

УДК 594.38

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ В ГОРОДСКИХ КОЛОНИЯХ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО ВИДА *CEPAEA HORTENSIS* (GASTROPODA, PULMONATA)

Н. В. Сверлова

Государственный природоведческий музей НАН Украины, ул. Театральная, 18, Львов, 79008 Украина
E-mail: museum@lviv.net

Получено 17 апреля 2004

Изменчивость фенетической структуры в городских колониях интродуцированного вида *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata). Сверлова Н. В. — Проанализирована изменчивость фенетической структуры колоний *C. hortensis* (Müller, 1774) в частично или полностью изолированных городских биотопах Львова. Очевидно, все исследованные колонии образованы потомками относительно небольшого количества особей, первоначально интродуцированных в город. Это объясняет значительное сходство фенетической структуры колоний в разных частях Львова. В то же время, как в соседних колониях *C. hortensis*, так и в разных частях города зарегистрированы зачатки генетической дифференциации. Генетической и фенетической дифференциации способствуют антропогенные барьеры определенного типа.

Ключевые слова: наземные моллюски, *Cepaea*, полиморфизм, интродукция, городские биотопы.

Variability of the Polymorph Structure of the Urban Colonies of the Introduced Species *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata). Sverlova N. V. — The variability of the polymorph structure of the colonies of *C. hortensis* (Müller, 1774) was analysed in partly or completely isolated urban biotopes of Lvov. It is obvious that all the studied colonies were formed by the descendants of the relatively small number of the primary introduced individuals. This explains considerable similarity of the polymorph structure in the different parts of Lvov. At the same time the rudiments of the genetics differentiation were registered both in the neighbouring colonies of *C. hortensis* and for the different parts of the city. The anthropogenic barriers of definite type are contributing to genetics and polymorph differentiation.

Key words: land molluscs, *Cepaea*, polymorphism, introduction, urban biotopes.

Введение

Антропогенные воздействия, как правило, усиливают пространственно-популяционную структурированность наземных моллюсков (Макеева, 1988). Особенно отчетливо это проявляется в урбанизированной среде, где значительная изолированность городских биотопов создает предпосылки для генетической дифференциации населяющих их колоний моллюсков (Клауснитцер, 1990). Влияние антропогенных барьеров на соотношение особей с полосатой и бесполосой раковиной в городских популяциях *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) было показано нами в предыдущей работе (Сверлова, 2002). Однако окрасочный полиморфизм раковин данного вида не ограничивается наличием или отсутствием полос, причем наследование многих признаков у *Cepaea* к настоящему времени достаточно хорошо изучено.

Большинство исследованных колоний *C. hortensis* во Львове характеризуется значительным сходством их фенетической структуры. Это объясняется, очевидно, относительно малым возрастом колоний (Sverlova, 2002) и тем, что все они были образованы потомками сравнительно небольшого количества особей, первоначально интродуцированных во Львов (Сверлова, 2002).

Данная работа направлена на выявление различий в фенетической структуре колоний *C. hortensis* во Львове, которые можно рассматривать как зачатки их дальнейшей генетической дифференциации в частично или полностью изолированных городских биотопах.

Материал и методы

В 1999–2001 гг. была изучена фенетическая структура колоний *C. hortensis* на 26 опытных участках в г. Львове, диаметр которых не превышал 25–30 м. 11 участков (П1–П11) были выбраны

внутри одного большого паркового массива, еще 15 участков (У1—У15) — среди древесно-кустарниковых насаждений вдоль улиц в другой части города.

Всего проанализировано 11 496 особей, причем минимальный объем выборки составлял 150 живых половозрелых моллюсков. Для изучения временной стабильности фенетической структуры на 8 участках были проведены повторные подсчеты морф через 1—2 года после первичного обследования. При построении дендрограмм сходства фенетической структуры такие данные суммировали.

