

УДК 594.38

## ПОЛИМОРФИЗМ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО ВИДА *CERAEA HORTENSIS* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) ВО ЛЬВОВЕ. 1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОЛИМОРФИЗМА

© 2001 г. Н. В. Сверлова

Государственный природоведческий музей НАН Украины, Львов 79008, Украина

Поступила в редакцию 11.04.2000 г.

Рассмотрена фенетическая структура интродуцированных львовских популяций *C. hortensis* по сравнению с таковой популяцией из разных частей природного ареала данного вида. Во Львове, как и в природных краевых популяциях, в частности в популяциях на северо-восточной границе ареала, наблюдается обеднение фенофонда. Сохраняется полиморфизм по трем признакам: наличию полос, их слиянию, реже пигментации. Розовые и коричневые раковины отсутствуют. Во Львове преобладают особи с бесполосыми раковинами (в среднем более 80%). Доминирование фенотипа 12345 среди полосатых и (12)345 среди морф со слившимися полосами наблюдалось во всех исследованных выборках. В течение двух лет (1998–1999 гг.) в городе зарегистрировано 19 морф *C. hortensis*.

Садовая улитка, *Ceraea hortensis* (Müller 1774), – один из наиболее полиморфных видов наземных моллюсков (Kerney et al., 1983), изменчивость раковин которого давно привлекала к себе внимание исследователей (Pfeiffer, 1821; Clessin, 1884). Популяции *C. hortensis* полиморфны по цвету раковины (желтый, розовый, реже коричневый), наличию или отсутствию полос, степени их пигментации, слиянию полос, реже по окраске губы. Генетические основы наследования указанных признаков достаточно хорошо изучены (Muntau, 1975).

Естественный ареал данного вида занимает преимущественно Северную, Среднюю и Западную Европу (Шилейко, 1978; Kerney et al., 1983). На Украине отмечены только интродуцированные популяции во Львове (Сверлова, 1996, 1997) и Шацке (Байдашников, 1992). Современное распространение *C. hortensis* на территории Львова демонстрирует отчетливую связь с декоративными кустарниковыми насаждениями. Это позволяет предположить, что на начальных этапах интродукции указанный вид был занесен в питомник, откуда поступал посадочный материал для озеленения города. Антропохорное заселение различных городских биотопов, а также значительная приспособленность вида к обитанию в урбанизированной среде (Klausnitzer, 1993) способствовали превращению *C. hortensis* в один из наиболее типичных и массовых видов наземной малакофауны Львова.

Изучение фенетической структуры *C. hortensis* во Львове, который находится за пределами природного ареала этого вида, представляет особый интерес, поскольку любая интродукция, особенно интродукция непреднамеренная, связа-

на с ограниченным количеством особей и, как следствие этого, с ограниченным по сравнению с природными популяциями генетическим материалом, что у полиморфных видов можно проследить без проведения специальных генетических или биохимических исследований. Такое ограничение генетического разнообразия может происходить и в процессе антропохорного заселения отдельных городских биотопов.

Можно ожидать, что в таких интродуцированных популяциях будет наблюдаться обеднение фенофонда вследствие гомозиготизации аллелофонда параллельно с более частым выщеплением редких фенотипов. Перечисленные особенности характерны также для краевых природных популяций по сравнению с популяциями из центра видового ареала (Яблоков, 1980).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовано количественное соотношение различных морф в 16 выборках *C. hortensis*, собранных в апреле–мае 1999 г. в разных частях Львова. Моллюсков собирали на участках длиной 20–25 м и шириной 4–5 м, что значительно меньше диаметра панмиктической единицы, который составляет для представителей рода *Ceraea* 50–60 м (Lamotte, 1951). Учитывали только живых половозрелых особей (с полностью сформированной губой на раковине). Для получения статистически значимых результатов выборки брали только в местах с высокой популяционной плотностью *C. hortensis*. Подсчет морф производили в лаборатории, после чего моллюсков выпускали на место отлова.

