

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛОВОГО АППАРАТА НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *VREPHULOPSIS CYLINDRICA* (PULMONATA, VULIMINIDAE)

Николаевский национальный университет им. В. А. Сухомлинского (г. Николаев)

Работа выполнена в Отделе фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины в рамках научно-исследовательской темы “Филогения некоторых групп беспозвоночных Украины (простейшие, ракообразные, моллюски и др.)” (номер государственной регистрации № 0104V000205).

Вступление. Микроэволюционные исследования наземных моллюсков нельзя ограничить изучением изменчивости исключительно конхологических параметров, т. к. часто наблюдаются случаи конвергентного сходства раковины, и раковины видов из разных родов иногда чрезвычайно похожи [8]. Поэтому наряду с классическими признаками раковины в этих случаях исследований часто используют и анатомические особенности строения нервной, дыхательной, пищеварительной, выделительной систем наземных моллюсков [9].

Целью нашего исследования явилось исследование полового аппарата наземных моллюсков [1; 6; 7].

Объект и методы исследования. Для анализа изменчивости полового аппарата *Vrephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) были использованы особи из 10 популяций: г. Одесса (Од2); о. Березань (Ник1); Николаевская обл., п. с. т. Рыбаковка (Ник2); г. Николаев, зоопарк (Ник5); г. Николаев, парк Победы (Ник6); г. Херсон (Хрс); г. Бердянск (Зпр); г. Донецк, (Днц); г. Киев, (Киев); г. Львов, (Львов).

Анализировались следующие признаки: ДП – длина пениса, ТП – толщина пениса в месте перехода его в эпифаллус, ДА1, ДА2, ДА345 – длина первого, второго отдела и совокупная длина последних трёх отделов пениального аппендикса, ТА1 – толщина первого отдела пениального аппендикса, ТА2 – толщина второго отдела пениального аппендикса, ТА3 – толщина третьего отдела пениального аппендикса, ДЭ – длина эпифаллуса от места перехода в него пениса до цекума, ВЦ – высота цекума, ТЭ – толщина эпифаллуса, ДФ – длина флагеллума, ВНР – высота ножки резервуара семяприемника. Кроме количественных признаков использовали один качественный – доля особей с отсутствующим базальным отделом А1 пениального аппендикса. Промеры элементов полового аппарата пояснены на **рис. 1**.

Для статистического анализа параметров полового аппарата моллюсков из 10 популяций рассчитывались: среднее арифметическое значение с ошибкой ($\bar{x} \pm SE_{\bar{x}}$), среднее квадратическое отклонение (σ), коэффициент вариации (CV).

Кластерный анализ проводился с использованием средних арифметических значений стандартизированной матрицы признаков для каждой популяции. Для кластерного анализа использовали 13 параметров полового аппарата *V. cylindrica*. Объединение выборок осуществлялось методом невзвешенных парных групповых средних (UPGMA) на основании матрицы евклидовых расстояний между каждой парой выборок [3]. При помощи метода ранговой корреляции Спирмена анализировалась зависимость абсолютных размеров различных отделов полового аппарата *V. cylindrica* от размеров раковины (**табл. 1**). В отношении анатомических признаков применен однофакторный дисперсионный анализ для выявления силы влияния фактора (локализация популяции) [5].

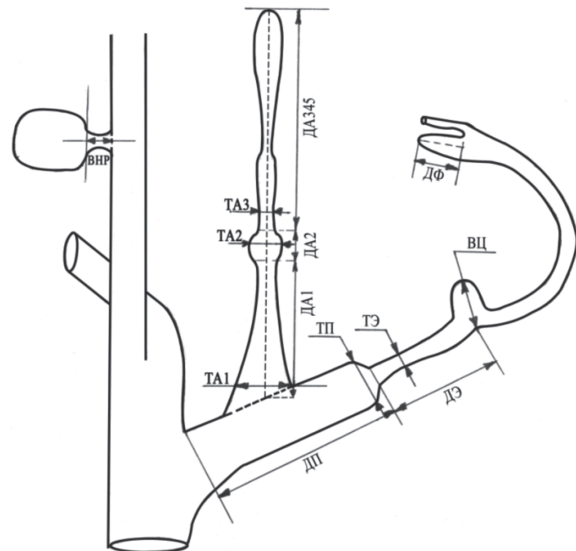


Рис. 1. Схема промеров элементов полового аппарата *V. cylindrica*.

