

УДК 594.382

ГЕНЕТИКО-ГЕОГРАФІЧНА СТРУКТУРА НАЗЕМНОГО МОЛЮСКА *HELIX ALBESCENS* (GASTROPODA, HELICIDAE) КРИМУ

С.С. Крамаренко

Генетико-географічна структура наземного молюска *Helix albescens* (Gastropoda, Helicidae) Криму. – С.С. Крамаренко. – Особливості генетико-географічної структури мінливості молюска *H.albescens* у відношенні конхіологічної ознаки, що характеризує наявність смуг на його черепашці, було проаналізовано. Встановлено, що частота алелі “12345” варіює досить широко: від $p_{12345} = 0,013$ (м. Білогірськ) до $p_{12345} = 0,579$ (п. Балаклава). Хоча проглядається чітка кліна в частоті морфи “12345”, основа якої знаходиться на південному і західному узбережжях Криму, а верхівка – на Керченському півострові. Для 40 досліджених популяцій *H.albescens* показник генетичної диференціації виявився дуже високим: $F_{ST} = 0,1206$, що відповідає дуже низькій оцінці ефективної чисельності популяції ($N_e = 17,5$).

Ключові слова: генетична диференціація, ефективна чисельність популяції, *Helix albescens*, Крим, Україна

Адреса: Миколаївський державний аграрний університет, 54010, Миколаїв, вул. Паризької комуни 9; e-mail: KSSNAIL@rambler.ru

The genetic-geographical structure of the land snail *Helix albescens* (Gastropoda, Helicidae) of the Crimea. – S.S. Kramarenko. – The peculiarities of the genetic-geographical structure of the land snail *Helix albescens* (Gastropoda, Helicidae) of the Crimea based on the shell-banding polymorphism was studied. The “12345”-allele frequencies significantly varied: from $p_{12345} = 0,013$ (Bilogorsk) to $p_{12345} = 0,579$ (Balaklava). However, clear allele frequencies cline has been displayed from the southwestern Crimea uphill to Kerch peninsula. For 40 studied *H.albescens* populations the genetic differentiation was highly significant ($F_{ST} = 0,1206$), that affected very small effective size population ($N_e = 17,5$).

Key words: genetic differentiation, effective size population, *Helix albescens*, Crimea, Ukraine

Address: Mykolayiv State Agrarian University, 9 Paryzkoj komuny Street, Mykolayiv, 54010, Ukraine; e-mail: KSSNAIL@rambler.ru

Вступ

У межах України родина *Helix* L., 1758 представлена чотирма видами: *H.albescens* Rossmдssler, 1839, *H.lucorum* L., 1758, *H.lutescens* Rossmдssler, 1839 та *H.pomatia* L., 1758. У Криму зареєстровані лише перші два з перерахованих видів. З них найбільш розповсюдженим і чисельним є *H.albescens*. Даний вид має циркумпонтичний ареал і в Європі відомий мало, а в Україні зустрічається лише в Причорномор'ї, Приазов'ї та у Криму, досягаючи в деяких місцях високої чисельності (Шилейко, 1978).

Особливості конхіологічної мінливості, біології та екології молюска *H.albescens*, структурної організації його популяцій практично не досліджені (Леонов, 2005). Хоча даний вид характеризується поліморфізмом у відношенні характеру посмугованості черепашки (banding shell pattern), подібним до такого у видів роду *Sepaea*. Перші спроби аналізу мінливості молюска *H.albescens* у відношенні фенетичних ознак черепашки були розпочаті в роботах В.М. Попова та його учнів (Попов, Крамаренко, 1997;

Крамаренко, 2002; Леонов, 2005). Але до сих пір ще не було проведено комплексного аналізу мінливості конхіологічної ознаки молюска в межах всього Кримського півострова із визначенням можливих механізмів формування і підтримання цієї мінливості.

Таким чином, головною метою нашої роботи був аналіз структури мінливості Кримських популяцій молюска *H.albescens* у відношенні характеру посмугованості черепашки.

