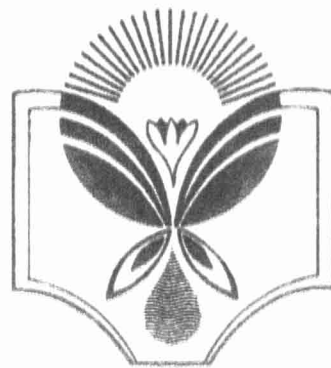


ISSN 2078-2357

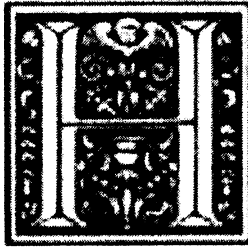
Наукові зписки

Тернопільського національного
педагогічного університету
імені Володимира Гнатюка

Серія: біологія



**2 (51)
2012**

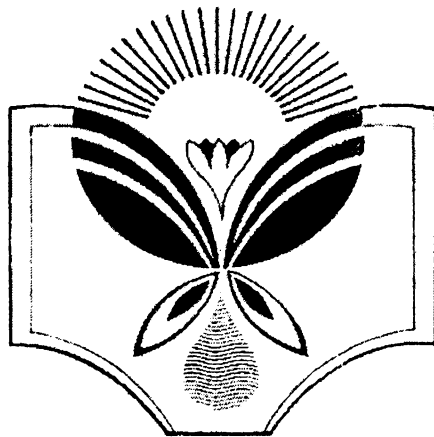


Наукові записки

**Тернопільського національного
педагогічного університету
імені Володимира Гнатюка
Серія: біологія**

**Спеціальний випуск:
«МОЛЮСКИ: РЕЗУЛЬТАТИ, ПРОБЛЕМИ І ПЕРСПЕКТИВИ
ДОСЛІДЖЕНЬ»**

**Special Issue:
“MOLLUSKS: RESULTS, PROBLEMS AND PERSPECTIVES OF
THE INVESTIGATIONS”**



УДК [591.5(594.382)]

И. М. ХОХУТКИН¹, Д. В. ЗЕЙФЕРТ²

¹Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН (ИЭРиЖ УрО РАН)
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144, Россия

²Филиал федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования Уфимский Государственный Нефтяной Технический университет (Филиал ГОУ ВПО УфГосНТУ)
пр. Октября, 2, Sterlitaмак, 453118, Россия

ДИНАМИЧЕСКИЙ АДАПТАЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ FRUTICICOLA FRUTICUM (MÜLL.)

Одна из элементарных окрасочных систем раковины наземных моллюсков – наличие или отсутствие на раковине цветных спиральных полос («опоясанность»). Этот признак у генетически изученных видов характеризует полиморфизм популяций.

Ключевые слова: кустарниковая улитка, полиморфизм, генетика, «опоясанность», тип местообитаний, Предуралье, Зауралье, биоиндикация

Одна из элементарных окрасочных систем раковины наземных моллюсков -- наличие или отсутствие на раковине цветных спиральных полос («опоясанность»). Этот признак у генетически изученных видов характеризует полиморфизм популяций.

Наиболее детально полиморфизм по признаку «опоясанности» исследован у кустарниковой улитки – *Fruticicola fruticum* (Müll.). Вид по своим морфо-функциональным характеристикам наиболее близок к исходной форме для всего семейства *Bradybaenidae* [1]. Центр происхождения семейства – Дальний Восток. Ареал вида – вся Европа, от восточных склонов Пиренеев до Зауралья. Характерно обнаружение вида в последнее время в долине р. Иркут, ниже р. Енисей и в Красноярском Академгородке на правом берегу р. Енисей (Я. И. Старобогатов, устное сообщение; сборы М. Е. Гребенникова). Вид полиморфен (диморфен) по признаку опоясанности – в популяциях раковины могут иметь одну цветную спиральную полосу («ленту») или она отсутствует. Однополосая морфа гомозиготна по рецессивному аллелю [2].

