

Н.В.СВЕРЛОВА

Державний природознавчий музей НАН України
79008, м.Львів, вул. Театральна, 18

**ФОРМУВАННЯ ФЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ КОЛОНІЙ
ІНТРОДУКОВАНОГО ВИДУ МОЛЮСКІВ У МІСТІ**

ключові слова: наземні молюски, інтродукція, фенетична структура, антропогенні бар'єри

key words: land molluscs, introduction, polymorphic structure, anthropogenic barriers

N.V. SVERLOVA

**THE FORMING OF POLYMORPHIC STRUCTURE OF THE COLONIES
OF INTRODUCED SPECIES OF THE MOLLUSCS IN THE CITY**

State Museum of Natural History,
18 Teatralna Str., Lviv, 79008, Ukraine

The variability of polymorphic structure of introduced species *C. hortensis* was analysed in the areas of the city both partly and completely isolated by anthropogenic barriers. The number of the individuals-founders have to come on the average 4-5 according to mathematical model, if studied colonies are formed by the individuals from the same initial population. The most high coefficient of the inbreeding and maximum of the variability of polymorphic structure were registered in the most isolated tree-shrub plantings.

Поліморфні види наземних молюсків є зручними об'єктами для вивчення антропогенного впливу на генетичну та фенетичну структуру популяцій і субпопуляційних утворень. Як для природних, так і для інтродукованих популяцій важливим фактором є наявність антропогенних бар'єрів, які перешкоджають вільному переміщенню молюсків і створюють передумови для можливої генетичної диференціації [2]. Особливо великого значення ізольованість заселених молюсками біотопів набуває в міських умовах. Проте, у випадку природних популяцій, створення антропогенних бар'єрів розділяє ті поселення виду, які раніше були цілісними [5]. Інтродукований вид заселяє вже ізольовані (частково або повністю) міські біотопи, а заселення кожного окремого біотопу відбувається, як правило, не природними шляхами, а за допомогою людини — мимовільне перенесення з рослинами, ґрунтом та ін. [4, 7].

Одним з видів наземних молюсків, інтродукованих на територію м.Львова протягом останніх 100 років, є *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) [6]. Сучасне поширення виду в місті тісно пов'язане з декоративними

чагарниковими насадженнями. Це дозволяє припустити, що молюски були розселені під час озеленення міської території. Цей факт, а також значна подібність фенетичної структури поселень *C. hortensis* у різних ділянках міста, ймовірно, свідчать про те, що антропохорне заселення міських біотопів відбувалося з однієї первинної колонії. Така колонія могла утворитися в розсаднику, звідки надходив матеріал для озеленення Львова.

У цій роботі проаналізовано розподіл частоти рецесивного гена (q), який відповідає за наявність смуг на черепашці *C. hortensis*. Експериментальний розподіл порівнюється з теоретичним за умови, що всі досліджені колонії утворилися особинами-засновниками з однієї первинної. Для міста загалом, паркового масиву та масиву вуличних деревно-чагарникових насаджень вираховано найбільш імовірне значення q для гіпотетичної первинної колонії та середню кількість особин-засновників для однієї колонії. Для згаданих ділянок проаналізовано також ступінь мінливості фенетичної структури.

Особливості фенетичної структури колоній *C. hortensis* у Львові досліджували в 1998-2000 рр. Для визначення характеру розподілу q у місті вираховано співвідношення статевозрілих особин зі смугастою черепашкою та черепашкою без смуг на 35 повністю (вуличні насадження) або частково (паркові масиви) антропогенно ізольованих ділянках. Ділянки не перевищували 50-100 м² та не мали значних антропогенних бар'єрів. Серед 35 ділянок 14 знаходилися в районі вулиць Липинського й Мазепа та були повністю розділені між собою вулицями. На території Стрийського парку було виділено 7 ділянок з характерними для кожної значеннями q . Для визначення характеру розподілу q в межах Стрийського парку враховано значення q на 17 дрібніших та менш ізольованих ділянках. Якщо на одній ділянці було проведено кілька підрахунків у різні роки, у різні періоди року або на різних частинах дослідної ділянки, отримані дані враховувалися сумарно.

Теоретичний розподіл q вираховували з такими передумовами: 1) усі колонії в межах паркового масиву, масиву вуличних насаджень або цілого міста утворені особинами-засновниками з однієї первинної панміктичної колонії; 2) усі колонії утворені однаковою кількістю особин-засновників, випадково взятих з цієї первинної колонії; 3) частоти генів в утворених колоніях залишаються незмінними або коливаються випадковим чином навколо початкових значень (тобто відсутній природний добір на користь одного з генотипів); 4) колонії зі значеннями q , що наближаються до 0 або до 1, не можуть розглядатися як похідні від гомозиготних колоній та об'єднуватися з ними в один клас частот. Експериментально отримані та теоретично обраховані

значення q зведені до 5 класів частот з $q = 0; 0,25; 0,50; 0,75; 1$. Достовірність відмінності експериментального розподілу від теоретичного оцінювали за допомогою χ^2 .