Матеріал та методи

Нами було проаналізовано 40 вибірок молюска *H.albescens*, зібраних у всіх природно-географічних зонах Кримського півострова. Крім того, використані колекційні матеріали кафедри зоології ТНУ ім. В.І. Вернадського (м. Сімферополь) та літературні дані (Сверлова і др., 2006).

Усього було проаналізовано 4632 черепашки, при цьому, нами відзначалася тільки наявність/відсутність на них п'яти смуг (морфа "12345"). При цьому, морфа "12345" має домінуючий генотип (Murray, 1975).

Рівень генетичної диференціації для всіх 40 популяцій (чи окремих груп популяцій виділених за територіальним принципом) використаних у аналізі розраховувався за формулою для діалельного локусу (Wright, 1951):

$$F_{ST} = \frac{\sigma_q^2}{\bar{q} \cdot (1 - \bar{q})}, \quad (1)$$

де \bar{q} і σ_q^2 - середня частота алелі та її варіанса для групи вибірок.

Використовуючи отримані оцінки індексу F_{ST} , надалі нами були розраховані оцінки ефективної чисельності (N_e) популяції молюска *H.albescens*, на підставі методу Р.Ланде та Д.Ф.Берроуклафа (1989):

$$F_{ST} = \frac{1 - t_k}{1 + t_k}, \quad (2)$$

де

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

де K – кількість популяцій.

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

Наявність/відсутність просторової структурованості у відношенні мінливості фенетичної ознаки черепашки *H.albescens* із різних популяцій визначалася на підставі оцінок коефіцієнта просторової автокореляції Морана (I_M) для різних лагів (10, 20, 30 і т.п. км). Рівень значущості коефіцієнта Морана було розраховано за допомогою permutation-процедури (1000 повторів). Усі розрахунки було проведено за допомогою програми ROOKCASE (Sawada, 1999).

Для перевірки гіпотези щодо впливу кліматичних факторів на конхіологічну мінливість *H.albescens* із різних популяцій, розташованих у всіх природно-географічних зонах Криму, частоти морфи "12345" із кожної вибірки були арксинус-трансформовані. Надалі, між значеннями трансформованих частот та показниками, що характеризують кліматичні особливості, були розраховані коефіцієнти рангової кореляції Кендала. Було використано наступні кліматичні показники: середні багаторічні значення кількості днів без морозу

протягом року, температури січня та липня, річної кількості опадів та кількості опадів із температурою вище 10°C, коефіцієнту зволоження. Всі дані були отримані із довідника П.Д.Подгородецького (1988).

Всі математико-статистичні розрахунки було проведено з використанням комп'ютерної програми PAST v.1.82.

Результати та їх обговорення

На рисунку 1 наведено географічний розподіл популяцій молюска *H.albescens* за частотою черепашок із морфою "12345". У цілому, частота алелі "12345" варіює досить широко: від $p_{12345} = 0,158$ (м. Білогірськ) до від $p_{12345} = 0,907$ (п. Балаклава). Хоча проглядається чітка клина в географічній мінливості частоти морфи "12345", основа якої знаходиться на південному і західному узбережжях Криму, а верхівка – на Керченському півострові. Характерно, що антропогенні популяції *H.albescens*, розташовані в різних штучних насадженнях і парках м. Сімферополь, характеризуються досить низькою міжпопуляційною різноманітністю на відміну від картини, отриманої раніше для іншої

