

УДК 594.38

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ В КОЛОНИЯХ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО ВИДА *CEPAEA HORTENSIS* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE)

© 2018 г. Н. В. Гураль-Сверлова¹, *, Р. И. Гураль¹

¹Государственный природоведческий музей, Национальная академия наук Украины,
Львов 79008, Украина

*e-mail: sverlova@pip-mollusca.org

Поступила в редакцию 10.08.2017 г.

В период с 1998 по 2004 гг. и с 2015 по 2017 гг. исследовано количественное соотношение фенотипов в 6 крупных городских колониях *Cepaea hortensis* на западе Украины (г. Львов). Показана значительная временная стабильность таких особенностей фенетической структуры, как доля моллюсков с полосатой и с однотонно-белой раковиной, характер распределения фенотипов и типов слияния полос среди особей со слившимися полосами. После 10-летнего перерыва в исследованиях на четырех участках из 10 зарегистрировано статистически достоверное уменьшение доли особей с полосатой раковиной, что может быть результатом климатической селекции. На двух участках уменьшение частоты встречаемости полосатых улиток сопровождалось статистически достоверным увеличением суммарной доли фенотипов со слившимися полосами. Доля белых бесполосых раковин достоверно снизилась на одном участке. Одновременно были выявлены специфические черты фенетической структуры на отдельных участках, которые можно рассматривать как зачатки генетической дифференциации колоний *C. hortensis* в условиях города.

Ключевые слова: наземные моллюски, антропохория, окраска раковины, полиморфизм, Украина

DOI: 10.1134/S0044513418070097

Благодаря хорошо выраженному полиморфизму окраски раковины и наследственному характеру большинства альтернативных окрасочных признаков (Murray, 1975), наземные моллюски *Cepaea nemoralis* (Linnaeus 1758) и *C. hortensis* (O.F. Müller 1774) давно стали классическим объектом популяционно-генетических исследований (Jones et al., 1977; Schilder, Schilder, 1957 и др.). Среди множества работ, посвященных фенетической структуре указанных видов и ее возможному приспособительному значению, особое место занимают исследования изменений этой структуры за более или менее длительные периоды времени — от 7–9 (Schnetter, 1950; Williamson et al., 1977) до 40–50 лет (Cameron, Pokryszko, 2008; Murray, Clarke, 1978). Эти исследования позволили выявить относительную временную стабильность фенетической структуры в изученных колониях и определенные тенденции в изменениях частот определенных морф (групп морф), трактуемые обычно с точки зрения климатической селекции.

Учитывая то, что ареалы *C. nemoralis* и *C. hortensis* постепенно расширяются благодаря антропохории, особый интерес представляет изучение динамики фенетической структуры этих видов на территориях, относительно недавно заселенных

моллюсками. Для *C. hortensis* к таким территориям можно отнести запад Украины, куда моллюски попали, очевидно, во второй половине 20 в. (Сверлова, 2002; Сверлова и др., 2006). Предварительные исследования в г. Львове, где зарегистрированы наиболее крупные колонии *C. hortensis* на западе Украины, показали не типично низкую долю полосатых особей (Сверлова, 2001) и некоторое обеднение фенетической структуры по сравнению с популяциями этого же вида из других европейских стран (Сверлова, 2001; Sverlova, 2004a). Первая особенность может быть вызвана закономерным усилением климатической селекции за пределами естественного ареала вида, вторая — стохастическими популяционно-генетическими процессами, прежде всего — эффектом основателя (Сверлова и др., 2006). Кроме того, были обнаружены зачатки генетической дифференциации колоний, разделенных значительными антропогенными барьерами (Сверлова, 2001a, 2002) либо обитающих в различных типах урбанизированных биотопов: парковых массивах, древесно-кустарниковых насаждениях вдоль улиц (Сверлова, 2001a; Сверлова и др., 2006). Специфические особенности фенетической структуры отдельных колоний оказались относительно стабильными

на протяжении 1998–2004 гг. (Сверлова, 2005). В данной работе предпринята попытка оценить динамику фенетической структуры *C. hortensis* во Львове и ее возможное приспособительное значение для более продолжительного отрезка времени.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа использованы данные о количественном соотношении морф в колониях *C. hortensis* в г. Львове, полученные в период с 1999 (Сверлова, 2001) по 2004 гг. (Сверлова, 2005) и, после 10-летнего перерыва в наблюдениях, в 2015–2017 гг. В качестве дополнительной информации привлечены также результаты подсчетов доли полосатых улиток, выполненные в 1998 г. для оценки действенности антропогенных барьеров (Сверлова, 2001а; Сверлова, 2002), без детального исследования фенетической структуры колоний.

Всего за период исследований учтено более 14 тыс. половозрелых особей на 10 участках протяженностью не более 100 м, без антропогенных барьеров или с незначительными антропогенными барьерами (грунтовые и асфальтированные дорожки шириной до 2–3 м), которые не являются преградой для свободного перемещения улиток в дождливую погоду или в ночное время (Сверлова, 2002). Участки Ia, Ib и Ic, а также Pa, Pb и Pc представляют собой последовательно расположенные части одной обширной территории протяженностью до 250 м в первом случае и до 650–700 м во втором случае, со сходными условиями обитания, не разделенной существенными антропогенными барьерами (см. выше) и достаточно равномерно заселенной цепеями. Расстояние между отдельными участками внутри этой территории составляет от 4 до 85 м в первом случае и от 150 до 400 м во втором.