Підрозділеність поселень *C. hortensis* вираховували за допомогою коефіцієнта інбридингу F [1]. Для порівняння ступеня мінливості фенетичної структури колоній *C. hortensis* у межах паркового масиву, масиву вуличних деревно-чагарникових насаджень і для міста загалом вираховано середню фенетичну відстань колоній від гіпотетичної колонії з частотами фенів, середніми для даної групи.

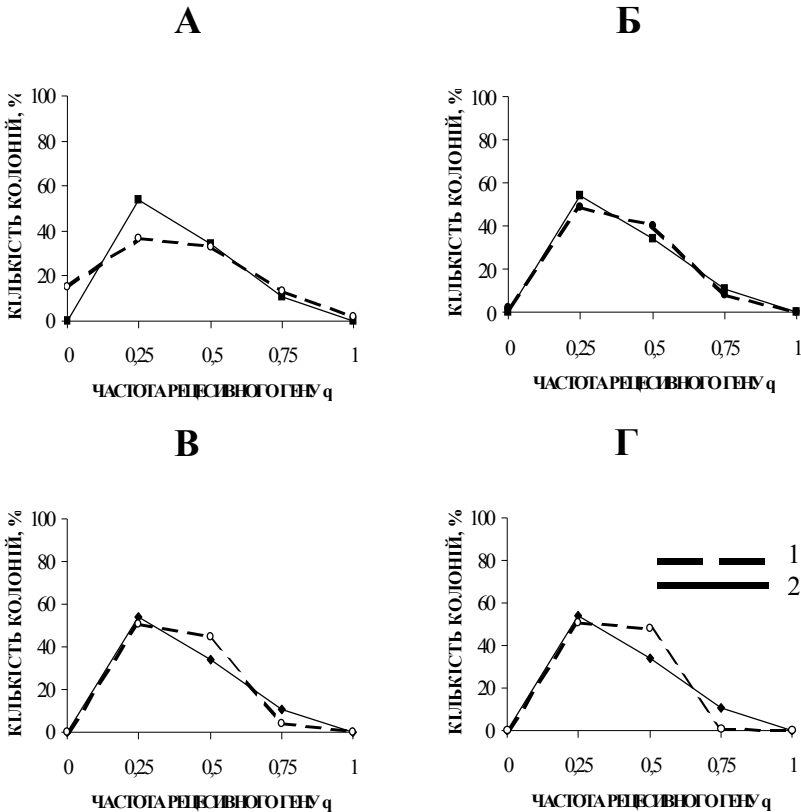
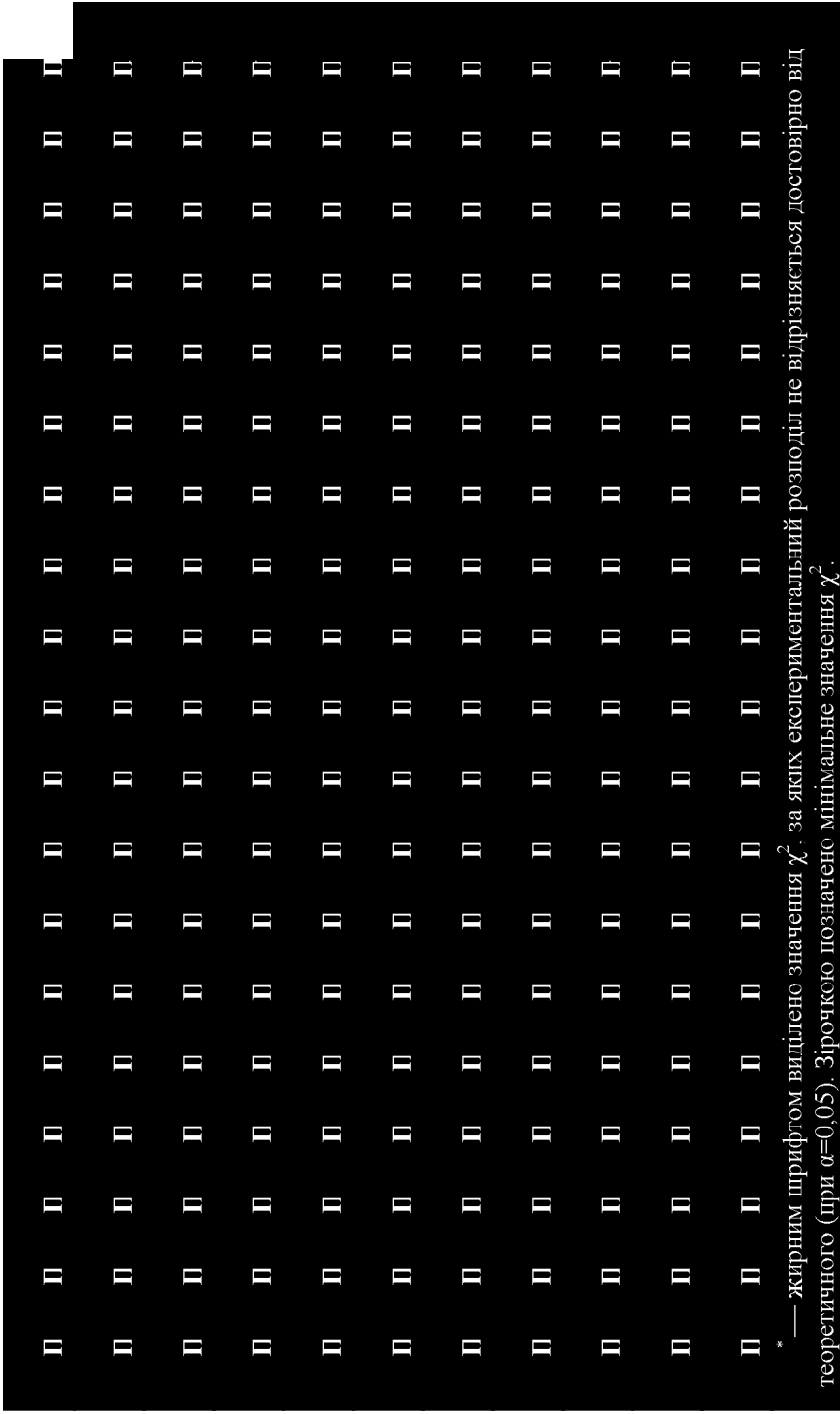