Материал и методы исследований

Многолетние исследования природных популяций кустарниковой улитки проведены в 1967–2009 г.г. [3, 4] в Предуралье: 1) на левобережье р. Кама, в пойме р. Ершовка в Прикамском лесном массиве (окрестности г. Сарапула), n = 14431 экз.; 2) в Башкирском степном Предуралье (окрестности г. Sterlitaмака) n = 2968 экз.; 3) в Зауралье в Припышминском лесном массиве (Талицкий р-н, Свердловской обл., близ поселка Бельский) в различных биотопах, n = 7727 экз.

Результаты исследований и их обсуждение

Пространственно-временная изменчивость полиморфной структуры вида.

Зауралье. Данные по соотношению полосатых и бесполосых фенотипов *Fruticicola fruticum* в исследованных популяциях, и хронографические изменения встречаемости однополосой морфы в местообитаниях приведены на рисунках 1–3. Наблюдаются динамически стабильные различия по частоте полосатых улиток в биотопах "Поляна" и "Прибрежный". Минимальное количество полосатых особей отмечено в биотопе "Болото". На участках "Луг-1" и "Луг-2" также зарегистрированы достоверные различия по частоте встречаемости однополосой морфы. С 1978 г. территориальной изоляции между участками нет. Результаты мечения улиток показали, что они не зимуют на территории участка "Луг-1" и снова появляются там уже в период активности (участок в половодье затоплен). Наличие направленной сезонной миграции отмечено и при изучении других популяций вида. Интерпретация этих наблюдений следующая. Заросли крапивы – наиболее благоприятный биотоп для существования взрослых улиток в период активности, но не для их зимовки. Поэтому улитки совершают регулярные сезонные миграции. Поскольку территория, занятая крапивой, ограничена, участок регулярно пополняется вновь вырастающими улитками. В то же время популяционная плотность в 1980 году снизилась по сравнению с 1979 г. в 3,6 раза, что свидетельствует о концентрации улиток за счёт усиления антропогенного пресса (выкашивание луга). Об этом также свидетельствует и концентрация *Fr. fruticum* в изолированных участках "Покос" и "Опушка", территория вокруг которых постоянно выкашивается. На участке "Луг-2" имеются места пригодные для зимовки, поэтому интенсивность миграции снижена. Поскольку соотношение улиток однополосой морфы на участке "Луг-1" достоверно ниже, возможно предположить, что бесполосые улитки более склонны к миграции.

Показано, что хронографические изменения соотношения частот морф обусловлены краткопериодными колебаниями погодных условий, причем различными в каждом из местообитаний. В местообитании «Поляна» такими факторами являются количество осадков в третьей декаде августа предыдущего года и число дней с оттепелями в декабре; действием этих факторов объясняется 87% дисперсии соотношения частот морф. В местообитании «Прибрежный» такими факторами являются количество осадков в первой и второй декадах сентября предыдущего года и величина отклонения даты установления устойчивого снежного покрова от средней за анализируемый период, который приходится на 2 ноября. Действием этих факторов объясняется 95,2% дисперсии соотношения частот морф. Различия в действии климатических факторов в местообитаниях «Поляна» и «Прибрежный» достаточно существенны, хотя расстояние между ними не превышает 150 м. Это связано с адаптацией улиток к конкретным экологическим условиям. В местообитании «Поляна» улитки зимуют на той же самой территории, где находятся в период активности.

