

УДК 594.38

Н. В. Гураль-Сверлова

ВОЗМОЖНОСТИ ФОРМАЛИЗИРОВАННОГО СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ НА ПРИМЕРЕ *CEPAEA*

*Гураль-Сверлова Н.В. Возможности формализованного статистического анализа фенетической структуры популяций наземных моллюсков на примере рода *Cepaea* // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 61-78.*

На примере собственных, литературных и архивных данных апробирована разработанная автором методика формализованного статистического анализа фенетической структуры популяций. Показана зависимость фенетической структуры от эволюционной истории видов и особенностей их экологии.

*Gural-Sverlova N.V. Possibilities of formalized statistical analysis of polymorphism structure of land mollusc populations on example of genus *Cepaea* // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 61-78.*

Elaborated by author the methodic of the formalized statistical analysis of the polymorphism structure of populations are approved on example of the one's own, literary and archives data. The dependence of the polymorphism structure from the evolutionary history of the species and the peculiarities of their ecology are shown.

Представители рода *Cepaea* – одни из наиболее известных наземных моллюсков. Полиморфизму окраски раковин лесной цепей *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) и садовой цепей *Cepaea hortensis* (O.F.Müller, 1774) посвящены сотни публикаций. Оценить количество проведенных в разных странах работ позволяют публикации обзорного характера [9, 11, 12, 14, 25]. Показательны также монографические работы известных немецких исследователей цепей Ф.А.Шильдера и М.Шильдер [22, 24]. В окраске раковин цепей можно выделить значительное количество альтернативных качественных признаков (фенов), большинство которых имеет наследственный характер. Это позволяет изучать генетико-популяционные процессы методами фенетики, без значительных материальных затрат, на большом статистическом материале, без обязательного изъятия животных из популяций.

Количественное соотношение фенов или их комбинаций, которые называют фенотипами или морфами, может существенно отличаться не только в разных частях видового ареала, в разных типах заселенных моллюсками биотопов, но и в пределах одной популяции или большой колонии цепей. На сегодня можно считать доказанным, что на фенетическую структуру популяций моллюсков из рода *Cepaea* влияет совокупность селективных факторов (прежде всего климатическая селекция и визуальная селекция хищниками) и стохастических популяционно-генетических процессов [7, 9, 11, 12, 14, 22, 24, 25 и др..].

В результате присутствия в исследованных популяциях *Cepaea* и, особенно, у *C. nemoralis* значительного количества фенотипов, часто редких, исследователи бывают вынуждены рассматривать частоты не отдельных фенотипов, а их групп. Однако при этом в одну группу часто попадают раковины с разной интенсивностью окраски, с разным соотношением интенсивности окраски верхней и

нижней части раковины, что имеет существенное значение для климатической селекции [25]. Например, в группу “эффективно бесполосых” (effectively unbanded) попадают фенотипы 00000 (полное отсутствие полос), 00300 (одна центральная полоса), 00345, 003(45), 00(345) (три нижние полосы, дискретные или слитые в одну широкую темную полосу) и др. Такой характерный для открытых биотопов с высоким уровнем инсоляции процесс, как осветление верхней части раковины по сравнению с нижней [25], может происходить разными путями: 1) увеличением суммарной доли фенотипов 00345, 003(45), 00(345); 2) увеличением относительной частоты встречаемости среди раковин с 5-ю полосами морфы 123(45); 3) сужением двух верхних полос и т.д.

Поэтому для адекватной оценки особенностей фенетической структуры популяций цепей с точки зрения климатической селекции, как нам кажется, необходимо разработать систему формализованных показателей для определения усредненной интенсивности окраски раковины и ее отдельных частей в популяциях. До этого времени единственной попыткой введения такого формального показателя был предложенная Ф.А.Шильдером [21] “степень темноты” (Dunkelheitsgrad). Совсем не учтенным статистически остался уровень гомогенности окраски раковины. Однако раковины с относительно гомогенной окраской, к которым можно отнести фенотипы 00000, 00300, (123)(45), (12345), и раковины с относительно большим количеством дискретных полос, в частности фенотип 12345, могут иметь разные адаптивные свойства не только с точки зрения визуальной селекции хищниками [9, 11, 12 и др.], но и с точки зрения климатической селекции [25].

Целью данной работы стала разработка приблизительной методики формализованного статистического анализа фенетической структуры популяций наземных моллюсков из рода *Serapea*, которая позволяла бы оценивать и сравнивать интенсивность и гомогенность окраски раковин в популяциях, интенсивность окраски разных участков раковины, а также апробация разработанной методики на конкретных материалах. Кроме упомянутых выше *C. nemoralis* и *C. hortensis*, к анализу были привлечены также данные о фенетической структуре популяций менее полиморфного и хуже исследованного вида – австрийской цепи *Serapea vindobonensis* (Férussac, 1821). Данный вид является единственным автохтонным представителем рода *Serapea* на территории Украины [4]. В последнее время он стал объектом фенетических исследований в разных регионах страны [1-5]. Это обуславливает необходимость сравнения и экологической интерпретации полученных данных [4], в частности, путем их формализованного статистического анализ.

Материал и методика исследований

В работе проанализированы данные о фенетической структуре популяций моллюсков рода *Serapea* в Германии (континентальная часть, о-ва Рюген и Хидензее), Исландии, Чехии (Богемия), Украины. Кроме собственных данных, использованы литературные сведения [2, 15, 19, 22], а также модифицированные данные из архива проф. Ф.А.Шильдера у Природоведческого музея Берлинского университета [26], который был обработан автором статьи в 2001-2002 гг. благодаря стипендии

Немецкой службы академического обмена (DAAD). Аналогично предыдущей работе [26], в качестве контроля для *C. hortensis* і *C. nemoralis* были использованы данные из континентальной части Германии: Восточного Мекленбурга, Марка, Борде (“контроль-1” у *C. nemoralis*); Саксонии, Тюрингии (“контроль-2”). В обобщающей монографии Ф.А. Шильдера и М.Шильдер [24] данные территории обозначены как “внутренний круг, низменность” и “внутренний круг, возвышенность”.

В целом к проведенному формализованному статистическому анализу были привлечены материалы, которые репрезентируют особенности фенетической структуры популяций 3 видов рода *Cerpea*, собранные на 443 участках в 4 европейских странах: Исландии, Германии, Чехии, Украине (табл. 1). Общее количество собранных (зарегистрированных) моллюсков или их пустых раковин превышает 165 тысяч. Собрано или обработано лично автором статьи более 20 тысяч экземпляров.