Описание участков: Ia, Ib и Ic – древесно-кустарниковые (преимущественно в виде фрагментов низко стриженных живых изгородей) насаждения с северной стороны 5-этажных зданий;

Pa, Pb и Pc – низко стриженные живые изгороди или их фрагменты вдоль шоссе с интенсивным автомобильным движением, без жилой или промышленной застройки, а для участка Pc – также расположенные по другую сторону велосипедной дорожки шириной около 2 м разреженные древесно-кустарниковые насаждения;

III – участок с разреженными древесно-кустарниковыми насаждениями и высокой травой с юго-восточной стороны 5-этажного здания и отделенными от них асфальтированной дорожкой шириной 2.5 м рядом высоких деревьев и живой изгородью из низко стриженных кустов;

IV – участок лугопарка в районе прохождения высоковольтной линии, с группой густо расположенных высоких кустов и молодых деревьев, окруженных зарослями ежевики и высокой травой;

V – участок парка с низко стриженными живыми изгородями, отдельно стоящими деревьями и небольшими газонами;

VI – склоны расположенного в парковом массиве стадиона, юго-восточной и южной экспозиции, с живой изгородью сверху и отдельными группами кустов и молодых деревьев ниже по склону. В дневное время живая изгородь и верхняя часть склона частично затеняется расположенным на юго-восток от стадиона холмом с растущими на нем высокими деревьями.

При исследовании фенетической структуры отмечали наличие и количество полос, варианты их слияния друг с другом, а для раковин без полос – дополнительно фоновую окраску раковины (желтая, белая). Для записи фенотипов использовали цифровые формулы согласно общепринятой методике (Clarke, 1960). При этом все полосы были пронумерованы от 0 до 5 в направлении от шва между последним и предпоследним оборотом до пупка (рис. 1). Морфу с пятью дискретными полосами обозначали как 12345, отсутствие определенной полосы (полос) – нулем вместо соответствующей цифры (цифр). Слившиеся полосы обозначали скобками, например, (12)345 – раковина со слившимися 1-й и 2-й полосами. Полосы считали слившимися, если они полностью или частично соединялись не менее чем за 90° до устья (Clarke, 1960). Кроме фенотипов, как и в предыдущих наших публикациях (Сверлова, 2005; Сверлова и др., 2006 и др.), было использовано понятие “тип слияния” полос. При этом под частотой типа слияния F(12) подразумевали суммарную частоту всех фенотипов, в которых имеется слияние 1-й и 2-й полос: (12)345, (123)45, (12)3(45), (123)(45), (12345) и др. Частоту встречаемости полосатых раковин в выборках рассчитывали от общего количества особей, белых раковин – от количества раковин без полос, раковин со слившимися полосами – от количества полосатых раковин, частоту встречаемости типов слияния и отдельных фенотипов со слившимися полосами – от количества раковин со слившимися полосами.

При проведении исследований учитывали только живых половозрелых особей *C. hortensis*, поскольку такие окрасочные признаки, как наличие или слияние отдельных полос, начинают фенотипически проявляться только на определенных стадиях формирования раковины. Вылупившиеся из яиц улитки, независимо от их генотипа, имеют однотонную эмбриональную раковину. В дальнейшем, по мере формирования постэмбриональных оборотов, на них в определенном



Рис. 1. Схема цифрового обозначения фенотипов у моллюсков рода *Ceraea*.

порядке начинают появляться узкие спиральные полосы, затем полосы расширяются и могут сливаться друг с другом. Поэтому особь, имеющая во взрослом состоянии фенотип (123)(45), в процессе своего роста может пройти через целый ряд стадий: 00000 (после вылупления из яйца), 00300, 00345, 10345, 12345, (12)345, (12)3(45), а вовлечение в анализ фенетической структуры колоний молодых улиток приводит к значительному искажению полученных результатов.

Половозрелых улиток определяли по полностью завершеному процессу формирования раковины: края устья раковины отвернуты наружу; внутри, немного отступя от краев, располагается утолщение в виде светлого валика — губа.

В природе садовые цепей *C. hortensis* достигают половозрелости в возрасте около двух лет, после 2-й зимовки. При этом около половины взрослых особей в их колониях может ежегодно замещаться достигающими половой зрелости молодыми улитками (Schnetter, 1950). Таким образом, 10-летнего перерыва в исследованиях фенетической структуры было достаточно для смены нескольких поколений улиток. Поскольку в собранные выборки попадает лишь часть половозрелых особей колонии, вероятность учета одной и той же особи на протяжении двух последовательных лет сбора намного меньше 50%. При сборах, разделенных интервалом в 2–3 года, такая вероятность настолько снижается, что ею можно пренебречь.

Климатические особенности летнего периода 2005, 2010 и 2015 гг., использованные для анализа климатических изменений во Львове, рассчитаны на основании имеющихся в свободном доступе данных метеостанции Львовского аэропорта (<http://www.rp5.ua>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На протяжении периода исследований на всех участках наблюдались колебания частоты встречаемости моллюсков с полосатыми и однотонно-белыми раковинами, а также раковин со слиянием полос. Однако эти колебания редко достигали статистически значимого уровня (табл. 1), в большинстве же случаев выявленные различия по частоте встречаемости могли быть обусловлены

случайными факторами сбора. Наиболее показательным является уменьшение доли полосатых раковин в 2017 г. по сравнению с 2001 г. на участках Па и Пс в 2.0–2.3 раза, а на участке Пб в 5.4 раза, сопровождавшееся увеличением в 2.2–6.6 раза доли раковин со слившимися между собой полосами. Не такое значительное, но также статистически достоверное уменьшение частоты встречаемости моллюсков с полосатыми раковинами наблюдалось также в 2016 г. на участке Ia. Если же сравнивать между собой данные 2001 и 2017 гг. (табл. 1), то доля полосатых особей уменьшилась здесь в 2.0 раза. Частота встречаемости в исследованных колониях моллюсков с однотонно-белыми раковинами либо оставалась относительно стабильной, либо была подвержена довольно хаотическим колебаниям, как на участке III. После 10-летнего перерыва в исследованиях статистически достоверное изменение доли белых раковин в колонии было отмечено только на участке VI, где она уменьшилась в 1.7 раза (табл. 1).

