

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ МЕТАПОПУЛЯЦИИ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *HELIX ALBESCENS* ROSSMÄSSLER, 1839 (GASTROPODA: PULMONATA: HELICIDAE)

**С.С. Крамаренко,
А.С. Крамаренко**

Николаевский
государственный аграрный
университет.

Украина, 54021, г. Николаев,
ул. Парижской коммуны, 9.

E-mail:
KSSNAIL@rambler.ru

В работе приведены результаты анализа пространственно-временной изменчивости фенетической структуры метапопуляции наземного моллюска *H. albescens* в отношении характера опоясанности раковины. Отмечено, что в субпопуляциях, населяющих различные биотопы, интенсивность и направление хронологических изменений фенетической структуры значительно отличаются. Это может свидетельствовать о том, что процессы микроэволюции в метапопуляциях могут иметь иные механизмы, чем в континуальных популяциях не обладающих четко выраженной структурой. Получены оценки эффективной численности для отдельных субпопуляций с использованием темпорального метода Нея-Таджимы.

Ключевые слова: метапопуляция, микроэволюция, морфа, эффективная численность популяции, *H. albescens*, Крым.

Введение

В Украине род *Helix* L., 1758 представлен четырьмя видами: *H. albescens* Rossmässler, 1839, *H. lucorum* L., 1758, *H. lutescens* Rossmässler, 1839 и, наконец, *H. pomatia* L., 1758. В Крыму отмечаются лишь первые два из перечисленных видов; из них наиболее распространенным и многочисленным является *H. albescens*. Данный вид имеет циркумпонтический ареал и в Европе встречается редко, а в Украине распространен только в Причерноморье, Приазовье и в Крыму, достигая в некоторых локалитетах очень высокой численности [1].

Особенности конхиологической изменчивости, биологии и экологии *H. albescens*, структурной организации его популяций практически не изучены [2]. Данный вид характеризуется четким полиморфизмом в отношении характера опоясанности раковины (banding shell pattern), сходным с таковым для видов рода *Serapea*. Первые попытки анализа фенетической изменчивости популяций моллюска *H. albescens* в различных регионах Крыма были начаты в работах В.Н. Попова и его учеников [2, 3, 4]. В одной из таких работ была изучена микрогеографическая изменчивость фенетической структуры одной локальной популяции моллюска *H. albescens*. Спустя 16 лет нами снова была обследованная данная популяция.

В настоящей работе приводятся результаты пространственно-временной изменчивости фенетической структуры популяции моллюска *H. albescens* в отношении характера опоясанности его раковин.

Объекты и методы исследования

Исследованная популяция *H. albescens* расположена вблизи студенческого городка Таврического национального университета им. В.И. Вернадского (между ул. Ялтинская и ул. Беспалова). Она состоит из трех субпопуляций, населяющих различные биотопы: посадки лиственных деревьев, придорожную полосу кустарника и посадки сосны с изредка встречающимися туями. В каждом из этих трех биотопов нами зимой 1992-1993 г.г. были собраны выборки раковин *H. albescens*. Через 16 лет (в августе 2009 г.) нами был проведен повторный сбор моллюсков на тех же самых участках.

В лабораторных условиях анализировались особенности полиморфизма конхиологических признаков *H. albescens* в отношении полиморфизма по характеру опоясанности раковины. При этом их морфы обозначались по общепринятой системе [5]. Ленты на раковине отмечались цифрами от «1» до «5», считая от шва между последним и предпоследними оборотами к пупку. В случае отсутствия ленты (или лент) вме-

сто их номера в формуле морфы ставился ноль. В случае слияния нескольких лент, их номера в формуле объединялись круглыми скобками. Тогда формула для наиболее распространенной морфы, у которой отмечается присутствие всех пяти лент на раковине, имеет вид – «12345», морфа, у которой отсутствует вторая лента – «10345», а морфа, у которой отмечается слияние второй и третьей лент – «1(23)45».

