

Библиография: Сверлова Н.В. Особенности фенетической структуры интродуцированных популяций *Cerpeea nemoralis* // Фальцфейнівські читання: Зб. наук. праць. – Херсон: ПП Вишемирський, 2007. – С. 287-292.

УДК 594.38

Н.В.Сверлова

ОСОБЕННОСТИ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *CERPEEA NEMORALIS*

Ключевые слова: наземные моллюски, полиморфизм, *Cerpeea*.

Key words: land molluscs, polymorphism, *Cerpeea*.

Введение

Лесная цепея *Cerpeea nemoralis* (L.) – один из наиболее известных видов наземных моллюсков, окрасочному полиморфизму которого посвящено большое количество работ. Благодаря многолетним исследованиям в Англии, Франции, Германии и других европейских странах можно считать доказанным, что фенетическая структура отдельно взятых популяций *C. nemoralis* представляет собой результат сложного взаимодействия факторов селективной и неселективной (стохастической) природы. Воздействие как тех, так и других должно существенно усиливаться в интродуцированных популяциях, обитающих на значительном удалении от основной части современного географического ареала этого вида (значительная часть Средней, Северной и Западной Европы). С одной стороны, изначальное ограничение генетического и фенетического разнообразия, вызванное ограниченным количеством особей-основателей и возможным случайным исчезновением некоторых признаков на начальных этапах интродукции, не может быть возмещено миграцией или повторным заносом моллюсков из основной части ареала. С другой стороны, своеобразная фенетическая структура интродуцированных популяций, вначале определяемая эффектом основателя, должна постепенно изменяться под влиянием сильной климатической селекции. Таким образом, фенетическую структуру каждой такой популяции можно рассматривать как результат микроэволюционного эксперимента, началом которого служит чаще всего непреднамеренный перенос моллюсков (например, вместе с декоративными растениями).

Восточная граница современного ареала *C. nemoralis* проходит через территорию Венгрии, Чехии, Польши, Калининградской области России, Латвии. Хотя этот вид неоднократно указывался ранее для природных

биотопов западного региона Украины, данные сообщения базировались, очевидно, на ошибочном определении автохтонного вида *Cerpea vindobonensis* (Fer.) [2]. До сих пор единственной достоверной находкой *C. nemoralis* на этой территории является немногочисленная популяция, обнаруженная автором в 1994 г. в одном из городских парков Львова. Поскольку с момента ее обнаружения популяционная плотность остается крайне низкой, было высказано предположение, что это может быть вызвано либо сильной межвидовой конкуренцией с обычной во Львове садовой цепеей *Cerpea hortensis* (Mull.), либо не благоприятными для вида климатическими условиями запада Украины [2].

В то же время в июне 2006 г. автору удалось обнаружить достаточно большую популяцию *C. nemoralis* в пос. Нахабино Красногорского р-на Московской области. По устному сообщению к.б.н. А.В.Сысоева (Зоологический музей Московского государственного университета), в Подмосковье имеются в настоящее время и другие популяции *C. nemoralis*. Таким образом, этот вид сумел успешно приспособиться к климатическим условиям средней полосы России, отличающимся значительно большей континентальностью не только по сравнению с природным ареалом *C. nemoralis*, но и по сравнению с западом Украины. Поэтому выявление специфических черт фенетической структуры подмосковских популяций лесной цепеи представляет особый интерес с точки зрения климатической селекции.

Материал и методы

В первой половине июня 2006 г. в пос. Нахабино Красногорского р-на Московской обл. было собрано 129 взрослых особей *C. nemoralis*. Сборы были сделаны преимущественно после дождей, в древесно-кустарниковых насаждениях, высаженных возле зданий.

Фенотипы определяли и записывали по стандартной методике. Полосы на раковине обозначали арабскими цифрами по направлению от вершины к пупку. Отсутствие полос обозначали "0" на месте соответствующей цифры (цифр), слияние соседних полос – круглыми скобками. Полосы считали слившимися, если они объединялись не менее, чем за четверть оборота до устья раковины. Кроме того, определяли основной цвет раковины (желтый, розовый или коричневый).