Кроме того, в течение двух лет (1998–1999 гг.) проводили многократные качественные учеты различных морф как на опытных участках, так и в целом для городской территории. Это позволило выявить ряд редких морф, не учтенных количественно.

Наиболее детально исследованы два парковых массива (соответственно группы выборок С1–С3 и К1–К3) и крупный массив уличных древесно-кустарниковых насаждений (Л1–Л6). В пределах последнего все выборки, за исключением Л1 и Л2, полностью изолированы друг от друга улицами, препятствующими миграциям моллюсков. Изолированность колоний внутри парковых массивов, как правило, не бывает полной, поэтому их можно, очевидно, рассматривать как части крупной подразделенной популяции (Ли, 1978).

Фенотипы обозначали по общепринятой системе (Cain, Sheppard, 1950; Clarke, 1960 и др.). Полосы на раковине отмечали цифрами от "1" до "5", считая от шва между последним и предпоследним оборотами к пупку. Отсутствие определенной полосы обозначали "0" вместо соответствующей цифры, слияние полос – скобками, а их депигментацию – литерой "Н" (hyalozonate). Полосы считали слившимися, если они соединялись не менее чем за 90 град. окружности последнего оборота до губы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что во Львове, как и в природных краевых популяциях на северо-восточной границе ареала (Александров, Сергиевский, 1980), сохраняется полиморфизм только по трем признакам: наличию полос на раковине, их слиянию и пигментации. Полиморфизм по последнему признаку (депигментированные полосы) наблюдался только в одной из исследованных львовских выборок (выборка С1). При этом характер таких полос всегда был несколько неоднороден: хорошо выраженные на большей части раковины прозрачные полосы местами практически отсутствовали, а на отдельных небольших участках имелись следы коричневого пигмента. Отсутствие сравнительного материала не позволяет нам судить, являются ли описанные полосы истинно гиалозонатными, а раковины – соответствующими var. *arenicola* MacGillivray (Geyer, 1909; Clarke, 1960).

Хотя во Львове не зарегистрировано полиморфизма *C. hortensis* по окраске губы раковины, более чем в половине исследованных выборок присутствовали отдельные особи с розовым участком губы в колумеллярной области и (или) с розоватым оттенком на париетальной стенке. Такие раковины описаны также Ф. и М. Шилдерами (Schilder F.A., Schilder M., 1957).

Во львовских колониях *C. hortensis*, как и в реликтовых популяциях из Ленинградской обл. (Александров, Сергиевский, 1980), все особи имеют желтую окраску раковины. Поскольку указанный признак является у *Sepaea* рецессивным (Murray, 1975), это свидетельствует о полной гомозиготизации сравниваемых популяций по данному аллелю.

В то же время нельзя игнорировать тот факт, что особи с желтыми раковинами преобладают и в популяциях с присутствующими доминантными аллелями этого гена (Clarke, 1960; Mazon et al., 1989, 1990 и др.). Таким образом, при случайном антропохорном переносе небольшого количества особей в новое местообитание наиболее вероятным является образование там колонии, гомозиготной по рецессивному признаку. Поэтому источником непреднамеренной интродукции *C. hortensis* во Львов могла послужить популяция из любой части видового ареала, как гомозиготная, так и гетерозиготная по окраске раковины.

Во Львове преобладают раковины без полос (в среднем больше 80%) (таблица). Среди полосатых раковин доминируют раковины с 5 неслитыми между собой полосами (фенотип 12345), которые составили в исследованных количественно выборках 53–92% от числа полосатых и 3–56% от общего числа особей. Хотя доминирование этого фенотипа среди полосатых морф наблюдается в разных частях видового ареала (Cameron, 1992; Cameron, Dillon, 1984; Clarke, 1960; Schilder F.A., Schilder M., 1957; Mazon et al., 1990 и др.), в отдельных популяциях его доля может быть значительно ниже. Так, она превышала 50% только в 43% выборок из Испании (Mazon et al., 1990) и в 30% выборок из окрестностей г. Оксфорда в Англии (Clarke, 1960).

