

## Біологія

УДК 594.382

С.С. Крамаренко

к.б.н.

Миколаївський державний аграрний університет

ФЕНЕТИКО-ГЕОГРАФІЧНА СТРУКТУРА НАЗЕМНОГО МОЛЮСКА  
*HELIX LUCORUM* (GASTROPODA; PULMONATA; HELICIDAE) КРИМУ

Встановлено, що за історичний період ареал молюска *H. lucorum* L., 1758 значно поширився у північному напрямку. Формування патерну фенетико-географічної мінливості за конхіологічними ознаками у межах сучасного ареалу виду відбувається з одного боку, завдяки розселенню *H. lucorum* вздовж долин річок південно-західного Криму, а з іншого – внаслідок дії стохастичних генетичних процесів через дуже низькі значення ефективної чисельності популяцій *H. lucorum* ( $N_e = 9-5$ ), їх низької щільності (0,5–1,0 особин на м<sup>2</sup>) та існування у вигляді дрібних, дискретних, напівоізоляованих колоній.

## Постановка проблеми

Наземний молюск *Helix lucorum* Linnaeus, 1758 розповсюджений лише в південно-західній частині Кримського півострову і здебільшого зустрічається вздовж долин річок Чорна, Бельбек, Кача та Альма. Вважається, що центром розповсюдження даного виду є околиці давньогрецького міста Херсонес Таврійський (сучасні м. Севастополь та Байдарська долина) [4]. Але в останній час відмічається активне розширення ареалу *H. lucorum* у північному напрямку, насамперед завдяки діяльності людини. Крім того, одна локальна популяція зареєстрована у Карадазькому заповіднику [3].

Таким чином, головною метою роботи став аналіз шляхів та механізмів формування структури сучасного ареалу наземного молюска *H. lucorum* в Криму на підставі географічної мінливості неметричних конхіологічних ознак. Для цього необхідно оцінити внесок у формування фенетико-географічної структури *H. lucorum* розселення молюска вздовж долин рік південно-західного Криму (орієнтованих здебільшого зі сходу на захід) та дії випадкових генетичних факторів.

## Матеріал і методика досліджень

Для аналізу було використано 441 черепашка молюска *H. lucorum* із 21 популяції, розташованої в південно-західній частині Кримського півострова. Популяції було об'єднано у групи, здебільшого відповідно до річки, вздовж долини якої популяції були відібрані (рис. 1).

На кожній черепашці було відмічено особливості поліморфізму за трьома різними системами: у відношенні фону черепашки (світлий чи темний), у відношенні наявності темних пігментних радіальних смуг на

черепашці (смуг майже немає; смуги є, але їх небагато; смуг багато) та у відношенні ступеня закритості пупка черепашки (пупок відкритий повністю; пупок відкритий незначно; пупок закритий).

Для визначення ступеня диференціації між популяціями *H. lucorum* було використано аналог  $F_{ST}$ -критерію С. Райта [7], що модифіковано нами для аналізу фенетичних даних –  $P_{ST}$  [1]. Було розраховано коефіцієнти фенетичної диференціації між окремими групами популяцій ( $P_{RT}$ ), коефіцієнти фенетичної диференціації між популяціями у межах груп популяцій ( $P_{PR}$ ) та коефіцієнти фенетичної диференціації в межах окремих популяцій ( $P_{PT}$ ). Рівень значущості оцінок було отримано на підставі рандомізаційного критерію (999 пермутацій) з використанням програми GenAlEx v.6.0 [6].

На підставі отриманих оцінок коефіцієнтів фенетичної диференціації ( $P_{PT}$ ) були розраховані значення ефективної чисельності популяцій ( $N_e$ ) молюска *H. lucorum* на підставі моделі Р. Ланде та Д. Берроуклафа [2], згідно з якою:

$$P_{PT} = \frac{1-t_k}{1+t_k}, \quad (1)$$

де

$$t_k = \exp \left\{ \left( \frac{1}{N_e} \right) \ln(K-0,5) + 0,5772 \right\} + \left( \frac{1}{2 \cdot N_e} \right) \left[ \frac{1,6449}{2 \cdot K - 1} \right] + \left( \frac{1}{3 \cdot N_e} \right) \left[ \frac{1,202}{(2 \cdot K - 1)^2} \right], \quad (2)$$

де  $K$  – кількість популяцій (в нашому випадку,  $K = 21$ ).

Пошук значення  $N_e$  для відповідної оцінки  $P_{PT}$  проводився шляхом підбору. Межі 95 % довірчого інтервалу для ефективної чисельності популяції були розраховані на підставі нижньої та верхньої меж довірчого інтервалу для оцінки  $P_{PT}$ .

Для оцінки міри корельованості між відповідними елементами матриць географічної відстані та фенетичної диференціації використовувався критерій Мантеля, значення якого було розраховано з використанням програми GenAlEx v.6.0 (999 пермутацій).

