УДК 321.7 (477)

КРАМАРЕНКО С.С., Миколаївський державний аграрний університет

Крамаренко Сергій Сергійович, 1966 р.н., кандидат біологічних наук, доцент, почесний член Нью-Йоркської академії наук, доцент кафедри годівлі та розведення с.-г. тварин Миколаївського державного аграрного університету.

Наукові інтереси торкаються проблем популяційної екології тварин (насамперед, наземних молюсків) в природних та урбанізованих біотопах, методів математичного аналізу та сучасного програмного обладнання для ПЕОМ у галузі прикладної біометрики.

Автор біля 50 наукових статей з екології та поліморфології наземних молюсків фауни України та співавтор навчального посібника "Экологический мониторинг: Методы биологического и физико-химического мониторинга".

ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОЛІМОРФОЗУ НАЗЕМНИХ МОЛЮСКІВ *CEPAEA VINDOBONENSIS (GASTROPODA; PULMONATA; HELICIDAE)* В УМОВАХ ТИСКУ ХИЖАКА

Синантропні сірі пацюки мають чітко виражені харчові стратегії у відношенні характеру руйнування черепашки наземного молюска C.vindobonensis. Продемонстровано наявність відбору проти рідких фенотипів, за рахунок чого підтримується відносно високий рівень поліморфізму за характером смугастості черепашки в аналізованій популяції.

The urban rats have the extra shown feeding strategies on the attitude to the character of destroying of land snail's C.vindobonensis shell. The existing of selection against rare phenotypes was demonstrated and the high level of the polymorphism on the shell's pattern banding in the analyzed population is fitting.

ВСТУП

Наземний молюск *Cepaea vindobonensis* (Ferussac, 1821) – широко розповсюджений вид малакофауни Північно-західного Причорномор'я. Він населяє практично усі без винятку лісові масиви природного і штучного походження, чагарникові хащі, антропогенні біотопи м. Миколаєва та інших населених пунктів Миколаївської області [5].

Незважаючи на широке поширення даного виду в Україні і його яскраво виражену синантропію, питання екології і поліморфології *C.vindobonensis* з українських популяцій практично не вивчені. Виключення складає робота [4], присвячена дослідженню особливостей репродукції даного виду, а також серія робіт [2; 3], у яких уперше розглядаються питання формування внутрішньопопуляційного поліморфізму за ознаками кольору та характеру смугастості черепашок молюска *C.vindobonensis* Північно-західного Причорномор'я.

У Європі і Північній Америці наземні молюски входять у раціон багатьох тварин. При цьому, найбільша втрата природним і антропогенним популяціям наземних молюсків наносять гризуни, особливо пацюки. Так, на Гавайських островах за останні 20-30 років харчова активність пацюків призвела до майже

50% зниження чисельності одного з ендемічних видів ахатинід [12]. Колонії інтродукованого у Північній Америці виноградного слимака (*Helix pomatia* L., 1758) несуть помітний збиток від білоногих мишей [10], а молюсками *Cepaea nemoralis* (L., 1758) харчується коротконога бурозубка [11]. У Польщі наземні молюски входять у раціон сірого вовчка [13].

При цьому, прес хижаків може впливати на формування і підтримку поліморфізму у відношенні забарвлення і характеру смугастості (banding) черепашок наземних молюсків. Б.Кларке на наземних молюсках роду *Cepaea* показав, що, якщо хижаки будуть елімінувати з популяції, насамперед, найбільш звичайні морфи й ігнорувати особин із рідкими фенотипами, це буде відбуватися доти, доки чисельність останніх не підвищиться [9]. Такий тип відбору був названий ним "апостатичним". Відповідно до теоретичних викладень, даний тип відбору повинний приводити до підвищення рівня внутрішньопопуляційного поліморфізму.

Таким чином, головною метою даної роботи був аналіз впливу преса хижаків (насамперед, синантропних сірих пацюків) на особливості формування поліморфізму черепашки наземних молюсків *C.vindobonensis* в урбанізованому середовищі.