Для сравнения были использованы расчеты, выполненные по литературным данным о фенетической структуре популяций *C. nemoralis* в различных частях Англии [3-5], во Франции [9], Чехии [7], Испании [11]. Исключительно на основании литературных данных

охарактеризованы также особенности фенетической структуры интродуцированных популяций этого вида в Северной Америке, обитающих в следующих городах США: Нью-Йорк [10]; Марион, штат Массачусетс [6, 8]; Лексингтон, штат Виргиния [12]. Для характеристики немецких популяций *C. nemoralis* были использованы модифицированные данные из картотеки известных немецких исследователей полиморфизма цепей Ф.А.Шильдера и М.Шильдер [13], обработанные автором статьи во время его пребывания в Природоведческом музее Берлинского университета, поддержанного стипендией Немецкой службы академических обменов DAAD [14]. В это же время автором были исследованы 6 выборок *C. nemoralis*, собранные проф. Г.Петерсом в 1979-1999 гг. в Берлине и Франции (Auvergne). Выборка *C. nemoralis* из Гданьска (север Польши) была любезно передана автору в 1999 г. сотрудником Государственного природоведческого музея НАНУ к.б.н. В.Б.Ризуном.

Для количественной оценки фенетического разнообразия были использованы формулы, предложенные Л.А.Животовским [1].

Результаты и обсуждение

В исследованной подмосковной популяции *C. nemoralis* присутствовали раковины желтого и розового цвета. Коричневые раковины встречаются у данного вида относительно редко (табл. 1), могут полностью отсутствовать на отдельных участках даже внутри основного ареала *C. nemoralis*. В интродуцированных популяциях вероятность их отсутствия закономерно увеличивается.

Среди собранных в Нахабино цепей все особи с розовой раковиной были представлены фенотипом 00000 (полное отсутствие полос). Среди моллюсков с желтой раковиной, наоборот, полностью отсутствовали бесполосые экземпляры, а количественное распределение фенотипов выглядело следующим образом: 1) 00345 – 19 экз.; 2) 12345 – 17 экз.; 3) 123(45) – 5 экз.; 4) 003(45) – 4 экз.; 5) 1(23)45 – 3 экз.; 6) (12)3(45) – 2 экз.; 7) 00300 – 2 экз.; 8) (123)(45) – 1 экз. У просмотренных при сборах неполовозрелых особей *C. nemoralis* все розовые раковины также были бесполосыми, все желтые – полосатыми.

Анализ литературных данных показывает, что количественное распределение фенотипов, выделенных по количеству полос на раковине, как правило, существенно отличается среди особей с разным цветом раковины (табл. 1). Так, бесполосые желтые раковины встречаются у *C. nemoralis* достаточно редко, в отличие от родственного вида *C. hortensis*. Среди проанализированных 414 выборок из 6 европейских стран, использованных в таблице 1 в качестве контроля,

такие раковины отсутствовали в 233 выборках, объем которых колебался от 10 до 327 особей (еще в 73 выборках вообще отсутствовали желтые раковины). Таким образом, отсутствие фенотипа 00000 среди особей с желтой раковиной, как и отсутствие коричневых раковин, не является неожиданным для интродуцированных популяций *C. nemoralis*. Намного более интересным фактом является аномально высокая доля бесполосых желтых раковин в интродуцированных американских популяциях этого вида (табл. 1), которая в ряде случаев сопровождается крайне высокой (более 90%) долей желтых особей в популяциях. Неясно, является ли это результатом эффекта основателя, или же климатическая селекция благоприятствует здесь отбору наиболее светлой формы, в отличие от основной (европейской) части ареала.