Абсолютные размеры отделов полового аппарата *V. cylindrica* из различных популяций значительно колеблются. Уровень тесноты связи между показателями высоты раковины и длиной отделов пениального аппендикса оказывается низким (**табл. 1**).

Результаты исследований и их обсуждение. В большинстве случаев для показателей длины отдельных частей пениального аппендикса не обнаруживается достоверной корреляции с размерами раковины в отличие от крымских популяций,

Таблиця 1

Показатели зависимости абсолютных размеров различных отделов полового аппарата *B. cylindrica* от размеров раковины (коэффициенты ранговой корреляции Спирмена)

	Ник1	Ник2	Ник5	Ник6	Од2	Хрс	Зпр	Днц	Киев	Львов	В целом
ДА1	0,1046	0,1202	0,5506	0,3537	0,0286	-0,0557	-0,3571	0,5324	-0,0179	0,2232	-0,0516
ДА2	-0,1249	0,2038	-0,1435	0,5758	-0,4541	-0,0182	0,3159	-0,3968	0,2209	0,0123	0,0592
ДА345	-0,2468	0,6113	-0,1111	0,2986	0,0773	0,3214	0,2520	-0,1238	-0,5224	0,1968	0,0463
ТА1	-0,0342	0,3337	-0,1449	0,0519	-0,4529	0,0274	0,2965	0,6168	0,1743	-0,3843	0,2098
ТА2	-0,0813	0,5341	-0,1640	0,0703	0,1246	-0,2549	0,0144	0,7908	0,1016	-0,1308	0,1927
ТА3	0,2949	0,3512	-0,0481	0,3426	0,0166	-0,0919	0,4911	-0,0435	-0,4374	-0,4309	0,3009
ДП	0,4241	0,4020	0,0188	0,2817	-0,0791	-0,0692	0,0889	0,1673	0,1024	-0,2023	0,2483
ДЭ	0,7660	-0,1213	0,2569	0,4169	-0,2507	-0,1122	0,4025	0,1852	0,4220	0,0305	0,2637
ТП	-0,1843	0,3112	-0,0359	0,1122	-0,0420	0,5202	0,3572	0,5672	-0,2475	0,3112	0,4926
ТЭ	0,2057	0,4002	0,4556	-0,1317	0,1685	0,0255	-0,0477	-0,1066	0,5402	0,1929	0,6202
ВЦ	-0,0045	0,2159	0,0816	0,0217	0,3408	0,2226	0,4883	-0,2968	-0,1882	-0,0289	0,5612
ДФ	-0,2824	-0,0216	-0,1184	0,0225	-0,1025	0,0555	0,0099	0,0201	0,0746	-0,1025	0,1947
ВНР	0,6718	0,3030	-0,0224	-0,0958	0,2590	0,4353	0,3166	0,1216	0,3385	0,3922	0,3596

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверно значимые показатели коэффициентов ранговой корреляции Спирмена.

проанализированных С. С. Крамаренко [4]. Только в популяции из Николаевского зоопарка и популяции из Донецка прослеживается достоверная связь между высотой раковины и длиной отдела А1. Длина отдела А2 достоверно положительно коррелирует с высотой раковины только в популяции из парка Победы. Длина же трёх последних отделов пениального аппендикса достоверно отрицательно коррелирует с высотой раковины у особей из киевской популяции.

В отношении остальных признаков для всех популяций (обобщённые данные) прослеживается достоверная положительная корреляция между высотой раковины и линейными размерами отделов полового аппарата, с довольно низким уровнем тесноты связи пар признаков, что вероятно свидетельствует о нечетко выраженном уровне генетического контроля этой зависимости.