Матеріали та методи

Матеріалом дослідження були наземні молюски *C.vindobonensis* чи їхні черепашки, зібрані в межах однієї локальної популяції, що мешкає на пустирі біля насосної станції водоканалу (НСВ-3) м. Миколаєва. При цьому в аналіз були включені лише статевозрілі особини з добре розвиненим відворотом губи устя. Збори були зроблені протягом 2000-2002 рр. Молюски (чи їхні черепашки) збиралися в межах ділянок 150-200 м^2, що значно менше розмірів панмиктичної одиниці для представників роду *Cepaea*.

При зборі молюсків нами неодноразово зустрічалися "харчові столики" синантропних пацюків, що містили велику кількість зруйнованих пацюками черепашок *C.vindobonensis*. Такі черепашки також збиралися і надалі аналізувалися разом з цілими, не ушкодженими пацюками.

У лабораторних умовах аналізувалися особливості поліморфізму конхіологічних ознак *C.vindobonensis*. При цьому розглядалося два типи поліморфізму: у відношенні забарвлення загального фона черепашки й у відношенні характеру смугастості черепашок.

У першому випадку всі черепашки розділялися на дві групи: у першу були включені черепашки, що мали піщано-зеленуватий колір зі світлими стрічками (форма *pallescens*), а в другу – черепашки із майже білим фоном, на якому чітко проглядаються темно-коричневі чи чорні пігментні стрічки.

У відношенні поліморфізму за характером смугастості черепашки, їхні фенотипи позначалися за загальноприйнятою системою [8]. Стрічки на черепашці кодувалися цифрами від "1" до "5", рахуючи від шва між останнім і передостаннім обертами до пупка. У випадку відсутності стрічки (чи декількох стрічок) замість їхнього номера у формулі фену ставився нуль. У випадку злиття двох або декількох стрічок, їхні номери у формулі об'єднувалися круглими дужками. Тоді, наприклад, формула для найбільш розповсюдженої морфи, у якої відзначається присутність усіх п'яти стрічок на черепашці, має вигляд – 12345, морфа, у якої відсутня

$$\mu = (\sum_{i=1}^{m} \sqrt{p_i})^2, \quad (1)$$

$$SE_{\mu} = \sqrt{\frac{\mu(m-\mu)}{n}}, \quad (2)$$

$$h_{\mu} = 1 - \frac{\mu}{n}, \quad (3)$$

$$SE_{h\mu} = \sqrt{\frac{h_{\mu}(1-h_{\mu})}{n}}. \quad (4)$$

друга стрічка – 10345, а морфа, у якої відзначається злиття другої і третьої стрічок – 1(23)45.

Для ушкоджених пацюками і цілих черепашок були розраховані частоти зустрічальності окремих морф. Крім того, для цих двох груп розраховувалися показники популяційного розмаїття – середнє число морф ($\mu \pm SE\mu$) та частка рідких морф ($h_{\mu} \pm SEh_{\mu}$), на підставі формул [1]:

На цілих і на зруйнованих пацюками черепашках (там де це було можливо) були виміряні (з точністю до 0,1 мм) основні конхіометричні показники: висота черепашки (ВЧ), великий (ВД) і малий діаметр черепашки (МД),

Таблиця 1

Хронологічна мінливість фенетичної структури і показників внутрішньопопуляційного розмаїття C.vindobonensis протягом 2000-2002 рр.

Рік	Фен черепашки						Середнє число морф	Частка рідких морф
	12345	10345	12045	(12)345	1(23)45	(123)45	$\mu \pm SE\mu$	$h \pm SEh$
2000	127	-	11	4	11	3	3,00 ± 0,20	0,40 ± 0,04
2001	162	7	1	-	8	2	2,36 ± 0,19	0,53 ± 0,04
2002	395	5	-	1	21	2	2,00 ± 0,12	0,60 ± 0,02
Усього	684	12	12	5	40	7	2,58 ± 0,11	0,57 ± 0,02

висота (ВУ) і ширина устя (ШУ) черепашки. Кількість обертів (КО) було підраховано з точністю до 0,1 оберту [7].