Полученные частоты морф раковины *H. albescens* из различных биотопов и в различные даты сбора (1992/93 гг. и 2009 г.) затем были проанализированы. Вначале была проверена ноль-гипотеза о наличии стабильности фенетической (и, соответственно, генетической) структуры изученных субпопуляций, входящих в одну метапопуляцию. Поскольку частоты некоторых морф не превышали 5-ти, проверка данной ноль-гипотезы была проведена с использованием точного теста Фишера с использованием программы RxC [6].

Для анализа пространственно-временной изменчивости фенетической структуры метапопуляции моллюска также был использован алгоритм двухфакторного дисперсионного анализа для качественных признаков, предложенный нами ранее [7]. Использована смешанная модель дисперсионного анализа, в которой фактор «дата сбора» был случайным, а фактор «биотоп» – фиксированным [8]. Оценка уровня значимости полученных оценок дисперсионного отношения для факторов «дата сбора», «биотоп» и их совместного влияния проведена методом перестановок, с использованием 500 пермутаций [9].

Кроме того, был проведен анализ пространственно-временной изменчивости фенетической структуры метапопуляции *H. albescens* с использованием непараметрического многомерного шкалирования (MDS). Данная процедура позволяет расположить исходные объекты в пространстве первых двух размерностей, которые отражают наиболее весомые для их дифференциации морфы. Ранее подобная процедура была нами уже использована при анализе фенетической структуры изменчивости моллюска *Seraea vindobonensis* Ferr. [10].

Далее нами было проанализировано фенетическое разнообразие субпопуляций. Однако, поскольку объемы выборок были не равны (варьировали от 111 до 337 особей), была использована процедура «разрежения» (rarefaction method). С помощью данной процедуры для каждой выборки строится кривая зависимости уровня разнообразия (в нашем случае – фенетического) от объема используемой выборки (10, 20, 30 и т.д. особей, случайным образом включенных в анализ). Для возможности сравнения между выборками разного объема, мы получили оценки числа морф в каждой субвыборке, содержащей по 100 случайно отобранных особей из соответствующих выборок. Данная resampling-процедура была проведена с помощью программы PAST v. 1.82b [11].

Кроме того, поскольку мы имеем значения частот различных морф моллюска *H. albescens* в два момента времени, мы можем оценить эффективную численность субпопуляций, используя темпоральный метод М. Нея и Ф. Таджимы [12]:

$$N_e = \frac{T}{2 \cdot \left[F - \left(\frac{1}{2 \cdot n_0} + \frac{1}{2 \cdot n_T} \right) \right]}, \quad (1)$$

где T – промежуток времени между сборами (в поколениях); n_0 и n_T – объемы выборок в первую и вторую даты сбора материала; а F – стандартизированная дисперсия изменения частот морф, оцененная по формуле:

$$F = \frac{1}{k} \cdot \sum_{i=1}^k \left[\frac{(x_i - y_i)^2}{\left(\frac{x_i + y_i}{2} - x_i \cdot y_i \right)} \right], \quad (2)$$

где k – число морф; x_i и y_i – оценка относительной частоты i -той морфы в первую и

вторую даты сбора материала.

Однако, поскольку для оценки эффективной численности популяции, рассчитанной по формуле (1) отсутствует аналитическая формула для ошибки, ошибку полученной оценки N_e и ее 95% доверительный интервал мы рассчитывали с помощью bootstrap-процедуры (было использовано 10 000 псевдореплик) [9].

Результаты и их обсуждение

В таблице 1 приведены абсолютные частоты различных морф, зарегистрированных для исследованных субпопуляций моллюска *H. albescens* в конце прошлого столетия и в начале настоящего. Всего было отмечено присутствие семи морф в отношении характера опоясности раковины, тогда как всего нами на территории Крыма было зарегистрировано наличие 14 морф (С.С. Крамаренко, неопубликованные данные).

В пространственном отношении, фенетическая структура субпопуляций моллюска *H. albescens* носила уникальный характер в сборах 1992/93 г.г. (точный критерий Фишера: $p = 0,0002$), тогда как в 2009 г. частоты различных морф достоверно не отличались в трех исследованных биотопах (точный критерий Фишера: $p = 0,0593$).