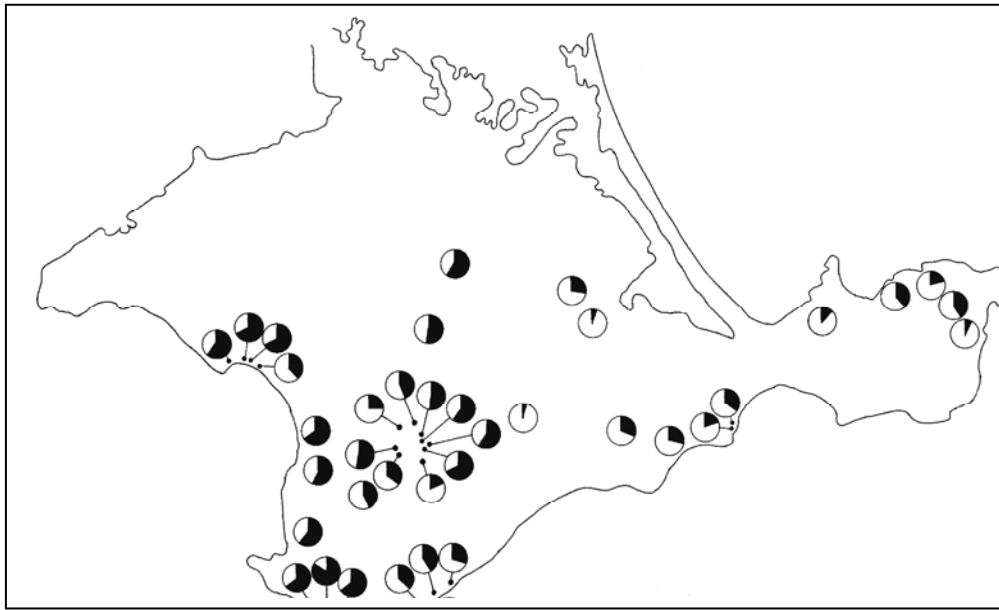


Рис. 1. Географічний розподіл популяцій молюска *H. albescens* за частотою черепашки із морфою “12345”

Fig. 1. The geographical distribution of the shell morph “12345” frequency for the land snail’s *H. albescens* populations

Візуальна наявність клини у географічному розподілі вибірок молюска *H. albescens* за частотою черепашки із морфою “12345” підтверджується й характером корелограми (рис. 2).

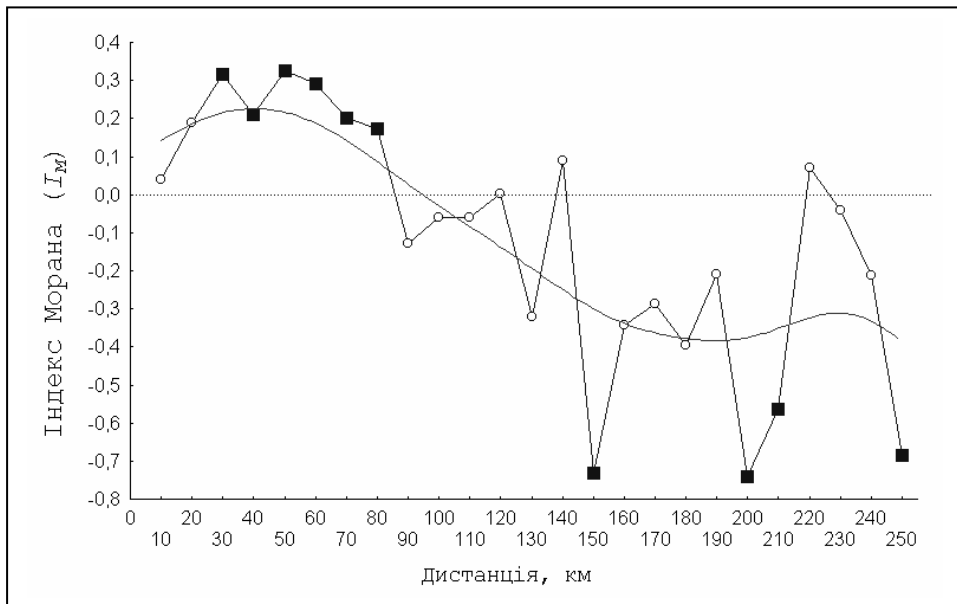


Рис. 2. Значення коефіцієнта просторової автокореляції Морана (I_M) залежно від географічної дистанції між окремими популяціями молюска *H. albescens*, розраховані на підставі частоти черепашки із морфою “12345”. Чорні квадратики відмічають вірогідні оцінки коефіцієнта Морана