В то же время в основной части ареала доминирование фенотипа 00000 (вплоть до полного отсутствия других фенотипов) характерно не для розовых, а для коричневых особей *C. nemoralis* (табл. 1). Среди 414 выборок, использованных в качестве контроля, только в 2-х случаях розовые раковины были представлены исключительно фенотипом 00000 (выборки из Чехии, состоявшие соответственно из 19 и 24 особей).

Установлено, что более светлые фенотипы *Seraea* являются более устойчивыми к воздействию экстремально высоких или низких температур, а также к резким колебаниям температуры окружающей среды [15]. В условиях более континентального климата такие морфы должны получать селективное преимущество. Так, для интродуцированных популяций *C. hortensis* на западе Украины характерна не типично высокая доля бесполосых раковин [2]. Поскольку наиболее светлая (желтая бесполосая) морфа не является характерной для *C. nemoralis* в целом (табл. 1), а в исследованной подмосковной популяции, вероятно, полностью отсутствует, увеличивается частота бесполосых розовых раковин.

Специфические особенности фенетической структуры выявленной подмосковной популяции *C. nemoralis* теоретически можно объяснить и несколько иначе. Особенности количественного распределения фенотипов внутри каждой цветовой группы раковин (табл. 1) позволяют предположить, что в популяциях *C. nemoralis* действуют механизмы, препятствующие образованию как слишком темных (коричневых с большим количеством полос), так и слишком светлых (желтых бесполосых) раковин [15]. Под действием сильной климатической селекции в подмосковной популяции могли исчезнуть не только эти "крайние" варианты окраски, но и относительно темные коричневые однополосые и бесполосые (если таковые были среди особей-основателей) и розовые полосатые раковины. Относительно светлые

желтые однополосые раковины (фенотип 00300) также встречаются относительно редко (табл. 1, 2).

В любом случае, отсутствие более темных фенотипов оказывается выраженным значительно сильнее, чем отсутствие (для желтых бесполосых) или резкое уменьшение (для желтых однополосых) доли светлых. Об этом свидетельствует и таблица 2, где частоты основных фенотипов (00000, 00300) или групп фенотипов (00345, 12345 и соответствующие им фенотипы с различными вариантами слияния полос) проанализированы независимо от фоновой окраски раковин. В контроле суммарная доля двух наиболее светлых морф (00000 и 00300) не превышает 50%. В подмосковной и двух американских популяциях она возрастает до 60-77%. Во львовской популяции *C. nemoralis*, количественное изучение фенетической структуры которой затруднено очень низкой популяционной плотностью [2], большинство найденных моллюсков также были представлены относительно светлым фенотипом 00300 (при желтой или розовой фоновой окраске раковин).

Образованию более темных раковин способствует не только более темная (розовая, коричневая) фоновая окраска, наличие и количество полос, но и слияние последних. В исследованной подмосковной популяции доля раковин со слившимися полосами оказалась не очень высокой: 17,4% для трехполосых и 39,3% для пятиполосых раковин. В сравниваемых немецких [14] и чешских [7] популяциях в целом от 50 до 54% пятиполосых раковин имели различные типы слияния полос. При этом порядок доминирующих фенотипов оставался неизменным независимо от региона: (12)3(45), 123(45), (123)(45), (12)345, (12345), 1(23)45, (123)45, 1(23)(45) (в порядке убывания частот). В интродуцированных популяциях этот порядок несколько изменялся. В Нахабино чаще всего встречались раковины с фенотипами 123(45) и 1(23)45; в Нью-Йорке – 123(45) и (12)3(45); в Марионе – 123(45), (123)(45) и (12)3(45). Для Лексингтона подобные данные, к сожалению, отсутствуют. Таким образом, во всех сравниваемых интродуцированных популяциях *C. nemoralis* среди пятиполосых раковин со слившимися полосами доминировал фенотип 123(45), а не (12)3(45).