Таблица 1

Материалы, привлеченные к формализованному статистическому анализу

Страна, регион	Источник информации	Количество	
		участков	экземпляров
<i>Cerpea nemoralis</i>			
Германия (контроль-1)	данные из архива Ф.А. Шильдера, обработанные автором статьи [26]	23	8.438
Германия (контроль-2)	данные из архива Ф.А. Шильдера, обработанные автором статьи [26]	37	14.255
Германия (о-в Рюген)	данные из архива Ф.А. Шильдера, обработанные автором статьи [26]	31	9.799
Германия (о-в Хидензее)	литературные данные [22]	52	26.379
Чехия (Богемия)	литературные данные [15]	56	8.109
<i>Cerpea hortensis</i>			
Германия (контроль)	данные из архива Ф.А. Шильдера, обработанные автором статьи [26]	66	35.569
Германия (о-в Рюген)	данные из архива Ф.А. Шильдера, обработанные автором статьи [26]	25	6.016
Германия (о-в Хидензее)	литературные данные [22]	51	27.816
Исландия	литературные данные [19]	11	2.427
Чехия (Богемия)	литературные данные [15]	28	4.027
Украина (Львов)	собственные исследования 1999-2003 pp.	22	15.148
<i>Cerpea vindobonensis</i>			
Украина, запад*	собственные данные [3, 5]	9	3.486
Украина, юго-запад**	литературные данные [2]	20	2.766
Украина, юго-восток***	собственные данные [1]	12	1.445

Примечание: *Львовская и частично Ивано-Франковская обл.; **Николаевская обл.; ***Донецкая обл.

Если на протяжении нескольких лет (до 4 лет для обработанных автором данных из архива Ф.А. Шильдера [26] и до 5 лет для материалов из Львова) на одном четко зафиксированном участке было собрано несколько выборок одного вида, данные о фенетическом составе таких выборок были просуммированы. Аналогично были

просуммированы данные для разных частей одного участка [3, 5]. Это было особенно важным для корректного статистического анализа фенетической структуры во львовских колониях *C. hortensis*, который обычно усложнен нетипично большой долей моллюсков с бесполосой раковиной [4, 26]. Минимальный объем привлеченных к анализу выборок составлял 150 экз. для материалов из Германии [26], 100 экз. для литературных данных из Исландии [19] и Чехии [15], а также для исследованных автором львовских колоний *C. hortensis*. Для *C. vindobonensis* из-за ограниченности имеющихся собственных и литературных данных минимальный объем учтенных выборок был снижен до 40 экз. Для Николаевской области количественное распределение морф проанализировано только для раковин *C. vindobonensis* с нормально пигментированными полосами [2].

Для каждого участка были рассчитаны следующие формальные показатели, которые характеризуют среднюю интенсивность окраски всей раковины, ее отдельных участков, а также степень гомогенности окраски раковины:

- DG – интенсивность окраски раковины;
- DGo интенсивность окраски верхней части раковины;
- DGu– интенсивность окраски нижней части раковины;
- DG12 – интенсивность окраски подшовного участка;
- DG23 – интенсивность окраски надпериферийного участка;
- DG34 – интенсивность окраски подпериферийного участка;
- DG45 – интенсивность окраски надпупочного участка;
- Hom – гомогенность окраски раковины.

Индекс DG аналогичен “степени темноты” (Dunkelheitsgrad), предложенной Ф.А. Шильдером [21]. При этом наличие каждой полосы на раковине или слияние между собой каждой пары полос оценивается 1 баллом, потом полученные баллы суммируются. Значение этого показателя для отдельных раковин колеблется от 0 для фенотипа 00000 (раковина без полос) до 9 для фенотипа (12345) (пять слитых между собой полос).

При расчете DGo учитывается наличие двух верхних полос, слияние 1-й и 2-й, 2-й и 3-й полос; а при расчете DGu – наличие двух нижних полос, слияние 3-й та 4-й, 4-й та 5-й полос. Значение данных показателей колеблется вот 0 до 4. расчете DG12, DG23, DG34, DG45 учитывается наличие двух соответствующих полос и их слияние между собой, а полученные значения колеблется вот 0 до 3.

У моллюсков рода *Serapea* окраска раковины может становится более гомогенной (менее полосатой) двумя путями: благодаря исчезновению отдельных или всех полос или благодаря слиянию отдельных полос между собой. Поэтому при формальной оценке степени гомогенности окраски раковины (Hom) 1 балом оценивается отсутствие любой полосы или слияние любой пары полос. Значения данного показателя колеблется от 0 до 5. Некоторые примеры расчета предложенных индексов для конкретных раковин *Serapea* показаны в таблице 2.

Таблица 2
Значения использованных в работе формальных показателей для некоторых фенотипов

Показатели	Фенотипы					
	00000	003(45)	12345	(12)0(45)	(123)(45)	(12345)
DG	0	4	5	6	8	9
DGo	0	0	2	3	4	4
DGu	0	3	2	3	3	4
DG12	0	0	2	3	3	3
DG23	0	1	2	1	3	3
DG34	0	2	2	1	2	3
DG45	0	3	2	3	3	3
Hom	5	3	0	3	3	4

Кроме того, при обсуждении результатов проведенного формализованного анализа изменчивости окраски раковин в популяциях моллюсков из рода *Cerpea* и построении графиков, изображенных на рисунках 1 и 2, были использованы данные о количественном распределении фенотипов среди раковин *C. nemoralis* и *C. hortensis* с 5-ю полосами (табл. 3). В целом к этому дополнительному анализу были привлечены собственные и литературные данные о почти 69 тысячах раковин, собранных на территории 5 европейских стран, а также США (интродуцированные популяции *C. nemoralis*). На рисунках 1 и 2 изображены не средние частоты морф в выборках [26], а их доля от общего количества раковин с 5 полосами, собранных на определенной территории.

Таблица 3
Материалы, привлеченные к анализу количественного распределения фенотипов среди раковин с 5 полосами

Страна, регион	Источник информации	Количество экземпляров
<i>Cerpea nemoralis</i>		
Германия (контроль-1)	данные из архива Ф.А. Шильдера [26]	1.987
Германия (контроль-2)	данные из архива Ф.А. Шильдера [26]	3.461
Германия (о-в Рюген)	данные из архива Ф.А. Шильдера [26]	3.646
Германия (о-в Хидензее)	литературные данные [22]	8.641
Чехия (Богемия)	литературные данные [15]	3.277
Россия (Нахабино, Московская обл.)	личные сборы, июнь 2006 г. [6]	28
США (Нью-Йорк)	литературные данные [18]	452
США (Марион, шт. Масачусетс)	литературные данные [13, 16]	305
<i>Cerpea hortensis</i>		
Германия (контроль)	данные из архива Ф.А. Шильдера [26]	16.647
Германия (о-в Рюген)	данные из архива Ф.А. Шильдера [26]	3.369
Германия (о-в Хидензее)	литературные данные [22]	19.119
Исландия	литературные данные [19]	2.085
Чехия (Богемия)	литературные данные [15]	2.125
Украина (Львов)	личные сборы, 1999-2003 гг.	3.722

Фенотипы (морфы) обозначены согласно общепринятой методике [4]. Спиральные темные полосы на раковине пронумерованы арабскими цифрами по направлению от шва между предпоследним и последним оборотом к пупку. Отсутствие каждой полосы обозначено “0” вместо соответствующей цифры, слияние двух или большего количества полос – круглыми скобками.

Аналогично предыдущим работам [1, 3-5], к форме *pallescens* относили раковины *C. vindobonensis* с относительно светлыми (иногда – не совсем четкими) полосами на относительно темном (желтоватом, коричневатом) фоне, которые обычно довольно четко отличаются от раковин с нормально пигментированными (темно-коричневыми или почти черными) полосами на беловатом фоне.

