

УДК 594.382

С. С. КРАМАРЕНКО, А. С. КРАМАРЕНКО, О. Н. ПЛАКСИН, Н. И. КУЗЬМИЧЕВА

Николаевский государственный аграрный университет,
ул. Парижской коммуны, 9, Николаев, 54021, Украина

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ МИКРОПРОСТРАНСТВЕННОЙ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ДВУХ ВИДОВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ (*GASTROPODA*; *PULMONATA*; *HELICIDAE*)

В работе проанализированы различные механизмы, определяющие микропространственный паттерн полиморфизма в отношении окраски и опоясанности раковины двух видов наземных моллюсков.

Ключевые слова: микропространственная изменчивость, полиморфизм, наземные моллюски

Наземные моллюски представляют собой почти идеальный объект для исследований механизмов формирования структуры популяций в природных, но особенно в антропогенных местах обитания. Многие из них являются классическими *r*-видами с высокой способностью к антропохории. Заселяя пригодные для себя места обитания в городах и других населенных пунктах (парки, кладбища, газоны, пустыри и т.п.), они формируют сложную сеть популяций (малочисленных эфемерных или, наоборот, континуальных с высокой плотностью), которые даже в пределах одного небольшого места обитания могут иметь ряд изолирующих барьеров (от пешеходных тропинок до городских улиц с оживленным движением автотранспорта). В этом случае механизмы формирования такой микропространственной структурированности можно проанализировать, используя различные виды (минимум, два), обитающих совместно в одном и том же месте обитания.

Для юга Украины два вида крупных гелицид часто формируют смешанные популяции в различных антропогенных местах обитания – *Helix albescens* Rosm. и *Cepaea vindobonensis* Ferr. Особенности их фенетической структуры в отношении полиморфизма по окраске и опоясанности раковины (shell banding polymorphism) были изучены нами ранее [2, 3]. В настоящей работе нами проведен сравнительный анализ полиморфизма этих двух видов наземных моллюсков, обитающих совместно в одних и тех же местах обитания. Это позволит выяснить роль различных механизмов в формировании микропространственной фенетической структуры популяций наземных моллюсков, а именно: а) роль изолирующих барьеров (автомобильные дороги); б) роль микробиотических факторов; в) роль видоспецифических особенностей жизненного цикла; г) роль стохастических популяционно-генетических процессов.

Материалы и методы исследования

Материал для исследования собран в пределах 14 локальных популяций, расположенных в парке «Дубки» (г. Николаев) в мае 2007 года. Место сбора моллюсков разделено строениями и автомобильными асфальтированными дорогами на три участка, обозначенные латинскими литерами А, В и С (рис. 1).

Одновременно собирались взрослые половозрелые особи (и их пустые раковины) моллюсков *H. albescens* (всего – 1402 ос.) и *C. vindobonensis* (всего – 1345 ос.). В среднем объем каждой выборки содержал около сотни улиток (или их раковин), однако, объем отдельных выборок варьировал от 43 до 186 особей.

Особенности полиморфизма моллюсков по характеру опоясанности раковины анализировали в лабораторных условиях. При этом различные морфы обозначали по общепринятой системе [5]. Для *H. albescens* в большинстве выборок отмечено наличие только двух морф – «12345» и «1(23)45» – с преобладанием второй. В зависимости от относительной ширины светлых участков на раковине между лентами 1, (23), 4 и 5 нами было выделено четыре варианта для этой морфы.

Для *C. vindobonensis* рассматривались два типа полиморфизма. Первый характеризовался цветом раковины и наличием пигмента в лентах. Различались две морфы –

обычная (желтоватая раковина с коричневыми или черными лентами) и *pallescens* (зеленоватая раковина с лентами, лишенными пигмента). Второй – особенностями опоясанности раковины (для детализации см. [3]).