Если рассматривать относительные частоты слияния отдельных пар полос вне зависимости от конкретных фенотипов [2], оказывается, что в контроле около 70% раковин со слившимися полосами имеют слияние 1-й и 2-й полос (т.е. принадлежат к фенотипам (12)3(45), (123)(45), (12)345, (12345) и др.). В интродуцированных популяциях относительная частота этого слияния падает до 27-39% (рисунок). Однако данный процесс может происходить и в основной части ареала *C. nemoralis*. Очевидно, он связан с осветлением общей окраски раковин

в популяциях и особенно с осветлением верхней части раковины по сравнению с нижней. Для Нахабино одновременно увеличивается суммарная доля фенотипов 00345 и 003(45) (табл. 2), а на пятиполосых раковинах слияние полос чаще всего затрагивает нижние полосы (рисунок). Оба этих процесса приводят к образованию раковин, у которых окраска нижней части значительно темнее верхней.

При изучении контрольных немецких популяций [14] было показано, что показатель внутривидового разнообразия M [1], часто используемый в фенетических исследованиях, в популяциях цепей в значительной степени зависит от доли полосатых раковин (табл. 3). На бесполосых раковинах (доминантный признак) прочие генетически обусловленные признаки (количество полос, их слияние) фенотипически не проявляются, поэтому большая доля бесполосых раковин снижает фенетическое разнообразие популяции. В связи с этим сравнивать значения M желательно в популяциях с близкими частотами полосатых (бесполосых) раковин. Из таблицы 3 видно, что интродуцированным популяциям *C. nemoralis* свойственно некоторое уменьшение уровня фенетического разнообразия. При этом в Нахабино фенетическая структура популяции оказывается более выровненной, о чем свидетельствует более низкое значение h .

Выводы

Фенетическая структура исследованной подмосковной популяции *C. nemoralis* демонстрирует ряд специфических особенностей, которые могут быть связаны с селективным осветлением окраски раковин в условиях более континентального климата: относительно высокая доля бесполосых, полное отсутствие коричневых и полосатых розовых раковин. Некоторые особенности обуславливают осветление окраски верхней части раковины по сравнению с нижней: относительно высокая частота встречаемости фенотипов 00345 и 003(45), относительно редкое слияние 1-й и 2-й полос на пятиполосых раковинах. В то же время отсутствие коричневых и бесполосых желтых раковин, менее характерных для *C. nemoralis* в целом, может быть связано с эффектом основателя или дрейфом генов на начальных этапах образования популяции, пока общая численность моллюсков оставалась относительно низкой.

Для проанализированных на основании литературных данных интродуцированных популяций *C. nemoralis* в США также характерно некоторое осветление общей окраски раковин в популяциях, которое проявляется прежде всего в не типично высокой для вида доле бесполосых желтых раковин. Это вполне согласуется с большей

континентальностью климата в северо-восточной части США по сравнению с природным ареалом *C. nemoralis*.

По сравнению с контролем (обобщенные данные для немецких популяций *C. nemoralis*) в исследованной подмосковной популяции наблюдается некоторое снижение уровня фенетического разнообразия и несколько большая выровненность количественного распределения морф (более низкая доля редких морф).

Для более обоснованного анализа селективности или стохастичности выявленных особенностей фенетической структуры интродуцированной подмосковной популяции *C. nemoralis* необходимо дальнейшее исследование как этой, так и других подмосковных популяций данного вида.