Фенотипы (морфы) записывали согласно общепринятой системе (Sverlova, 2002). Полосы обозначали цифрами от «1» до «5», считая от вершины раковины к пупку; слияние полос — скобками. Как тип слияния (F) было обозначено слияние двух определенных полос, независимо от общего фенотипа раковины. Например, частоту слияния F (12) определяли как сумму частот всех морф со слиянием 1-й и 2-й полос: (12)345, (123)45, (12)3(45) и др.

Сходство фенетической структуры колоний рассчитывали по формуле, предложенной Л. А. Животовским (1982). Расчеты произведены отдельно для всех особей и для особей с полосатой раковиной. В последнем случае учитывали только выборки, содержащие не менее 40 особей.

Результаты и обсуждение

Значительное сходство фенетической структуры во львовских колониях *C. hortensis* обусловлено прежде всего высокой частотой встречаемости бесполосых раковин (доминантный признак), которая в среднем для города составляет около 80% (Сверлова, 2002; Sverlova, 2002). Розовые и коричневые раковины, а также раковины с темной губой во Львове отсутствуют, а остальные наследуемые полиморфные признаки ее окраски не могут фенотипически проявляться на бесполосых раковинах. Из них для исследованных колоний наиболее характерны различные комбинации слияния полос (Sverlova, 2002). Такие раковины составили 20% общего количества полосатых раковин в парковом массиве и 27% среди уличных древесно-кустарниковых насаждений.

Таким образом, зачатки генетической дифференциации между соседними колониями или разными частями города должны сильнее проявляться при сравнении количественного распределения морф только среди особей с полосатыми раковинами. Действительно, 69% пар выборок имели индекс сходства 0,95 и выше (при максимально возможном его значении 1), если учитывать все морфы. При учете только полосатых морф таких значений индекса достигали только 32% пар выборок.

При обоих методах сходство фенетической структуры часто оказывалось меньшим для соседних участков, чем для выборок, взятых из разных частей города (обозначенных соответственно «У» и «П») (рис. 1). В таблице 1 указаны расстояния между соседними участками и наличие между ними антропогенных барьеров, сюда не включены участки, удаленные друг от друга более чем на 100 м, поскольку это значительно превышает диаметр панмиктической единицы у *Serapea*.

В предыдущей работе (Сверлова, 2002) было показано влияние антропогенных барьеров разного типа на миграционные возможности *C. hortensis* в городе. Изучение сходства фенетической структуры колоний в целом подтверждает предыдущие выводы о том, что существенный изолирующий эффект для данного вида могут иметь улицы или другие асфальтированные пространства шириной от 5 м и более. Это особенно заметно для пар выборок У6—У7 и У6—У8 (табл. 1, рис. 1). В остальных случаях отличия в фенетической структуре более зависят от общего расстояния между участками, чем от наличия между ними антропогенных барьеров в виде нешироких асфальтированных или грунтовых дорожек (табл. 1). Выборки П3 и П4, удаленные друг от друга всего на 15 м и не разделенные антропогенным барьером, были собраны в резко отличающихся средах обитания: среди древесно-кустарниковых насаждений и на прилегающей к ним лужайке. В то же время фенетическая структура оставалась относительно стабильной на одном участке в течение 2—3 лет (табл. 2), а ее дифференциация

