

УДК 594.38

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ БАРЬЕРОВ НА ФЕНОТИПИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИЙ *СЕРАЕА HORTENSIS* (GASTROPODA, PULMONATA) В УСЛОВИЯХ ГОРОДА

Н. В. Сверлова

Государственный природоведческий музей НАН Украины, ул. Театральная, 18, Львов, 79008 Украина

Получено 16 февраля 1999

Влияние антропогенных барьеров на фенотипическую структуру популяций *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Helicidae) в условиях города. Сверлова Н. В. — Изучено влияние антропогенных барьеров разного типа на частоту встречаемости полосатых раковин в популяциях *C. hortensis* (Müller, 1774). Массовое распространение вида на территории города связано с особенностями озеленения города и с переносом моллюсков человеком.

Ключевые слова: наземные моллюски, *Cepaea*, полиморфизм, урбоэкосистемы, антропогенные барьеры.

The Influence of Anthropogenic Barriers on Phenotypical Structure of Populations of *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Helicidae) under Urban Conditions. Sverlova N. V. — The influence of various anthropogenic barriers on frequency of banded shells in populations of *C. hortensis* (Müller, 1774) was studied. Mass occurrence of the species in Lviv area was connected with peculiarities of planting of trees and shrubs in the city and with transfer of mollusks by people.

Key words: land snails, *Cepaea*, polymorphism, urban ecosystems, anthropogenic barriers.

Введение

Города по сравнению с природными экосистемами представляют собой специфическую среду обитания для живых организмов. Для таких относительно малоподвижных животных, как наземные моллюски, одной из основных отличительных черт урбоэкосистем является значительная изолированность пригодных для них биотопов (Klausnitzer, 1993), что ограничивает или практически исключает возможность расселения моллюсков естественным путем (Шиков, 1979). Параллельно все большее значение приобретает расселение их человеком, чаще всего непреднамеренное. Именно с этим связан тот факт, что существует целый ряд видов моллюсков, регулярно встречающихся в урбоэкосистемах как в пределах их природных ареалов, так и за их пределами. Одним из таких видов является садовая цепея — *Cepaea hortensis* (Müller, 1774), завезенная на территорию г. Львова в последнее столетие (Сверлова, 1997) и успевшая расселиться на значительной части города (рис. 1), став одним из наиболее обычных и массовых видов наземных моллюсков Львова.

Целью данной работы было выяснение основных причин и механизмов, способствовавших этому процессу. Особый интерес для нас представлял вопрос, какие антропогенные барьеры моллюски могли преодолевать сами, а в каких случаях для их расселения необходимо было вмешательство человека. Поскольку для полиморфных видов моллюсков показана возможность разграничения популяций по частоте встречаемости морф (Хохуткин, 1971; Хохуткин, Лазорева, 1975), в данной работе была сделана попытка оценить наличие или отсутствие изолирующего фактора для антропогенных барьеров разного типа на основании соотношения моллюсков с бесполосыми и полосатыми раковинами (Макеева, 1988).

Материал и методы

В апреле 1998 г. изучено соотношение морф в 52 выборках *C. hortensis* (в целом около 5 тыс. экз.) на территории Львова. Поскольку у другого полиморфного вида наземных моллюсков — *Bradybaena fruticum* (Müller, 1774) — подобное соотношение может изменяться в зависимости от времени суток (Зейферт, 1985), подсчеты производились с 14⁰⁰ до 16⁰⁰. Подсчеты в двух выборках, разделенных антропогенным барьером или территорией без выраженных природных или антропогенных барьеров, всегда производились в один день. Учитывали только половозрелых живых моллюсков на растениях (кустах, стволах деревьев) и на земле. Большая часть выборки взята на участках живых изгородей дли-

ной 5 м, а при незначительной плотности популяции — до 10 м, что значительно меньше диаметра панмиктической единицы, который составляет для цепей около 50–60 м (Lamotte, 1951). Рассчитана достоверность различия между выборками по частоте встречаемости полосатых раковин.