Для каждой морфы в пределах каждой выборки были рассчитаны частоты, которые в дальнейшем подвергались арксинус-трансформации, что позволило для их анализа использовать стандартные статистические процедуры. Кроме того, на основании этих трансформированных частот были рассчитаны матрицы попарных оценок фенетических дистанций (DPh) для 14 исследованных популяций обоих видов, используя евклидову метрику. Поскольку для моллюсков *H. albescens* и *C. vindobonensis* использовалось различное число фенотипов, оценки фенетических дистанций были стандартизированы отнесением их к величине $6 \cdot \sqrt{m}$, где m – число использованных для расчета морф. В таком случае полученные стандартизированные оценки фенетических дистанций для обоих видов варьируют в пределах от 0 до 1. Все статистические расчеты были проведены с использованием параметрических и непараметрических методик [1, 4] с использованием программы PAST.

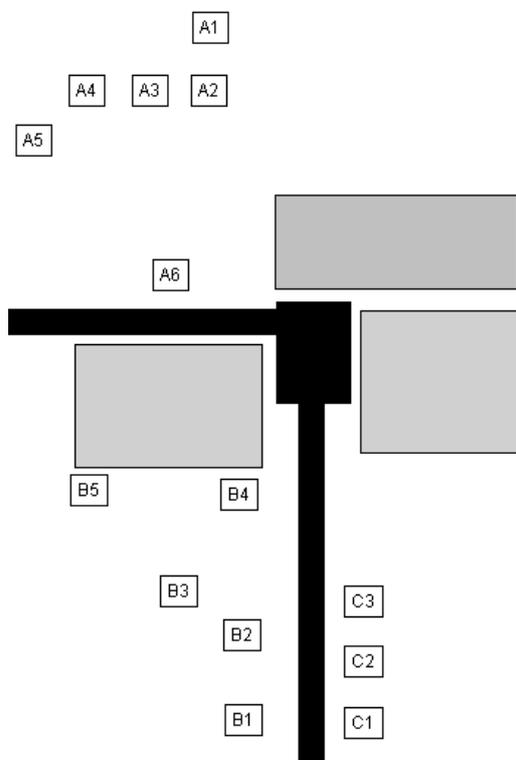


Рис. 1. Карта-схема мест отбора выборок моллюсков *H. albescens* и *C. vindobonensis* в парке «Дубки» г. Николаева

Результаты исследований и их обсуждение.

Для моллюска *H. albescens* на исследуемом участке было зарегистрировано наличие пяти морф – «12345» и четыре различных варианта морфы «1(23)45».

Моллюск *C. vindobonensis* оказался более полиморфным. Кроме полиморфизма в отношении фона раковины/лент, нами также было выявлено наличие 10 морф в отношении типа опоясанности раковины. Кроме того, среди особей с морфой «12345» также было выделено три различных варианта на основе относительной ширины первых трех лент (для детализации см [3]).

В целом две автомобильные дороги, пересекающие место сбора моллюсков на три участка, вносили значительный вклад в формирование микропространственной фенетической структуры моллюсков. В большей степени это касалось моллюска *C. vindobonensis* (рис. 2). На участке А частота морфы *pallescens* среди расположенных тут популяций была очень низкой (0,013 – 0,210; в среднем – 0,099), а на участке В, наоборот, очень высокой (0,217 – 0,791; в

Популяции на участке С занимали промежуточное положение с частотой морфы *pallescens* – 0,295 – 0,359 (в среднем – 0,326) (рис. 2).

Кроме того, достоверное влияние изолированности участков автомобильными дорогами было отмечено для частоты особей *C. vindobonensis* со слитыми лентами: F23 ($p = 0,008$), F45 ($p = 0,020$), F123 ($p = 0,037$).

