

Landschnecken-Farbpolyorphismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora)

NINA SVERLOVA

Staatliches Museum für Naturkunde Lwow, Teatralna Straße 18, 79008 Lwow, Ukraine; sverlova@museum.lviv.net

Abstract. Colour polymorphism of land snails on the physical grounds. – The regularity of the land snail polymorphism (especially of *Cepaea* and *Bradybaena* species), established by various authors, were analysed from the standpoint of thermal selection. Accepted interpretation of this selection may be expanded. The higher frequencies of lighter (darker) phenotypes correspond not only to warmer (colder) or sunny (shaded) habitats. More stable conditions of environment (woods, coastal areas etc.) might be favourable for darker shells. Lighter shells appears to be the particular advantageous for younger snails. Ontogenetic changing of the shell colour and interspecific distinction in morph distribution of *Cepaea* species are discussed also in connection with thermal selection.

Kurzfassung. Die von verschiedenen Autoren festgestellten Gesetzmäßigkeiten des Polymorphismus von Landschneckenarten (überwiegend aus den Gattungen *Cepaea* und *Bradybaena*) wurden vom Standpunkt einer thermischen Selektion aus analysiert. Die übliche Interpretation dieser Selektion lässt sich erweitern. Höhere Frequenzen von helleren (dunkleren) Phänotypen entsprechen nicht nur wärmeren (kälteren) oder sonnigen (schattigen) Habitaten. Dunklere Schalen sollten außerdem unter stabileren Umweltbedingungen (Wälder, Küstengebiete etc.) begünstigt sein. Hellere Schalen scheinen bei jüngeren Schnecken besonders vorteilhaft zu sein. Die ontogenetischen Änderungen der Schalenfärbung sowie die interspezifischen Unterschiede der Morphenverteilung bei *Cepaea*-Arten werden auch in einem Zusammenhang mit der thermischen Selektion diskutiert.

Key words. Colour polymorphism, thermal selection, land snails, *Cepaea*, *Bradybaena*.

Einleitung

Mehrere Schneckenarten sind polymorph nach der Schalenfärbung, die solche Merkmale wie Schalengrundfarbe, Bänderung etc. einschließt. Es wurde viel über eventuelle Ursachen der Bildung bzw. Aufrechterhaltung einer bestimmten Struktur des Farbpolyorphismus in den Populationen bzw. Kolonien von Landschnecken und vor allem bei Bänderschnecken (Gattung *Cepaea*) diskutiert. Man darf hier nur einige größere und bekanntere Übersichten zu diesem Thema erwähnen (CAIN 1983; CAMERON 1997; CLARKE et al. 1978; JONES et al. 1977). Manche Autoren versuchten, die einzelnen den Polymorphismus beeinflussenden Faktoren zu absolutisieren oder wenigstens stark zu überschätzen, z. B. zufällige populationsgenetische Faktoren in den Arbeiten von DIVER (1939), LAMOTTE (1951), SCHILDER & SCHILDER (1957). Diesen stochastischen Faktoren wurden oft visuelle Selektion durch Feinde (CAIN & SHEPPARD 1950, 1954; SHEPPARD 1951; CLARKE 1960, 1962) oder eine klimatische Selektion (ARNASON & GRANT 1976; ARNOLD 1968, 1969; CAMERON 1992; RICHARDSON 1974) gegenübergestellt. Heute ist aber klar, dass mehrere selektive und nichtselektive Faktoren in den natürlichen Populationen von polymorphen Landschnecken zusammenwirken müssen (COOK 1998; JONES et al. 1977; YABLOKOV 1987 u. a.), um ein beobachtetes, oft sehr mosaikartiges Bild der Struktur des Polymorphismus innerhalb einer Population, eines Biotops bzw. eines geographischen Raums hervorzurufen.

Tab. 1: Vorkommen von Bänderverschmelzungen an Schalen ausgewachsener Individuen von *C. hortensis* in Lwow, Ukraine (insgesamt 153 Schalen). [Der Unterschied ist von der Morphenverteilung an der vorhergehenden Stelle des letzten Schalenumgangs berechnet].

Anzahl von Bänderverschmelzungen	Abstand von der Schalenmündung			
	360°	90°	45°	0°
0	81.7	67.3	52.9	32.1
1	16.3	20.3	25.5	22.9
2	2.0	9.8	11.1	20.9
3	0	2.0	5.9	10.4
4	0	0.6	4.6	13.7
Unterschied, χ^2		14.8	11.2	21.6
Wahrscheinlichkeit, α		< 0.01	< 0.05	< 0.01

Bei einer großen Zahl von zusammenwirkenden Faktoren ist es klar, dass einige den Landschnecken-Polymorphismus beeinflussende Faktoren ungenügend berücksichtigt oder unterschätzt bleiben könnten. Dazu sollten nach der Meinung der Autorin auch die thermischen Eigenschaften der Schneckenschalen mit unterschiedlicher Färbung gehören, wenn es auch in einem scheinbaren Widerspruch zum Vorhandensein mehrerer experimenteller Arbeiten (HEATH 1975; HOŇEK 1993; JONES 1973; STAIKOU 1999 u. a.) sowie Übersichten (CAIN 1983; CLARKE et al., 1978; JONES et al. 1977) steht.