Fig. 2. The values of the Moran’s I_M dependent on the geographical distance between land snail’s *H. albescens* populations, estimated on frequencies shell morph “12345”. Black squares is signed for significant Moran’s I_M values

Ця корелограма має чітко виражений синусоїдо-подібний вигляд із вірогідними позитивними значеннями коефіцієнта Морана для невеликих лагів (20-80 км) та із вірогідними, але негативними значеннями – для великих лагів (150-250 км). Така форма корелограми свідчить про наявність клини у структурі географічної мінливості за частотою морфи “12345” серед кримських популяцій молюска *H.albescens*.

У свою чергу така чітко виражена клина може бути результатом дії кліматичної селекції, як, наприклад, раніше нами було продемонстровано для іншого виду кримської малакофауни –

Brephulopsis cylindrica (Крамаренко, 1997). В таблиці 1 наведено коефіцієнти рангової кореляції Кендала між частотами морфи “12345” (попередньо арксинус-трансформованої) та показниками кліматичних факторів. Вірогідний вплив на частоту морфи “12345” встановлено лише для середньої багаторічної температури липня. Але, як можна побачити на рисунку 3, в межах окремих температурних градацій відмічається значний розкид у відношенні частоти конхіологічної ознаки, що нами досліджується, в окремих популяціях молюска *H.albescens*.

Таблиця 1. Коефіцієнти рангової кореляції Кендала між частотами морфи черепашки “12345” черепашки молюска *H.albescens* та деякими показниками клімату

Table 1. The values of Kendall's τ between frequency of the land snail *H.albescens* shell morph “12345” and some climatic characters

Показники клімату	Коефіцієнт рангової кореляції Кендала (τ)	Рівень значущості (p)
Кількість днів без морозу протягом року	0,076	0,492
Середня температура січня	0,011	0,920
Середня температура липня	0,252	0,022
Річна сума опадів	-0,012	0,910
Сума опадів із температурою вище 10°C	-0,157	0,153
Коефіцієнт зволоження	-0,022	0,839

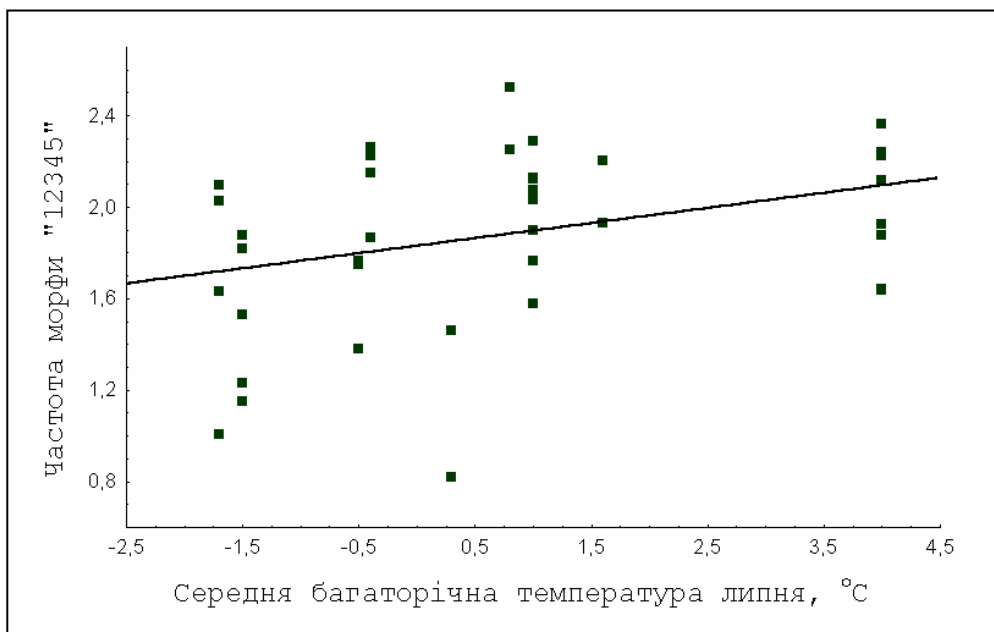


Рис. 3. Вплив середньої багаторічної температури липня на частоту черепашки із морфою “12345” в кримських популяціях молюска *H.albescens*