Однако для популяций моллюска *H. albescens* эффект автомобильных дорог как изолирующих барьеров был выражен значительно слабее. Только для варианта №1 морфы «1(23)45» отмечено достоверные отличия частот среди популяций, расположенных в различных участках ($p = 0,032$). На участке А частота этого варианта находилась в пределах

0,200 – 0,625 (в среднем – 0,426), на участке В – 0,070-0,386 (в среднем – 0,282) и на участке С – 0,152 – 0,194 (в среднем – 0,163) (рис. 3).

Для того чтобы проверить гипотезу о влиянии особенностей микробиотопа моллюсков все 14 исследованных популяции обоих видов были разбиты на три группы в зависимости от степени плотности древесно-кустарникового покрова в местах их сбора (слабая, средняя и высокая).

Установлено, что тип биотопа не оказывал достоверного влияния на частоту отдельных фенотипов в отношении окраски и характера опоясности раковины моллюска *C. vindobonensis*. (В данном случае, отрицательный результат может свидетельствовать как об отсутствии такой связи, так и об узости спектра варибельности биотопической переменной.) Для моллюска *H. albescens*, напротив, было отмечено достоверное влияние степени затененности микробиотопа на частоту варианта №2 морфы «1(23)45» (ранговая корреляция Кендалла: $R\tau = 0,442$; $p = 0,027$).

При этом, не отмечено ни одной достоверной корреляции между частотами фенотипов раковины моллюска *H. albescens* и *C. vindobonensis* в пределах одних и тех же популяций (ранговая корреляция Кендалла: во всех случаях $p > 0,05$).

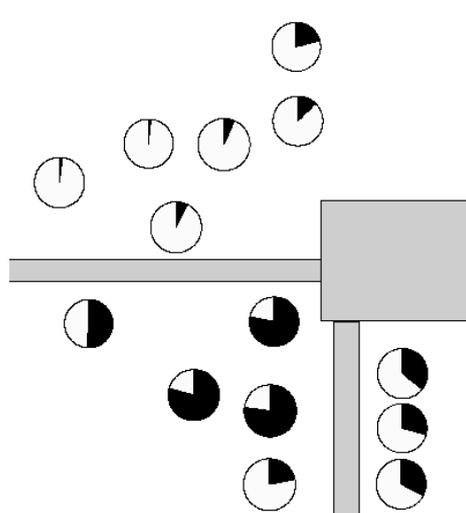


Рис. 2. Частота морфы *pallezensis* (черный сегмент) в популяциях моллюска *C. vindobonensis* в парке «Дубки» г. Николаева

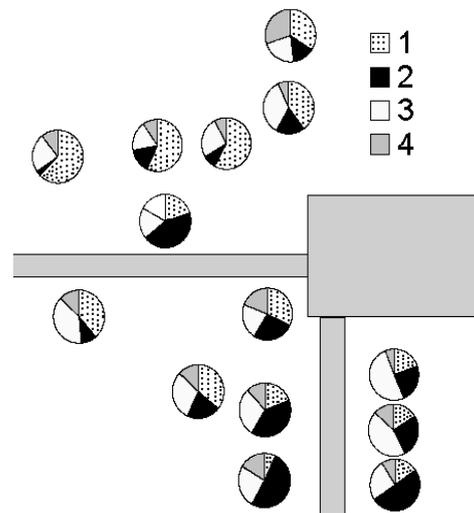


Рис. 3. Частота различных вариантов морфы «1(23)45» в популяциях моллюска *H. albescens* в парке «Дубки» г. Николаева

Итоговая ординация выборок моллюсков *C. vindobonensis* и *H. albescens* в пространстве первых двух размерностей (параметрическое многомерное шкалирование) на основе частот фенотипов приведены на рис. 4 и 5.

В целом можно отметить, что изолирующая роль дорог играет существенную роль при формировании пространственного паттерна полиморфизма улиток обоих видов. Хотя в большей степени изоляция между участками отмечается для *H. albescens* (рис. 5). Для *C. vindobonensis* характерна фенетическая идентичность популяций в пределах участков А и С и, напротив, четкая их обособленность от популяций, расположенных на участке В (рис. 4).