Результаты исследований

Результаты проведенного формализованного статистического анализа фенетической структуры популяций (табл. 4, 5) нельзя рассматривать отдельно от эволюционной истории и особенностей экологии отдельных видов рода *Cepaea* [25]. Хотя современные ареалы *C. nemoralis* и *C. hortensis* в значительной степени совпадают, более теплолюбивый вид *C. nemoralis* имеет, очевидно, западноевропейское, а *C. hortensis* – средневропейское происхождение [8, 23, 27]. Соответственно *C. hortensis* может продвигаться дальше на север, его маргинальные популяции зарегистрированы в Исландии [7, 19], Финляндии [28], Норвегии [20]. Кроме того, *C. hortensis*, очевидно, можно считать лучше приспособленным к континентальному климату: не учитывая отделенных интродуцированных популяций [6], его современный ареал простирается далее на восток, чем у *C. nemoralis* [17].

Аналогично, хотя оба вида могут заселять широкий спектр биотопов (от буковых лесов до песчаных дюн), *C. nemoralis* предпочитает открытые (луговые, пастбищные) биотопы, а *C. hortensis* – кустарниковые заросли [10]. Соответственно в популяциях *C. hortensis* значительную долю составляют раковины с не слитыми между собой полосами (фенотип 12345), а у *C. nemoralis* довольно часто встречаются раковины, верхняя часть которых окрашена значительно светлее, чем нижняя: например, морфа 00345 и производные от нее фенотипы – 003(45), 00(345).

Наиболее четко тенденция к осветлению верхней части раковины проявляется в контрольных немецких популяциях *C. nemoralis*: отношение DGu/DGo составляет в среднем 1,8-2,0 (табл. 4). С продвижением на север (о-ва Рюген и Хидензее) и на юго-восток (Богемия) окраска нижней части раковины (DGu) почти не изменяется, но окраска ее верхней части (DGo) становится темнее в 1,5-2,0 раза. При этом сильнее всего изменяется средняя интенсивность окраски подшовного участка (табл. 5). Результатом таких изменений становится формирование относительно равномерно окрашенной раковины, более характерной для *C. hortensis* (табл. 4, 5). На о-ве Хидензее среднее значение DGo даже несколько превышает DGu , что характерно также для популяций *C. hortensis* изо всех исследованных регионов (табл. 4).

Ранее при сравнении фенетической структуры популяций *C. nemoralis* и *C. hortensis* из Средней (Германия) и Западной (Франция) Европы было отмечено, что продвижение средневропейского вида *C. hortensis* на запад привело к увеличению подобия количественной структуры его полиморфизма с первично западноевропейским видом *C. nemoralis* [25]. Это нашло свое отражение в

Таблица 4

Основные формализованные показатели изменчивости окраски раковин в популяциях *Seraea*

Регион	Интенсивность окраски										Гомогенность окраски		
	раковины (DG)			верхней части (DGo)			нижней части (DGu)			(Hom)			
	М	m	Cv, %	М	m	Cv, %	М	m	Cv, %	М	m	Cv, %	
<i>Seraea nemoralis</i>													
Хидензее	2,60	0,190	52,6	1,16	0,086	53,4	1,03	0,076	53,3	4,07	0,071	12,6	
Рюген	3,37	0,357	59,0	1,27	0,167	73,1	1,30	0,170	72,3	3,30	0,122	20,6	
Контроль-1	2,72	0,220	38,8	0,63	0,095	71,9	1,28	0,143	53,7	3,00	0,157	25,2	
Контроль-2	2,70	0,234	52,8	0,68	0,096	85,7	1,21	0,135	67,5	2,95	0,172	35,6	
Богемия	3,16	0,206	48,9	1,06	0,107	75,3	1,20	0,098	61,0	2,74	0,133	36,3	
Между регионами													
	2,91	0,150	11,5	0,96	0,129	30,0	1,20	0,048	8,8	3,21	0,232	16,2	
<i>Seraea hortensis</i>													
Исландия	5,35	0,421	26,1	2,43	0,217	29,6	2,04	0,165	26,7	1,65	0,209	42,2	
Хидензее	3,42	0,156	32,5	1,39	0,062	32,0	1,36	0,062	32,6	1,75	0,151	61,6	
Рюген	2,99	0,360	60,2	1,21	0,146	60,4	1,19	0,146	61,4	2,27	0,320	70,5	
Контроль	2,79	0,207	60,3	1,21	0,092	61,9	1,09	0,081	60,5	2,92	0,158	43,9	
Богемия	2,99	0,382	67,7	1,24	0,159	68,1	1,19	0,153	67,8	2,38	0,352	78,3	
Львов	1,07	0,201	88,0	0,46	0,088	90,8	0,41	0,076	86,4	4,06	0,171	19,7	
Между регионами													
	3,10	0,560	44,2	1,32	0,260	48,1	1,21	0,213	43,0	2,50	0,363	35,5	
<i>Seraea vindobonensis</i>													
Украина-3	5,18	0,081	4,7	2,19	0,081	11,1	2,00	0,001	0,1	0,33	0,068	60,9	
Украина-ПЗ	4,95	0,031	2,8	1,95	0,031	7,2	2,00	0,001	0,2	0,14	0,019	61,2	
Украина-ПС	4,75	0,084	6,1	1,75	0,084	16,6	2,00	0,001	0,1	0,29	0,077	90,8	
Между регионами													
	4,96	0,124	4,3	1,96	0,127	11,2	2,00	0	0	0,25	0,058	39,5	

Примечания: З – запад; ПЗ – юго-запад; ПС – юго-восток; М – среднее арифметическое; m – ошибка среднего арифметического; Cv – коэффициент вариации.

Таблица 5

Изменчивость окраски отдельных участков раковины в популяциях *Seraea*

Регион	Интенсивность окраски участков												
	подшовного (DG12)			надпериферийного (DG23)			подпериферийного (DG34)			надлуночного (DG45)			
	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %	
<i>Seraea nemoralis</i>													
Хидензее	0,98	0,073	53,3	0,92	0,067	52,2	0,80	0,058	52,2	0,98	0,073	53,3	
Рюген	1,10	0,143	72,0	1,39	0,100	39,8	1,32	0,090	37,9	1,24	0,159	71,4	
Контроль-1	0,59	0,086	70,6	1,09	0,064	28,2	1,35	0,095	33,9	1,26	0,142	54,0	
Контроль-2	0,64	0,089	84,8	1,13	0,066	35,5	1,34	0,087	39,5	1,20	0,133	67,4	
Богемия	1,00	0,100	74,6	1,38	0,056	30,4	1,39	0,047	25,2	1,19	0,097	61,2	
Между регионами													
	0,86	0,104	27,1	1,18	0,091	17,1	1,24	0,111	20,0	1,17	0,049	9,4	
<i>Seraea hortensis</i>													
Исландия	1,94	0,128	21,9	2,23	0,180	26,9	1,95	0,152	25,9	1,84	0,106	19,2	
Хидензее	1,38	0,062	32,0	1,33	0,061	32,6	1,34	0,061	32,6	1,36	0,062	32,6	
Рюген	1,18	0,143	60,7	1,15	0,137	59,7	1,15	0,137	59,5	1,19	0,146	61,4	
Контроль	1,12	0,084	60,8	1,06	0,077	59,0	1,01	0,073	58,5	1,06	0,079	60,3	
Богемия	1,16	0,149	67,6	1,19	0,154	68,4	1,13	0,145	67,9	1,18	0,152	68,2	
Львов	0,44	0,084	90,3	0,42	0,078	87,1	0,40	0,074	86,0	0,41	0,076	86,5	
Между регионами													
	1,20	0,198	40,3	1,23	0,238	47,4	1,16	0,204	42,8	1,17	0,189	39,4	
<i>Seraea vindobonensis</i>													
Україна-3	1,95	0,023	3,5	2,16	0,073	10,1	2,00	0,001	0,2	2,00	0,001	0,1	
Україна-ПЗ	1,92	0,025	5,9	1,93	0,027	6,3	2,00	<0,001	0,1	2,00	0,001	0,2	
Україна-ПС	1,73	0,080	16,1	1,75	0,082	16,3	2,00	0,001	0,1	2,00	0,001	0,1	
Между регионами													
	1,87	0,069	6,4	1,95	0,119	10,6	2,00	0	0	2,00	0	0	