Fig. 3. The relation between mean annual air temperature of July and frequency of the land snail *H.albescens* shell morph “12345”

Така значна мінливість свідчить про те, що крім кліматичного фактора, на характер географічної мінливості молюска *H. albescens* у відношенні характеру посмугованості черепашки суттєво впливають і випадкові генетичні фактори, що обумовлені, насамперед, розміром популяцій.

Для 40 досліджених популяцій показник генетичної диференціації виявився дуже високим: $F_{ST} = 0,1206$, що відповідає дуже низькій оцінці ефективної чисельності популяції ($N_e = 17,5$). Для різних регіонів Криму оцінки генетичної диференціації й ефективної чисельності популяції коливаються в значних межах (табл. 2).

Таблиця 2. Ступінь генетичної диференціації та оцінки ефективної чисельності популяції молюска *H. albescens* в різних географічних регіонах Криму

Table 2. The F_{ST} and N_e values for the land snail *H. albescens* from different regions of the Crimea

Регіон	Міра генетичної диференціації (F_{ST})	Ефективна чисельність популяції (N_e)
м. Сімферополь	0,0290	39
Південне узбережжя Криму	0,0809	17
Степовий Крим	0,0491	32
Східний Крим з Керченським півостровом	0,0844	18

Таким чином, визначену роль в формуванні та підтриманні географічної мінливості конхіологічної ознаки *H. albescens* можуть грати також і стохастичні процеси (наприклад, дрейф генів, ефект засновника, ефект “пляшкового горлечка”), оскільки для виду в цілому відзначаються дуже низькі оцінки ефективної чисельності популяції. Нами встановлено, що для різних груп популяцій ефективна чисельність популяцій молюска *H. albescens* варіює в значних межах – від 17 особин для південно-бережних популяцій до 39 особини для Сімферопольських (табл. 2).

Отримані результати свідчать про те, що вид *H. albescens* існує у вигляді напів-ізолюваних, невеликих за чисельністю колоній із дуже низькою щільністю, підданих високому ризику вимирання (завдяки природному чи антропогенному пресу, наприклад, пожежам).

Як бачимо, у цілому в межах окремих регіонів рівень генетичної диференціації відносно низький, виключення складає тільки Східний Крим із Керченським півостровом. Високе міжпопуляційне різноманіття у цьому регіоні при низькій оцінці ефективної чисельності популяцій *H. albescens*, що тут існують, може свідчити про субоптимальність умов існування для виду в даному регіоні. Додатково це може підтверджуватися і значним зниженням частоти морфи “12345” у Східному Криму і на Керченському півострові (рис. 1).

Висновки

Особливості генетико-географічної структури мінливості молюска *H. albescens* у відношенні конхіологічної ознаки, що характеризує наявність смуг на його черепащі, було проаналізовано. Встановлено, що частота алелі “12345” варіює досить широко - від $p_{12345} = 0,158$ (м. Білогірськ) до $p_{12345} = 0,907$ (п. Балаклава). Хоча проглядається чітка клина в частоті морфи “12345”, основа якої знаходиться на південному і західному узбережжях Криму, а верхівка – на Керченському півострові. Для 40 досліджених популяцій *H. albescens* показник генетичної диференціації виявився дуже високим: $F_{ST} = 0,1206$, що відповідає дуже низькій оцінці ефективної чисельності популяції ($N_e = 17,5$).