В целом улитки с однотонно-белыми раковинами были обнаружены на всех исследованных участках; хотя лишь на трех из 10 участков их доля превышала 10% от общего количества бесполовых особей в сборах (табл. 1). Максимальное количество этой морфы (от 17 до 28% в разные годы) было зафиксировано в парковых массивах (участки V и VI). Несколько реже улитки с белыми раковинами встречались на участке Ia (табл. 1), среди уличных древесно-кустарниковых насаждений, затененных расположенным к югу от них многоэтажным зданием. В то же время на участке VI — относительно открытом склоне стадиона, находящегося в парковом массиве, в 2017 г. их доля достоверно уменьшилась по сравнению с 2003 г. (см. выше).

За весь период исследований на 10 участках было учтено более 2 тыс. половозрелых цепей с полосатой раковиной, что составляет 16.0% от общего количества собранных моллюсков. Среди них 69.9% было представлено особями с пятью дискретными полосами на раковине (фенотип 12345), 16.0% — фенотипом (12)345. Далее в порядке убывания частоты встречаемости были представлены морфы 1(23)45 (3.7%), (12)3(45) (3.2%), (123)45 (2.6%), 123(45) (1.6%), (123)(45)

Таблица 1. Динамика фенетической структуры в исследованных колониях

Год	Объем выборки	Доля особей, %		
		полосатых	белых	со слившимися полосами
Участок Ia (уличные насаждения)				
1998	242	23.1 ± 2.71	—	—
2001	182	24.2 ± 3.17	13.0 ± 2.87	18.2 ± 5.81
2016	421	16.4 ± 1.80*	15.3 ± 1.92	23.2 ± 5.08
2017	190	12.1 ± 2.37	10.2 ± 2.34	26.1 ± 9.16
Участок Ib (уличные насаждения)				
1998	150	13.3 ± 2.78	—	—
2001	328	20.7 ± 2.24	5.8 ± 1.45	17.6 ± 4.62
2003	372	14.2 ± 1.81*	5.0 ± 1.22	35.8 ± 6.59*
2015	199	14.1 ± 2.46	6.4 ± 1.88	28.6 ± 8.54
2016	670	17.9 ± 1.48	7.5 ± 1.12	20.0 ± 3.65
2017	815	16.7 ± 1.31	6.5 ± 0.94	16.2 ± 3.16
Участок Ic (уличные насаждения)				
1998	391	15.3 ± 1.82	—	—
1999	217	21.7 ± 2.80*	5.9 ± 1.80	46.8 ± 7.28
2003	98	16.3 ± 3.73	1.2 ± 1.21	6.3 ± 6.05**
2016	95	18.9 ± 4.02	2.6 ± 1.81	27.8 ± 10.56
2017	46	13.0 ± 4.97	5.0 ± 3.45	66.7 ± 19.25
Участок IIa (уличные насаждения)				
1998	236	13.6 ± 2.23	—	—
1999	257	12.8 ± 2.09	4.0 ± 1.31	30.3 ± 8.00
2001	355	12.7 ± 1.77	6.5 ± 1.40	22.2 ± 6.20
2017	607	6.3 ± 0.98***	4.0 ± 0.83	50.0 ± 8.11**
Участок IIb (уличные насаждения)				
1999	255	15.3 ± 2.25	1.4 ± 0.80	23.1 ± 6.75
2001	293	18.4 ± 2.27	3.3 ± 1.16	18.5 ± 5.29
2017	295	3.4 ± 1.05***	1.8 ± 0.78	40.0 ± 15.49
Участок IIc (уличные насаждения)				
1998	102	15.7 ± 3.60	—	—
2001	403	26.1 ± 2.19*	0.3 ± 0.34	6.7 ± 2.43
2017	434	11.5 ± 1.53***	0.5 ± 0.37	44.0 ± 7.02***
Участок III (уличные насаждения)				
1998	124	14.5 ± 3.16	—	—
1999	231	14.7 ± 2.33	2.5 ± 1.12	38.2 ± 8.33
2000	706	18.3 ± 1.45	6.4 ± 1.02*	51.2 ± 4.40
2001	399	20.8 ± 2.03	6.6 ± 1.40	36.1 ± 5.27*
2004	507	25.8 ± 1.94	4.8 ± 1.10	21.4 ± 3.58*
2015	177	21.5 ± 3.09	1.4 ± 1.01	34.2 ± 7.70
2016	319	20.1 ± 2.24	7.1 ± 1.60*	21.9 ± 5.17
2017	952	19.3 ± 1.28	5.5 ± 0.82	31.5 ± 3.43
Участок IV (лугопарк)				
1999	294	8.2 ± 1.60	7.0 ± 1.56	25.0 ± 8.84
2003	114	5.3 ± 2.09	7.4 ± 2.52	16.7 ± 15.21
2017	274	9.5 ± 1.77	7.3 ± 1.65	15.4 ± 7.08
Участок V (парк)				
2000	89	29.2 ± 4.82	20.6 ± 5.10	19.2 ± 7.73
2002	91	23.1 ± 4.42	24.3 ± 5.13	33.3 ± 10.29
2003	1176	28.1 ± 1.31	19.0 ± 1.35	38.8 ± 2.68
2004	392	26.5 ± 2.23	17.7 ± 2.25	32.7 ± 4.60
2017	210	21.4 ± 2.83	18.2 ± 3.00	42.2 ± 7.36
Участок VI (стадион в парке)				
2003	242	5.0 ± 1.40	27.8 ± 2.95	50.0 ± 14.43
2017	171	5.3 ± 1.71	16.7 ± 2.93*	77.8 ± 13.86

Примечания. Частота полосатых раковин рассчитана от общего количества, частота белых — от количества бесполосых, частота раковин со слившимися полосами — от количества полосатых раковин в выборке. Звездочками обозначены значения частот встречаемости, достоверно отличающиеся от частот встречаемости раковин предыдущего сбора при уровне значимости $\alpha \leq 0.05$ (*), $\alpha \leq 0.01$ (**) или $\alpha \leq 0.001$ (***).