То же можно сказать о доминировании фенотипа (12)345 среди раковин со слившимися полосами, наблюдавшемся во всех исследованных львовских выборках. Так, в популяциях из Ленинградской обл. (Александров, Сергиевский, 1980), место (12)345 во Львове фактически занимает другой фенотип – 1(23)45, в то время как (12)345 представлен в сборах только одной раковиной (рис. 1).

Особь, на раковинах которых отсутствуют отдельные полосы, встречаются во Львове довольно редко (таблица). Они представлены в основном фенотипом 12045, хотя именно третья полоса у *C. hortensis* является наиболее постоянной (Clessin, 1884; Lamotte, Guerrucci, 1970). Другие фенотипы, характеризующиеся отсутствием отдельных полос, отмечены только как единичные особи на отдельных участках города. Среди них особо следует упомянуть крайне редкую для вида морфу 10000, которая встречается в природном ареале в соотношении приблизительно 1 на 12 тыс.

Полиморфизм *C. hortensis* в разных частях ареала

Регион, автор	Количество раковин	Доля раковин, %				Число морф без отдельных полос
		желтых	полосатых	со слившимися полосами*	без отдельных полос*	
Украина, г. Львов (собственные данные)	4172	100.0	17.8	24.1	0.5	2**
Россия, Ленинградская обл. (Александров, Сергиевский, 1980)	1024	100.0	93.8	8.2	0.2	1
Англия, Уилтшир (Cameron, Dillon, 1984)	3504	61.4	72.4	?	?	?
Англия, Хартфордшир (Cameron, 1992)	3502	75.1	65.0	?	?	?
Англия, Оксфордшир (Clarke, 1960)	4220	90.8	61.3	30.2	7.2	11
Франция (Lamotte, Guegucsi, 1970)	74909	?	32.8	?	34.7	26
Испания (Mazon et al., 1990)	1951	87.8	81.0	44.5	1.5	?
сборные данные со всего ареала (Schilder F.A., Schilder M., 1957)	145682	?	54.7	21.8	15.6***	25

Примечание. ? – невозможно рассчитать по имеющимся литературным данным.

\* Доля раковин со слившимися полосами и раковин без отдельных полос от количества полосатых.

\*\* Три морфы зарегистрированы только в качественных сборах.

\*\*\* К раковинам без отдельных полос Ф. и М. Шилдер отнесли также раковины с отчетливо выраженной тенденцией к их исчезновению.

(Lamotte, Guegucsi, 1970) или 1 на 40 тыс. полосатых раковин (Schilder F.A., Schilder M., 1957). Мало характерным для вида является также зарегистрированный нами фенотип 00040.

В то же время во Львове полностью отсутствуют морфы 10305 и 10345, которые во Франции составили в среднем соответственно 2.1 и 1.5% от общего количества исследованных особей (Lamotte, Guegucsi, 1970). За весь период исследований во Львове найдена только одна особь фенотипа 00300, довольно типичного для популяций из разных частей видового ареала (Clarke, 1960; La-

motte, Guegucsi, 1970; Matzke, 1979 и др.). Во Франции раковины этого фенотипа составили более половины всех раковин с отсутствием отдельных полос (Lamotte, Guegucsi, 1970). Несколько ниже его доля в Англии (Clarke, 1960) и Германии (Schilder F.A., Schilder M., 1957).