Литература

1. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 38-44.
2. Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. – Львов, 2006. – 226 с.
3. Cameron R.A.D. *Cepaea nemoralis* in a hostile environment: continuity, colonizations and morph-frequencies over time // Biol. J. Linn. Soc. London. – 2001. – Vol. 74. – P. 255-264.
4. Cameron R.A.D., Dillon P.J. Habitat stability, population histories and patterns of variation in *Cepaea* // Malacologia. – 1984. – Vol. 25, N 2. – P. 271-290.
5. Cameron R.A.D., Pannett D.J. Interaction between area effects and variation with habitat in *Cepaea* // Biol. J. Linn. Soc. – 1985. – Vol. 24. – P. 365-379.
6. Clench W.J. Additional notes on the colony of *Helix nemoralis* at Marion, Mass. // Nautilus. – 1930. – Vol. 44. – P. 13-14.
7. Honek A. Distribution and shell colour and banding polymorphism of the *Cepaea* species in Bohemia // Acta Soc. Zool. Bohem. – 1995. – Vol. 59. – P. 63-77.
8. Johnson C.W. Further notes on the colony of *Helix nemoralis* in Massachusetts // Nautilus. – 1927. – Vol. 41. – P. 47-49.
9. Lamotte M., Guerrucci M.A. Traits generaux du polymorphisme du systeme de bandes chez *Cepaea hortensis* en France // Arch. Zool. exp. gen. – 1970. – T. 111. – P. 393-409.
10. Landman M.A. Statistics on a colony of *Cepaea nemoralis* // Nautilus. – 1956. – Vol. 69, N 3. – P. 104-106.

11. Mazon L.I., Martinez de Pancorbo M.A., Vicario A., Aguirre A.I., Estomba A., Lostao C.M. Selection in sympatric populations of *Cepaea* // Genet. Sel. Evol. – 1989. – Vol. 21. – P. 269-281.
12. McConnell D. Notes on *Helix nemoralis* at Lexington, Virginia // Nautilus. – 1936. – Vol. 50, N 1. – P. 15-16.
13. Schilder F.A., Schilder M. Die Baenderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluss: Die Baenderschnecken Europas. – Jena: G.Fischer-Verlag, 1957. – S. 93-206.
14. Sverlova N. Zur Auswertung der Diversitaet und Struktur des Polymorphismus bei den Baenderschnecken *Cepaea hortensis* (Muller, 1774) und *C.nemoralis* (Linne 1758) am Beispiel isolierter Populationen // Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe. – 2004. – B. 80, H. 2. – S. 159-180.
15. Sverlova N. Landschnecken-Farbpolymorphismus aus physikalischen Gruenden (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malak. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2004. – B. 22. – S. 131-145.

Sverlova N.V.

Peculiarities of polymorphism structure of introduced populations of *Cepaea nemoralis*

The polymorphism structure of the introduced population of *C.nemoralis* in the Moscow Region was studied in 2006. The brown, unbanded yellow and banded pink shells were lacking. There predominated the phenotypes 00000 (58,9%), 00345 (14,7%) and 12345 (13,2%). On the whole the shell colouring in the population was lighter than one in the natural area of *C.nemoralis*. This can be result of the selection in the conditions of the more continental climate. The comparison of the polymorphism structure of the introduced populations of *C.nemoralis* in the Russia and USA with the populations from England, France, Spain, Germany, Poland and Czech Republic was done on the base of the literature and my own data.

Таблица 1

Зависимость опоясанности раковин от их цвета в природных и интродуцированных популяциях *C. nemoralis*

