

**Библиография:** Сверлова Н.В. Проблемы оценки адаптивности фенетической структуры интродуцированных популяций моллюсков на примере рода *Cerataea* // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах. Матер. III Міжнар. наук. конф. – Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 2005. – С. 215-217.

УДК 594.38

Проблемы оценки адаптивности фенетической структуры интродуцированных популяций моллюсков (на примере рода *Cerataea*)

Н.В. Сверлова

Государственный природоведческий музей НАН Украины, Львов, Украина,  
sverlova@museum.lviv.net

Ключевые слова: адаптация, полиморфизм, интродукция, *Cerataea*.

Problems of the appreciation of the adaptability of the polymorphism structure of introduced mollusc populations (genus *Cerataea* as model)

N.V. Sverlova

State Museum of Natural History, Lviv, Ukraine, sverlova@museum.lviv.net

Key words: adaptation, polymorphism, introduction, *Cerataea*.

Вопрос об адаптивном или неадаптивном (стохастическом) характере фенетической структуры популяций широко дискутировался для наземных моллюсков, прежде всего – для представителей рода *Cerataea*: *C. nemoralis* (Linnaeus, 1758) *C. hortensis* (Muller, 1774), реже – для *C. vindobonensis* (Ferussac, 1821). За это время изменился подход к трактовке существенной изменчивости этой структуры, наблюдающейся внутри определенных территорий, популяций и даже крупных колоний полиморфных видов моллюсков: от абсолютизации отдельных селективных (климатическая селекция, визуальная селекция хищниками) или неселективных (эффект основателя и другие случайные популяционно-генетические процессы) факторов к представлению об их взаимодействии. Проблематичной остается, однако, оценка вклада каждого отдельного фактора в формирование и поддержание фенетической структуры конкретной популяции.

Особенно сложно оценить адаптивность фенетической структуры интродуцированных популяций. Случайный перенос относительно небольшого количества особей, небольшие размеры образованных колоний на начальной стадии интродукции, их изолированность от автохтонных популяций вида должны существенно усиливать роль стохастических факторов. В то же время воздействие климатической селекции также должно проявляться наиболее отчетливо именно в маргинальных и интродуцированных популяциях, обитающих соответственно на границах или за границами природных ареалов.

Перенос наземных моллюсков человеком чаще всего происходит непреднамеренно (Лихарев, 1965), поэтому данные о первичном составе колоний интродуцированных видов, времени и источнике интродукции

преимущественно отсутствуют. Так, количественные исследования фенетической структуры западно-украинских популяций *C. hortensis* начались в то время (конец XX в.), когда указанный вид уже успел превратиться в типичного и массового представителя городской малакофауны Львова, а также расселиться по другим населенным пунктам запада Украины. Таким образом, невозможно установить, отображает ли усредненная картина современной фенетической структуры этих популяций соотношение морф в первоначально образованной колонии (колониях), или же она определенным образом модифицировалась в процессе приспособления моллюсков к новым для них климатическим условиям.

Для исследованных западно-украинских популяций *C. hortensis* и единственной достоверно известной на этой территории популяции *C. nemoralis* характерно общее обеднение фенетического разнообразия, а также специфическое соотношение отдельных фенотипов. Первое связано, очевидно, прежде всего с ограниченностью первоначального генетического разнообразия особей-основателей (из-за ограниченного количества самих основателей) и с последующей изоляцией новообразованных колоний от автохтонных популяций этих же видов. В то же время некоторые специфические черты западно-украинских популяций могут быть с равным успехом истолкованы как результат действия стохастических факторов, климатической селекции или же их взаимодействия.