Рис. 1. Розподіл частоти рецесивного гена (q) в межах міста: 1 – експериментальний; 2 – теоретичний (у первинній колонії $q = 0,374$). Кількість особин засновників: А – дві, Б – чотири, В – шість, Г – десять.

Фенетична відстань вирахована за формулами генетичної подібності та генетичної відстані [8], у які замість частот алелей було підставлено частоти 8 фенів, найбільш поширених у львівських колоніях *C. hortensis*: А — відсутність смуг на черепащі, В — наявність смуг на черепащі, С — п'ять незлитих смуг, D-H — найтиповіші варіанти злиття різних смуг. Частоти фенів С-H вираховано від кількості особин зі смугастою черепашкою. Оскільки ці ознаки не проявляються на черепашках без смуг, а у випадку незначної кількості смугастих черепашок у вибірці частоти фенів можуть не зовсім об'єктивно відображати частоти відповідних генів у колонії, для проведеного аналізу враховували лише ділянки, на яких було зареєстровано не менше 40 особин зі смугастою черепашкою (незалежно від величини q). Цій вимозі відповідало 14 ділянок, з них 5 — у Стрийському парку, 6 — у районі вулиць Липинського та Мазепи. Середні частоти фенів А і В вираховували від усіх досліджених колоній.

Розподіл частоти рецесивного гена (q) у межах великого масиву вуличних деревно-чагарникових насаджень практично збігається з його розподілом у межах цілого міста. Якщо зіставити експериментальний розподіл з теоретичним, найбільш імовірним джерелом заселення досліджуваної території у першому випадку є панміктична колонія з 16% смугастих черепашок ($q = 0,400$), у другому — з 14% смугастих черепашок ($q=0,374$). Найбільш імовірна кількість особин-засновників — 4 (Рис. 1, Табл. 1). Для Стрийського парку найбільш імовірним є 18% смугастих черепашок ($q=0,424$) та 5 особин-засновників (Табл. 2). У значно ширших межах усі досліджені колонії могли утворитися від гіпотетичної первинної колонії з частотою смугастих черепашок від 14 до 17% (q , відповідно, від 0,374 до 0,412) та з середньою кількістю особин-засновників — 4.