Die vorliegende Arbeit macht einen Versuch, manche für die Landschneckenarten bzw. -populationen festgestellte Gesetzmäßigkeiten des Polymorphismus aus physikalischen Gründen theoretisch zu erläutern. Es bedeutet aber keine Ablehnung oder Unterschätzung anderer selektiver und unselektiver (stochastischer) Faktoren. Die Arbeit sollte nur zeigen, dass die Rolle der physikalischen Vorgänge im Schnecken-Polymorphismus bedeutender, komplizierter und vielseitiger sein dürfte als sie bisher gewöhnlich gedeutet wurde. Wenn auch die thermischen Eigenschaften von Schneckenschalen in einigen Teilen der Arbeit als einziger auf den Polymorphismus einwirkender Faktor betrachtet zu werden scheinen, liegt es mehr an einem Bestreben, die Wichtigkeit gerade dieses Faktors hervorzuheben und seine eventuelle Unterschätzung bei manchen Autoren zu kritisieren. Die Arbeit sollte auch einige noch ungelöste Probleme sowie weitere Forschungsaussichten auf diesem Gebiet offen legen und also einen theoretischen Beitrag zum Problem des Farbpolymorphismus bei Landschnecken leisten.

Material und Methodik

Die vorliegende Arbeit hat einen überwiegend theoretischen und Diskussionscharakter und stützt sich auf allgemeine physikalische Gesetzmäßigkeiten (HEYER 1977; LANDSBERG 1986) sowie zahlreiche Literaturangaben über den Farbpolymorphismus von Landschnecken. Die meisten zitierten Arbeiten sind den folgenden Arten gewidmet: *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758), *C. hortensis* (O. F. Müller, 1774), *C. vindobonensis* (Férussac, 1821), *Bradybaena fruticum* (O. F. Müller, 1774). Dazu gehören auch die eigenen Publikationen der Autorin zum Polymorphismus der eingeschleppten Kolonien von *C. hortensis* in Lwow, Westukraine (SVERLOVA 2001, 2002). Die Arbeit versucht nicht, alle Publikationen zum Thema des Landschnecken-Polymorphismus oder sogar zur klimatischen oder thermischen Selektion bei diesen Tieren zu überblicken. Sie erwähnt meist nur die Angaben, die für die Begründung der theoretischen Leitsätze notwendig sind oder besonders anschaulich sein könnten.

Für Illustrationen (Abb. 1, 2; Tab. 1) werden auch einige unveröffentlichte Daten der Autorin benutzt. Tab. 1 zeigt die Häufigkeit des Vorkommens der Bänderverschmelzungen an den Schalen von 153 ausgewachsenen Individuen von *C. hortensis* aus einer Parkanlage in Lwow

(Westukraine). Die Tiere wurden im August 2002 in einem Biotop gesammelt, in dem Strauch- und hohe Krautpflanzen vorherrschten (maximaler Beschattungsgrad durch Bäume bis 50%). Die Bänderverschmelzungen wurden an 4 Stellen des letzten Schalenumgangs registriert: an der Mündung, bei 45°, 90° und 360° vor der Mündung. Bei 2 verschmolzen-gebänderten Schalen aus dieser Probe wurde die relative Breite von dunklen und hellen Abschnitten an denselben Stellen gemessen und in Abb. 1 gezeigt. Für Abb. 2 wurde eine Stichprobe von *C. nemoralis* aus Gdansk (Nordpolen) benutzt. 216 ausgewachsene Tiere wurden im Juli 1999 an einem Straßenrand gesammelt. Sie besiedelten überwiegend Sträucher bei einem maximalen Beschattungsgrad durch Bäume gegen 25%.

Polymorphe Schalenmerkmale in der Regulierung der Wärme- und Wasserbalance von Landschnecken

Die Regulierung der Wärme- und Wasserbalance bei den Landschnecken ist im ganzen als ein Kompromiss darzustellen. Die Tiere sollen einerseits die für ihren Metabolismus optimalen Körpertemperaturen erreichen und andererseits eine Überhitzung und eine damit verbundene Austrocknung vermeiden. Bei einer niedrigen Luftfeuchtigkeit könnten aber sogar die optimalen Körpertemperaturen durch eine Verdunstungszunahme gefährlich sein. Weiter werden als nachteilig nicht nur lebensgefährliche Überhitzung oder Austrocknung (BANTOCK 1980; RICHARDSON 1974) sondern auch die eventuelle und für eine Selektion nicht unbedeutende Wachstumsverzögerung bzw. Fortpflanzungsverspätung neben der Abnahme der allgemeinen Lebensfähigkeit oder Fertilität (WOLDA 1967) angesehen. Neben physiologischen und Verhaltens-Anpassungen (JAREMOVIC & ROLLO 1979) sollten die physikalischen Eigenschaften der Schale eine Hauptrolle bei der Regulierung des Wärmeaustauschs zwischen einer Schnecke und ihrer Umwelt spielen. Zu diesen physikalischen Eigenschaften sollten verschiedene konchologische Merkmale (Schalenfärbung, -größe, -form, Dicke der Schalenwand, Oberflächenstruktur usw.) beitragen.