Таблица 1

Частота морф моллюска *H. albescens* в отношении характера опоясности раковины в различных биотопах и в разные годы сбора

Морфа	1992/93 г.г.			2009 г.		
	лиственный лес	кустарник	хвойный лес	лиственный лес	кустарник	хвойный лес
12345	221	265	179	165	73	199
12045	35	18	23	25	16	17
1(23)45	15	31	26	20	12	23
10045	5	8	0	8	4	5
10005	1	7	1	0	0	0
12305	1	6	1	2	1	0
10345	2	2	2	2	5	8
Всего	280	337	232	222	111	252

При сравнении частот морф в различные даты сбора материала можно отметить, что для моллюсков *H. albescens* из лиственного леса фенетическая структура не изменилась за 16 лет, отделяющих даты сбора материала (точный критерий Фишера: $p = 0,406$). Тогда как, в хвойном лесу и, особенно, в зарослях кустарника частоты различных морф существенно изменились за рассматриваемый промежуток времени (точный критерий Фишера: $p = 0,0349$ и $p = 0,0016$, соответственно).

Наиболее существенные изменения в кустарниковых зарослях отмечены для морфы «12345», частота которой снизилась с 0,786 до 0,658, а с другой стороны, частота второй по численности морфы «12045», наоборот, повысилась за анализируемый промежуток времени почти в три раза – с 0,053 до 0,144 (табл. 1).

В целом, между выборками (обобщенными) 1992/93 г.г. и 2009 г. также имеет место достоверная разница (точный критерий Фишера: $p = 0,0030$). Таким образом, мы можем наблюдать процессы микроэволюции, которые проявляются в существенном изменении частот морф в отношении опоясности раковины, на примере одной изолированной метапопуляции моллюска *H. albescens* из урбанизированного места обитания. Характерно, что эти процессы имеют разный характер (силу и направление) в субпопуляциях моллюска *H. albescens*, обитающих в различных биотопах.

Об этом свидетельствуют и результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости фенетической структуры метапопуляции моллюска *H. albescens* как в пространстве, так и во времени (табл. 2). Как видно, в целом достоверного изменения фенетической структуры не отмечается ни между отдельными датами сбора, ни среди

различных биотопов, заселенных метапопуляцией. Однако, тем не менее, отмечается достоверное влияние сочетания факторов «дата сбора» и «биотоп», свидетельствующее о том, что в различных субпопуляциях процессы изменения частот морф в отношении характера опоясанности раковины носят специфичный характер.

На рисунке 1 приведено расположение центроидов выборок в пространстве первых двух размерностей, отражающих фенетическую изменчивость *H. albescens* в пределах исследованной метапопуляции.

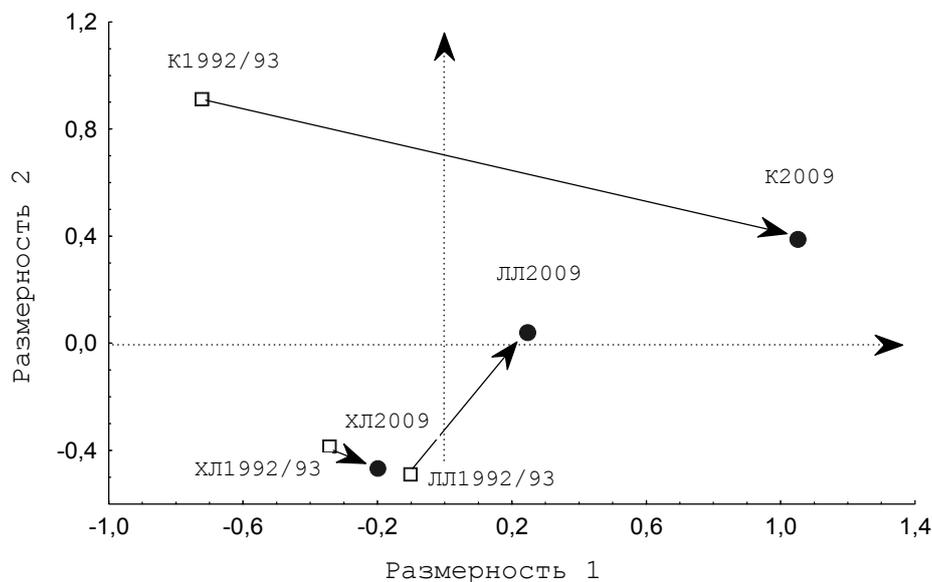


Рис. 1. Расположение центроидов субпопуляций моллюска *H. albescens* в пространстве первых двух размерностей в разные годы исследования (1992/93 г.г. и 2009 г.) и в различных биотопах (ЛЛ – лиственный лес; К – кустарник; ХЛ – хвойный лес)