Таблица 2. Порядок доминирования фенотипов среди раковин со слитыми полосами

Участок	Временной период	Ряды доминирования
I	1999–2003 гг.	(12)345 > 1(23)45 > (123)45 > (123)(45)
	2015–2017 гг.	(12)345 > (123)45 > 1(23)45 > 123(45)
II	1999–2001 гг.	(12)345 > (123)45 > (12)3(45)
	2017 г.	(12)345 > (123)45 = 1(23)45 > (12)3(45)
III	1999–2004 гг.	(12)345 > (12)3(45) > 123(45) > (123)(45)
	2015–2017 гг.	(12)345 > (12)3(45) > 123(45) > (123)45 > (123)(45)
IV	1999–2003 гг.	(12)345
	2017 г.	(12)345
V	2000–2004 гг.	(12)345 > 1(23)45 > 123(45) > (12)3(45) > (123)45 > (123)(45) > (12345)
	2017 г.	(12)345 > 1(23)45 > (123)45
VI	2003 г.	(12)3(45)
	2017 г.	(12)3(45)

Примечание. Не указаны фенотипы, которые представлены единичными особями и (или) доля которых составляла менее 1% от общего количества полосатых раковин.

(1.1%). Доля остальных фенотипов составляла менее 1.0%. На отдельных участках порядок доминирования фенотипов среди раковин со слитыми полосами мог несколько отличаться (табл. 2), однако, за исключением участка VI, чаще всего встречался фенотип (12)345. При сравнении двух временных периодов (1999–2004 гг. и 2015–2017 гг.) в порядке доминирования фенотипов со слившимися полосами на одних и тех же участках существенных различий обнаружено не было.

Еще более стабильными оставались относительные частоты четырех возможных типов слияния полос (F), рассчитанные от суммарного количества раковин со слившимися полосами. При этом для каждого из исследованных участков была получена специфическая картина распределения упомянутых частот (рис. 2). В парковых массивах (участки V и VI) и среди уличных древесно-кустарниковых насаждений, дополнительно затененных расположенными к югу от них домами (участок I), возрастала относительная частота встречаемости типа слияния F(23). Не типично высокая доля типа слияния F(45) отмечена на участке VI.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для представителей рода *Cerpea* характерен хорошо выраженный полиморфизм окраски раковины, позволяющий изучать генетико-популяционные процессы методами фенетики. Однако при исследовании фенетичной структуры популяций, ее пространственно-временной динамики (Cameron, Pokryszko, 2008; Murray, Clarke, 1978 и др.) большинство исследователей ограничивается анализом частоты встречаемости основных морф

или групп морф: полосатые раковины, “эффективно бесполосые” раковины (раковины с отсутствием верхних полос) и т.п. При этом нивелируются не только отдельные фенотипические модификации, но и целый комплекс признаков, наследственный характер которых в настоящее время можно считать доказанным (Сверлова, 2005). Это касается, например, слияния полос на раковине (Wolda, 1969) или отдельных вариантов этого слияния (Boettger, 1950). Хотя подобная методика упрощает процедуру подсчета морф и дальнейшего статистического анализа полученных результатов, она значительно снижает их информативность и не позволяет оценить реальное фенетическое и генетическое разнообразие исследуемых популяций (Sverlova, 2004a).

Искусственное упрощение фенетической структуры является особенно нежелательным при исследовании интродуцированных популяций наземных моллюсков рода *Cerpea*, фенетическое разнообразие в которых и так ограничено в результате стохастических популяционно-генетических процессов (эффект основателя с последующим дрейфом генов) и климатической селекции, закономерно усиливающейся за пределами естественных ареалов видов (Сверлова, 2007; Sverlova, 2004a). В частности, для западно-украинских колоний *C. hortensis* характерна не типично низкая для этого вида (Schilder, Schilder, 1957) доля особей с полосатой раковиной (Сверлова, 2001; Сверлова и др., 2006), а различия между отдельными колониями (рис. 2) или разными типами заселенных моллюсками городских биотопов (Сверлова и др., 2006) могут наиболее отчетливо проявляться только при анализе относительных частот встречаемости определенных фенотипов