Роль популяционно-генетических механизмов в формировании микропространственной фенетической изменчивости моллюсков *C. vindobonensis* и *H. albescens* рассмотрена с точки зрения модели «изоляции расстоянием» (isolation-by-distance, IBD). И тут имеют место значительные отличия пространственного паттерна полиморфизма для обоих исследованных видов наземных моллюсков (рис. 6 и 7).

В целом на всем протяжении изученной территории только для *H. albescens* имеется достаточно высокая адекватность модели IBD (рис. 7). Тогда как для *C. vindobonensis* степень фенетического подобия между популяциями не зависит от дистанции между ними и в большей

степени, по-видимому, определяется случайными популяционно-генетическими процессами (дрейф генов, эффект основателя и т.п.).

При более детальном анализе можно отметить, что для обоих видов существенное значение имеет дистанция около 390 м (рис. 6 и 7). Характерно, что эта дистанция соответствует границе между участками А, с одной стороны, и В и С, с другой (рис. 1).

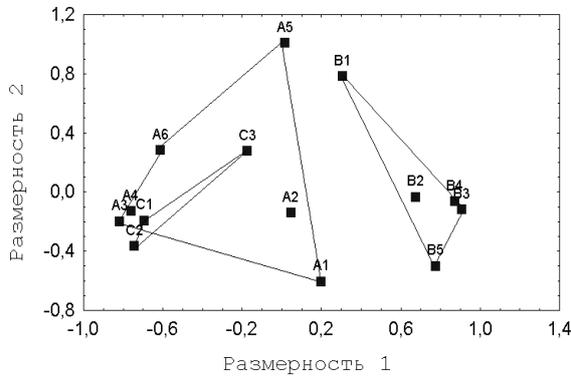


Рис. 4. Расположение центроидов выборок *C. vindobonensis* в пространстве первых двух размерностей многомерного шкалирования..

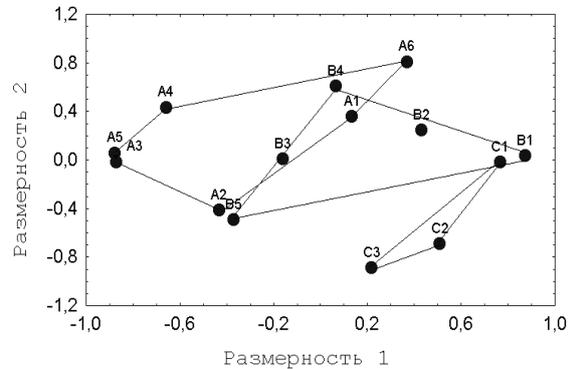


Рис. 5. Расположение центроидов выборок *H. albescens* в пространстве первых двух размерностей многомерного шкалирования.

Таким образом, для *H. albescens* пространственная удаленность между популяциями начинает оказывать влияние на их микропространственную фенетическую структуру только на расстояниях больших, чем 390 м, тогда как для *C. vindobonensis*, напротив, на расстояниях меньших, чем 390 м (рис. 6, 7).

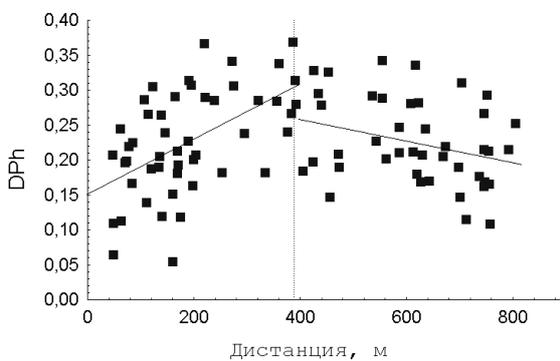


Рис. 6. Распределение попарных оценок фенетических дистанций между отдельными популяциями моллюска *C. vindobonensis* в зависимости от дистанции между ними.