Am Wärmetausch zwischen einer Schneckenschale und der Umwelt sind verschiedene physikalische Vorgänge beteiligt. Bei der Wärmeleitung spielt die Schalen- bzw. Körperfärbung keine Rolle. Bei der Wärmeübertragung durch Strahlung absorbieren aber dunklere Schneckenschalen wie andere dunklere Oberfläche mehr Strahlungsenergie. Die eigene Ausstrahlung einer dunkleren Schale soll nach der verallgemeinerten Formulierung des Kirchhofschen Gesetzes (LANDSBERG 1986) auch größer sein. Dunklere Phänotypen sollten sich also bei den in ihrer Umwelt stets vorhandenen Temperaturschwankungen einerseits etwas schneller erwärmen und andererseits etwas schneller abkühlen als die Schnecken mit helleren Schalen.

Dieser Unterschied sollte mit der Zunahme der Strahlungsintensität auch steigen und eine maximale und am besten zu registrierende (STAIKOU 1999) Temperaturdifferenz zwischen einer dunklen und einer hellen Schale bei direkter Sonnenbestrahlung verursachen. Die meisten experimentellen Arbeiten (HEATH 1975; JONES 1973) sowie Übersichten (CAIN 1983; CLARKE et al. 1978; JONES et al. 1977) berücksichtigten allein diesen Fall. Die Sonnenstrahlung wurde manchmal durch eine Lampe ersetzt (BOETTGER 1954; HOŇEK 1993). Das oben Gesagte führt zu 2 wichtigen Missverständnissen. Erstens wird die Bedeutung der Schalenfärbung für eine Thermoregulation allein in offenen Habitaten anerkannt. (Mehrere große Landschnecken und darunter auch *Cepaea*-Arten besiedeln aber sogar in Waldbiotopen oft lichtere Bestände, Waldränder etc., wo eine direkte Sonnenstrahlung zeitweise von Bedeutung sein könnte). Als Hauptbestandteil einer natürlichen Selektion in beschatteten Biotopen sollten in diesem Fall die visuell orientierten Feinde betrachtet werden. Es könnte also eine gewisse Überschätzung der Rolle der visuellen Selektion verursachen.

Zweitens werden die erwarteten Ergebnisse einer klimatischen Selektion bei polymorphen Landschneckenarten oft nicht ganz korrekt gedeutet. Nach diesen Ansichten sollten dunklere (gebänderte und besonders verschmolzen-gebänderte im Gegensatz zu bänderlosen, rote und braune im Gegensatz zu gelben) Schalen in kälteren Teilen des Verbreitungsgebietes sowie in kälteren Biotopen begünstigt sein (BANTOCK 1980; CLARKE et al. 1978 u. a.). Die nördlichen marginalen Populationen von *C. hortensis* auf Island (ARNASON & GRANT 1976;

BENGTSON et al. 1976, 1979; OWEN & BENGTSON 1972), Finnland (VALOVIRTA & HALKKA 1976), Russland (ALEXANDROV & SERGIEVSKI 1980; SERGIEVSKI 1982) zeigen wirklich eine deutliche Dominanz von Schnecken mit gebänderten Schalen. Für Island ist auch eine relativ hohe Frequenz von verschmolzen-gebänderten Schalen kennzeichnend. Einen scheinbaren Widerspruch mit der Theorie der klimatischen Selektion zeigen aber folgende Beobachtungen. Die insgesamt niedrige Frequenz von bänderlosen Individuen von *C. hortensis* auf Island steigt etwas nicht in wärmeren, sondern in kälteren Habitaten (ARNASON & GRANT 1976). Schnecken mit bänderlosen Schalen dominieren in nord-norwegischen Populationen dieser Art (ROST 1952), die unter besonders ungünstigen Klimabedingungen zu leben scheinen. In Silbury Hill, England (WALL et al. 1980) wurden die höchsten Frequenzen von verschmolzen-gebänderten Schalen in den Kolonien von *C. hortensis* registriert, die die mit der Sonne am besten bestrahlten südlichen Seite der Hügelspitze besiedelten. Andere ähnliche Tatsachen und scheinbare Widersprüche sind in der Übersicht von CLARKE et al. (1978) gut beschrieben.