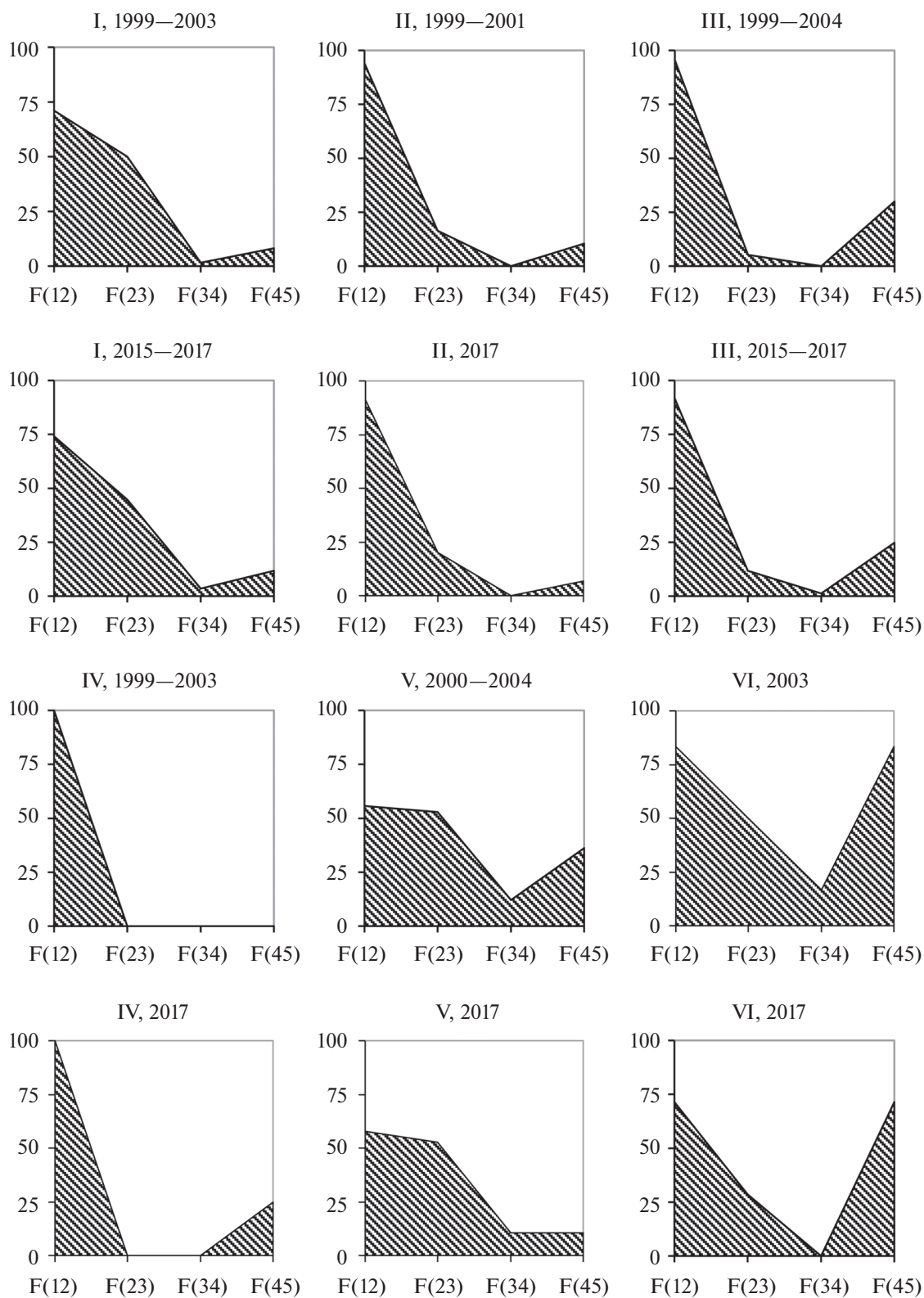


Рис. 2. Относительная частота встречаемости разных типов слияния полос (F) среди раковин со слившимися полосами, %. В скобках указаны пары слившихся полос.

со слившимися полосами и, особенно, различных типов слияния полос.

Действенность последнего метода, неоднократно применявшегося нами при изучении интродуцированных популяций *C. hortensis* (Сверлова и др., 2006) и *C. nemoralis* (Сверлова, 2007), подтверждает и значительная временная стабильность количественного распределения четырех типов слияния полос на исследованных участках (рис. 2). Это позволяет упростить и формализовать проводимый анализ, а также имеет особое значение при небольшом количестве полосатых раковин в выборках, нивелируя случайные колебания частот различных фенотипов со слившимися полосами. Наличие таких случайных колебаний, в частности, подтверждает сравнение рядов доминирования фенотипов со слившимися полосами на одних и тех же участках в разный временной период (табл. 2).

Количественное соотношение морф в популяциях *Sepaea* рассматривают как результат сложного взаимодействия климатической селекции, визуальной селекции хищниками и стохастических популяционно-генетических процессов (Jones et al., 1977). В то же время относительный вклад различных селективных и неселективных факторов в становление, поддержание или изменение фенетической структуры отдельных популяций или колоний моллюсков может существенно отличаться (Sverlova, 2004). Визуальная селекция хищниками способствует отбору фенотипов, окраска которых наиболее соответствует общему фону заселенных моллюсками местообитаний (Cain, Sheppard, 1950; Clarke, 1960). Во Львове *C. hortensis* демонстрирует отчетливую связь с декоративными кустарниками и живыми изгородями из них, типичными для озеленения города (Сверлова, 2002). Подобные условия должны благоприятствовать улиткам с дискретными темными полосами, позволяя им маскироваться на гетерогенном фоне. Однако во Львове, как и в прочих обследованных нами западно-украинских колониях этого вида, отчетливо доминируют бесполосые особи, что, с точки зрения визуальной селекции, должно наблюдаться не в кустарниковых зарослях, а на лугах или газонах с невысокой травой (Clarke, 1960 и др.).

Поскольку более светлые варианты окраски раковины у наземных моллюсков дают им селективное преимущество при увеличении континентальности климата (Sverlova, 2004), ряд специфических особенностей западно-украинских колоний *C. hortensis* теоретически можно интерпретировать как результат усиления климатической селекции за пределами естественного ареала этого вида (Сверлова и др., 2006). В первую очередь это касается не типично высокой доли моллюсков с раковинной без темных спиральных по-

лос (Сверлова, 2001; Sverlova, 2004a), затем – высокой доли фенотипа 12345 среди моллюсков с полосатой раковинной (Сверлова и др., 2006), поскольку слияние полос обычно сопровождается их расширением и общим потемнением окраски раковины.

В период исследований продолжалась тенденция к потеплению климата на западе Украины в целом и во Львове в частности (табл. 3), сопровождавшаяся в последние годы также резким сокращением количества осадков. Для сравнения: средняя температура наиболее теплого месяца (июля) во Львове составляла во второй половине 20 в. +17.4°C (Кучерявый, 1991), в 2005 г. +19.7°C, в 2010 г. +20.7°C. Еще большую опасность для наземных моллюсков представляет увеличение количества дней с высокими дневными температурами (табл. 3). В такие периоды значительно возрастает опасность перегрева и связанной с ним дегидратации, особенно у моллюсков с темноокрашенными раковинами. Поэтому закономерно было ожидать дальнейшего снижения доли полосатых особей в колониях *C. hortensis*.