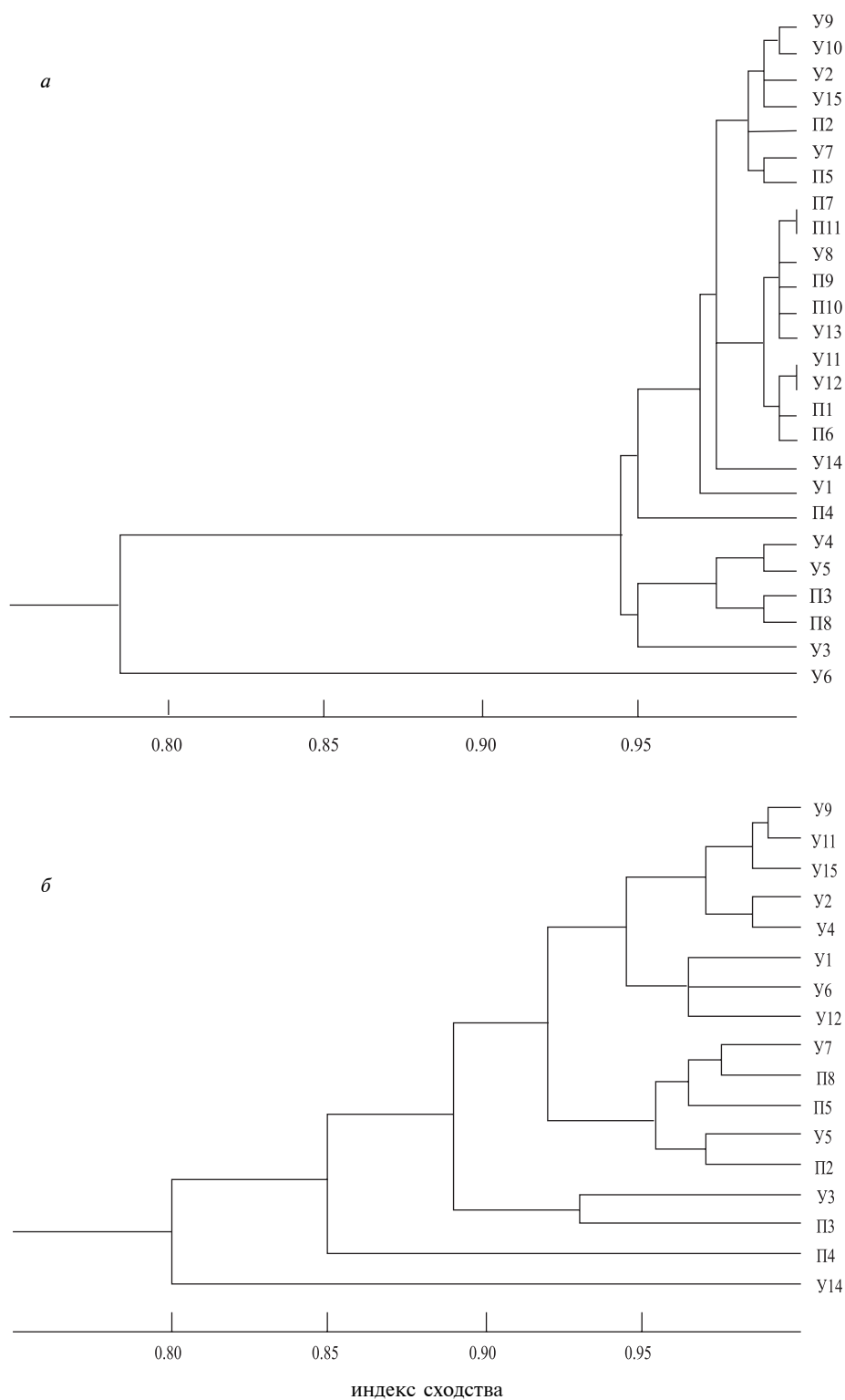


Рис. 1. Сходство фенетической структуры исследованных колоний *C. hortensis*: а – для всех особей; б – для особей с полосатой раковиной.

Fig. 1. Polymorph structure similarity of studied colonies of *C. hortensis*: а – for all individuals; б – for individuals with banded shell.

Таблица 1. Влияние антропогенных барьеров и расстояния между колониями *C. hortensis* на сходство их фенетической структуры

Table 1. Influence of anthropogenic barriers and distance between colonies of *C. hortensis* on the similarity of their polymorph structure

