The genetics of the color phases of the red fox in Mackenzie River locality.— Canad. J. Res. (D), 1947, v. 25, № 2, p. 190.
- Calhoun J. B. Population cycles and gene frequency fluctuations in fox of genus *Vulpes* in Canada.— Canad. J. Res. (D), 1950, v. 28, № 1, 45.
- Haldane J. B. S. The selective elimination of silver fox in Eastern Canada.— J. Genet., 1942, v. 44, № 4, p. 296.
- Keeler C. E. The association of the black (non-agouti) gene with behavior.— J. Heredity, 1942, v. 33, № 6, p. 371.
- Voipio P. Evolution at the population level with special reference to the game animals and practical-game management.— Papers Game Res., 1950, v. 5, № 1, p. 1.

Новосибирский государственный университет
Кафедра цитологии и генетики

Поступила в редакцию
28.1.1981

A STABLE POLYMORPHISM IN FUR COLOUR AMONG THE RED FOX POPULATIONS OF KAMCHATKA

P. M. BORODIN

Novosibirsk State University, Chair of Cytology and Genetics

Summary

Analysis of the concentration of B gene (the Alaskan silver colour of the fur) has been carried out on the Kamchatkan fox populations from 1697 to 1929. It has been shown that despite a high hunting rate the incidence of B gene remained practically unchanged for 230 years. The stability of polymorphism in this particular region may be attributed to the pleiotropic effects of B gene on the behaviour of the foxes.