Однако после 10-летнего перерыва в исследованиях (2005–2014 гг.) статистически достоверное снижение частоты встречаемости полосатых улиток было зарегистрировано менее чем на половине участков (табл. 1). В то же время ни на одном из остальных участков не было обнаружено и противоположной тенденции – к уменьшению доли особей с бесполосыми раковинами. Показателен тот факт, что резкое снижение доли полосатых улиток произошло на участках IIa, IIb и IIc, где моллюски заселяют преимущественно живые изгороди из низкоостриженных кустов, не затененные дополнительно более высокими древесно-кустарниковыми насаждениями или домами. На участке III на протяжении периода исследований произошло постепенное переселение моллюсков ближе к многоэтажному зданию, а на участке VI – в наиболее затененный участок склона, что могло частично компенсировать действие климатической селекции.

Довольно неожиданным оказалось статистически достоверное увеличение в 2017 г. суммарной доли фенотипов со слившимися полосами среди полосатых особей на участках IIa и IIc (табл. 1). На первый взгляд, это кажется противоречащим описанной выше тенденции к уменьшению частоты встречаемости полосатых улиток на тех же участках. Если климатическая селекция привела к уменьшению количества полосатых особей в некоторых из исследованных колоний *C. hortensis*, теоретически она должна была отрицательно воздействовать и на полосатые фенотипы с наиболее темной окраской. В то же время и на участке VI, отличающемся от остальных исследованных участков наиболее низкой, хотя и ста-

Таблица 3. Климатические особенности летнего периода во Львове

Параметры	Годы		
	2005	2010	2015
Средние значения, °С:			
минимальная суточная температура	+12.7	+14.5	+13.2
максимальная суточная температура	+22.9	+24.7	+25.7
среднесуточная температура	+17.8	+19.6	+19.5
суточная амплитуда температуры	10.2	10.1	12.5
Количество дней с максимальной температурой:			
+25°С и выше	29	46	47
+30°С и выше	4	19	23
Суммарное количество осадков, мм	350.6	441.5	208.1
Количество дней без осадков	50	50	64

бильной во времени долей полосатых раковин (табл. 1), относительная частота встречаемости особей со слившимися полосами составляла от 50.0% в 2003 г. до 77.8% в 2017 г., что является не типичным для западно-украинских колоний *C. hortensis* в целом (Сверлова и др., 2006).

Наличие темных спиральных полос на раковинах *Cepaea* – рецессивный признак, наследуемый моногенно (Muggau, 1975), что позволяет теоретически рассчитать частоты гомозиготных и гетерозиготных особей в колонии при отсутствии в ней генетической подразделенности. В колониях с низкой частотой встречаемости полосатых улиток не только ниже суммарная доля особей, несущих ген наличия полос, но и существенно изменяется количественное соотношение между его гомозиготными и гетерозиготными носителями (рис. 3). В колониях, имеющих от 5 до 10% полосатых улиток, теоретически около 40–50% особей

являются носителями рецессивного гена, однако он фенотипически проявляется только у 10–20% из них. Остальные 80–90% представлены гетерозиготами с бесполосой раковиной, терморегуляционные свойства которой (Sverlova, 2004) ничем не отличаются от таковых у доминантных гомозигот. Очевидно, именно это способствует сохранению небольшой доли полосатых улиток даже на участках, наименее благоприятных для моллюсков с темной раковиной. Этим можно объяснить и то, что на участках IV и VI с высоким уровнем инсоляции и изначально низкой частотой полосатых улиток не было зафиксировано дальнейшего уменьшения этой частоты (табл. 1).

Различные варианты слияния полос на раковине у *C. hortensis* также имеют наследственную природу, причем все они доминантны по отношению к фенотипу 12345 (Boettger, 1950). Однако, не проявляясь фенотипически у особей, гетерозигот-

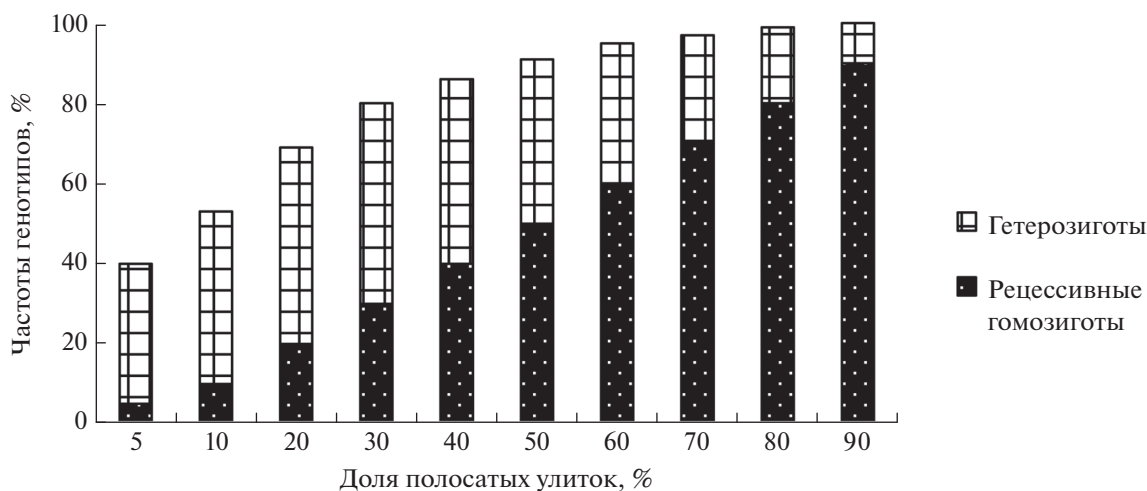


Рис. 3. Теоретическое соотношение частот генотипов среди носителей рецессивного гена (полосатая раковина) в зависимости от доли полосатых особей в колониях.

ных по признаку наличия/отсутствия спиральных полос, они далеко не всегда подвержены действию климатического отбора. Даже наоборот, в колониях с низкой долей полосатых улиток эти гены сохраняются преимущественно у гетерозиготных улиток с бесполосыми раковинами (рис. 3) и не представляют угрозы для их носителей.