У випадку меншої кількості особин-засновників (2-3) зростає імовірність утворення гомозиготних колоній. Колоній, гомозиготних за рецесивним алелем (смугаста черепашка), у Львові не виявлено. Колонії, гомозиготні за домінантним алелем, важко відрізнити від колоній з низьким значенням q , оскільки такі гомозиготи фенотипічно не відрізняються від гетерозигот. Так, у двох колоніях, зареєстрованих у 1998 р. як гомозиготні, протягом двох наступних років було виявлено окремі особини зі смугастими черепашками. Хоча для міських біотопів не виключеним є вторинне антропогенне перенесення особин з рецесивною ознакою.



* — жирним шрифтом виділено значення χ^2 , за яких експериментальний розподіл не відрізняється достовірно від теоретичного (при $\alpha=0,05$). Зірочкою позначено мінімальне значення χ^2 .

У випадку більшої кількості особин-засновників зростає ймовірність утворення колоній зі значеннями q , близькими до q первинної колонії. Аналогічне явище (вирівнювання значень q) повинно спостерігатися також між частинами великої панміктичної популяції [3]. Таким чином, отриманий експериментальний розподіл q свідчить також про значну ізольованість досліджених колоній.

Підрозділеність поселень *C. hortensis* вища для значно ізольованіших вуличних насаджень. Для них зареєстровано максимальне значення коефіцієнта інбридингу (F) — 0,17. Мінливість фенетичної структури також найвища в масиві вуличних насаджень (табл. 3). Більше значення середньої фенетичної відстані, навіть порівняно з даними для цілого міста, пояснюється тим, що на повністю ізольованих вулицями невеликих ділянках деревно-чагарникових насаджень мешкають окремі колонії з найбільш нетиповою для міста фенетичною структурою.

На значення середньої фенетичної відстані найбільше впливають частоти фенів А і В (відсутність і наявність смуг на черепашці). Відстані, вираховані лише для фенів С-Н (найтиповіші для міста фени серед смугастих черепашок) значно нижчі, хоча загальна закономірність у їх розподілі зберігається (Табл. 3). Слід зазначити, що колонія з найвіддаленішою від середньогрупової чи середньоміської фенетичною структурою за частотами фенів А-Н може бути однією з найтиповіших за частотами фенів С-Н, і навпаки.

Таким чином, за характером розподілу частоти рецесивного гена (q) усі досліджені колонії *C. hortensis* можуть походити від однієї первинної колонії з частотою смугастих черепашок від 14 до 17%. Середня кількість особин-засновників, вирахована за допомогою математичної моделі, дорівнює 4.

Недоліком застосованої моделі є те, що вона завищує роль ефекту засновника та занижує роль випадкового дрейфу генів на початкових стадіях формування нової колонії. Ступінь ізольованості міських біотопів впливає на підрозділеність (вираховану за розподілом q) та мінливість фенетичної структури колоній *C. hortensis* на різних ділянках міста.

Таблиця 3.

Мінливість фенетичної структури колоній *C. hortensis* у місті

Показник	Парковий масив	Масив вуличних насаджень	Місто
Середні частоти основних фенів:			
А	79,0	80,0	81,5
В	21,0	20,0	18,5
С	81,3	67,6	76,9
D	6,0	20,5	12,5
Е	6,5	3,1	4,1
F	1,5	4,7	2,8
G	0,6	2,4	1,5
H	0,9	1,2	0,8
Середня фенетична відстань:			
для групи	0,009 (0,002)*	0,087 (0,019)	—
для міста	0,013 (0,007)	0,093 (0,031)	0,050 (0,017)

* — у дужках вказана фенетична відстань, вирахована для фенів С-Н.

ЛІТЕРАТУРА

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука, 1989. – 328 с.
2. Клауснитцер Б. Экология городской фауны: Пер. с нем. – М.: Мир, 1990. – 248 с.
3. Ли Ч. Введение в популяционную генетику: Пер. с англ. – М.: Мир, 1978. – 555 с.
4. Лихарев И.М. Некоторые факторы, определяющие распространение синантропных наземных моллюсков // Моллюски. Вопросы теорет. и прикл. малакологии. Тез. докл. – М.-Л.: Наука, 1965. – С.48-51.
5. Макеева В.М. Эколого-генетический анализ структуры колоний кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Mull.) в условиях антропогенного ландшафта Подмосковья // Журн. общ. биол. – 1988. – 49, 3. – С.333-342.
6. Сверлова Н.В. Деякі зміни у видовому складі наземної малакофауни Львова за останні 100 років // Наукові записки ДПМ НАН України. – Львів, 1997. – Т.13. – С.65-68.
7. Шиков Е.В. Фауна наземных моллюсков населенных пунктов Валдайской возвышенности и сопредельных территорий // Зоол. журн. – 1979. – Т.58, вып.7. – С.969-976.
8. Яблоков А.В. Популяционная биология. – М.: Высш. школа, 1987. – 303 с.