Пара выборков	Расстояние, м	Тип антропогенного барьера	Ширина барьера, м	Сходство фенетической структуры*
У1—У2	40	Асфальтированная дорожка	2	0,982
У2—У3	75	Асфальтированная дорожка	3	0,966
У4—У5	20	Отсутствует	—	0,990
У6—У7	60	Улица	10	0,797
У6—У8	55	Улица	9	0,620
У7—У8	15	Улица	9	0,950
У9—У10	3	Асфальтированная дорожка	2,5	0,997
П1—П2	45	Асфальтированная дорожка	1	0,988
		Мощеная дорожка	3	
П2—П3	80	Асфальтированная дорожка	1,5	0,944
		Асфальтированная дорожка	3,5	
П3—П4	15	Отсутствует	—	0,963
П6—П7	70	Грунтовая дорожка	1,5	0,985
П9—П10	4	Асфальтированная дорожка	3,5	0,997
П9—П11	45	Отсутствует	—	0,995
П10—П11	55	Асфальтированная дорожка	3,5	0,990

* Для всех особей.

между участками в среднем превышала отличия между выборками, собранными в разные годы на одном и том же опытном участке.

При учете только полосатых морф 8 из 12 выборков из группы «У» объединяются на дендрограмме в один кластер, чего не наблюдается при учете всех морф (рис. 1). Более выражено проявляются возможные зачатки генетической дифференциации между колониями парков и уличных насаждений, если проанализировать относительную частоту встречаемости разных типов слияния среди общего количества раковин со слившимися полосами (рис. 2).

По сравнению с природным ареалом (Schilder, Schilder, 1957) во Львове реже встречаются фенотипы с типом слияния F (45), что, очевидно, можно считать случайным результатом интродукции. Тип слияния F (34) в целом мало характерен для *Seraea* и чаще всего присутствует на раковинах только в комбинациях с другими типами слияния, особенно в фенотипе (12345). Среди уличных насаждений (рис. 2, А) относительно реже встречаются также морфы с типом слияния F (23), что не характерно для паркового массива (рис. 2, В).

Таким образом, ограничение фенетического разнообразия по сравнению с природным ареалом (рис. 2, D) сильнее выражено среди уличных насаждений, что, очевидно, можно связать с более высоким уровнем изоляции отдельных колоний. Аналогичная картина наблюдается при природной (островной) изоляции (рис. 2, С).

В выборках, собранных среди уличных древесно-кустарниковых насаждений и в парковом массиве, зарегистрировано соответственно 8 и 11 из 15 возможных фенотипов раковин со слиянием полос (Schilder, Schilder, 1957). Следовательно, ограничение фенетического разнообразия и в данном случае сильнее выражено для колоний уличных насаждений. Среди особей со слившимися полосами на раковине доминирует фенотип (12)345 (для уличных насаждений) или фенотипы (12)345 и 1(23)45 (для парка). На отдельных участках наблюдается также