Результаты и обсуждение

Частота встречаемости особей с полосатой раковиной (рецессивный признак) изменялась в исследованных выборках от 0 до 79%, а в среднем по городу составила 17%. Почти в половине выборок 8–18% моллюсков имели полосатую раковину. На 17 участках учет особей с полосатыми и бесполосыми раковинами был произведен дважды (через день) в период массового выхода моллюсков из зимней спячки. При общем увеличении численности в 1,6–2,6 раза достоверных различий в соотношении морф не наблюдалось.

Как непосредственные наблюдения над моллюсками, так и результаты сравнения частоты встречаемости полосатых раковин в соседних выборках *C. hortensis* (табл. 1) показали, что грунтовые, асфальтированные или мощеные дорожки шириной до 3 м не являются преградой для свободного перемещения моллюсков. При температуре 10–18°C взрослые животные передвигались по асфальтированным дорожкам со скоростью 3–5 см/мин, причем характер передвижения чаще всего был прямолинейным. При такой скорости и характере передвижения моллюск может преодолеть дорожку шириной 3 м за 1–1,5 ч. Такие перемещения чаще всего происходят в утреннее (и, очевидно, ночное) время, а также после дождей.

В то же время улицы шириной 5–10 м уже являются барьерами для расселения *C. hortensis*. Только в одной из четырех пар выборок, разделенных улицами, не зарегистрировано достоверного различия по частоте встречаемости полосатых раковин (табл. 1). Однако это объясняется не отсутствием изолирующего фактора как такового, а тем, что по обе стороны улицы обитают крупные популяции *C. hortensis*, в которых процентный состав особей с полосатой раковиной колеблется в пределах, наиболее типичных для города в целом (8–18%). Следует отметить, что отсутствие достоверного различия между выборками, разделенными асфальтированными и мощеными дорожками, наблюдались и при пониженном, и при повышенном содержании полосатых морф в выборках (0–52%).

В процессе передвижения по дорожкам некоторые моллюски оказываются раздавленными людьми. Иногда повреждается только раковина, и оставшийся в живых моллюск отстраивает ее. Такие раковины своеобразной формы найдены нами как в парковых биотопах, так и особенно среди древесно-кустарниковых насаждений вдоль улиц.

Таблица 1. Влияние антропогенных барьеров на частоту встречаемости полосатых раковин в выборках *C. hortensis*

Table 1. The influence of anthropogenic barriers on the frequency of banded shells in samplings of *C. hortensis*

Характер пространства между выборками	Количество пар выборок	
	не достоверное различие	достоверное различие
А. Отсутствие антропогенных и природных барьеров		
Газоны шириной 7–13 м	2	0
Ряд декоративных кустов длиной 10–18 м	4	0
Ряд декоративных кустов длиной 60–70 м	2	1
Б. Наличие антропогенных барьеров		
Парковый массив около 100 м, разделенный тропинками и грунтовыми дорожками шириной до 1–1,5 м	3	0
Асфальтированные и мощеные дорожки шириной 1–3 м	10	1
Улицы шириной 5–10 м	1	3

Как и в большинстве подобных случаев, отсутствуют точные данные о том, когда и как произошел завоз *C. hortensis* во Львов. Известно только, что это произошло где-то в течение последних 100 лет (Сверлова, 1997), поскольку еще в конце XIX ст. указанный вид отсутствовал как во Львове, так и вообще на территории западной Украины (Wakowski, 1892).