Примечания: аналогично таблице 4.

увеличении относительного количества раковин с более темной (розовой, коричневой) фоновой окраской, раковин с отсутствием отдельных полос, особенно 1-й, 4-й и 5-й. В данном случае наблюдается аналогичная тенденция: *C. nemoralis*, лучше приспособленный к относительно мягкому и теплему климату Западной Европы, с продвижением в более прохладные части своего современного ареала или в регионы с большей континентальностью климата демонстрирует некоторые особенности полиморфизма, более свойственные *C. hortensis*.

Среди основных формализованных показателей, рассчитанных для анализа изменчивости окраски раковины в популяциях *C. nemoralis* (табл. 4), только один демонстрирует четкую зависимость от степени континентальности климата. Это гомогенность окраски раковины (Hom), среднее значение которой не только уменьшается в направлении от северо-запада (о-ва Хидензее и Рюген) к юго-востоку (Богемия), но и достигает максимального значения на небольшом острове Хидензее, где влияние Балтийского моря на микроклиматические особенности заселенных цепями биотопов должно быть больше, чем на большом острове Рюген.

Характерно, что увеличение по сравнению с контролем гомогенности окраски раковин на острове Хидензее сопровождается снижением средней интенсивности их окраски (DG), а на острове Рюген – увеличением того же самого показателя (табл. 4). В первом случае это объясняется не типично высокой для *C. nemoralis* долей морфы 00000 – в среднем около 59% [26]. В другом случае при практически неизменной по сравнению с контролем частоте встречаемости фенотипа 00000 существенно возрастает количество раковин с 5 полосами, а среди последних – количество раковин со слитыми между собой полосами, особенно фенотипов (12)3(45), (123)(45) и (12345) [26]. Как было показано у предыдущей работе [26], последняя тенденция характерна в целом для популяций *C. nemoralis*, расположенных вдоль побережья Балтийского моря, и связана, очевидно, именно с климатическими особенностями морского побережья. Известно, что относительно темные морфы разных видов рода *Serapea*, а также других полиморфных видов наземных моллюсков приобретают селективное преимущество в тех частях своего ареала, где климат является умеренно прохладным, со сглаженными температурными колебаниями. Это касается также отдельных типов биотопов с соответствующим микроклиматом – лесов, оврагов, северных склонов и т.д. [25].

Отсутствие полос на раковине *C. nemoralis* и *C. hortensis* – доминантный признак, следовательно, на раковинах морфы 00000 не проявляется фенотипически большинство других полиморфных наследственных признаков: отсутствие отдельных полос, их цвет, слияние и др. Поэтому высокая (около 50% и выше) доля морфы 00000 усложняет анализ реального количественного распределения данных признаков в популяциях. В таких случаях часто бывает целесообразным анализировать количественное распределение отдельных морф или групп морф не среди всех особей, а только среди особей с полосатыми раковинами [26]. При таком методическом подходе упомянутая выше тенденция к увеличению частоты встречаемости относительно темных фенотипов для острова Хидензее выражена даже сильнее, чем для Рюгена. Так, суммарная доля фенотипов (12)3(45), (123)(45) и (12345) среди полосатых раковин составляет 28% для Рюгена, 39 и 51% для расположенных на побережье Балтийского моря городов Висмар и Штральзунд, а на острове Хидензее достигает 70% [26].

Таким образом, на острове Хидензее наблюдаются 2 четко выраженные тенденции, одна из которых благоприятствует отбору особей с относительно светлыми раковинами (фенотип 00000), другая – увеличению количества наиболее темных фенотипов среди моллюсков с полосатыми раковинами. Если рассматривать эти тенденции с точки зрения их влияния на интенсивность окраски раковин в популяциях, выраженную в таблице 4 средними значениями показателей DG, DGo и DGu, они являются противоположно направленными. Однако оба процесса способствуют уменьшению количества отделенных (дискретных) полос на раковине, максимального у исходного для рода *Sepaea* фенотипа 12345 [27]. Итак, окраска раковин становится более гомогенной или, другими словами, “менее полосатой”. Для острова Рюгена первая тенденция (увеличение количества относительно светлых и гомогенно окрашенных раковин) выражена довольно слабо и проявляется не в увеличении доли морфы 00000, как на острове Хидензее (см. выше), а в некотором увеличении относительной частоты встречаемости морфы 00300. Так, в контрольных популяциях доля морфы 00300 среди моллюсков с полосатыми раковинами составляет в среднем 36-39%, а на острове Рюген достигает 47% [26]. Таким образом, климатические особенности островных биотопов могут влиять не только на среднюю интенсивность окраски раковин в популяциях, но и на средний уровень гомогенности их окраски.

Дополнительно способствует увеличению гомогенности окраски раковин в проанализированных островных популяциях *S. nemoralis* увеличение доли особей с более темной фоновой окраской раковины (розовой и особенно коричневой), что приводит к уменьшению контраста между фоном раковины и цветом полос. Так, в контрольных популяциях *S. nemoralis* доля желтых раковин составляет в среднем 50-58%, на острове Рюген снижается до 30%, а на острове Хидензее – до 3%.

В богемских популяциях *S. nemoralis* наблюдается увеличение средней интенсивности окраски раковин в выборках по сравнению с контролем и одновременно снижение гомогенности окраски (табл. 4). Если эти изменения носят адаптационный характер, увеличение континентальности климата способствует отбору тех особей *S. nemoralis*, раковина которых имеет большее количество не слитых между собой полос. Если рассмотреть количественное распределение морф только среди моллюсков с 5-ю полосами на раковине (рис. 1), на островах Рюген и Хидензее преобладают наиболее темные фенотипы со слиянием 3-5 полос. Их доля в 1,6-8,0 раз превышает суммарную долю более светлых и одновременно “более полосатых” (т.е. с большим количеством дискретных полос) морф. А доля фенотипа 12345 колеблется от 4% (Хидензее) до 18% (Рюген). В контрольных немецких и богемских популяциях *S. nemoralis* доля морфы 12345 возрастает до 46-51%, а суммарная доля наиболее темных фенотипов снижается до 29-34%. Еще более четко эта тенденция проявляется в исследованных интродуцированных популяциях *S. nemoralis* из Северной Америки [13, 16, 18] и из окрестностей Москвы [6], которые смогли адаптироваться к значительно большей континентальности климата по сравнению с природным ареалом данного вида [6].