Территория, литературный источник	N	К	Цвет раковин (%)	Количественное распределение морф (%)		
				00000	00300	прочие
Контрольные данные из разных частей ареала						
Англия, Уилтшир [4]	1161	34	желтый (31,3)	6,3	25,3	68,4
			розовый (57,5)	26,0	40,3	33,7
			коричневый (11,1)	82,9	13,9	3,1
Англия, Уорикшир [5]	2746	47	желтый (42,9)	8,6	15,8	75,5
			розовый (55,6)	16,8	20,4	62,7
			коричневый (1,4)	85,0	15,0	–
Англия, Дорсет [3]	3954	75	желтый (1,6)	7,8	78,1	14,1
			розовый (98,1)	0,9	38,3	60,8
			коричневый (0,3)	100,0	–	–
Франция, Аувергне	618	2	желтый (32,4)	–	4,5	95,5
			розовый (67,6)	–	8,8	91,1
*Испания [11]	5065	73	желтый (30,5)	12,0	8,9	79,1
			розовый (69,5)	8,9	16,4	74,6
Германия, Берлин	1337	4	желтый (64,2)	1,2	67,7	31,1
			розовый (33,5)	58,7	25,4	15,8
			коричневый (2,3)	54,8	41,9	3,2
Польша, Гданськ	216	1	желтый (52,3)	–	52,2	47,8
			розовый (30,1)	26,1	44,6	29,2
			коричневый (17,6)	86,8	7,9	5,3
Чехия, Богемия [7]	14249	178	желтый (49,9)	1,5	42,6	55,8
			розовый (50,1)	21,4	34,5	44,1
Интродуцированные популяции						
Россия, Нахабино	129	1	желтый (41,4)	–	3,8	96,2
			розовый (58,9)	100,0	–	–
США, Нью- Йорк [10]	1402	4	желтый (90,9)	56,7	4,0	39,3
			розовый (9,1)	86,7	10,1	3,1
США, Марион [6, 8]	2779	3	желтый (52,2)	41,2	39,9	18,8
			розовый (47,6)	20,0	51,4	28,6
			коричневый (0,2)	100,0	–	–
США, Лексингтон [12]	1553	3	желтый (96,9)	30,6	10,3	59,1
			розовый (3,1)	45,8	37,5	16,7

Примечания: N – суммарное количество особей в выборках; К – количество выборок; * – без учета редко встречающихся коричневых раковин. Жирным шрифтом выделены максимальные частоты.

Таблица 2

Частота основных фенотипов и групп фенотипов в природных и интродуцированных популяциях *C. nemoralis*

Территория, литературный источник	N	Частота встречаемости фенотипов и их групп, %			
		00000	00300	00345*	12345*
Контрольные данные из разных частей ареала					
Англия [4, 5]	3907	17,8	22,6	до 7,3**	52,2
Франция [9]		29,0	19,2	9,5	35,9
Германия [14]	22693	18,2	30,4	23,9	24,0
Чехия [7]	14249	11,5	38,5	3,9	до 45,6**
Интродуцированные популяции					
Украина, Львов [2]		–	++	+	–
Россия, Нахабино	129	58,9	1,5	17,8	21,7
США, Нью-Йорк [10]	1402	59,4	4,6	<0,1	32,2
США, Марион [6,8]	2779	31,3	45,3	11,4	11,0

Примечания: * – а также производные от них фенотипы с различными типами слияния полос; ** – невозможно точно рассчитать по имеющимся данным (указанная частота может быть несколько завышена); + – присутствует; ++ – доминирует, N – суммарное количество особей в выборках (если таковое известно).

Таблица 3

Показатели фенетического разнообразия в контрольных и интродуцированных популяциях *C. nemoralis*

<i>Территория</i>	K	V, %	m	M	h
Германия (контроль)	3	21–40	12,3	5,48	0,52
	10	41–60	14,7	7,00	0,52
	12	61–80	13,7	7,74	0,41
	35	81–100	13,6	7,50	0,46
Нахабино	1	41,1	9	5,63	0,37
Нью-Йорк	2	39,7	16,0	5,56	0,54
Марион	3	69,0	13,7	6,38	0,52

Примечания: K – количество выборок; V – частота встречаемости полосатых раковин (для интродуцированных) или интервал частот (для контрольных популяций); m – количество морф в выборке; M – показатель внутривидового разнообразия; h – доля редких морф. При наличии нескольких выборок в таблице показаны средние значения. Для Нью-Йорка не учтены 2 маленькие выборки из 5 и 8 раковин.