1. Крамаренко С.С. Влияние факторов внешней среды на географическую изменчивость конхологических признаков крымских моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) // Журн.общ.биол. – 1997. – Т.58, № 1. – С. 94-101.
2. 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.
3. 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.
4. Ланде Р., Бэрроуклаф Дж. Эффективная численность популяции, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями // В кн.: Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты / Под. ред. М.Сулея. – М.: Мир, 1989. – С. 117-157.
5. Леонов С.В. Распространение, структура популяций и биология размножения крымских моллюсков рода *Helix* (Gastropoda, Pulmonata): Автореферат дисс. ... кандидата биологических наук – К., 2005. – 18 с.
6. Подгородецкий П.Д. Крым: Природа. – Симферополь: Таврия, 1988. – 192 с.
7. 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.
8. *Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С.* и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде: Монография. – Львов, 2006. – 226 с.
 9. *Шилейко А.А.* Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. – Л.: Наука, 1978. – 384 с. (Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып.6. Нов. сер., № 117)
 10. *Murray J.* The genetics of the Mollusca // Handbook of genetics: Vol. 3: Ed. R.C.King. – Pienum Press, 1975. – P. 3-31.
 11. *Sawada M.* ROOKCASE: An Excel 97/2000 Visual Basic (VB) Add-In for exploring global and local spatial autocorrelation // Bull.Ecol.Soc.America. – 1999. – V. 80. – P. 231-234.
 12. *Wright S.* The genetical structure of populations // Ann.Eugen. – 1951. – V. 15. – P. 323-354.

Отримано: 3 вересня 2008 р.

Прийнято до друку: 17 квітня 2009 р.