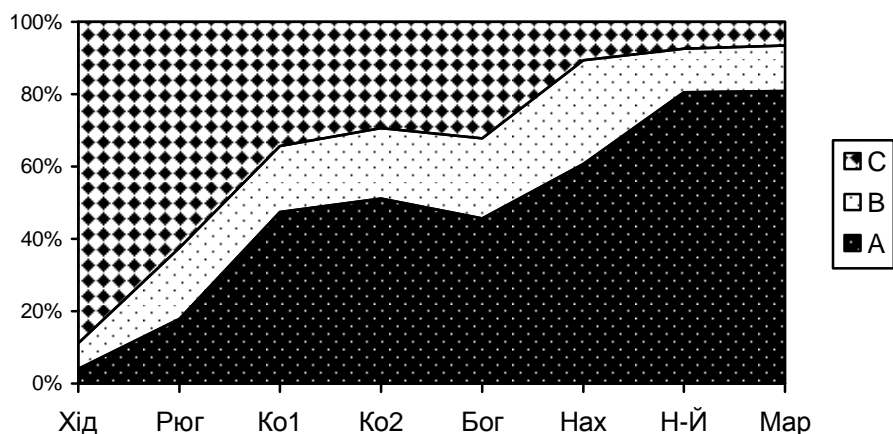


Рис. 1. Распределение групп фенотипов среди раковин *C. nemoralis* с 5-ю полосами: А – все полосы не слиты между собой (фенотип 12345); В – одна пара слитых между собой полос; С – большее количество слитых полос; Бог – Богемия, Ко – контроль, Мар – Марион, Нах – Нахабино, Н-Й – Нью-Йорк, Рюг – Рюген, Хід – Хидензее.

Таким образом, климатические особенности региона, заселенного популяциями *C. nemoralis*, могут влиять не только на среднюю интенсивность окраски раковин, но и на гомогенность их окраски. В целом по степени приспособленности к континентальному климату представителей рода *Cepaea* можно расположить следующим образом: наименее приспособленный западноевропейский вид *C. nemoralis* – средневропейский *C. hortensis* – юго-восточно-европейский степной вид *C. vindobonensis*. В этом же направлении возрастает и средняя частота встречаемости в популяциях фенотипа 12345 [4, 15, 24, 26 и др.].

Характерно, что в популяциях *C. vindobonensis* в целом редко встречаются раковины с отсутствием более, чем одной полосы, или со слиянием более, чем одной пары полос [1-4, 24 и др.]. Это отражается на значительно более низком уровне гомогенности окраски раковин (Ном) по сравнению с двумя другими видами рода *Cepaea* (табл. 4). Полное отсутствие полос на раковине, довольно характерное для *C. nemoralis* и особенно для *C. hortensis* [24, 26 и др.], в целом не свойственно для *C. vindobonensis*. Исключением являются крайние варианты формы *pallescens*, когда относительно светлые полосы почти полностью сливаются с более темной, чем обычно, фоновой окраской раковины [4], что может даже усложнять точное определение ее фенотипа [2].

Наличие четко выраженных темных полос на общем светлом фоне раковины часто наблюдается у тех представителей надсемейства Helicoidea, которые заселяют открытые и (или) ксеротермные биотопы. Кроме *C. vindobonensis*, среди представителей наземной малакофауны Украины можно вспомнить степные виды из родов *Helicella*, *Helicopsis*, *Xeropicta*; интродуцированный в Крым вид средиземноморского происхождения *Eobania vermiculata* (O.F.Müller, 1774). Среди

видов рода *Helix* четкие темные полосы на светлом фоне характерны для *Helix albescens* Rossmässler, 1839 – циркумпонтического вида, ареал которого охватывает южную часть Украины с Крымским полуостровом. У распространенного на западе и меньше на юго-западе страны *Helix lutescens* Rossmässler, 1837 раковина преимущественно светлая без полос или лишь с их невыразительными следами. Зато в более южных (более теплых) частях ареала могут наблюдаться особи с четко выраженными темными полосами. Например, в некоторых исследованных популяциях *H. lutescens* из Черновицкой области доля таких особей достигала 20-50% [4]. В малакологическом фонде Государственного природоведческого музея НАН Украины хранятся отдельные раковины *H. lutescens* с четкими темными полосами, собранные в Чертковском р-не Тернопольской обл. (инв. № 603), в Новоселицком р-не Черновицкой обл. (инв. № 1945). Также автор статьи наблюдал подобные особи в 1999 г. в дельте Днестра на территории Одесской области.

Следует упомянуть, что к надсемейству Helicoidea принадлежат наземные моллюски относительно большого размера, которые часто открыто обитают на поверхности почвы или на растениях (в отличие от более мелких форм, часто связанных с подстилкой, верхними слоями почвы или гнилой древесиной). Следовательно, для таких видов теоретически можно было бы ожидать осветления окраски раковины в условиях большей инсоляции, конечной стадией которого должно было бы быть формирование беловатой раковины без полос. До этого времени наличие полос на раковине, в частности, у степных видов, рассматривалось почти исключительно как пример криптической окраски. А потенциальная роль темных полос в терморегуляции наземных моллюсков сводилась только к увеличению интенсивности окраски раковины и, как следствие этого – до увеличению количества поглощенного раковинной солнечного излучения [9, 12 и др.]. Но формирование более темных раковин у цепей и некоторых других полиморфных видов наземных моллюсков может происходить двумя путями: увеличением интенсивности фоновой окраски раковины или появлением на ней темных полос, увеличением их количества, ширины, слиянием отдельных полос между собой. Анализ накопленного разными исследователями фактического материала позволяет допустить, что данные пути не равнозначны с экологической точки зрения, в частности, в онтогенезе [25]. Поэтому не исключено, что темные полосы на светлом фоне могут иметь особое терморегуляционное значение, механизм которого до сих пор почти не исследован и теоретически не обоснован.

В проанализированных популяциях *C. vindobonensis* средняя интенсивность окраски раковины (DG) уменьшается по направлению от западного региона Украины к ее юго-восточной части (табл. 4). При этом соответственно уменьшается доля раковин со слитыми между собой полосами (преимущественно фенотип 1(23)45) и возрастает относительное количество раковин с отсутствием отдельных полос (почти исключительно фенотип 10345) [1-5]. Однако даже на юго-востоке Украины фенотип 12345 остается доминирующим в популяциях *C. vindobonensis*, а его доля колеблется в среднем от 83% на юге Донецкой области до 59% на ее севере [1].