Ein Missverständnis lässt sich aber auf eine einseitige Auswertung der physikalischen Bedeutung der Schalenfärbung (s. o.) zurückführen. Unter der Berücksichtigung aller sichtbaren und infraroten Strahlungen (eine diffuse Sonnenstrahlung in beschatteten Habitaten, eine vom Boden ausgehende Wärmestrahlung sowie eigene Ausstrahlung der Schale eingeschlossen) ist es dagegen vorauszusehen, dass hellere Schalen nicht nur unter den für die Art extrem heißen oder trockenen, sondern auch unter extrem kalten Umweltbedingungen vorteilhaft sein sollten (ARNASON & GRANT 1976; ARNOLD 1968, 1969; CAMERON 1992; LAMOTTE 1959). Dunklere Phänotypen dürften dagegen unter gemäßigtem kühlen, aber relativ stabilen Klimabedingungen begünstigt sein, z. B. an der Meeresküste oder im Wald (KOSTIN & POKROVSKAYA 1953). Sie sind aber empfindlicher gegen ein plötzliches Sinken der äußeren Temperatur, z. B. in der Nacht (ARNASON & GRANT 1976). Dunklere Schnecken könnten dabei nicht nur schneller zu einem unaktiven Zustand übergehen, sondern auch weniger Zeit haben, um ein geeignetes Versteck zu erreichen.

Tägliche und nächtliche Schwankungen der Schalen- und Körpertemperatur sollten bei dunkleren Morphen im Ganzen besser ausgeprägt sein. Es dürfte wahrscheinlich in manchen Fällen die Periode verkürzen, wenn die Schnecke die für ihren Metabolismus optimale Körpertemperatur hat. Größere Schwankungen der Körpertemperatur dürften auch für eine allgemeine Lebensfähigkeit ungünstig sein. Hellere Phänotypen haben deshalb einen Vorteil in Biotopen bzw. Gebieten mit größeren Schwankungen der Temperatur sowie Feuchtigkeit. Sie dominieren in der Tat in offenen Habitaten (CLARKE 1960; RAMOS 1984; SCHNETTER 1950 u. a.). Dies sollte auch für die Gebiete mit einem kontinentaleren Klima gelten. Die eingeschleppten Kolonien von *C. hortensis* in Lwow (Westukraine), die östlich von der natürlichen Arealgrenze dieser Art leben, zeigen meist eine gut ausgeprägte Dominanz von bänderlosen Schalen (SVERLOVA 2001, 2002), die für Mitteleuropa im Ganzen nicht kennzeichnend ist (SCHILDER & SCHILDER 1957).

Das Stadtklima ist im Ganzen etwas wärmer als das der Stadtumgebung, ist aber durch die Abschwächung des nächtlichen Temperaturminimums und demgemäß durch eine geringere Tagesamplitude der Temperatur besonders gekennzeichnet (HEYER 1977). SCHILDER & SCHILDER (1957) haben bei einem großen *Cepaea*-Material gezeigt, dass die verschmolzen-gebänderten Schalen von *C. hortensis* und *C. nemoralis* in menschlichen Siedlungen und in ihrer unmittelbaren Umgebung statistisch gesichert häufiger auftreten. Dies gilt auch für die Stadtpopulationen von *C. vindobonensis* in Lwow, Westukraine (unveröffentlichte Angaben der Autorin) und in Nikolaew, Südukraine (mündliche Mitteilung von Dr. S. Kramarenko).

Weiter wird meist ein Begriff „thermische Selektion“ statt „klimatischer Selektion“ verwendet. Er soll vor allem betonen, dass gerade die durch die polymorphe Färbung hervorgerufenen thermischen Besonderheiten von Schneckenschalen als eine Basis für solche Selektion betrachtet werden. Eine klimatische bzw. mikroklimatische Selektion dürfte auch auf andere und mit der Schalenfärbung nicht direkt verbundene Eigenschaften einwirken, z. B. auf die physiologischen Eigenschaften (ABDEL-REHIM 1984; KHOKHUTKIN 1997; STEIGEN 1979) sowie Verhaltensreaktionen (KAVALIERS 1992; WOLDA 1965) verschiedener Morphen. Diese lassen sich aber manchmal auch als Anpassungen interpretieren, die im Zusammenhang mit den thermischen Eigenschaften der Schalen bestimmter

Phänotypen evolvieren sollten. Die Intensität des Metabolismus von ungebänderten Schnecken hängt stärker von der Temperatur ab (KHOKHUTKIN 1997; STEIGEN 1979), während die Schwankungen der Körpertemperatur bei dieser Morphe schwächer ausgeprägt sein sollten (s. o.). Dies dürfte wahrscheinlich eine geringere Absorption der Radiationsenergie bei einer helleren Schale teilweise kompensieren. Andere Differenzen, z.B. die in der Verhaltens-Thermoregulation (KAVALIERS 1992), tragen zur Auswahl der für diese Morphe am besten geeigneten mikroklimatischen Bedingungen innerhalb des Habitats bei. Bei einem unterschiedlichen Verhalten von zwei Morphphen (BURLA & COSTELI 1993; CHANG 1991; LIVSHITS 1981; SEDLMAIR 1956) ist es aber oft schwer zu entscheiden, ob dieser Unterschied direkt durch die Schalenfärbung verursacht wird oder mit dieser Färbung allein genetisch gekoppelt ist. Es dürfte vielleicht teilweise mit den künstlich gefärbten Schalen (TILLING 1983) geprüft werden. Eine künstliche Färbung der Schalenoberfläche sollte aber nicht ganz einer natürlichen Schalenfärbung gleichen.