Значительную временную стабильность продемонстрировали специфические особенности фенетической структуры *C. hortensis* на исследованных участках, проявляющиеся в количественном распределении различных фенотипов со сливанием двух или большего количества полос (табл. 2) и, особенно, различных типов слияния полос (рис. 2). С одной стороны, такую многолетнюю стабильность фенетической структуры при изменяющихся условиях внешней среды можно было бы использовать как аргумент в пользу неадаптивного характера этой структуры, связанной прежде всего с эффектом основателя. В то же время нельзя не учитывать и тот факт, что к моменту начала исследований колонии *C. hortensis* на всех сравниваемых участках уже достигли большой численности и высокой популяционной плотности (Сверлова, 2002), следовательно, их фенетическая структура уже могла адаптироваться к микроклиматическим условиям конкретных урбанизированных биотопов.

В частности, относительно высокая встречаемость на участке V фенотипов со слившимися вместе 2-й и 3-й полосами (рис. 2) была характерна и для колоний *C. hortensis* в других, обследованных нами ранее парковых биотопах и сопровождалась также образованием более высоких раковин (с большим отношением высоты раковины к ее большому диаметру) по сравнению с улитками, населяющими древесно-кустарниковые насаждения вдоль улиц (Сверлова и др., 2006). Аналогичная, хотя и менее выраженная тенденция к увеличению относительной частоты типа слияния полос F(23) наблюдается и на участке I, который в значительной степени затенен расположенными к югу от него многоэтажными домами (см. Материалы и методы). Как и в крупных парковых массивах, это создает специфический микроклимат, влияющий на фенетическую структуру колоний *C. hortensis*.

При исследовании фенетической структуры *C. nemoralis* и *C. hortensis* обычно выделяют три основных типа окраски раковины – коричневый, розовый и желтый (Cameron, Pokryszko, 2008; Murray, Clarke, 1978 и др.) – которые имеют наследственную природу (Murray, 1975). При этом особей с белой раковиной (полное отсутствие желтого пигмента), очевидно, также обозначают как “желтых” или “светло-желтых” (Murray, 1975). Хотя в начале наших исследований полиморфизма *C. hortensis* на западе Украины мы так-

же объединяли в одну категорию моллюсков с белыми и желтыми бесполосыми раковинами (Сверлова, 2001), позже мы убедились в том, что существует четкое различие между этими двумя формами, позволяющее надежно дифференцировать их в сборах. В то же время, у полосатых улиток провести аналогичную дифференциацию часто затруднительно из-за того, что контрастные темные полосы создают оптическую иллюзию белых промежутков между ними даже у улиток с интенсивно-желтой фоновой окраской раковины. Термические же свойства полосатых раковин, лежащие в основе действия климатической селекции (Sverlova, 2004), в данном случае больше зависят от наличия, ширины, интенсивности окраски и возможных вариантов слияния темных полос, чем от фоновой (желтой или белой) окраски. Поэтому в этой работе мы ограничились анализом частоты встречаемости белых раковин только среди бесполосых особей *C. hortensis* (табл. 1).

К сожалению, мы не располагаем сведениями о характере наследуемости такого признака, как белая раковина у представителей рода *Cepaea*. Однако известно, что розовая фоновая окраска раковин у *C. nemoralis* и *C. hortensis* является доминантной по отношению к желтой, а коричневая окраска – доминантна по отношению к розовой и желтой (Murray, 1975). Поэтому можно предположить, что наличие белой раковины – рецессивный признак. Наследственный характер этого признака косвенно подтверждается относительной многолетней стабильностью доли однотонно-белых раковин на исследованных участках при довольно значительных колебаниях этого показателя между участками (табл. 1).

Если принять рецессивный характер белой окраски раковины у *C. hortensis*, получается, что после 10-летнего перерыва в исследованиях на половине участков произошло статистически достоверное уменьшение доли улиток с рецессивными окрасочными признаками в пользу доминантной морфы, которой в данном случае (при полном отсутствии раковин с розовой и коричневой фоновой окраской) является желтая раковина без темных спиральных полос. На четырех участках эти изменения касались частоты встречаемости полосатых улиток, на одном участке – моллюсков с белой раковиной. Анализ фенетической структуры интродуцированных популяций другого полиморфного вида – *C. nemoralis*, вынужденных приспосабливаться к обитанию в условиях более континентального климата, позволил нам ранее сделать вывод о том, что климатическая селекция может оказывать отрицательное воздействие как на наиболее темные, так и на наиболее светлые варианты окраски раковины, хотя первая тенденция всегда выражена сильнее (Сверлова, 2007). Аналогичная картина наблюдается и в западно-украинских колониях *C. hortensis*.

Стохастические популяционно-генетические факторы (прежде всего — эффект основателя), очевидно, играли существенную роль на начальных этапах интродукции *C. hortensis* на запад Украины. Именно этим можно объяснить отсутствие в интродуцированных колониях наследственных форм, встречающихся в разных частях видового ареала с относительно невысокой частотой или представленных только в некоторых частях ареала: раковин с розовой (за исключением небольшой колонии в г. Ужгороде) и коричневой фоновой окраской, с коричневой губой, ряда морф с отсутствием отдельных полос на раковине (Сверлова и др., 2006). Те же факторы могли способствовать возникновению генетической дифференциации *C. hortensis* в урбанизированной среде, хотя в дальнейшем фенетическая структура новообразованных колоний, очевидно, адаптировалась к микроклиматическим условиям заселенных улитками местообитаний (см. выше). В проанализированный период времени стохастические популяционно-генетические процессы могли вызывать ненаправленные колебания частот основных морф или групп морф (табл. 1). Последние, правда, редко достигали статистически значимого уровня и могли быть частично обусловлены также случайными факторами сбора.