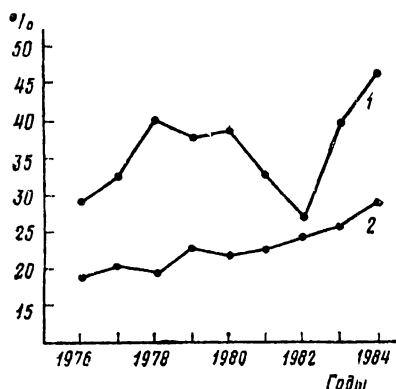


Рис. 1. Хронографические изменения встречаемости полосатых улиток в местообитаниях «Поляна» (1) и «Прибрежный» (2). По оси абсцисс – время (годы), по оси ординат – численность полосатых улиток (%)

Сбор улиток в популяции "Прибрежный" 15.07.1980 г. в момент начала активности улиток (вечер) и в момент прекращения активности (утро) и днем (находящихся на растениях), показал, что при сходстве размерно-возрастной структуры процент полосатых улиток в выборке изменился с 15,1 до 34,0% , $t = 2,06$, $P > 0,95$. Таким образом, у полосатых улиток замедлено заполнение на растения вечером; они менее быстро реагируют на изменение условий

и в бoльшем количестве остаются днем на растениях. Процент полосатых улиток возрастает при удалении от реки к лесу. В разные годы степень выраженности микроклима была различной; максимальный перепад частот фенотипов наблюдали в 1978 г., минимальный — в 1982 г. Высокий процент полосатых улиток на участке 4 в 1979 г.— следствие проводившегося в 1977 г. выкашивания растительности. В последующие годы выкашивание растительности не проводилось и соотношение морф на этом участке соответствовало выявленной тенденции.

Предуралье (окрестности г. Сарапул). Схема местообитаний в Предуралье приведена на рисунке 4. В местообитании I погодными факторами, влияющими на процентное соотношение полосатых и бесполосых улиток, являются средняя температура воздуха во второй и третьей декадах ноября предыдущего года и средняя температура воздуха в мае. Их действием объясняется 88,4% дисперсии соотношения частот морф. В местообитании II такими факторами являются средняя температура воздуха в первой и второй декадах февраля и средняя температура воздуха в первой и второй декадах декабря. Действием этих факторов объясняется 71,6% дисперсии соотношения частот морф. В местообитании III таким фактором является средняя температура воздуха в мае. Ее действием объясняется 77,1% дисперсии соотношения частот морф. В местообитании IV такими факторами являются средняя температура воздуха в третьей декаде декабря и первой декаде января и средняя температура воздуха во второй декаде ноября. Действием этих факторов объясняется 90,4% соотношения частот морф.

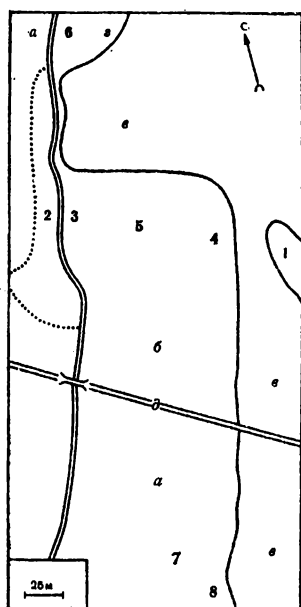


Рис. 2. Схема расположения местообитаний *Fr. fruticum* в окрестностях поселка Бельский. Номера участков: 1 – «Поляна», 2 – «Прибрежный», 3 – «Луг-1», 4 – «Луг-2», 5 – «Луг», 6 – «Болото», 7 – «Покос», 8 – «Опушка»; а – сенокосы; б – заболоченный луг в пойме р. Белой, в – словый лес, г – тростниковое болото, д – насыпная грунтовая дорога

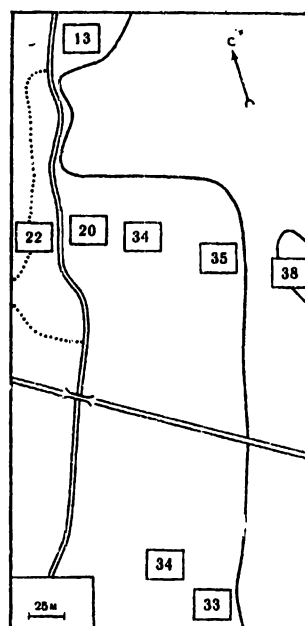


Рис. 3. Пространственная структура местообитаний *Fr. fruticum* в 1980 г. В квадратах показана частота встречаемости (%) полосатых улиток. Схема местообитаний приведена на рис. 2