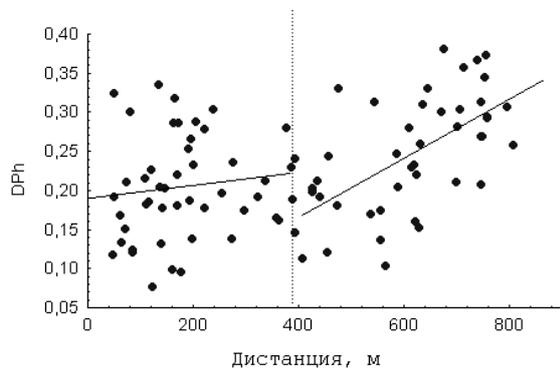


Рис. 7. Распределение попарных оценок фенетических дистанций между отдельными популяциями моллюска *H. albescens* в зависимости от дистанции между ними.

Выводы

Проведен анализ микропространственной фенетической структуры полиморфизма в отношении цвета и характера опоясности раковины двух видов наземных моллюсков (*C. vindobonensis* и *H. albescens*), обитающих совместно. Отмечено, что, несмотря на ряд общих черт изученных паттернов (например, в реакции на изолирующие барьеры), имеются видоспецифические особенности, которые, по-видимому, связаны с демографическими характеристиками видов (продолжительность жизни, плодовитость, миграционная активность и т.п.), а также случайными популяционно-генетическими процессами (дрейф генов, эффект основателя и т.п.).

1. Аналіз структури популяцій / В. С. Шибанін, С. І. Мельник, С. С. Крамаренко, В. М. Гангано. – Миколаїв : МДАУ, 2008. – 239 с.
2. Крамаренко С. С. Фенетическая структура крымских популяций наземного моллюска *Helix albescens* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) / С. С. Крамаренко, С. В. Леонов // Экология. – 2011. – № 2. – С. 153–160.
3. Крамаренко С. С. Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Cerpea vindobonensis* (Pulmonata: Helicidae) в урбанизированных и природных популяциях / С. С. Крамаренко, И. М. Хохуткин, М. Е. Гребенников // Экология. – 2007. – № 1. – С.42–48.
4. Шибаніна О. В. Практикум з біометрії: методи непараметричної статистики / О. В. Шибаніна, С. С. Крамаренко, В. М. Ганганов. – Миколаїв: МДАУ, 2008. – 166 с.
5. Cain A. J. Selection in the polymorphic land snail *Cerpea nemoralis* / A. J. Cain, P. M. Sheppard // Heredity. – 1950. – V. 4. – P. 274–294.

С. С. Крамаренко, О. С. Крамаренко, О. М. Плаксін, Н. І. Кузьмичов

Миколаївський державний аграрний університет, Україна

ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ МІКРОПРОСТОРОВОЇ ФЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ
ПОПУЛЯЦІЙ ДВОХ ВИДІВ НАЗЕМНИХ МОЛЮСКІВ (GASTROPODA; PULMONATA;
HELICIDAE)

У роботі проаналізовано різні механізми, що визначають мікропросторовий паттерн поліморфізму щодо забарвлення та посмугованості черепашок двох видів наземних молюсків.

Ключові слова: мікропросторова мінливість, поліморфізм, наземні молюски

S. S. Kramarenko, A. S. Kramarenko, O. N. Plaksin, N. I. Kuzmichev

Mykolayiv State Agrarian University, Ukraine

THE PECULIARITIES OF THE MICRO-SPATIAL PHENETIC STRUCTURE FORMATION IN
TWO SPECIES OF TERRESTRIAL MOLLUSKS (GASTROPODA; PULMONATA; HELICIDAE)

The article analyses different mechanisms that determine polymorphism micro-spatial pattern in shell colouring and striping in two species of terrestrial mollusks.

Key words: micro-spatial variation, shell-banding polymorphism, terrestrial mollusks