Die Ergebnisse der Laborexperimente mit den Landschnecken sind manchmal schwer auszuwerten, da sie durch mehrere Faktoren beeinflusst sind. Das einfache Ersetzen der Sonnenbestrahlung durch eine Lampe (BOETTGER 1954; HOŇEK 1993) wurde schon oben erwähnt. Nach den Resistenzversuchen von SEDLMAIR (1956) und dem Versuch 3 von BOETTGER (1954) zeigen hellere *Cepaea*-Phänotypen keine größere Resistenz gegen hohe Temperatur sowie Austrocknung, die sich auf die thermischen Eigenschaften ihrer Schalen nicht zurückführen lässt. In einem Thermostaten (BOETTGER 1954) haben alle Schnecken und ihre Schalen gleiche Temperatur unabhängig von deren Färbung. An der im Labor untersuchten Temperaturpräferenz unterschiedlicher *Cepaea*-Morphphen (BERGSTROM & WHELAN 1988; SEDLMAIR 1956) dürften aber mehrere Faktoren beteiligt sein (s. o.), darunter auch die Wärmeleitung durch die Fußsohle. Deutlichere und eindeutige Ergebnisse wurden aber von SEDLMAIR (1956) erhalten, ein relativer Beitrag der Wärmestrahlung sollte in diesem Fall (bei einer größeren Temperaturdifferenz an den Enden der Temperaturorgel und einer kürzeren Versuchsdauer) auch größer sein.

Die Rolle der polymorphen Schalenfärbung bei der Regulierung der Wärme- und Wasserbalance bei Landschnecken ist in einem funktionellen Zusammenhang mit anderen konchologischen Merkmalen exakter auszuwerten. Dazu gehören die Schalendicke (GEBHARDT-DUNKEL 1953; MACHIN 1967), -größe und sehr wahrscheinlich auch die Schalenform. Bei einer aktiven Schnecke dürfte auch die bei mehreren Landschneckenarten variable Körperfärbung (BURKE 1989; VATER 1965) von Bedeutung sein. Eventuelle Einwirkung der Schalendicke und -größe wird im folgenden Kapitel kurz behandelt, da sich die größten Unterschiede hinsichtlich dieser Parameter gerade in der Ontogenese beobachten lassen. Einige Literaturangaben (BURLA & STAHEL 1983) sowie die vorläufigen Ergebnisse eigener Untersuchungen an *C. hortensis* lassen aber eine funktionelle Wechselwirkung der Schalenfärbung und -größe bei der Formierung der thermoregulatorischen Eigenschaften der Schalen auch bei ausgewachsenen Individuen vermuten.

Schalenfärbung in der Ontogenese

Eine Verdunkelung der Schalenfärbung erfolgt bei polymorphen Landschneckenarten auf zweierlei Weise: durch eine Verdunkelung der Schalengrundfarbe und durch das Vorkommen von dunkleren Bändern (seltener Flecken), ihre Erweiterung (ROTARIDES 1926; SCHILDER & SCHILDER 1935) sowie Verschmelzung. Bei ausgewachsenen Schnecken gleicht z. B. eine gelbe Schale mit 5 breiten verschmolzenen Bändern nach ihrem Dunkelheitsgrad einer bänderlosen braunen Schale (CLARKE 1960). Beide Varianten dürften aber in der Ontogenese für eine thermische Selektion nicht gleichwertig sein. Bei *Cepaea*-Arten schlüpfen alle Individuen aus dem Ei mit einer bänderlosen Schale. Die Schalenbänder treten erst später und meist in einer bestimmten Reihenfolge auf (ANDREASSEN 1978; LANG 1904; SVERLOVA 2002). Die zum Vorschein kommenden Bänder sind zuerst sehr schmal, ihre Gesamtbreite nimmt nur einen kleinen Teil des entsprechenden Schalenumgangs ein. Die absolute und relative Bänderbreite nimmt bei einer wachsenden Schale allmählich zu (Abb. 1). Die zur Verdunkelung der Schale wesentlich beitragenden Bänderverschmelzungen treten auch erst ab einem gewissen Stadium der Schalenbildung auf (BOETTGER 1950; LANG 1904).