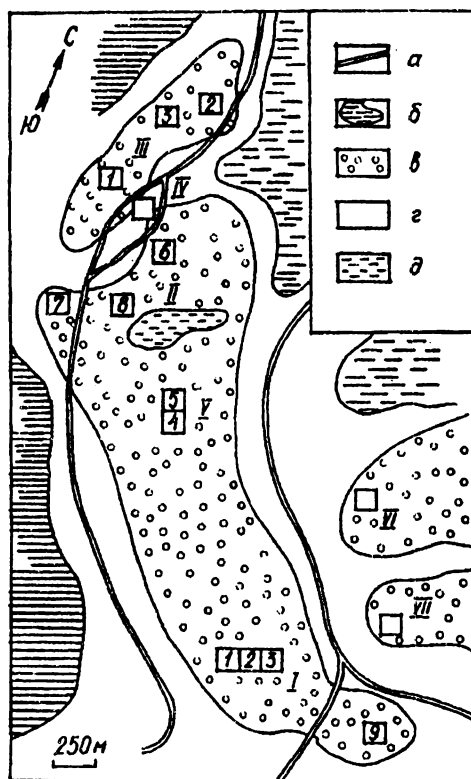


Рис. 4. Схема расположения местообитаний *Fr. fruticum* в окрестностях г. Сарапула: 1–9 – номера участков, где проводилось определение популяционной плотности; I–VII – номера местообитаний; а – дороги; б – пруды; в – леса; г – луга; д – болота

Расстояние между местообитаниями II, III и IV составляет несколько метров, а между местообитаниями I и II – 3 км. Кроме того, участки значительно различаются по своей площади.

Башкирское степное Предуралье (окрестности г. Sterlitaмак). В исследованных популяциях в Башкирском Предуралье доля полосатых улиток существенно варьирует. В отношении количества осадков в Sterlitaмаке наблюдается только один пик минимального количества осадков, приходящийся на первую декаду июля. В целом климат в окрестностях г. Sterlitaмака более ксерофилен по сравнению с предыдущим регионом (гидротермический коэффициент равен 0,8). На одном из участков, климатическими факторами, влияющими на процентное соотношение полосатых и бесполосых улиток, являются: средняя температура воздуха в третьей декаде марта и количество осадков в первой декаде июля. Их действием объясняется 57,8% дисперсии соотношения частот морф.

Fr. fruticum является лесным подстилочным видом, но достигает высокой численности в разнообразных растительных сообществах начальных стадий лесовосстановительных сукцессий, скапливаясь на растительности вдоль лесных дорог, на лесных опушках, вторичных послелесных лугах, пойменных лугах, пойменных лесах и влажных лиственных лесах. Эти сообщества активно используются человеком при различных видах хозяйственной деятельности, поэтому характерны ситуации, когда отдельные внутривидовые группировки существуют сравнительно небольшой отрезок времени, а общая устойчивость популяций обеспечивается постоянно идущими процессами заселения местообитаний, становящимися пригодными для существования. В случае Зауралья это территории заброшенных деревень. Происходит непрерывная подгонка популяционной структуры *Fr. fruticum* к меняющимся условиям среды, что отражается в изменении ее под воздействием климатических факторов, пресса хищников и ряда других. Деятельность по вырубке лесов до определенной степени способствует поддержанию стабильности популяций данного вида,

обеспечивая пригодные для заселения биотопы, однако, строительство асфальтированных и железных дорог приводит к фрагментации ландшафта и сказывается на уменьшении разнообразия генофонда.

Полученные результаты показывают, что влияние климатических факторов и колебания многолетних погодных условий на соотношение однополосых (aa) и бесполосых (AA и Aa) морф улиток в географически различных местообитаниях является дифференцированным – данные зависимости четче выражены в более экстремальных местообитаниях. Подобные взаимосвязи проявляются в критические периоды существования популяций: в период спаривания и откладки яиц, также при миграции из места зимовки на участки обитания в вегетационный период и обратно на зимовку.