Уся статистична обробка отриманих даних була зроблена з використанням загальноприйнятих методик [6].

Результати та їх обговорення

Усього за три роки дослідження в популяції *C.vindobonensis* була відзначена присутність шести морф у відношенні характеру смугастості черепашки (табл. 1).

Як видно з даних, наведених у таблиці 1, у дослідженій популяції шість фенів типу смугастості черепашки зустрічаються щорічно (майже усі). Виключення складає лише фен 10345, який не зустрічався в 2000 р., але був відзначений в два інші роки. Фен (12)345 не зустрічався в 2001 р., а фен 12045 – у 2002 р.

При цьому, в кількісному відношенні фенетична структура популяції за період дослідження в цілому не залишалася стабільною. Хоча приблизно на одному рівні щорічно залишалися частоти зустрічальності двох фонових морф – 12345 і 1(23)45, але при цьому частоти зустрічальності рідких морф зазнавали значних коливань (табл. 1). Аналогічно, за розглянутий відрізок часу коливалася і частота зустрічальності форми pallescens – від 15,4% у 2000 р. до 36,1% у 2002 р.

Крім того, можна відзначити, що має місце значна часова мінливість частот і груп фенів протягом 2000-2002 рр. Спостерігається значне зниження частки особин з відсутніми стрічками (другий чи третій) з 7,1% у 2000 р. до 1,2% у 2002 р. Таким чином, фенетична структура досліджуваної популяції зазнала значних змін (критерій Хі-квадрат: $\chi^2 = 21{,}61$; $df = 4$; $p < 0{,}001$). Можливо, це може бути пов'язано з дією різних екзо- та ендогенних факторів, в тому числі і з високою інтенсивністю хижацтва сірими пацюками на молюсків з цієї популяції.

Таблиця 2

Абсолютні частоти зустрічальності різних морф у відношенні смугастості черепашки наземних молюсків C.vindobonensis, зібраних у межах "харчових столиків" синантропних сірих пацюків

Фен черепашки	Характер ушкодження раковини			Неушкоджені черепашки
	зруйнована цілком	розгризений "потилиця"	розгризена верхівка	
10345	3	3	5	1
12045	1	-	–	–
12345	173	199	99	65
1(23)45	8	11	5	5
(123)45	4	–	–	–
(12)345	–	1	–	–
Усього	189	214	109	71
З них pallescens	63	77	40	26
Кількість морф	5	4	3	3
$\mu \pm SE\mu$	2,27 ± 0,18	1,90 ± 0,14	1,91 ± 0,14	1,80 ± 0,17
$h \pm SEh$	0,55 ± 0,04	0,53 ± 0,03	0,36 ± 0,05	0,40 ± 0,06

У таблиці 2 наведено абсолютні частоти зустрічальності різних морф у відношенні смугастості черепашки наземних молюсків *C.vindobonensis*, зібраних у межах "харчових столиків" синантропних сірих пацюків у досліджуваній популяції.

Як видно з даних, приведених у таблиці 2, найчастіше пацюки цілком розгризають черепашку для того, щоб витягти з неї тіло молюска. Крім того, наявність достатня чітко виражених типів у відношенні характеру ушкодження черепашки свідчить про те, що серед пацюків сформувалися визначені харчові стратегії. Черепашка молюска може бути чи цілком розгризена (по спіралі завитка), чи ж розгризається тільки "потилична" частина (протилежна устю), у якій при втягування в черепашку розташовується цефалоподіум, чи тільки апікальна частина (де розташовані гепатопанкреатична та білкова залози). Присутність чітких харчових стратегій у сірих пацюків підтверджується ще й тим, що такі ж типи ушкодження черепашки зустрічаються і для інших видів наземних молюсків, що мешкають разом з *C.vindobonensis*, наприклад, для геліциди *Helix albescens*.