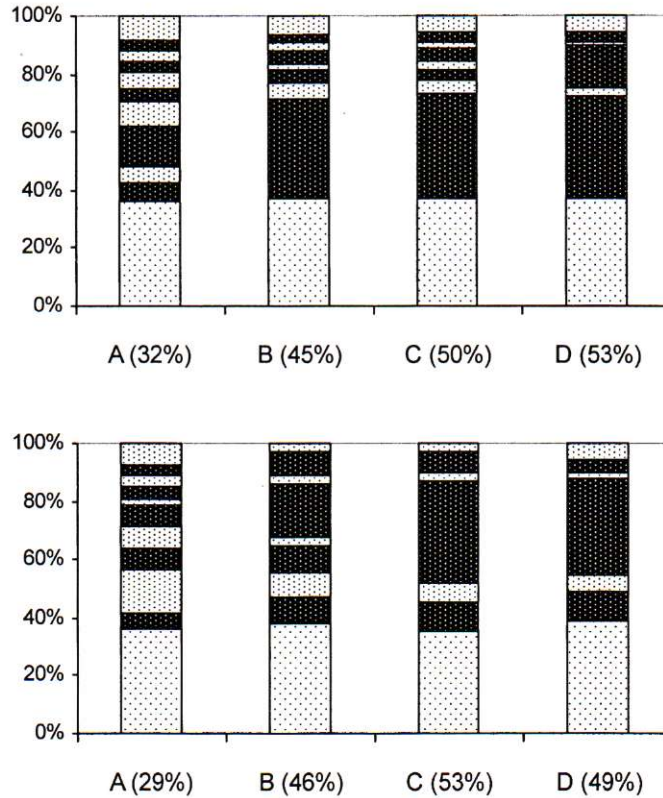


Abb. 1. Relative Breite von hellen und dunklen Abschnitten an 2 Schalen von *C. hortensis* aus Lwow, Westukraine, bei 360° (A), 90° (B), 45° (C) vor der Mündung und and der Mündung (D) gemessen und von der Naht (oben) bis zum Nabel (unten) gezeigt. In Klammern steht der Gesamtanteil von dunklen Abschnitten (Bänder, Bänderverschmelzungen), %.

Dieses Stadium unterscheidet sich erheblich bei verschiedenen Schalen und sogar bei verschiedenen Bändern an einer Schale (Tab. 1, Abb. 1).

Der Dunkelheitsgrad von gebänderten Schalen nimmt also in der Ontogenese allmählich zu. Seine Zunahme ist am besten bei verschmolzen-gebänderten Schalen ausgeprägt und lässt sich als eine der wichtigsten Anpassungen der polymorphen Landschneckenarten an eine thermische Selektion interpretieren. Jüngere Schnecken sollten gegen Überhitzung und besonders gegen die damit verbundene Austrocknung empfindlicher sein, da dünnere Schalen noch keinen sicheren Schutz gegen Verdunstung gewährleisten. Für sie dürfte also wichtiger sein, sich gegen eventuelle Austrocknung zu schützen, als eine zusätzliche Wärmemenge zu absorbieren. Bei einer wachsenden Schnecke nimmt das Verhältnis Oberfläche/Umfang ab. Ältere und besonders ausgewachsene Tiere könnten deshalb verhältnismäßig mehr äußere Wärmeenergie für die Erreichung einer optimalen Körpertemperatur brauchen. Eine dunklere Schalengrundfarbe verursacht dagegen gleiche Verdunkelung der Schale an allen Entwicklungsstadien. Sie verlangt deshalb spezifische mikroklimatische Bedingungen (s. o.), die z. B. in Waldbiotopen vorhanden sind.

Mehrere Beobachtungen in den Populationen von *B. fruticum* in Russland lassen diese theoretische Vermutungen bestätigen. Der Anteil von gebänderten und braunen Schalen nimmt oft bei älteren Schnecken zu (MAKEEVA 1988, 1989; SNEGIN 1999). Gleiche Tendenzen lassen sich außerdem in Biotopen mit einem unterschiedlichen Beschattungsgrad feststellen.

Hellere Schalen scheinen also bei jüngeren Schnecken auch relativ unabhängig von den Umweltbedingungen begünstigt zu sein. Eine natürliche Selektion sollte bei älteren Tieren entgegengerichtet sein, um eine relative mehrjährige Stabilität der Morphenverteilung innerhalb der ganzen Population bzw. Kolonie (KHOKHUTKIN 1997; MAKEEVA & PAKHORUKOVA 2000; ZEIFERT 1985) aufrechtzuerhalten.

Bei einigen Steppen- oder Wüstenarten sehen die Schalen von juvenilen Schnecken dunkler aus. Dies liegt aber an prinzipiell anderen Ursachen: an einem größeren Gehalt von CaCO_3 in den Schalen von ausgewachsenen Tieren (WARD & SLOTOW 1997), an einer Verbleichung der stark exponierenden Schalen oder an einem Durchschimmern des dunklen Mantels durch eine dünnere Schale (KHOKHUTKIN 1997). Juvenile Individuen von xerophilen Arten dürften es teilweise durch eine verborgene Lebensweise (KHOKHUTKIN 1997) kompensieren.