Выводы

Генетическая изменчивость популяций реализуется через пространственную и временную изменчивость; в конечном итоге, генетическая изменчивость довольно тесным образом связана с гетерогенностью среды. Полиморфная популяция по сравнению с мономорфной менее специализирована, ее сравнительно большая генетическая изменчивость позволяет эффективнее использовать ресурсы окружающей среды; ее биологические параметры более специализированы. Полиморфная структура популяций в значительной степени способствует увеличению приспособленности. В целом показана стабильность сбалансированного полиморфизма в природных популяциях; частота типов окраски может существовать продолжительное время; имеет место стабилизирующий отбор.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы развития Ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4), Федеральной Целевой Программы «научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (НОЦ Госконтракт 02.740.11.0279). Президиума РАН (Программа «Биоразнообразие» проект 09-П-4-1029).

1. Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea / А. А. Шилейко. – Л. : Наука, 1978. – 384 с. – (Фауна СССР. Моллюски / АН СССР Зоологический ин-т. Новая сер. № 117; Т.3, вып. 6).
2. Хохуткин И. М. О наследовании признака "опоясности" в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) / И. М. Хохуткин // Генетика. – 1979. – Т. 15, № 5. – С. 868–871.
3. Хохуткин И. М. Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков / И. М. Хохуткин. – Екатеринбург : УрО РАН, 1997. – 176 с.
4. Зейферт Д. В. Экология кустарниковой улитки *Fruticicola fruticu* / Д. В. Зейферт, И. М. Хохуткин. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 91 с.

И. М. Хохуткин, Д. В. Зейферт

¹Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН

²Филия федерального государственного бюджетного образовательного учреждения профессионального образования Уфимского государственного нефтяного технического университета

ДИНАМИЧНИЙ АДАПТАЦІЙНИЙ ПОЛІМОРФІЗМ *FRUTICICOLA FRUTICUM* (MÜLL.)

Одна з елементарних кольорних систем черепашки наземних моллюсків – наявність або відсутність на черепашці кольорових спіральних смуг («поясків»). Ця ознака у генетично вивчених видів характеризує поліморфізм популяцій.

Ключові слова: чагарниковий равлик, поліморфізм, генетика, («поясків»), тип місця існування, Передуралля, Зауралля, біоіндикація

I. M. Khokhutkin¹, D. V. Zeifert²

¹The institute of plants and animals ecology, Ural branch of RAS

²Ufa State Oil Technical University, federal higher professional educational establishment

DYNAMIC ADAPTATION POLYMORPHISM IN *FRUTICICOLA FRUTICUM* (MÜLL.)

One of the elementary colouration systems of landsnail shells is the presence or absence of colourful spiral bands (“banding”). In genetically studied species this sign is characteristic of population

polymorphism. Many-year studies of natural landsnail populations were carried out in 1968–2009 in various biotops of the PreUrals (1-the preKama forest near Sarapul, 2 – Bashkir steppe near Sterlitamak) and the TransUrals (the prePyshma forest, Sverdlovsk region, near Belsky settlement). The effects of climate and fluctuating weather conditions in various years on the ratios of single-band (aa) and bandless (AA and Aa) morphs were found to be different in geographically different habitats. The effects were stronger in extreme habitats. Balanced polymorphism was stable in natural populations; colour type frequencies might exist for a long time; stabilizing selection was observed. Thus, the genetic variability of populations was realized by spatial and temporal variabilities, it was closely connected with the environment heterogeneity. A polymorphic population was less specialized than a monomorphic one, its greater genetic variability allowed to effectively use the environmental resources. The polymorphic structure significantly increased the population adaptive abilities.

Key words: Bush snail, ecology, polymorphism, genetics, banding, habitat types, PreUrals, TransUrals, bioindication