Однако современное распространение вида на территории города демонстрирует отчетливую связь с декоративными кустарниковыми насаждениями (спирея, снежнаягодник и некоторые другие породы), очень характерными для озеленения Львова. Особенно четко эта зависимость прослеживается в новых районах города, где озеленение декоративными кустарниками было проведено сравнительно недавно, и *Ceræa* еще не успели достичь высокой численности и заселить прочие пригодные для них местообитания. Очевидно, в самом начале или на определенном этапе заселения Львова садовыми цепеями последние были занесены в питомник, откуда поступал посадочный материал для озеленения города. Поэтому сейчас *C. hortensis* отсутствует только на тех окраинах Львова, где плановое озеленение еще не проводилось, или там, где в озеленении отсутствуют декоративные кустарники.

И. М. Хохуткин (1984) считает, что одна оплодотворенная особь *B. fruticum* или несколько таких животных, попав в благоприятные условия нового биотопа, в течение 1–2 лет могут образовать новую колонию, популяционный статус которой должен затем утвердиться во времени. Очевидно, это справедливо и для *C. hortensis*, причем вместо оплодотворенной особи вместе с растениями и землей могут быть занесены только яйца.

Декоративные кустарники, часто высаженные рядами вдоль улиц и образующие живые изгороди, служат также путями для расселения *Ceræa*. Обычно длинные ряды кустарников разделены только неширокими грунтовыми, асфальтированными или мощеными дорожками, которые, как было показано, не являются изолирующими барьерами для данного вида. Плотность заселения живых изгородей из декоративных кустарников и из граба, вычисленная только для взрослых особей, составила в период исследований 0,8–25,0 экз/м.

Проведенные наблюдения показали, что кроме случайного заноса с растениями, очень характерного для наземных моллюсков (Лихарев, 1965), в расселении садовых *Ceræa* на территории Львова определенную роль играют также дети, которым нравятся красивые, цветные раковины. Они собирают моллюсков, играют ими и переносят чаще всего на небольшие расстояния, иногда держат дома, а затем выпускают где придется. Поэтому моллюсков иногда можно найти в самых неподходящих для них местах — на улицах без древесно-кустарникового озеленения и даже без газонов, на лестничных клетках и т. д. Естественно, что такие особи гибнут, зато часть моллюсков, перенесенных детьми, попадает в более благоприятные условия и может основывать новые популяции.

Специфическое, т. е. пониженное или повышенное по сравнению с наиболее типичными для города в целом значениями, содержание полосатых раковин,

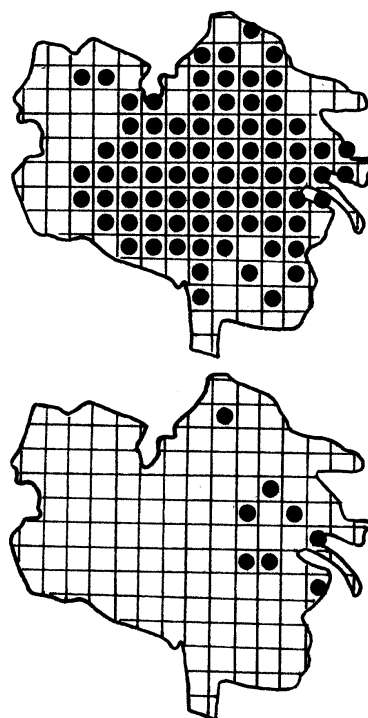


Рис. 1. Распространение двух видов рода *Ceræa* на территории Львова: сверху — *C. hortensis*, внизу — *C. vindobonensis*.

Fig. 1. Distribution of two species of *Ceræa* in Lviv area: above — *C. hortensis*, below — *C. vindobonensis*.

заметное даже без проведения соответствующих подсчетов, наблюдается иногда на участках, намного превышающих диаметр панмиктической единицы и одновременно разделенных слишком большими асфальтированными пространствами, участками без древесно-кустарниковых насаждений или газонов и даже небольшими улочками, чтобы можно было предположить как существование крупной подразделенной популяции (Ли, 1978), так и то, что моллюски могли заселить данную территорию сами, без участия человека. Скорее всего, имели место многократные переносы на небольшие расстояния (вместе с растениями, переносы детьми), причем при любой форме переноса и вне зависимости от стадии развития, т. е. от яиц до половозрелых, возможно оплодотворенных, моллюсков наиболее вероятным оставался перенос морфы, преобладавшей в изначальной популяции.