Для исследованных популяций характерна значительная межпопуляционная изменчивость по всем использованным для анализа анатомическим признакам (табл. 2). К признакам с наиболее высоким уровнем изменчивости можно отнести высоту цекума ($h^2=50,64\%$), толщину эпифаллуса ($h^2=46,39\%$), длину отдела А1 пениального аппендикса ($h^2=44,04\%$), суммарную длину трёх последних отделов пениального аппендикса ($h^2=41,71\%$), толщину пениса ($h^2=37,97\%$). В наименьшей степени межпопуляционная изменчивость отмечена для длины эпифаллуса ($h^2=16,34\%$), длины отдела А2 пениального аппендикса ($h^2=20,63\%$). Коэффициенты вариации этих показателей в пределах отдельных популяций в целом не очень высоки. Вероятно, зависимость размера сперматофора от размера

эпифаллуса приводит к наиболее низким показателям изменчивости последнего. Низкая вариабельность высоты отдела А2 пениального аппендикса вероятно также связана с его функцией – регулицией поступления спермы в сперматофор при копуляции [8].

Внутрипопуляционные показатели вариабельности конхологических признаков в сравнении с анатомическими оказываются более низкими (практически на порядок), вероятно, в связи с большим влиянием факторов окружающей среды на рост раковины. Наиболее сильно варьирующим признаком среди всех популяций является длина отдела А1 пениального аппендикса ($CV: 13,7-41,2\%$). В бердянкой и львовской популяциях отмечается полная редукция отдела А1 соответственно у 53% и 40% особей. В популяции из Бердянска (где присутствуют особи с редуцированным отделом А1) было обнаружено сопряженное изменение толщины отдела А2 в сторону его увеличения. При сравнении средних показателей толщины отдела А2 у особей в присутствии отдела А1 и у особей, у которых А1 отсутствует, различия в отношении указанного признака оказались высоко достоверными ($t=8,28$; $df=13$; $p<0,001$). Нами не обнаружено изменений в сторону увеличения размеров пениса, эпифаллуса, трёх дистальных отделов пениального аппендикса и отдела А3 в случае отсутствия у особей отдела А1. Кроме того, в отношении львовской популяции, не обнаружено и сопряженного увеличения толщины отдела А2 у особей без отдела А1. Вероятно, мы имели возможность наблюдать один из примеров морфологической эволюции наземных Pulmonata, “закрывающейся в упрощении полового аппарата

Результаты дисперсионного анализа анатомических признаков особей из 10 популяций *V. cylindrica*

Признаки	D _A	K _A	S ² _A	D _Z	K _Z	S ² _Z	F	p	h ²
ДА1	104,162	9	11,5735	125,16	126	0,99334	11,6512	<0,001	44,04
ДА2	0,06673	9	0,00741	0,25029	140	0,00179	4,14747	<0,001	20,63
ДА345	814,145	9	90,4606	1070,39	140	7,64563	11,8317	<0,001	41,71
ТА1	0,95093	9	0,10566	2,01383	126	0,01598	6,61083	<0,001	29,31
ТА2	0,51099	9	0,05678	0,70037	140	0,00500	11,3493	<0,001	34,12
ТА3	0,04433	9	0,00493	0,12708	140	0,00091	5,42682	<0,001	25,81
ДП	36,521	9	4,05789	73,9147	140	0,52796	7,68596	<0,001	28,62
ДЭ	61,054	9	6,78378	229,261	140	1,63758	4,14257	<0,001	16,34
ТП	0,66801	9	0,07422	0,95024	140	0,00679	10,9355	<0,001	37,97
ТЭ	0,38567	9	0,04285	0,40167	140	0,00287	14,936	<0,001	46,39
ВЦ	1,52614	9	0,16957	1,54661	140	0,01105	15,3496	<0,001	50,64
ДФ	2,34799	9	0,26089	5,41249	140	0,03866	6,74815	<0,001	28,04
ВНР	5,05302	9	0,56145	11,5297	140	0,08235	6,81741	<0,001	30,42

Примечание: DA – сумма квадратов для факториальной переменной; KA – число степеней свободы для факториальной переменной; S²A – факториальная дисперсия; DZ – сумма квадратов для внутригрупповой дисперсии; KZ – число степеней свободы для внутригрупповой переменной; S²Z – внутригрупповая дисперсия; F – дисперсионное отношение – S²A / S²Z; h² – сила влияния фактора на результативный признак.