Размерность 1 имеет достоверные значения коэффициентов ранговой корреляции Кендалла с частотой морф «12045» (с позитивным знаком) и «10005» (с отрицательным знаком), тогда как Размерность 2 имеет достоверное значение коэффициента ранговой корреляции с частотой морфы «12305» (с положительным знаком). Таким образом частота наиболее распространенной (фоновой) морфы «12345» не имеет особого значения в микрогеографической и хронологической изменчивости структуры полиморфизма в отношении характера опоясанности раковины моллюска *H. albescens*. Более значимую роль в пространственно-временной нестабильности метапопуляции играют менее распространенные морфы (прежде всего, морфа «12045») или даже, наоборот, наиболее редкие (морфы «10005» и «12305»).

Характерны направления и интенсивность изменений фенетической структуры за 16 лет, прошедших с момента первого сбора материала. Направление изменения фенетической структуры в зарослях кустарников и хвойном лесу коллинеарное, однако, интенсивность этих изменений практически на порядок выше в первом из рассматриваемых биотопов. С другой стороны, направление хронологических изменений фенетической структуры субпопуляции из лиственного леса практически перпендикулярно к таковому для двух других биотопов (рис. 1).

Это еще раз подтверждает, что процессы микроэволюции в метапопуляции моллюска *H. albescens* проходят по разному.

Кроме непосредственного сравнения паттернов фенетической структуры популяций, было бы интересно и полезно оценить уровень разнообразия в целом как для различных субпопуляций, так и для различных моментов сбора материала. В таблице 3 приведены оценки среднего числа морф и доли редких морф (по Л.А. Животовскому [13]).

Таблица 2

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости фенетической структуры метапопуляции моллюска *H. albescens* в пространстве и во времени

Источник изменчивости	<i>S</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Дата сбора (<i>A</i>)	0.6278	1	0.6278	1.605	>0.050
Биотоп (<i>B</i>)	1.5123	2	0.7561	0.784	>0.050
Совместное влияние (<i>A</i> × <i>B</i>)	1.9294	2	0.9647	2.466	<0.018
Остаточная	558.5281	1428	0.3911		
Суммарная	562.5976	1433			

Как видно из полученных результатов, за 16 лет, прошедших между сбором материала, отмечается четкая тенденция к повышению интегрированной оценки фенетического разнообразия (среднего числа морф по Л.А. Животовскому) в метапопуляции моллюска *H. albescens* (во всех субпопуляциях параллельно; табл. 2). Однако, на этом фоне отмечается (также во всех субпопуляциях параллельно) снижение доли редких морф, что свидетельствует о том, что фенетическая структура метапопуляции моллюска *H. albescens* становится со временем более выровненной.

Таблица 3

Оценки фенетического разнообразия (по Л.А. Животовскому) моллюска *H. albescens* в отношении характера опоясанности раковины в различных биотопах и в разные годы сбора

Показатель	1992/93 г.г.			2009 г.		
	лиственный лес	кустарник	хвойный лес	лиственный лес	кустарник	хвойный лес
Среднее число морф	3.28 ±0.21	3.72 ± 0.19	3.07 ± 0.20	3.53 ±0.20	4.07 ± 0.27	3.13 ± 0.15
Доля редких морф	0.531 ± 0.030	0.468 ± 0.027	0.488 ± 0.033	0.412 ± 0.033	0.322 ± 0.044	0.374 ± 0.030

Более реальную оценку фенетического разнообразия отдельных субпопуляций моллюска *H. albescens* в различные годы исследования можно получить, как было отмечено выше, с помощью вероятностной процедуры разрежения. На рисунке 2 приведены кривые разрежения (rarefaction curves) зависимости числа зарегистрированных морф от объема выборок в различных субпопуляциях моллюска *H. albescens* в 1992/1993 гг. и в 2009 г. Оценка числа морф произведена в каждой выборке для 100 случайным образом выбранных особей, что позволяет не рассматривать явление зависимости числа зарегистрированных морф от объема выборки.