Таким образом, проведенные исследования подтверждают наш предварительный вывод о том, что фенетическая структура западно-украинских колоний *C. hortensis* сформирована в результате взаимодействия климатической селекции, закономерно усиливающейся за пределами естественного ареала этого вида, и стохастических популяционно-генетических процессов, прежде всего — эффекта основателя и дрейфа генов на начальных этапах становления колоний (Сверлова и др., 2006). В дальнейшем решающую роль может приобретать именно климатическая селекция.

Если тенденции климатических изменений на западе Украины останутся неизменными, в ближайшем будущем можно ожидать дальнейшего увеличения частоты встречаемости улиток с желтой бесполосой раковиной в колониях интродуцированного вида *C. hortensis*. В то же время в колониях этого вида будет сохраняться и небольшая доля особей с более светлыми (однотонно-белыми) и с более темными (различные варианты полосатой окраски) раковинами. Последнему будет способствовать, в частности, сохранение соответствующих генов у особей, которые гетерозиготны по признаку наличия/отсутствия полос на раковине и поэтому не подвержены неблагоприятному воздействию климатической селекции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.И. Сверлову и Д.Г. Сверловой за помощь в сборе материалов и переводе литературных источников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кучерявый В.А., 1991. Урбоэкологические основы фитомелиорации. Ч. I. Урбоэкология. М.: НПО “Информация”. 375 с.
- Сверлова Н.В., 2001. Полиморфизм интродуцированного вида *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) во Львове. 1. Общие закономерности полиморфизма // Зоологический журнал. Т. 80. № 5. С. 520–524.
- Сверлова Н.В., 2001а. Полиморфизм интродуцированного вида *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) во Львове. 2. Изменчивость фенетической структуры в пределах города // Зоологический журнал. Т. 80. № 6. С. 643–649.
- Сверлова Н.В., 2002. Влияние антропогенных барьеров на фенотипическую структуру популяций *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata) в условиях города // Вестник зоологии. Т. 36. № 5. С. 61–64.
- Сверлова Н.В., 2005. Динаміка фенетичної структури колоній *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) у Львові // Наукові записки Державного природознавчого музею. Вип. 21. С. 77–88.
- Сверлова Н.В., 2007. Особенности фенетической структуры интродуцированных популяций *Cepaea nemoralis* // Фальцфейнівські читання: 36. наук. праць. Херсон: ПП Вишемирський. С. 287–292.
- Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С., Сон М.О., Леонов С.В. и др., 2006. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. Львов: Изд-во ГПМ НАНУ. 226 с.
- Boettger C.R., 1950. Analyse einer bemerkenswerten Population der Schnirkelschnecke *Cepaea hortensis* Müller // Abhandlungen Braunschweigischen wissenschaftlichen Gesellschaft. B. 2. S. 1–12.
- Cain A.J., Sheppard P.M., 1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* // Heredity. V. 4. P. 274–294.
- Cameron R.A.D., Pokryszko B.M., 2008. Variation in *Cepaea* populations over 42 years: climate fluctuation destroy a topographical relationship of morph-frequencies // Biological Journal of the Linnean Society. V. 95. P. 53–61.
- Clarke B., 1960. Divergent effects of natural selection on two closely-related polymorphic snails // Heredity. V. 14. № 3–4. P. 423–443.
- Jones J.S., Leith B.H., Rawlings P., 1977. Polymorphism in *Cepaea* — a problem with too many solution? // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 8. P. 109–143.
- Murray J., 1975. The genetics of the Mollusca // Handbook of genetics. Ed. R.C. King. N.-Y.: Plenum Press. V. 3. P. 3–31.
- Murray J., Clarke B., 1978. Changes of gene frequency in *Cepaea nemoralis* over fifty years // Malacologia. V. 17. № 2. P. 317–330.

- Schilder F.A., Schilder M.*, 1957. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas. Jena: G. Fischer Verlag. 206 S.
- Schnetter M.*, 1950. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen von polymorphen Bänderschnecken // Verhandlungen der Deutschen Zoologen in Marburg. S. 192–206.
- Sverlova N.*, 2004. Landschnecken-Farbpolymerismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malakologische Abhandlungen Museum für Tierkunde Dresden. B. 22. S. 131–145.
- Sverlova N.*, 2004a. Zur Auswertung der Diversität und Struktur des Polymorphismus bei den Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müller 1774) und *C. nemoralis* (Linné 1758) am Beispiel isolierter Populationen // Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Zoologische Reihe. B. 80. H. 2. S. 159–179.
- Williamson P., Cameron R.A.D., Carter M.A.*, 1977. Population dynamics of the landsnail *Cepaea nemoralis* L.: a six-year study // Journal of Animal Ecology. V. 46. P. 181–194.
- Wolda H.*, 1969. Genetics of polymorphism in the land snail, *Cepaea nemoralis* // Genetica. V. 40. P. 475–502.

LONG-TERM DYNAMICS OF PHENETIC STRUCTURE IN COLONIES OF THE INTRODUCED SPECIES, *CEPAEA HORTENSIS* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE)

N. V. Gural-Sverlova^{a, *}, R. I. Gural^a

^aState Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv 79008, Ukraine

*e-mail: sverlova@pip-mollusca.org

In the periods from 1998 to 2004 and from 2015 to 2017, the quantitative distribution of phenotypes in 6 large urban colonies of *Cepaea hortensis* was investigated in the city of Lviv, western Ukraine. A significant temporal stability of such features of polymorphic structure as the percentage of molluscs with a banded and monochrome white shell and the distribution pattern of the phenotypes and types of band fusion among specimens with fused bands is shown. After a ten-year break in research at 4 sites out of 10, a statistically significant decrease in the percentage of specimens with a banded shell was recorded, which may be the result of climatic selection. At the same time, specific features of polymorphic structure at some sites were identified, which could be taken as the initial stages of genetic differentiation of *C. hortensis* colonies in urban conditions.

Keywords: land molluscs, anthropochory, shell colouration, polymorphism, Ukraine