Для большинства исследованных западно-украинских популяций *C. hortensis* характерны отчетливо выраженное доминирование бесполосых раковин (доминантный признак), частота которых составляет в среднем около 80% (Сверлова, 2001; Sverlova, 2002) по сравнению с 55% в природном ареале (Schilder, Schilder, 1957), относительно невысокая встречаемость раковин со слившимися полосами и полное отсутствие розовых и коричневых раковин. Все перечисленные особенности могут, с одной стороны, служить подтверждением близкого родства исследованных популяций и колоний, но, с другой стороны, могут быть истолкованы и как результат сильного давления климатического отбора. Климат запада Украины отличается большей континентальностью по сравнению с природным ареалом *C. hortensis*. В то же время известно, что более светлые фенотипы этого вида отличаются большей устойчивостью не только к экстремально высоким или низким температурам, но и к резким температурным колебаниям. Перечисленные же выше особенности фенетической структуры западно-украинских популяций *C. hortensis* можно считать различными путями осветления окраски раковин в популяции.

В то же время розовый и, тем более, коричневый цвет раковин является менее типичным для *C. hortensis*. Такие раковины могут отсутствовать не только в отдельно взятых автохтонных популяциях, но и в отдельных частях видового ареала (Schilder, Schilder, 1957). Очевидно, что вероятность непреднамеренного заноса подобных особей за пределы природного ареала значительно ниже, чем у моллюсков с желтой раковиной (Sverlova, 2002). Таким образом, отсутствие розовых и коричневых раковин во всех известных

западно-украинских популяциях *C. hortensis* имеет, скорее всего, стохастический, а не типично высокая доля бесполосых раковин – адаптивный или смешанный характер.

Аналогично розовой окраске раковины, на западе Украины отсутствуют также морфы 00300 и 10305, достаточно типичные для одних частей видового ареала и полностью отсутствующие в других (Schilder, Schilder, 1957). Единственная особь с фенотипом 00300, найденная во Львове (Сверлова, 2001), имела относительно тонкую и слабо пигментированную полосу и являлась, очевидно, модификацией на основе генотипа 00000.

В относительно немногочисленной популяции *C. nemoralis*, обитающей во Львове, достаточно часто встречаются два основных цвета раковины (желтый и розовый), что можно считать, в целом, видоспецифическим признаком. Резкое и, вероятно, случайное обеднение фенетического разнообразия происходит за счет вариантов опоясанности (Sverlova, 2002). В интродуцированной популяции, очевидно, полностью отсутствуют 2 из 4 основных фенотипов. Доминирует морфа 00300, доля которой в природном ареале составляет в среднем 18-19% (Lamotte, Guerrucci, 1970; Schilder, Schilder, 1957).

Согласно картам Ф. А. Шильдера и М. Шильдер (Schilder, Schilder, 1957), некоторые особенности фенетической структуры интродуцированных западно-украинских популяций могут проявляться, хотя и в менее выраженном виде, в восточной части их природных ареалов: отсутствие фенотипов 00300 и 10305, более редкая встречаемость розовых раковин у *C. hortensis*, более высокая доля морфы 00300 у *C. nemoralis*. Неясно, однако, является ли это случайным совпадением, результатом климатической селекции, не связанного с климатическими условиями худшего выживания определенных форм или же обусловлено большей вероятностью заноса особей из более близких регионов.

Таким образом, специфические черты фенетической структуры интродуцированных западно-украинских популяций *Sepaea* могут быть интерпретированы как результат возможного взаимодействия стохастических популяционно-генетических процессов, усиленных непреднамеренной интродукцией небольшого количества особей (Сверлова, 2001; Sverlova, 2002), и климатической селекцией за пределами природных ареалов видов. В то же время отсутствуют доказательства существования в этих популяциях эффективного визуального отбора птицами или другими хищниками. Бесполосая морфа *C. hortensis* отчетливо доминирует в средах, где, согласно теории визуального отбора (Cain, Sheppard, 1950, 1954), должны иметь селективное преимущество раковины с 5 не слившимися (кустарники, высокие травянистые растения) или слившимися (стволы деревьев) между собой полосами.

Затрудняет оценку адаптивности фенетической структуры как интродуцированных, так и автохтонных популяций наземных моллюсков также отсутствие целостного представления о раковине как о системе взаимосвязанных конхологических адаптаций. Это приводит к анализу

полиморфизма по окраске раковины отдельно от других конхологических признаков (размеры и форма раковины, толщина раковинных стенок и др.), также влияющих на физические свойства раковины (Sverlova, 2004).