## Результати досліджень

У таблиці 1 наведені коефіцієнти фенетичної диференціації для різних рівнів ієрархічної моделі. В цілому, між дослідженими популяціями *H. lucorum* спостерігали вірогідний рівень фенетичної диференціації за всіма поліморфними системами, що вивчалися: у відношенні фону черепашки –  $P_{PT} = 0,088$  (95 % довірчий інтервал: 0,041–0,181); у відношенні наявності темних пігментних радіальних смуг на черепашці –  $P_{PT} = 0,034$  (95 % довірчий інтервал: 0,005–0,099) та у відношенні ступеня закритості пупка черепашки –  $P_{PT} = 0,203$  (95 % довірчий інтервал: 0,123–0,339). Здебільшого відмінності були

встановлені при аналізі особливостей формування черепашки (ступінь закритості пупка), ніж характеру її пігментації.

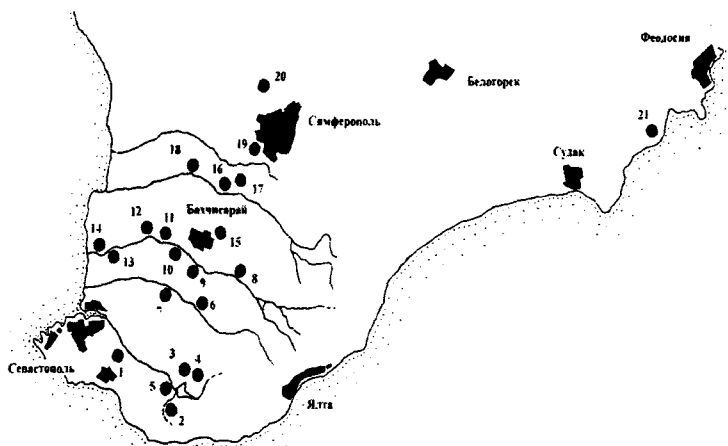


Рис. 1. Схема розташування груп популяцій *H. lucorum*, що включено до аналізу: м. Севастополь (1); Байдарська долина (2 – с. Орлине; 3 – с. Передове-1; 4 – с. Передове-2; 5 – Чорноріченське водосховище); долина р. Бельбек (6 – с. Куйбишеве; 7 – с. Холмівка); долина р. Кача (8 – с. Верхоріччя; 9 – с. Передушельне; 10 – п. Залізнодорожне; 11 – с. Долинне; 12 – с. Фурмановка; 13 – с. Вишневе; 14 – с. Орлівка); м. Бахчисарай (15); долина р. Альма (16 – с. Новопавлівка; 17 – с. Тополі; 18 – с. Плодове); м. Сімферополь (19 – аеропорт “Заводське”; 20 – 13-й км траси Сімферополь–Москва); Карадазький заповідник (21)

Майже аналогічний рівень фенетичної диференціації спостерігався в середньому між окремими популяціями по відношенню до загальної мінливості груп, до яких ці популяції відносяться (табл. 1). А ось між восьма групами популяцій, що відносяться, насамперед до різних річкових долин південно-західного Криму, вірогідні відмінності не встановлені. Але здебільшого така картина обумовлена високим рівнем мінливості частот ознак у межах груп популяцій, про що свідчать вірогідні оцінки показників  $P_{PR}$ .

При аналізі всіх трьох поліморфних систем можна помітити наступні важливі закономірності у формуванні фенетико-географічної структури мінливості *H. lucorum*. По-перше, у всіх випадках популяції з Байдарської

долини та м. Севастополя (місце вселення виду до Криму) формують окрему кладу, хоча в деяких випадках проявляється дія випадкових факторів й окремі популяції мають фенетичну структуру, що відрізняється від загального пула.

Таблиця 1. Коефіцієнти фенетичної диференціації *H. lucorum* для різних рівнів ієрархічної моделі

Поліморфна система	$P_{RT}$	$P_{PR}$	$P_{PT}$
За фоном черепашки	0,000	0,089 $p < 0,001$	0,088 $p < 0,001$
За наявністю темних пігментних радіальних смуг на черепашці	0,000	0,045 $p = 0,023$	0,034 $p = 0,015$
За ступенем закритості пупка черепашки	0,013 $p = 0,103$	0,193 $p < 0,001$	0,203 $p < 0,001$

По-друге, в одну кладу найчастіше потрапляють популяції, що розташовані у долині річки Бельбек та середньої течії річки Кача (популяції 6, 7, 9, 10, 11). При цьому у відношенні фону черепашки та характеру пігментації черепашки досить чітко простежується формування фенетичної єдності серед популяцій *H. lucorum*, що розташовані вздовж долин річок, тоді як у відношенні ступеня закритості пупка поліморфізм має складну мозаїчну структуру. Хоча в цілому ступінь фенетичної диференціації популяцій не має зв'язку з географічною відстанню між ними (табл. 2).