В целом в городе зарегистрировано за период исследований 19 морф *C. hortensis* (полный их список будет приведен в следующем сообщении). В этой цифре не учтены те редкие случаи, когда характер полосатости раковины неполовозрелого моллюска резко изменяется после зимней

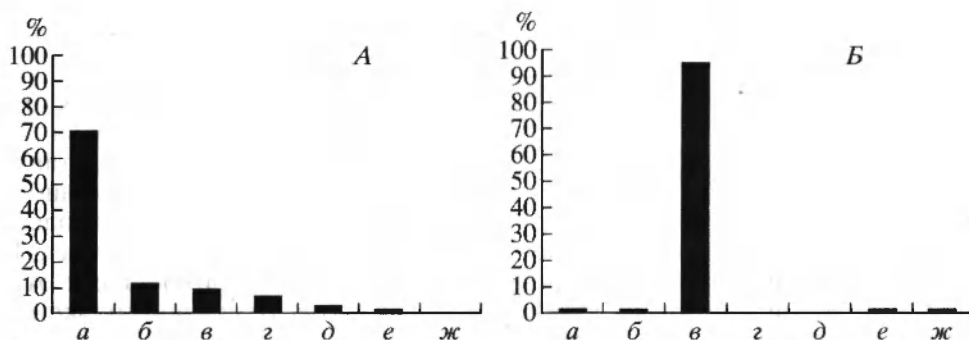


Рис. 1. Распределение морф среди раковин со слившимися полосами во Львове (А) и в Ленинградской обл. (Б). По осям ординат – число особей, %, по осям абсцисс – фенотипы: а – (12)345, б – (123)45, в – 1(23)45, г – (12)3(45), д – (123)(45), е – 123(45), ж – 1(23)(45).



спячки, например 12345 заменяется на 12005 (рис. 2а). Следует отметить, что фенотип 12005 у *C. hortensis* является еще более редким, чем описанный выше 10000 (Lamotte, Guerrucci, 1970; Schider F.A., Schilder M., 1957).

Другой случай подобного изменения представлен на рис. 2б. Исходным снова является фенотип 12345, однако после зимовки вместо третьей и четвертой полос на раковине остается только узкая полоса, которая занимает по отношению к ним промежуточное положение и которую трудно рассматривать как результат обычного слияния указанных полос. Пятая полоса после зимовки присутствует, но выражена очень слабо.

Возможно, стресс, вызванный низкими температурами или другими неблагоприятными факторами во время зимовки, в отдельных случаях может влиять на реализацию генетической информации. Однако это предположение требует проверки экспериментальными данными по воздействию этих факторов на неполовозрелых моллюсков во время диапаузы.

Не учтена как отдельный фенотип также одна раковина с зачатками дополнительной полосы между третьей и четвертой полосами (выборка III), поскольку дополнительная полоса слабо выражена только в непосредственной близости от губы. Присутствие на раковинах моллюсков рода *Serpaea* более пяти полос является очень редким явлением (Clarke, 1960 и др.).

Анализ количественного распределения морф как в отдельных выборках, так и для города в целом, позволяет разделить их на три группы: обычные, регулярно встречающиеся и редкие. К обычным для Львова фенотипам относятся 00000, 12345 и (12)345, зарегистрированные во всех выборках. Хотя соотношение этих морф в каждом отдельном случае может несколько изменяться, их суммарная доля всегда превышает 90%. К регулярно встречающимся фенотипам относятся (123)45, 1(23)45 и (12)3(45), суммарная доля которых в отдельных выборках колеблется от 0 до 4.6%. Остальные морфы относятся к редким. Они не всегда попадают во взятые выборки, поэтому для более полной регистрации редких морф на исследуемых участках необходимо проводить многократные качественные осмотры. При количественных исследованиях редкие фенотипы зарегистрированы менее чем в половине выборок, а их доля, как правило, не превышала 1%. Восемь морф отсутствовали в выборках и были отмечены только при многократных качественных осмотрах территории.