за счёт редукции тех или иных придаточных органов. Поскольку названные органы играют ту или иную роль в совокуплении и связанных с ними процессах, основная тенденция направлена на упрощение этих процессов и часто на сокращение времени спаривания” [8]. Кроме того, значительное варьирование длины во всех популяциях А1 позволяет поставить под сомнение значимость его размеров в осуществлении спаривания. А в отдельных популяциях (Киев, Херсон) отмечается явная тенденция к редукции А1. Примечательно, что обе популяции оказываются значительно удаленными от остальных на дендрограмме сходства (рис. 2). Учитывая сделанные нами ранее выводы о некотором консерватизме в отношении изменчивости анатомических

признаков под действием факторов окружающей среды по сравнению с конхологическими, можно высказать предположение о генеалогической близости этих двух популяций.

Как и в дендрограмме, сходства конхологических признаков [2], в дендрограмме сходства анатомических признаков выделяется два кластера. В обоих случаях в одном кластере оказались популяция с о. Березань (Ник1) и популяция из Одессы (Од2). Во втором кластере, как и в предыдущей дендрограмме, оказались популяции Ник2 (Рыбаковка,) и Ник6 (парк Победы). В пределах одного из кластеров в обеих дендрограммах остаются популяции ЗПР (г. Бердянск) и Ник5 (г. Николаев, зоопарк). В обеих дендрограммах не прослеживается зависимости сходства популяций по рассматриваемым признакам от их локализации, что дополнительно является подтверждением их антропохорного происхождения.

В целом анализ континуально варьирующих признаков в популяциях оказывается недостаточно точным в связи с направленным воздействием факторов внешней среды. Наиболее достоверной представляется полученная нами информация о сходстве по наследуемости континуальных признаков у популяций Ник1-Од2 и Ник2-Ник6, так как другие, находящиеся в тех же климатических условиях популяции, а именно Ник5 и Ник1 оказываются в разных кластерах в обеих полученных дендрограммах, что очевидно является доказательством их генетической удаленности. В этом случае уровень генетического контроля оказывается довольно

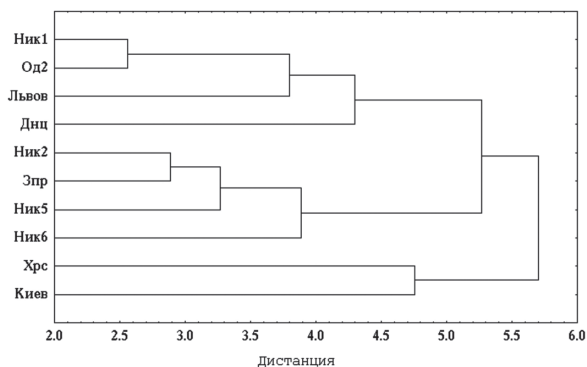


Рис. 2. Дендрограмма сходства исследованных выборок из 10 популяций *V. cylindrica* на основании 13 анатомических признаков.

значительным для проявления конхологических и анатомических различий на фоне сходного пресинга со стороны климатических факторов.

Выводы. Таким образом, для *B. cylindrica* характерна высокая межпопуляционная изменчивость по абсолютным размерам некоторых отделов полового аппарата. Зависимость размеров отдельных органов полового аппарата *B. cylindrica* от высоты раковины находится под нечетко выраженным уровнем генетического контроля. Низкая вариабельность высоты отдела А2пениального аппендикса и длины эпифаллуса, вероятно, связана с функциональной значимостью этих отделов при обеспечении размножения. Наиболее значительно варьирующим признаком в пределах всех рассмотренных популяций является длина отдела А1пениального

аппендикса. Очевидно, значимость этого отдела в поддержании функции размножения невелика и рассматриваемая тенденция укладывается в концепцию тенденции редукции придаточных органов полового аппарата Pulmonata.