Таблиця 2. Коефіцієнти кореляції Мантеля ( $R_M$ ) між відповідними елементами матриць фенетичної та географічної відстані між 21 популяціями *H. lucorum* у відношенні трьох поліморфних систем

Поліморфна система	$R_M$
За фоном черепашки	-0,103 $p = 0,238$
За наявністю темних пігментних радіальних смуг на черепашці	-0,084 $p = 0,319$
За ступенем закритості пупка черепашки	+0,089 $p = 0,103$

Але якщо розглядати лише сім популяцій, розташованих у долині річки Кача (популяції 8–14), то для них має місце значний рівень кореляції між фенетичною структурою популяцій у відношенні фону черепашки та географічною відстанню між ними ( $R_M = 0,600$ ;  $p = 0,020$ ).

На рисунку 2 наведено належність окремих популяцій до двох головних клад, які було виділено для сумісного фенетико-географічного аналізу за трьома поліморфними конхіологічними системами моллюска *H. lucorum* разом. Як бачимо, суворой територіальній або орографічній структури отриманий патерн фенетико-географічної мінливості не має.

Можливо, це пов'язано із тим, що поряд із головними напрямками потоку генів (вздовж річкових долин південно-західного Криму) велике значення також мають стохастичні генетичні процеси в популяціях (дрейф генів, ефект "засновника" та ефект "пляшкового горлечка"), що обумовлені дуже низькою величиною ефективної чисельності популяцій молюска *H. lucorum* (табл. 3).

Таблиця 3. Оцінки ефективної чисельності популяцій *H. lucorum* та їх 95 % довірчий інтервал

Поліморфна система	<i>N<sub>e</sub></i>	95% CI
За фоном черепашки	21	10–44
За наявністю темних пігментних радіальних смуг на черепаші	53	18–360
За ступенем закритості пупка черепашки	9	5–14

Отримані оцінки ефективної чисельності популяцій достатньо низькі та відповідають отриманим раніше показникам для іншого виду цього роду *Helix aspersa*, що також існує у вигляді дрібних, дискретних, напівізоляованих колоній – 15–215 особин [5]. Раніше було встановлено, що для *H. lucorum* зазначаються дуже низькі оцінки щільності популяцій – 0,5–1,0 особина на 1 м<sup>2</sup> (В.М. Попов, особисте повідомлення).



Рис. 2. Належність популяцій до двох головних клад (чорні та сірі кола), що було виділено для сумісного фенетико-географічного аналізу за трьома поліморфними конхіологічними системами молюска *H. lucorum*

## Висновки

Встановлено, що за історичний період ареал молюска *H. lucorum* значно поширився у північному напрямку й зараз вже займає територію Севастопольської міськради, Бахчисарайського та Сімферопольського районів Криму. Одна популяція на Карадазі має явне антропохорне походження.

Формування патерну фенетико-географічної мінливості за неметричними конхіологічними ознаками у межах сучасного ареалу виду відбувається завдяки, з одного боку, розселенню *H. lucorum* вздовж річкових долин південно-західного Криму, а з іншого – внаслідок дії стохастичних генетичних процесів через дуже низькі значення ефективної чисельності популяцій молюска *H. lucorum* ( $N_e = 9–53$ ), низьку щільність їх популяцій (0,5–1,0 особин на м<sup>2</sup>) та існування у вигляді дрібних, дискретних, напівізоляованих колоній.

## Література

1. Крамаренко С.С. Анализ внутрипопуляционной дифференциации [на примере фенетической изменчивости наземного моллюска *Brephulopsis bidens* (Gastropoda: Pulmonata; Buliminidae)] / С.С. Крамаренко // Эколого-функциональные та фаунистичні аспекти дослідження молюсків, їх роль в біоіндикації стану навколишнього середовища: зб. наук. пр. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І.Франка, 2006. – Вип. 2. – С. 165–169.
2. Ланде Р. Эффективная численность популяции, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями / Р. Ланде, Дж.Бэрроуклаф // Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты под. ред. М.Сулея. – М.: Мир, 1989. – С. 117–157.
3. Попов В.Н. Рост численности и расселение наземного моллюска *Helix lucorum* L. при акклиматизации в Карадагском природном заповеднике / В.Н. Попов, А.О. Лысяков // Понтида. – 1999. – № 1. – С. 41–43.
4. Пузанов И.И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма / И.И. Пузанов // Бюл. МОИП. – 1925. – Т. 33. – вып. 1–2. – С. 48–97.
5. Crook S.J. Studies on the ecological genetics of *Helix aspersa* (Muller) / S.J. Crook. – Dundee, 1980. – 168 p.
6. Peakall R. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research / R. Peakall, P. Smouse // Molecular Ecology Notes. – 2006. – № 6. – P. 288–295.
7. Wright S. The genetical structure of populations / S. Wright // Ann. Eugen. – 1951. – V. 15. – P. 323–354.