Детальное изучение больших выборок *C. hortensis* во Львове позволило обнаружить явление, хотя и не имеющее прямого отношения к полиморфизму окраски раковин, но, возможно, также связанное с интродукцией и высокой степенью

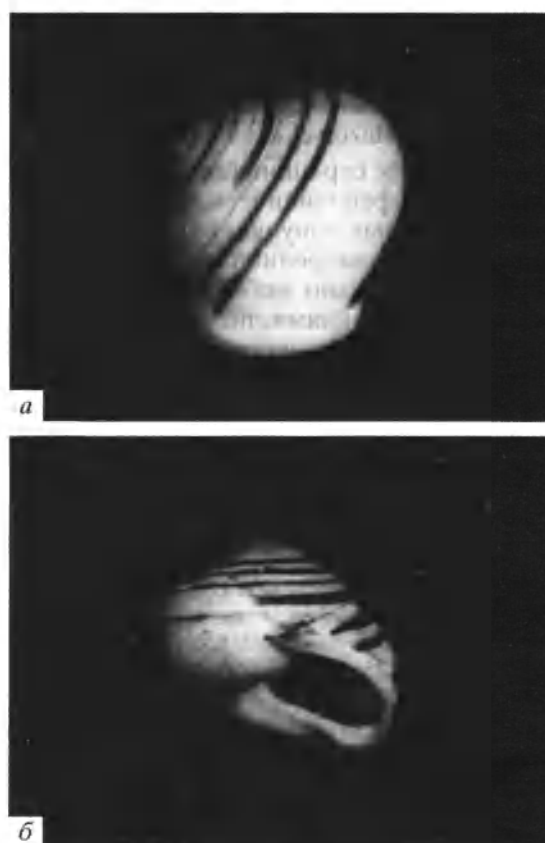


Рис. 2. Изменение фенотипа раковины после зимней спячки: а – исчезновение третьей и четвертой полос; б – появление полосы, занимающей промежуточное положение между третьей и четвертой полосами.

панмиксии в новообразованных колониях. В 13 выборках из исследованных 16 обнаружены отдельные раковины со щелевидным пупком, в то время как нормой для данного вида является полностью закрытый пупок (Шилейко, 1978; Kerney et al., 1983 и др.). Такие раковины составили около 0.8% от общего количества осмотренных экземпляров. При этом не учитывались раковины (еще 1.1%), у которых наличие щелевидного пупка связано с деформированностью самой раковины. Большое количество деформированных раковин в городе объясняется тем, что они могут частично повреждаться пешеходами на дорожках, а также при падении с веток кустарников на твердые (асфальтированные или др.) поверхности и т.д.

Таким образом, полиморфизм интродуцированного вида *C. hortensis* во Львове действительно имеет некоторые особенности, свойственные также краевым природным популяциям этого вида, в частности популяциям на северо-западной границе ареала. Обеднение фенотипа в природных краевых популяциях связывают с тем, что на границе ареала вид находится в менее благоприятных условиях существования, чем в его центре.

Поэтому для краевых популяций, более мелких и изолированных, характерны значительные колебания численности, а также чередующиеся колонизация и реколонизация отдельных участков (Яблоков, 1980; Mazon et al., 1990 и др.).