Thermische Selektion als Alternative einer visuellen Selektion

Die Theorie der visuellen Selektion bei polymorphen Landschneckenarten (CAIN & SHEPPARD 1950, 1954; CAMERON 1997; CLARKE 1960, 1962) legt einen besonderen selektiven Wert auf die kryptischen Eigenschaften der Schalenfärbung. Je näher die Schalenfärbung zum Biotop-Untergrund ist, desto besser sollten die Schnecken vor Vögeln oder anderen visuell orientierenden Feinden geschützt sein.

Die Wirksamkeit dieser Selektionsform sollte meist auf eine direkte und auf eine indirekte Weise nachgewiesen sein. Als ein direkter Nachweis sollten dabei die beobachteten Differenzen in der Morphenverteilung unter lebenden und gefressenen Schnecken dienen (CAIN & SHEPPARD 1950; SHEPPARD 1951). Letztere werden oft nach den neben den sogenannten „Drosselschmieden“ oder „Drosselsteinen“ verbliebenen Schalenresten berechnet. Die wichtigsten methodologischen Schwierigkeiten derartiger Untersuchungen sollten aber an einer zu großen Fangfläche (CLARKE et al. 1978; SCHILDER & SCHILDER 1957), an einer nicht immer visuellen Orientierung des Feindes (BENGTSON et al. 1976; BOETTGER 1931) sowie an einer geringen Gesamtzahl von gefundenen Schalenresten (SCHILDER & SCHILDER 1957) liegen. Eine bedeutsame Vernichtung durch Vögel wurde außerdem in mehreren *Cepaea*-Populationen gar nicht registriert (BENGTSON et al. 1976; MAZON et al. 1989, 1990; OWEN & BENGTSON 1972; RAMOS 1984 u.a.).

Eine visuelle Selektion sollte deshalb in manchen Fällen allein indirekt nachgewiesen werden. Man vergleicht dabei die Schalenfärbung von dominierenden Phänotypen mit dem Biotoptyp (CLARKE 1960, 1962) bzw. mit optischen Eigenschaften des Biotop-Untergrunds. Es gibt aber immer einige Nichtübereinstimmungen in einzelnen Habitaten (CAMERON & PANNETT 1985; CLARKE 1960) sowie innerhalb größerer Räume (MURRAY 1966). Ein Tarneffekt könnte außerdem bei mehreren *Cepaea*-Phänotypen nicht sehr wirksam sein, was besonders im Vergleich mit anderen Tierarten auffallend ist (CAMERON 1997; CLARKE 1962). Die Anhänger der Theorie der visuellen Selektion berücksichtigen keine Änderungen der Schalenfärbung in der Ontogenese (s. vorangehendes Kapitel). Die Bildung einer gelben Schale mit 5 verschmolzenen Bändern (CLARKE 1960) passiert aber wenigstens drei visuell ungleichwertige Stadien: 1) bänderlos, d. h. einfarbig hell; 2) relativ schmale unverschmolzene Bänder, d. h. gestreift; 3) breite verschmolzene Bänder, d. h. von einer helleren Schalen spitze und einem gelben Nabelfeld abgesehen fast vollständig einfarbig dunkel. Eventuelle visuelle Selektion sollte in diesem Fall bei verschiedenen Entwicklungsstadien entgegengerichtet sein.

Die visuelle Selektion durch Feinde dürfte also nicht immer mit der Sicherheit nachgewiesen werden oder wenigstens nicht immer so wirksam sein, um als Hauptbestandteil einer natürlichen Selektion betrachtet zu werden. Sogar die festgestellten Korrelationen mit Biototypen (CAIN & SHEPPARD 1950, 1954; CLARKE 1960, 1962) lassen sich sowohl auf visuelle als auch auf thermische Besonderheiten von Schneckenschalen zurückführen. Gelbe Schalen bei *C. nemoralis* (CAIN & CURREY 1963) bzw. gelbe ungebänderte bei *C. hortensis* (CLARKE 1960) sollten nach der Theorie der visuellen Selektion auf einem grünen Untergrund, d. h. in einer dichten Krautschicht begünstigt sein. Diese ist aber für offene Habitats und lichtere Wälder kennzeichnend, wo hellere Schalen auch wegen ihrer thermischen Eigenschaften vorteilhaft sein sollten.