Очевидно, что соотношение морф в популяциях *C. hortensis*, населяющих изолированные городские биотопы, определяют главным образом такие случайные факторы, как эффект основателя и дрейф генов. Это характерно и для *Cepaea* в нестабильных природных местообитаниях по сравнению со стабильными, где более вероятным считают воздействие факторов внешней среды (Cameron et al., 1980).

Интересно также сравнить современное распространение на территории Львова исследованного вида и представителя отечественной фауны из того же рода — *C. vindobonensis* (Férussac, 1821) (рис. 1). Последний населяет только сохранившиеся в городе открытые сухие участки, т. е. биотопы, сравнительно мало измененные человеком.

Таким образом, проведенные исследования демонстрируют высокую приспособленность *C. hortensis* к обитанию в тесном соседстве с человеком. Поэтому этот вид регулярно встречается в урбоэкосистемах (Klausnitzer, 1993 и др.). Особенностью городских популяций *C. hortensis* является, несомненно, более высокая степень изоляции и более сильная зависимость соотношения морф в популяциях от случайных факторов. Человек, ограничивающий возможности *Cepaea* расселяться по городу природными путями, компенсирует это случайным переносом моллюсков, так что заселение урбоэкосистемы, возможно, может происходить даже быстрее, чем заселение такой же по площади природной экосистемы.

Зейферт Д. В. Характер полиморфизма наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Mull.) на восточной границе ареала / Н. И. Ларина, А. В. Яблоков. Фенетика популяций. — М.: Наука, 1985. — С. 103–104.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику. — М.: Мир, 1978. — 555 с.

Лихарев И. М. Некоторые факторы, определяющие распространение синантропных наземных моллюсков // Моллюски. Вопросы теор. и прикл. малакологии: Тез. докл. — М.; Л.: Наука, 1965. — С. 48–51.

Макеева В. М. Эколого-генетический анализ структуры колоний кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Mull.) в условиях антропогенного ландшафта Подмосковья // Журн. общ. биологии. — 1988. — 49, № 3. — С. 333–342.

Сверлова Н. В. Деякі зміни у видовому складі наземної малакофауни Львова за останні 100 років // Наук. зап. ДПМ НАН України. — Львів, 1997. — 13. — С. 65–68.

Хохуткин И. М. Полиморфизм и границы популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena* // Экология. — 1971. — № 4. — С. 73–80.

Хохуткин И. М. Организация и изменчивость полиморфной структуры видов наземных моллюсков // Журн. общ. биологии. — 1984. — 45, № 5. — С. 615–623.

Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Полиморфизм и маскирующая окраска популяций наземных моллюсков // Журн. общ. биологии. — 1975. — 36, № 6. — С. 863–869.

Шиков Е. В. Фауна наземных моллюсков населенных пунктов Валдайской возвышенности и сопредельных территорий // Зоол. журн. — 1979. — 58, вып. 7. — С. 969–976.

Вақowski J. Mięczaki (Mollusca). — Lwów: Wyd-wo Muzeum im. Dzieduszyckich, 1892. — 264 s.

Cameron R. A. D., Carter M. A., Palles-Clark M. A. *Cepaea* on Salisbury Plain: patterns of variation, landscape history and habitat stability // Biol. J. Linn. Soc. — 1980. — 14, N 3–4. — P. 335–358.

Klausnitzer B. Ökologie der Großstadtfauна. — Jena; Stuttgart: G. Fischer, 1993. — 454 S.

Lamotte M. Recherches sur la structure genetique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) // Bull. Biol. Fr. Belg. (Suppl.) — 1951. — 35. — P. 1–239.