Рассчитанная средняя гомогенность окраски раковины (Hom) оказалась ниже для юго-запада, а не для юго-востока Украины: соответственно 0,14 и 0,29 (табл. 4). Но для юго-запада характерна довольно высокая доля в популяциях *C. vindobonensis* формы *pallescens* [2, 4], что также можно рассматривать как один из путей

увеличения гомогенности окраски раковин. Характерно, что доля формы *pallescens* в проанализированных выборках из Николаевской области [2] положительно скоррелирована со средней гомогенностью окраски (Hom) раковин с нормально пигментированными полосами: коэффициент линейной корреляции Пирсона равняется 0,516 ($\alpha < 0,05$). Связь частоты встречаемости формы *pallescens* со средней интенсивностью окраски (DG) раковин с нормально пигментированными полосами значительно слабее (-0,309) и не достигает статистически значимого уровня ($\alpha > 0,18$). Итак, увеличение доли формы *pallescens* в популяциях *C. vindobonensis* более связано не с общим осветлением раковин [4], а с увеличением гомогенности их окраски.

На юго-востоке форма *pallescens* почти полностью отсутствует: среди 12 исследованных популяций она присутствовала только в одном биотопе со специфическим микроклиматом, а именно в тростниковых зарослях на берегу озера [1]. На западе Украины форма *pallescens* встречается довольно регулярно, однако она полностью отсутствовала или была представлена небольшим количеством особей на исследованных открытых склонах с известняковыми выходами [3, 4], т.е. снова в биотопах со специфическими микроклиматическими условиями. Мы считаем, что выявленные закономерности подтверждают потенциальную роль полосатой окраски раковин в терморегуляции наземных моллюсков.

Оба рассмотренных выше вида рода *Cepaea* эволюционировали в условиях относительно теплого климата Западной (*C. nemoralis*) или Юго-Восточной (*C. vindobonensis*) Европы, при достаточно высоком уровне инсоляции. Для обоих видов можно считать нехарактерным образование светлых (белых или почти белых) раковин без полос. В популяциях *C. nemoralis* фенотип 00000 представлен преимущественно раковинами с розовой или коричневой фоновой окраской [6, 25 и др.]. На раковинах *C. vindobonensis* отсутствует преимущественно одна полоса [1-5, 24]; часто осветление верхней части раковины происходит не путем исчезновения двух верхних полос, а путем их сужения [1, 2, 4]. А в случае крайних проявлений формы *pallescens*, которые могут вести к образованию относительно однородно окрашенных раковин (см. выше), общий фон раковины становится относительно темным (желтоватым или даже коричневатым).

В отличие от упомянутых выше видов, типичным биотопом *C. hortensis* можно считать кустарниковые заросли. Из всех видов рода *C. hortensis* лучше всего приспособлен к холодному климату; его современный ареал простирается значительно далее на север по сравнению с *C. nemoralis* и особенно со степным видом *C. vindobonensis*. Соответственно в популяциях *C. hortensis* одним из доминирующих фенотипов являются желтые раковины без полос. Очевидно, такие фенотипы более устойчивы не только к экстремально высоким или низким температурам, но и к резким изменениям внешней температуры [7, 25].

Если рассмотреть изменения окраски раковин в проанализированных популяциях *C. hortensis* в направлении от Исландии, где обитают маргинальные северные популяции данного вида, до запада Украины (интродуцированные львовские колонии, адаптированные к более континентальному климату по сравнению с природным ареалом вида), можно выявить несколько общих тенденций, связанных между собой: 1) увеличение доли раковин без полос (морфа 00000) – в среднем от 13% в Исландии до 80% во Львове; 2) снижение средней интенсивности окраски раковин (DG) – от 5,35 до 1,07 (табл. 4); 3) увеличение среднего уровня

гомогенности окраски раковин (Hom) – от 1,65 до 4,06. При этом доля фенотипа 12345 среди раковин с 5 полосами (рис. 2) всегда остается высокой, достигая минимального значения (49%) в Исландии и максимального значения (89%) на острове Хидензее. Таким образом, для *C. hortensis* не удалось выявить тенденцию к увеличению относительной частоты встречаемости морфы 12345 с увеличением континентальности климата, характерной для *C. nemoralis* (см. выше).

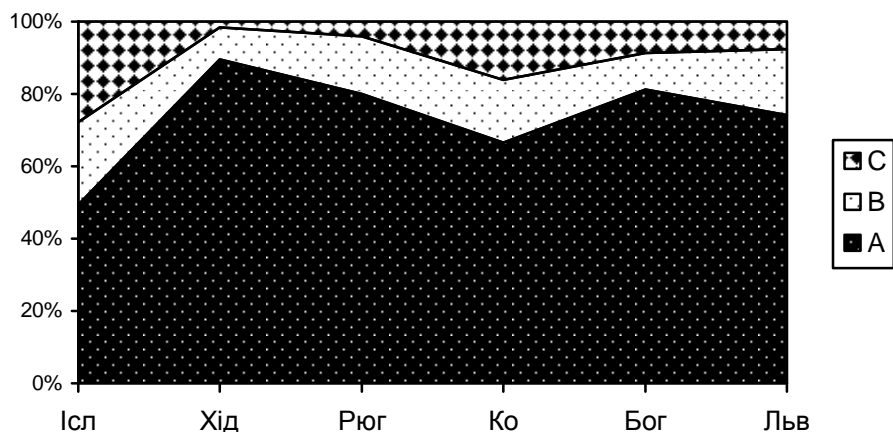


Рис. 2. Распределение групп фенотипов среди раковин *C. hortensis* с 5-ю полосами: А – все полосы не слиты между собой (фенотип 12345); В – одна пара слитых между собой полос; С – большее количество слитых полос; Бог – Богемия, Исл – Исландия, Ко – контроль, Льв – Львов, Рюг – Рюген, Хід – Хидензее.

Рассмотрим скоррелированность отдельных показателей в популяциях разных видов *Sepaea* и в разных регионах (табл. 6). Средняя интенсивность окраски верхней (DGu) и нижней (DGu) части раковины наиболее скоррелирована у *C. hortensis*. Во всех проанализированных регионах коэффициент линейной корреляции Пирсона для этой пары признаков превышает 0,98 (табл. 6), что является очень высоким уровнем корреляции. В контрольных немецких популяциях *C. nemoralis* коэффициент корреляции снижается до 0,27-0,65; в остальных проанализированных регионах не меньше 0,96, следовательно, приближается, а для Хидензее даже превышает аналогичные показатели у *C. hortensis* (табл. 6). У *C. vindobonensis* средняя интенсивность окраски нижней части раковины (DGu) остается почти неизменной в пределах отдельных популяций, регионов и даже между регионами (табл. 4). Поэтому отсутствует статистически достоверная зависимость между интенсивностью окраски верхней (относительно мало изменчивой по сравнению с другими видами рода *Sepaea*) и нижней (практически неизменной) части раковины. У *C. nemoralis* средняя интенсивность окраски раковины (табл. 4) или ее отдельных фрагментов (табл. 4, 5) в популяциях – значительно более изменчивый признак, чем у *C. vindobonensis*. Однако изменчивость окраски верхней части раковины в большинстве случаев несколько превышает изменчивость окраски ее нижней части. Это также можно считать приспособлением к обитанию в открытых биотопах с высоким