В то же время ограничение генетического и, следовательно, фенотипического разнообразия интродуцированных популяций происходит уже в процессе непреднамеренной интродукции, как правило, относительно небольшого количества моллюсков (с растениями, почвой и т.д.). На начальных этапах интродукции или антропохорного заселения отдельных городских биотопов образуются малочисленные колонии, в которых в дальнейшем возможны значительные колебания численности с дрейфом генов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Д.А., Сергиевский С.О., 1980. Генетическая структура периферических популяций наземного моллюска *Cepaea hortensis* (Mull.) // Доклады АН СССР. Т. 225. № 1. С. 206–208.
- Байдашиников А.А., 1992. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение 1. Видовой состав и связь моллюсков с растительным покровом // Вестн. зоол. № 4. С. 13–19.
- Ли Ч., 1978. Введение в популяционную генетику. М.: Мир. С. 1–555.
- Сверлова Н.В., 1996. Анализ некоторых анатомических и конхиологических признаков, используемых для определения подвидов и видов рода *Cepaea* (Stylommatophora, Helicidae) // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 6. С. 933–936. – 1997. Деякі зміни у видовому складі наземної малакофауни Львова за останні 100 років // Наукові записки ДПМ НАН України. Т. 13. С. 65–68.
- Шилейко А.А., 1978. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. Т. 3. Вып. 6. Нов. сер. № 117. Л.: Наука. С. 1–384.
- Яблоков А.В., 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука. С. 1–132.
- Cain A.J., Sheppard P.M., 1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* // Heredity. V. 4. P. 274–294.
- Cameron R.A.D., 1992. Change and stability in *Cepaea* populations over 25 years: a case of climatic selection // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 248. P. 181–187.
- Cameron R.A.D., Dillon P.J., 1984. Habitat stability, population histories and patterns of variation in *Cepaea* // Malacologia. V. 25. № 2. P. 271–290.
- Clarke B., 1960. Divergent effects of natural selection on two closely-related polymorphic snails // Heredity. V. 14. № 3–4. P. 423–443.
- Clessin S., 1884. Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna. 2. Aufl. Nurnberg: Verlag von Bauer & Raspe. S. 1–658.
- Geyer D., 1909. Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. Einführung in die Molluskenfauna Deutschlands. 2. Aufl. Stuttgart. S. 1–155.
- Kerney M.P., Cameron R.A.D., Jungbluth J.H., 1983. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Hamburg; Berlin: Parey. S. 1–384.
- Klausnitzer B., 1993. Ökologie der Großstadtfaua. 2. Aufl. Jena; Stuttgart: G. Fischer. S. 1–454.
- Lamotte M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) // Bul. Biol. Fr. Belg. (Suppl.). 35. P. 1–239.
- Lamotte M., Guerrucci M.-A., 1970. Traits généraux du polymorphisme du système de bandes chez *Cepaea hortensis* (Mollusque Hélicidae) en France // Arch. Zool. exp. gén. T. 111. P. 393–409.
- Matzke M., 1979. Landgastropoden innerhalb einer Kleinstadt am Beispiel von Lichtenstein am Fuße des Westerzgebirges // Malak. Abh. Mus. Tierk. Dresden. B. 6. № 12. S. 145–167.
- Mazon L.I., Martinez de Pancorbo M.A., Vicario A., Aguirre A.I., Estomba A., Lostao C.M., 1989. Selection in sympatric populations of *Cepaea* // Genet. Sel. Evol. V. 21. P. 269–281.
- Mazon L.I., Vicario A., Martinez de Pancorbo M.A., Lostao C.M., 1990. Polymorphism in *Cepaea hortensis* in marginal populations in Spain // Genetica. V. 81. P. 109–115.
- Murray J., 1975. The genetics of the Mollusca / Ed. King R.C. Handbook of genetics. N.Y.: Plenum Press. V. 3. P. 3–31.
- Pfeiffer C., 1821. Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwasser-Mollusken. I Abt. Weimar. S. 1–134.
- Schider F.A., Schilder M., 1957. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas. Jena: G. Fischer. S. 93–206.

## POLYMORPHISM OF THE INTRODUCED SPECIES *CEPAEA HORTENSIS* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) IN LVOV. 1. GENERAL REGULARITIES OF POLIMORPHISM

N. V. Sverlova

State Museum of Natural History, Ukrainian National Academy of Sciences, Lvov 79008, Ukraine

The polymorphism of *Cepaea hortensis* was studied in Lvov city located beyond the natural range of the given species. The phenotypical diversity decreased in the population under study as in natural marginal ones. The polymorphism was registered by three characters: the presence of stripes, their fusion, and pigmentation. There are only yellow-colored shells, the shells without stripes prevail (>80%). The 12345 phenotype predominates among the striped shells, (12)345 phenotype, among shells with fused stripes.