Додатки до поширення рідкісних та «червонокнижних» видів тварин на території Закарпаття.
 – О. Ю. Мателешко. *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758): Ужгородський р-н, м. Ужгород, приміщення колишнього біологічного (нині фізичного) факультету УжНУ, 25.04.1992 (1); Виноградівський р-н, південний схил Чорної Гори, під уламком деревини, 4.06.1998 (1); раніше в Україні наводився лише із південного і південно-західного узбережжя Кримського півострова (Червона книга України, 1994). *Calopteryx virgo* (Linnaeus, 1958): Досить частий на берегах водотоків Ужгородського і Перечинського р-нів (м. Ужгород, села Оноківці, Невицьке, Кам'яниця, Ворочеве). *Anax imperator* (Leach, 1815): Ужгородський р-н, м. Ужгород, 4.08.1996 (3). *Perla maxima* Scopoli, 1763: Рахівський р-н, ур. Товстий Грунь, 950 м, на березі потоку, 6.07.2007 (2). *Velleius dilatatus* (Fabricius, 1787): Берегівський р-н, ок. с. Батрадь, у підстилці під дубом (1). *Lucanus cervus* (Linnaeus, 1758): місцями чисельний на низовині та у передгір'ях, по долинах гірських річок підіймається до поясу букових лісів (Великобerezнянський р-н, с. Кострино, смт Міжгір'я, м. Рахів). *Liocola marmorata* Fabricius, 1792: Ужгородський р-н, сс. Оноківці, Невицьке, Кам'яниця. *Cuscuta cinnabarinus* (Scopoli, 1763): досить частий в передгір'ях і нижньому лісовому поясі. *Cerambyx cerdo* (Linnaeus, 1758): Берегівський р-н, ур. Оток, 28.06.2004 (1). *Rosalia alpina* (Linnaeus, 1758): місцями звичайний у старих букових лісах передгір'їв та поясу букових лісів (Ужгородський, Перечинський, Свалявський р-ни). *Papilio machaon* (Linnaeus, 1758): поширений на більшій частині території області, але трапляється поодинокі. *Iphioides podalirius* (Linnaeus, 1758): досить поширений здебільшого на низовині та у передгір'ях, нечисленний вид. *Zerynthia polyxena* (Denis & Schiffermüller, 1775): Ужгородський р-н, ок. с. Тисянка, 17.04.1997 (3). *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758): Великобerezнянський р-н, ок. с. Жорнава, 25.05.1981 (3); Тячівський р-н, ок. с. Усть-Чорна, 10.07.1991 (1); Перечинський р-н, г. Плішка, 11.06.2006 (5); ок. м. Перечин, 24.06.2006 (3); ок. с. Зарічево, 7.06.2007 (3). *Pieris bryoniae* (Huebner, 1791): Рахівський р-н, ок. с. Луги, 21.07.1980 (1); Перечинський р-н, ок. с. Новоселиця, 11.06.2006 (1). *Limnitis populi* (Linnaeus, 1758): Перечинський р-н, ок. с. Тур'я Пасіка, 17.06.1980 (1). *Apatura iris* (Linnaeus, 1758): досить частий у лісах в долинах річок і потоків від м. Ужгород до с. Ставне. *Euphydryas maturna* (Linnaeus, 1758): Ужгородський р-н, ок. с. Оноківці, 1.06.1006 (1). *Brintesia circe* (Fabricius, 1775): Ужгородський р-н, м. Ужгород, 3.07.2001 (1); ок. с. Невицьке, 19.07.2006 (1); ок. с. Оріховиця, 24.07.2007 (1); ок. с. Оноківці, 11.08.2008 (1). *Hamearis lucina* (Linnaeus, 1758): Ужгородський р-н, с. Кам'яниця, 19.05.1981 (1); ок. с. Оноківці, 14.05.2006 (5), 21.05.2006 (3), ок. с. Невицьке, 30.07.2006 (2); 30.04.2007 (1). *Acherontia atropos* (Linnaeus, 1758): м. Ужгород, 9.09.2005 (1). *Hemaris tityus* (Linnaeus, 1758): Мукачівський р-н, ок. с. Синяк, болото «Сине», 25.05.1997 (1). *Proserpinus proserpina* (Pallas, 1772): Ужгородський р-н, ок. с. Оноківці, 9.06.2003 (1). *Saturnia pyri* (Denis et Schiffermueller, 1775): Ужгородський р-н, с. Оноківці, 14.05.2009. *Agria tau* (Linnaeus, 1758): звичайний вид букових лісів передгір'їв і нижнього лісового поясу. *Lemonia dumi* (Linnaeus, 1758): Великобerezнянський р-н, ок. с. Мирча, пасовище, 9.10.1983 (1). *Catocala fraxini* (Linnaeus, 1758): Міжгірський р-н, с. Колочава, 23.09.2006 (1). *Catocala sponsa* (Linnaeus, 1767): Ужгородський р-н, ок. с. Невицьке, 15.07.2007 (1). *Callimorpha quadripunctaria* (Poda, 1761): місцями частий у долинах малих річок і потоків (Ужгородський, Перечинський, Мукачівський р-ни). *Callimorpha dominula* (Linnaeus, 1758): трапляється досить часто разом із попереднім видом. *Abia fulgens* (Zaddach, 1863): Великобerezнянський р-н, ок. с. Ставне, галявина у ялицево-буковому лісі, 900 м, 20.06.2008 (3). *Tenthredo propinqua* Klug, 1814: Перечинський р-н, ок. с. Зарічево, 12.05.2007 (1). *Xylocopa valga* (Gerstaecker, 1872): досить частий від низовини до нижнього лісового поясу. *Bombus argillaceus* (Scopoli, 1763): Ужгородський р-н, ок. с. Оноківці, лісова галявина, 27.03.2007 (1). *Umbra crameri* Walbaum, 1792: Виноградівський р-н, ок. с. Тросник, проточна стариця у вільховому лісі, 19.03.1995 (1); Ужгородський р-н, ок. с. Червоне, стариця, 21.04.1997 (2). *Elaphe longissima* (Laurenti, 1768): Ужгородський р-н, ок. с. Невицьке, 19.05.2007 (1); ок. с. Кам'яниця, 12.07.2008 (1); ок. с. Оноківці, 20.04.2009 (1); Перечинський р-н, ок. с. Зарічево, 30.05.2008 (1); ок. с. Новоселиця, 3.05.2009 (1).