Таблица 6

Скоррелированность рассчитанных показателей в популяциях *Seraea*

Регион	Значения коэффициента Пирсона для пары показателей								
	DGo/DGu	DG12/DG34	DG12/DG23	DG12/DG34	DG12/DG45	DG23/DG34	DG23/DG45	DG34/DG45	DG-Hom
<i>Seraea nemoralis</i>									
Хидензее	0,998**	0,977**	0,980**	0,999**	0,997**	0,982**	0,979**	-0,920**	
Рюген	0,978**	0,944**	0,963**	0,987**	0,981**	0,946**	0,954**	-0,874**	
Контроль-1	0,269	0,227	0,796**	0,262	0,681**	0,576*	0,941**	-0,854**	
Контроль-2	0,655**	0,614**	0,879**	0,659**	0,858**	0,796**	0,951**	-0,924**	
Богемия	0,964**	0,884**	0,921**	0,968**	0,965**	0,884**	0,898**	-0,897**	
<i>Seraea hortensis</i>									
Исландия	0,982**	0,993**	0,981**	0,972**	0,985**	0,960**	0,969**	-0,127	
Хидензее	0,995**	0,994**	0,997**	0,996**	0,999**	0,998**	0,999**	-0,994**	
Рюген	0,984**	0,992**	0,993**	0,988**	0,995**	0,990**	0,997**	-0,997**	
Контроль	0,989**	0,990**	0,995**	0,994**	0,994**	0,996**	0,995**	-0,875**	
Богемия	0,991**	0,997**	0,991**	0,998**	0,989**	0,992**	0,995**	-0,956**	
Львов	0,998**	0,998**	0,997**	0,998**	0,999**	>0,999**	>0,999**	-0,996**	
<i>Seraea vindobonensis</i>									
Украина-3	0,127	0,266	0,818*	0,150	0,661	0,144	0,121	0,871*	
Украина-ПЗ	0,365	-0,287	0,965**	0,413	-0,217	0,311	-0,305	-0,402	
Украина-ПС	0,013	0,262	0,994**	0,005	0,263	0,010	0,924**	-0,968**	

Примечания: З – запад; ПЗ – юго-запад; ПС – юго-восток; * – достоверно при $\alpha < 0,01$; ** – достоверно при $\alpha < 0,001$; остальные условные обозначения см. в методике. Жирным шрифтом выделено максимальные значения для каждой пары участков; подчеркнута максимальные значения для каждого региона.

уровнем инсоляции, где адаптация к конкретным микроклиматическим условиям происходит преимущественно за счет интенсивности окраски верхней части раковины.

Если рассматривать интенсивность окраски каждого из 4-х выделенных участков раковины (табл. 5), в контрольных немецких популяциях *C. nemoralis* наиболее тесно скоррелированной является окраска подпериферийного (DG34) и надпупочного (DG45) участков, коэффициент линейной корреляции Пирсона для которых составляет 0,94-0,95 (табл. 6). Несколько меньше является скоррелированность окраски двух верхних участков раковины (DG12 и DG23), коэффициент Пирсона для которых равняется 0,80-0,88. Между верхними (DG12, DG23) и нижними (DG34, DG45) участками раковины уровень корреляции значительно ниже и не всегда достигает статистически значимого уровня (табл. 6). Так, на первом контрольном участке интенсивность окраски подшовного участка раковины (DG12) изменяется почти независимо от интенсивности окраски ее нижней части. Это приводит к увеличению контраста между окраской верхней и нижней части раковины в части популяций (рис. 3), что можно рассматривать как адаптацию к обитанию в открытых биотопах с высоким уровнем инсоляции [25].

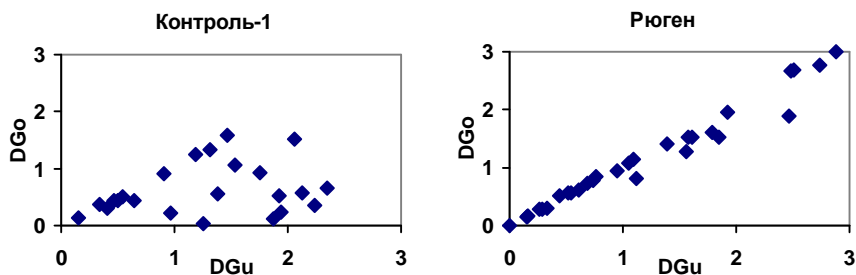


Рис. 3. Соотношение средней интенсивности окраски верхней (DGo) и нижней (DGu) части раковины в популяциях *C. nemoralis* из разных регионов. В правой нижней части графиков – популяции с относительно светлым верхом и темным низом раковин.

Как уже упоминалось выше, с продвижением на север (острова Рюген и Хидензее) и юго-восток (Богемия) средняя интенсивность окраски верхней части раковины в популяциях *C. nemoralis* возрастает (табл. 4). При этом наиболее скоррелированной становится интенсивность окраски подшовного и надпупочного, над- и подпериферийного участков. В первом случае коэффициент корреляции Пирсона не меньше 0,97, во втором – 0,96 (табл. 6). Возрастает по сравнению с контролем и уровень корреляции для других пар участков, за исключением DG34 и DG45. Скоррелированность средней интенсивности окраски этой пары участков, во-первых, изменяется не так сильно, во-вторых, уровень корреляции несколько снижается по направлению от северо-запада до юго-востока, т.е. с увеличением континентальности климата.

В целом скоррелированность интенсивности окраски разных участков раковины наиболее высока для островных популяций *C. nemoralis*, особенно для популяций с небольшого острова Хидензее. Для *C. hortensis* скоррелированность средней интенсивности окраски разных участков раковины в популяциях, в целом,

выше, чем у *C. nemoralis* (табл. 6). При этом она достигает максимального уровня в интродуцированных львовских колониях *C. hortensis* (не ниже 0,997 для всех пар участков), несколько меньше на острове Хидензее (не ниже 0,994). Во всех случаях речь идет об относительно небольших и изолированных территориях, заселенных цепеями [26].

В проанализированных популяциях *C. vindobonensis* скоррелированно изменяется преимущественно лишь окраска верхней части раковины (табл. 6). При этом уровень корреляции между средней интенсивностью окраски подшовного и надпериферийного участков несколько возрастает в направлении от запада (0,82) к юго-востоку (0,99) Украины.

Если сравнить изменчивость среднепопуляционных значений рассчитанных формальных показателей (табл. 4, 5) в каждом из проанализированных регионов и изменчивость их среднерегиональных значений, можно сделать следующие выводы.

1) У *C. nemoralis* приспособление к макроклиматическим особенностям отдельных регионов происходит преимущественно за счет средней интенсивности окраски верхней части раковины (особенно ее подшовного участка), а к мезо- и микроклиматическим особенностям заселенных моллюсками биотопов внутри одного региона – за счет средней интенсивности окраски и верхней, и нижней части.

2) У *C. hortensis* в обоих случаях почти одинаково изменяется средняя интенсивность окраски всех участков раковины.

3) У *C. vindobonensis* средняя интенсивность окраски нижней части раковины остается почти неизменной в пределах отдельных регионов и между регионами; следовательно, приспособление к макро- и микроклиматическим особенностям заселенных моллюсками биотопов происходит исключительно за счет верхней части раковины.