Найбільш високий рівень внутрішньопопуляційного поліморфізму у відношенні характеру смугастості відзначений для черепашок молюску *C.vindobonensis*, цілком зруйнованих сірими пацюками, тоді як

Таблиця 3

Показники мінливості ($\bar{x} \pm S\bar{x}$, мм) черепашок наземного молюска C.vindobonensis з різним ступенем ушкодження сірими пацюками

Ознаки черепашки	Характер ушкодження черепашки			Неушкоджені черепашки
	зруйнована цілком	розгризений "потилиця"	розгризена верхівка	
КО	-	5,15 ± 0,01	-	5,13 ± 0,03
ВЧ	-	17,10 ± 0,61	-	15,93 ± 1,10
ВД	-	-	22,26 ± 0,37	21,73 ± 0,34
МД	-	-	18,86 ± 0,29	18,53 ± 0,26
ВУ	13,55 ± 1,45	11,96 ± 0,13	12,25 ± 0,18	12,20 ± 0,20
ШУ	10,48 ± 0,09	10,50 ± 0,11	10,65 ± 0,16	10,93 ± 0,25

серед неушкоджених пацюками практично переважає фонова, широко розповсюджена морфа 12345 (табл. 2). Це свідчить про те, що пацюки частіше обирають як харчові об'єкти молюсків *C.vindobonensis*, які мають нетиповий морфотип черепашки, тобто має місце відбір проти рідких фенотипів.

Усі порівнювані групи у відношенні характеру ушкодження раковини сірими пацюками вірогідно не розрізнялися у відношенні частоти зустрічальності форми pallescens (χ^2 = 1,32; *df* = 3; $p > 0{,}05$).

ЛІТЕРАТУРА

1. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
2. Крамаренко С.С. Феноструктура наземного моллюска *Cepaea vindobonensis (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae)* в урбанизированной среде обитания // Материалы третьей международной научной конференции "Чтения памяти А.А. Браунера". – Одесса, 2003. – С. 126-128.
3. Крамаренко С.С. Географічна та хронологічна мінливість фенетичної структури популяцій наземного молюска *Cepaea vindobonensis (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae)* Півдня України // III новорічні біологічні читання. – Миколаїв, 2003. – С. 23-26.
4. Крамаренко С.С., Попов В.Н. Новые данные о размножении наземных моллюсков *Cepaea vindobonensis* (Ferussac, 1821) *(Gastropoda, Pulmonata, Helicidae)* в лабораторных условиях // Вестн.зоол. – 1997. – Т. 31. – С. 85.
5. Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. Наземная малакофауна *(Gastropoda, Pulmonata)* Николаевской области // Вестн.зоол. – 2001. – Т. 35. – С. 75-78.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. школа, 1980. – 300 с.
7. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства *Helicoidea* // Фауна СССР. Моллюски. Т. 3. Вып. 6. Нов. сер., № 117. – Л.: Наука, 1978. – 384 с.
8. Cain A.J., Sheppard P.M. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* // Heredity. – 1950. – V. 4. – P. 274-294.
9. Clarke B.C., Artur W., Horsley D.T., Parkin D.T. Genetic variation and natiral selection in pulmonate molluscs / In: Pulmonates. V. 2A (V.Fretter, J.F.Peake, eds.). – N.-Y.: Academic Press, 1978. – P. 219-270.
10. Hanna M. Helix pomatia L. colonies in Michigan // Mich. Acad. – 1978. – V. 11, # 11. – P. 25-31.
11. Hanna M., Murray J.M. Cepaea nemoralis (L.) in Michigan // Mich. Acad. – 1975. – V. 9, # 1. – P. 23-28.
12. Hadfield M.G., Miller S.E. Decimation of endemic Hawaiian tree snails by alien predators // Amer.Zool. – 1992. – V. 32, # 5. – P. 127A.
13. Piechocki A. Life cycle and breeding biology of Vestia elata Rossm. (Gastropoda; Clausiliidae) // Haliotis. – 1980. – V. 10, # 2. – P. 113.