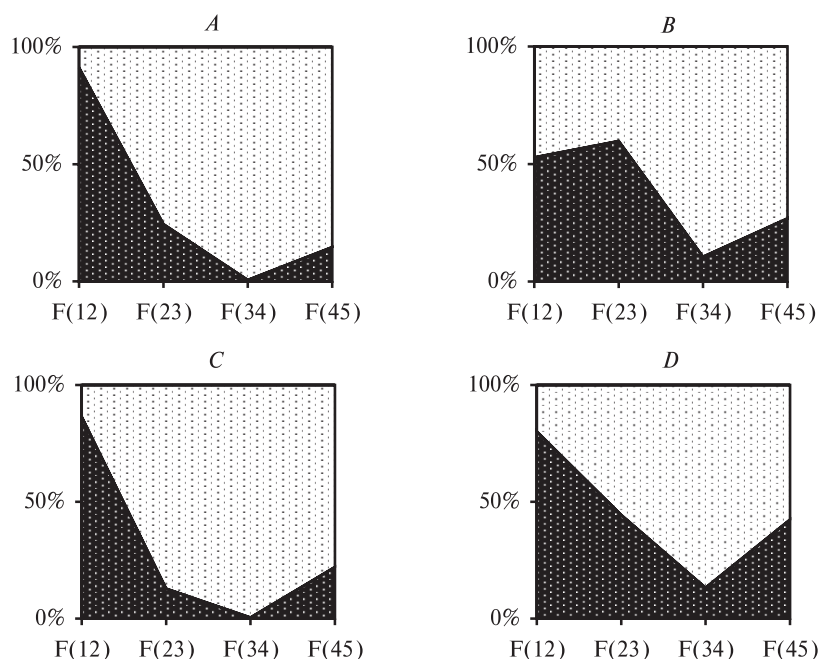


Рис. 2. Относительная частота встречаемости разных типов слияния полос (F) среди раковин со слившимися полосами: *A* – Львов, уличные насаждения; *B* – Львов, парк; *C* – Германия, остров Хиддензее (Schilder, Schilder, 1957); *D* – сводные данные для природного ареала (Schilder, Schilder, 1957).

Fig. 2. Relative frequency of occurrence of various types of band fusion (F) among shells with fused bands: *A* – Lvov, street plantations; *B* – Lvov, park; *C* – Germany, island Hiddensee (Schilder, Schilder, 1957); *D* – summary data for natural area (Schilder, Schilder, 1957).

повышенная частота встречаемости других морф. Например, раковины фенотипа (12)3(45) на участке У11 составили 4,2% общего количества полосатых раковин и 22,2% количества раковин со слиянием полос по сравнению с 2,2% и 8,0% для уличных насаждений в целом и 1,8% и 7,2% для всех исследованных участков. Таким образом, несмотря на значительное сходство фенетической структуры колоний *C. hortensis* во Львове, как в соседних колониях, так и в разных частях города наблюдаются зачатки генетической дифференциации. Учитывая относительно малый возраст исследованных колоний (Sverlova, 2002), можно ожидать

Таблица 2. Стабильность фенетической структуры на одном участке

Table 2. Stability of polymorph structure on the same plot

Участок	N	Среднее значение индекса сходства		
		между выборками на одном участке	в одной группе выборок (У или П)	в городе
У4	2	0,983 (0,973)	0,929 (0,953)	0,919 (0,947)
У6	3	0,981 (0,985)	0,759 (0,940)	0,736 (0,927)
У11	2	0,993 (—)	0,958 (0,951)	0,966 (0,937)
У14	3	0,992 (0,971)	0,951 (0,880)	0,955 (0,864)
П2	2	0,983 (—)	0,970 (0,901)	0,963 (0,909)
П3	2	0,987 (0,968)	0,925 (0,931)	0,932 (0,918)
П4	2	0,993 (0,982)	0,941 (0,866)	0,935 (0,834)
П8	3	0,988 (0,971)	0,943 (0,939)	0,950 (0,944)

Примечание. N – количество выборок на одном участке; () – для полосатых раковин; (—) – менее 40 полосатых раковин в выборке.

постепенного усиления наблюдаемых отличий, чему должна способствовать в первую очередь значительная изолированность городских биотопов. Генетическая дифференциация, как и снижение общего уровня генетического и фенетического разнообразия, сильнее проявляется среди уличных насаждений, населенных более изолированными друг от друга колониями *C. hortensis*.

- Животовский Л. А.* Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. А. В. Яблоков — М. : Наука, 1982. — С. 38—44.
- Клауснитцер Б.* Экология городской фауны: Пер. с нем. — М. : Мир, 1990. — 248 с.
- Макеева В. М.* Эколого-генетический анализ структуры колоний кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) в условиях антропогенного ландшафта Подмосковья // Журн. общ. биол. — 1988. — **49**, № 3. — С. 333—342.
- Сверлова Н. В.* Влияние антропогенных барьеров на фенотипическую структуру популяций *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata) в условиях города // Вестн. зоологии. — 2002. — **36**, № 5. — С. 61—64.
- Schilder, F. A., Schilder, M.* Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluss: Die Bänderschnecken Europas. — Jena : G. Fischer-Verlag, 1957. — S. 93—206.
- Sverlova N.* Einschleppung und Polymorphismus der *Cepaea*-Arten am Beispiel von Lwow in der Westukraine (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) // Malak. Abh. Mus. Tierkde Dresden. — 2002. — **20**, N 2. — S. 267—274.