Перспективы дальнейших исследований. Условия обитания в Причерноморской низменности, ввиду существенно иных температурных и эдафических свойств территории, требуют от крымских вселенцев адаптации их аутоэкологических характеристик. Изменчивость морфологии внутренних органов позволяет расширить представления о виде и его адаптационных возможностях и в значительной мере прогнозировать внутривидовые эволюционные процессы.

Список литературы

1. Байдашников А. А. О внутривидовых формах моллюсков рода *Mentissa* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) / А. А. Байдашников // Зоологический журнал. – 1990. – Т. 69. – С. 19–31.
2. Вычалковская Н. В. Распространение и внутривидовая изменчивость Крымского эндемичного моллюска *Brephulopsiscylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) за пределами нативного ареала / Н. В. Вычалковская // Вестник зоологии. – 2008. – Т. 42, №3. – С. 229–235.
3. Компьютерная биометрика / [науч. издан. / под ред. В. Н. Носова]. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 232 с.
4. Крамаренко С. С. Фенотипическая изменчивость крымских моллюсков рода *Brephulopsis* Lindholm (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Крамаренко Сергей Сергеевич. – К., 1995. – 125 с.
5. Лакин Г. Ф. Биометрия: [учебн. пособ.] / Г. Ф. Лакин – М.: Высш. школа, 1980. – 293 с.
6. Матекин П. В. Приспособительная изменчивость и процесс видообразования у среднеазиатских наземных моллюсков семейства *Epidae* / П. В. Матекин // Зоологический журнал. – 1959. – Т. 33. – С. 1518–1536.
7. Шилейко А. А. Наземные моллюски семейства *Helicoidea* / А. А. Шилейко. – Л.: Наука, 1978 – 384 с. – (В серии: Фауна СССР. Моллюски. – Т. 3. – Вып. 6, – № 117).
8. Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда *Pupillina* фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) / А. А. Шилейко – Л.: Наука, 1984. – 399 с. – (Фауна СССР. Моллюски. – Т. 3. – Вып. 3, – № 130).
9. Tillier S. Comparative morphology, phylogeny and classification of land snails and slugs (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) / S. Tillier // Malacologia. – 1989. – Vol. 30. – P. 1–303.

УДК 594.32

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛОВОГО АППАРАТА НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *BREPHULOPSISCYLINDRICA* (PULMONATA, BULIMINIDAE)

Вычалковская Н. В.

Резюме. В настоящей работе анализируется характер внутри- и межпопуляционной изменчивости полового аппарата наземного моллюска *Brephulopsiscylindrica* в Северном Причерноморье.

Ключевые слова: Pulmonata, *Brephulopsiscylindrica*, изменчивость полового аппарата, Северное Причерноморье.

УДК 594.32

ВНУТРІШНЬО- ТА МІЖ ПОПУЛЯЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ СТАТЕВОГО АПАРАТУ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *BREPHULOPSISCYLINDRICA* (PULMONATA, BULIMINIDAE)

Вичалковська Н. В.

Резюме. У даній роботі проаналізовано характер внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості статевого апарату наземного моллюска *Brephulopsiscylindrica* у Північному Причорномор'ї.

Ключові слова: Pulmonata, *Brephulopsiscylindrica*, мінливість статевого апарату, Північне Причорномор'я.

UDC 594.32

Intra- And Interpopulation Peculiarities Of Genital System Variability Of The Land Snail *Brephulopsiscylindrica* in The Northern Black Sea Coast

Vychalkovskaya N. V.

Summary. Intra- and interpopulation peculiarities of genital system variability of the land snail *Brephulopsiscylindrica* in the Northern Black Sea Coast were analyzed in this article.

Key words: Pulmonata, *Brephulopsiscylindrica*, genital system variability, Northern Black Sea Coast.

Стаття надійшла 22.07.2011 р.