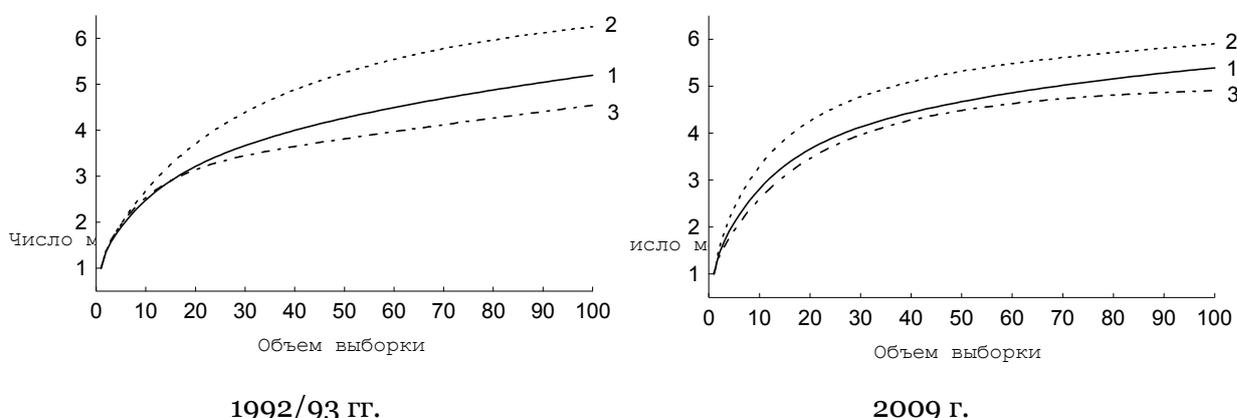


Рис. 2. Кривые разрежения (rarefaction curves) зависимости числа зарегистрированных морф от объема выборок в различных субпопуляциях моллюска *H. albescens* (1 – лиственный лес; 2 – кустарник; 3 – хвойный лес) в различные даты сбора материала

Как видно из особенностей нарастания значений фенетического разнообразия в различных субпопуляциях, в целом, уровень этого разнообразия сохраняется без изменения в 1992/93 г.г. и в 2009 г. Наибольшее число морф отмечается в зарослях кустарника (уже даже в выборке объемом в два десятка особей; рис. 2), далее следует лиственный лес и, наконец, хвойный лес. Характерно, что как для оценок фенетического разнообразия по Л.А. Животовскому, так и для оценок, полученных методом разрежения, отмечается некоторое сближение уровня фенетической изменчивости субпопуляций моллюска *H. albescens* в 2009 г. (рис. 2).

В таблице 4 приведены оценки эффективной численности для отдельных субпопуляций моллюска *H. albescens*, рассчитанные с использованием темпорального метода Нея-Таджимы. Поскольку морфы опоясанности раковины у наземных моллюсков наследуются по доминантному типу, величины, полученные нами по формуле (1) были удвоены.

Таблица 4

Оценки эффективной численности субпопуляций (N_e) моллюска *H. albescens* из различных биотопов, рассчитанные на основе темпорального метода Нея-Таджимы, особей

Биотоп	Оценка N_e на основе формулы (1)	bootstrap-оценки	
		N_e	95% CI
Лиственный лес	1246.1	3119.2 ± 1639.6	393.8 – ∞
Кустарник	146.8	157.4 ± 20.8	110.9 – 214.7
Хвойный лес	500.6	390.5 ± 59.6	273.0 – 576.8

В целом, анализируя оценки эффективной численности для отдельных субпопуляций моллюска *H. albescens*, населяющих различные биотопы, можно отметить, что полученные величины имеют порядок нескольких сотен особей. Наименьшая эффективная численность (157,4) отмечена для субпопуляции *H. albescens*, обитающей в зарослях кустарника.