Таким образом, чем теснее связь вида с открытыми, а особенно с воткрытыми ксеротермными биотопами (см. выше), тем большее адаптационное значение приобретает окраска верхней части раковины, тем слабее зависимость средней интенсивности окраски верхней и нижней части раковины в популяциях. И, наоборот, для типично кустарникового вида *C. hortensis* характерна высокая скоррелированность интенсивности окраски разных участков раковины (табл. 6). Это можно объяснить тем, что при передвижении по ветвям и листьям кустарников нижняя часть раковины довольно часто оказывается сориентированной вверх. Следовательно, разные участки раковины могут почти одинаково освещаться солнцем. При таких условиях формирование раковины с относительно светлым верхом и темным низом может оказаться селективно невыгодным.

Выводы

Проведенная работа показала перспективность использования формализованного статистического анализа для экологической интерпретации результатов фенетических исследований полиморфных видов наземных моллюсков, в частности, представителей рода *Sepaea*. Предложенная методика может быть в дальнейшем использована для видов, исходным типом окраски которых является относительно светлая раковина с 5-ю темными полосами, например, для распространенного на юге Украины *Helix albescens* [4].

Результаты формализованного статистического анализа не только подтверждают некоторые закономерности, полученные путем анализа частот отдельных фенотипов или их групп [26], но и дополняют их, позволяют получить более целостную картину изменений окраски раковин в популяциях под влиянием климатических факторов.

Результаты проведенного анализа подтвердили некоторые сделанные ранее теоретические предположения автора [25], в частности, относительно связи видоспецифических особенностей фенетической структуры с эволюционной историей и экологией моллюсков рода *Cepaea*.

Установлено, что у видов, хорошо приспособленных к обитанию в открытых биотопах с высоким уровнем инсоляции, гомогенность окраски раковин в популяциях уменьшается с увеличением континентальности климата. Четко отделенные дискретные полосы на раковине, очевидно, выполняют терморегуляционную функцию, не ограниченную увеличением средней интенсивности окраски раковины.

1. Гураль-Сверлова Н.В., Мартинов В.В. Конхологические особенности популяций *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на территории Донецкой области // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона: Межвед. сб. науч. работ / Отв. Ред. С.В.Беспалова. – Донецк: ДонНУ, 2007. Вып. 7. – С. 85-92.
2. Крамаренко С.С., Хохуткин И.М., Гребенников М.Е. Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Cepaea vindobonensis* (Pulmonata; Helicidae) в урбанизированных и природных популяциях // Экология. – 2007. – № 1. – С. 42-48.
3. Сверлова Н.В., Кирпан С.П. Фенетична структура популяцій *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на заході України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2004. – Т. 19. – С. 107-114.
4. Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. – Львов, 2006. – 226 с.
5. Сверлова Н.В. Вплив урбанізації на конхологічні параметри *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на заході України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2007. – Вип. 23. – С. 85-94.
6. Сверлова Н.В. Особенности фенетической структуры интродуцированных популяций *Cepaea nemoralis* // Фальцфейнівські читання: Зб. наук. праць. – Херсон: ПП Вишемирський, 2007. – С. 287-292.
7. Arnason E., Grant P. R. Climatic selection in *Cepaea hortensis* at the northern limit of its range in Iceland // Evolution. – 1976. – Vol. 30. – P. 499-508.
8. Boettger C. R. Die Verbreitung der Landschneckengattung *Cepaea* Held in Deutschland // Arch. Moll. – 1926. – B. 58. – S. 11-24.
9. Cain A. J. Ecology and ecogenetics of terrestrial molluscan populations // The Mollusca Ecology / Ed. W.D.Russel-Hunter. – London: Academ. Press, 1983. – Vol. 6. – P. 597-647.
10. Cameron R. A. D., Carter M. A., Palles-Clark M. A. *Cepaea* on Salisbury Plain: patterns of variation, landscape history and habitat stability // Biol. J. Linn. Soc. – 1980. – Vol. 14, N 3-4. – P. 335-358.
11. Cameron R. A. D. *Cepaea* research 1900-1950; to many problems for a solution? // Arch. Nat. Hist. – 1997. – Vol. 25, N 3. – P. 401-412.
12. Clarke B. C., Arthur W., Horsley D. T., Parkin D. T. Genetic variation and natural selection in pulmonate molluscs // Pulmonates / Eds. V.Fretter, J.F.Peake. – New York: Academ. Press, 1978. – Vol. 2A. – P. 219-270.
13. Clench W. J. Additional notes on the colony of *Helix nemoralis* at Marion, Mass. // Nautilus. – 1930. – Vol. 44. – P. 13-14.

14. Goodhart C.B. Why are some snails visibly polymorphic, and others not? // Biol. J. Linn. Soc. – 1987. – Vol. **31**. – P. 35-58.
15. Honěk A. Distribution and shell colour and banding polymorphism of the *Cepaea* species in Bohemia // Acta Soc. Zool. Bohem. – 1995. – Vol. **59**. – P. 63-77.
16. Johnson C.W. Further notes on the colony of *Helix nemoralis* in Massachusetts // Nautilus. – 1927. – Vol. **41**. – P. 47-49.
17. Kerney M. P., Cameron R. A. D., Jungbluth J. H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. – Hamburg; Berlin: Parey, 1983. – 384 s.
18. Landman M.A. Statistics on a colony of *Cepaea nemoralis* // Nautilus. – 1956. – Vol. **69**, N 3. – P. 104-106.
19. Owen D. F., Bengtson S. A. Polymorphism in the land snail *Cepaea hortensis* in Iceland // Oikos. – 1972. – Vol. **23**. – P. 218-225.
20. Rost H. Studies on *Cepaea hortensis* (Müll.) in Northern Norway // Astarte. – 1952. – Vol. **2**. – P. 1-10.
21. Schilder F.A. Über die Bändervariationen unserer *Cepaea*-Arten // Archiv für Molluskenkunde. – 1923. – B. **55**. – S. 63-72.
22. Schilder F. A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. – Jena: G. Fischer-Verlag, 1953. – 92 S.
23. Schilder F. A., Schilder M. Zum Problem des Zusammenlebens nahe verwandter Tierarten // Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. – 1955. – B. **4**, H. 5. – S. 941-976.
24. Schilder F. A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas. – Jena: G. Fischer-Verlag, 1957. – S. 93-206.
25. Sverlova N. Landschnecken-Farbpolymerismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malak. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2004. – B. **22**. – S. 131-145.
26. Sverlova N. Zur Auswertung der Diversität und Struktur des Polymorphismus bei den Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Muller, 1774) und *C. nemoralis* (Linné 1758) am Beispiel isolierter Populationen // Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe. – 2004. – B. **80**, H. 2. – S. 159-180.
27. Taylor J. W. Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. – Vol. **3**. – Leeds, 1914. – 522 p.
28. Valovirta I., Halkka O. Colour polymorphism in northern peripheral populations of *Cepaea hortensis* // Hereditas. – 1976. – Vol. **83**. – P. 123-126.

Державний природознавчий музей НАН України
e-mail: sverlova@museum.lviv.net