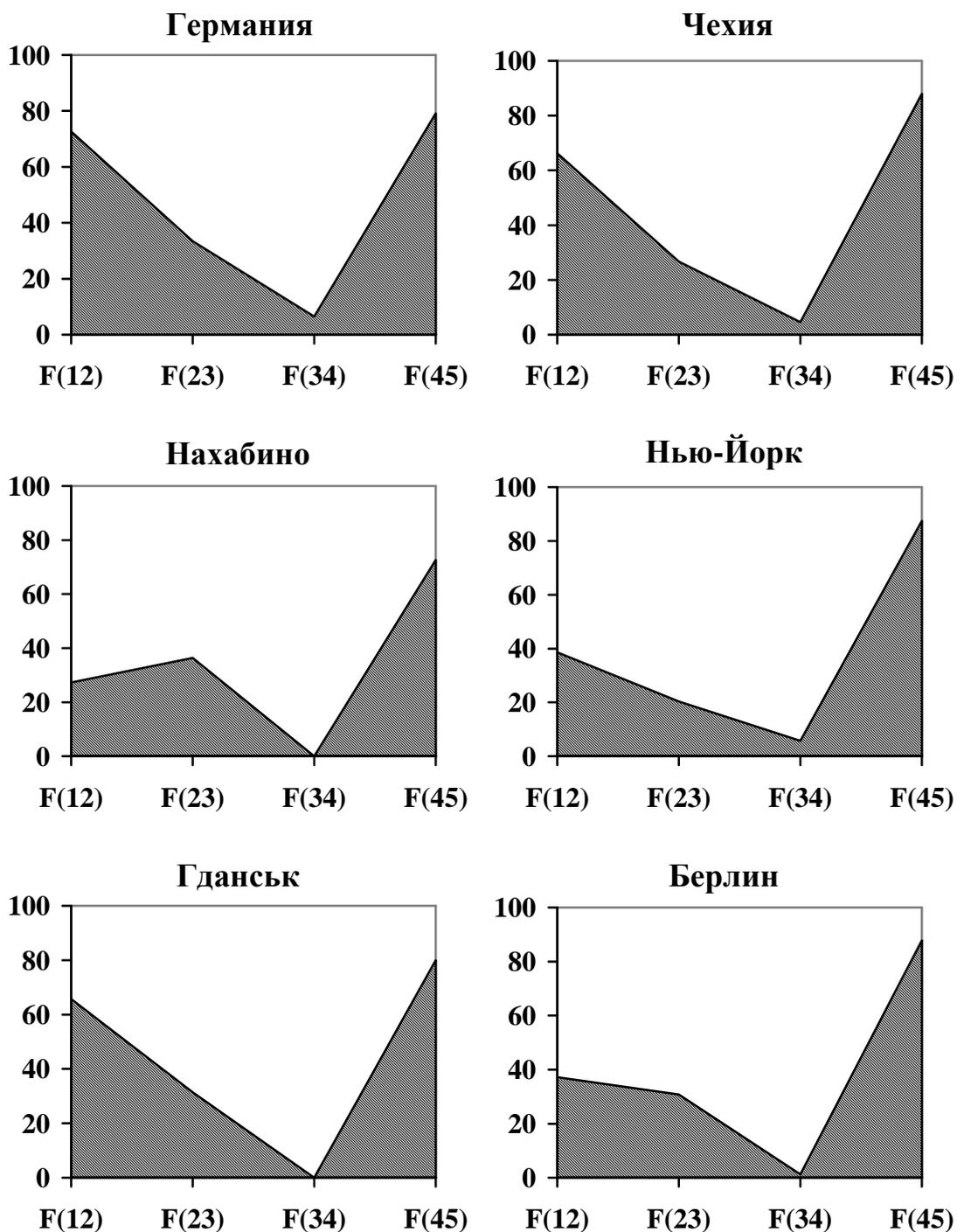


Рисунок. Относительная частота слияний различных пар полос среди пятиполосых раковин со слившимися полосами (%): F(12) – слияние 1-й и 2-й полосы и т.д. Верхний ряд – контрольные значения; средний ряд – интродуцированные популяции; нижний – отдельные популяции из различных частей природного ареала.