Ранее нами для моллюска *H. albescens* была получена иная оценка для эффективной численности популяции: $N_e = 17-39$ особей [14]. Однако, в этом случае нами был использован уровень географической изменчивости популяций *H. albescens*, расположенных в различных географических зонах Крымского полуострова. Условия обитания данного вида в некоторых регионах Крыма бывают более суровыми, чем в урбанизированных популяциях г. Симферополя, и плотность природных популяций всегда на порядок ниже [2]. Именно эта биологическая особенность вида могла и определить наличие такой существенной разницы (практически на порядок) в полученных оценках эффективной численности популяций *H. albescens*.

Список литературы

1. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. – Л.: Наука, 1978. – 384 с. (Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып.6. Нов. сер., № 117)
2. Леонов С.В. Распространение, структура популяций и биология размножения крымских моллюсков рода *Helix* (Gastropoda, Pulmonata): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – К., 2005. – 18 с.
3. Попов В.Н., Крамаренко С.С. Микробиотическая приуроченность разных фенотипов в локальной популяции моллюсков *Helix albescens* из юго-восточной части г. Симферополя // В кн.: Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Вып 9. – Киев, 1997. – С. 106-109.
4. Крамаренко С.С. Конхологическая изменчивость наземных моллюсков *Helix albescens* Rssm., 1839 (Helicidae) Крыма // В кн.: Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях: 5 лет после Гурзуфа. – Симферополь, 2002. – С. 140-143.
5. Cain A.J., Sheppard P.M. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* // Heredity. – 1950. – Vol. 4. – P. 274-294.
6. Miller M.P. R x C: A program for the analysis of contingency tables. – North. Arizona University, 1997.



7. Крамаренко С.С. Дисперсионный анализ качественных признаков // Крымский малаколог. сайт, 2006. http://www.malacology.narod.ru/download/kramarenko_2006_disp.html
8. Шеффе Г. Дисперсионный анализ. – М.: Физматгиз, 1963. – 628 с.
9. Эфрон Б. Нетрадиционные методы многомерного статистического анализа. – М.: Финансы и статистика, 1988. – 263 с.
10. Крамаренко С.С., Хохуткин И.М., Гребенников М.Е. Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Seraea vindobonensis* (Pulmonata: Helicidae) в урбанизированных и природных популяциях // Экология. – 2007. – № 1. – С.42-48.
11. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4(1). – 9 pp.
12. Nei M., Tajima F. Genetic drift and estimation of effective population size // Genetics. – 1981. – Vol. 98. – P. 625-640.
13. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
14. Крамаренко С.С. Генетико-географічна структура наземного моллюска *Helix albescens* (Gastropoda, Helicidae) Криму // Наук. вісник Ужгородського ун-ту. Серія Біологія. – 2009. – Вип. 29. – С. 54-59.

A SPATIAL-TEMPORAL VARIATION OF THE METAPOPOPULATION PHENETIC STRUCTURE OF THE LAND SNAIL *HELIX ALBESCENS* ROSSMÄSSLER, 1839 (GASTROPODA: PULMONATA: HELICIDAE)

**S.S. Kramarenko,
A.S. Kramarenko**

*Nickolaev State Agrarian
University*

*Parizskoy komunny St., 9,
Nickolaev, 54021, Ukraine*

*E-mail:
KSSNAIL@rambler.ru*

The article concerns with the results of the analysis of the spatial-temporal variation of the phenetical structure for shell-banding polymorphism of the land snail *Helix albescens* metapopulation. It's shown that in the subpopulations of the land snail *H. albescens*, inhabiting various biotopes, a power and a direction of the phenetical variability was significantly different. Thus, microevolution process in this metapopulation may passes by differentiated ways that in the continual populations without a strong structure. The values of the effective size of the different *H. albescens* subpopulations based on Nei-Tajima (1981) temporal method was calculated.

Key words: metapopulation, microevolution, morph, effective size of population, *H. albescens*, Crimea