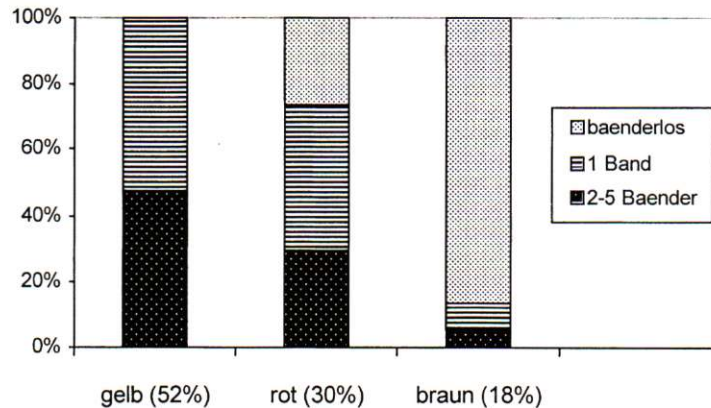


Abb. 2. Zusammenhang zwischen der Schalengrundfarbe und Bänderzahl in einer Population von *C. nemoralis* aus Gdansk, Polen. In Klammern steht die Frequenz der Schalen mit einer bestimmten Grundfarbe unter allen Individuen.

Sträucher, Hecken sowie „grobe Kräuter“ („rough herbage“) bilden nach der Theorie der visuellen Selektion einen heterogenen Untergrund, der für die Tarnung der Schneckenschalen mit unverschmolzenen Bändern besonders effektiv sein sollte. Die thermische Selektion lässt es wohl anders erklären. Die im Gebüsch lebenden Schnecken sollten vor direkter Sonnenbestrahlung sowie vor möglichen Schwankungen der mikroklimatischen Bedingungen besser geschützt sein als in anderen offenen oder teilweise beschatteten Habitaten. Dieser Schutz ist aber nicht so vollkommen, um die sehr dunklen Morphen dominieren zu lassen, z. B. verschmolzen-gebänderte Schalen bei ausgewachsenen Schnecken oder die Schalen mit einer dunkleren Grundfarbe bei jüngeren Tieren. Eine allmähliche Zunahme des Dunkelheitsgrads der Schale (s. das vorangehende Kapitel) dürfte in diesem Fall optimal sein.

In Waldbiotopen kommen die Schnecken mit dunkleren (roten, braunen, verschmolzen-gebänderten) und relativ einfarbigen (bänderlosen, „effektiv ungebänderten“, verschmolzen-gebänderten) Schalen häufiger vor (CAIN & SHEPPARD 1950; CAIN & CURREY 1963; CLARKE 1960). Sie sollten nach der Theorie der visuellen Selektion einen höheren Tarnwert auf dem unbedeckten Boden bzw. auf Falllaub oder an Baumstämmen gewährleisten. Wälder schaffen aber das relativ stabile, kühle und feuchte Mikroklima (HEYER 1977; KOSTIN & POKROVSKAYA 1953), das die Schnecken mit dunkleren Schalen auch ohne ihre selektive Vernichtung durch Räuber und in allen Entwicklungsstadien begünstigen sollte. Höhere Frequenzen von roten und braunen Schalen könnten aber eine Zunahme von bänderlosen und „effektiv ungebänderten“ Individuen verursachen, um der Bildung der zu dunklen Schalen vorzubeugen. Ein Zusammenhang zwischen der Schalengrundfarbe und Bänderzahl bei *C. nemoralis* zeigt Abb. 2. Es geht natürlich um eine im Laufe der Evolution bzw. Mikroevolution entstandene genetische Kopplung von 2 Färbungsmerkmalen (CLARKE et al. 1978).

Evolutionär sollten aber alle „effektiv ungebänderten“ *Cepaea*-Phänotypen primär mehr mit den stark exponierten Habitaten verbunden sein. Eine mögliche adaptive Bedeutung des Vorkommens von 3 unteren Bändern neben dem Fehlen von 2 oberen, das für *C. nemoralis* und weniger für *C. hortensis* typisch ist (LAMOTTE & GUERRUCCI 1970; SCHILDER & SCHILDER 1957), lässt sich recht überzeugend allein vom Standpunkt einer thermischen Selektion aus argumentieren. Diese Färbung sollte eine schnellere Abkühlung der Schale gewährleisten, wenn ihr oberer bänderloser Teil mit der Sonne bestrahlt ist. Bei der nächtlichen bzw. Dämmerungsaktivität sollte diese Morphe umgekehrt für die vom Boden gehende Wärmestrahlung empfänglicher als eine bänderlose oder mittelbändrige Schnecke sein. Der *Cepaea*-Phänotypus mit 3 unteren Bändern gleicht in dieser Hinsicht manchen xerophilen Arten, z. B. *Xerolenta obvia* (Menke, 1828).

Ähnliche Differenzen in der Struktur des Polymorphismus lassen sich nicht nur in verschiedenen Biotoptypen sondern auch in verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebiets (d.h. bei einem unterschiedlichen Makroklima) beobachten. MURRAY (1966) hat z.B. den Polymorphismus von *C. nemoralis* an einer Gruppe von kleinen Inseln südwestlich von British mainland untersucht und dabei relativ hohe Frequenzen von „effektiv ungebänderten“ sowie roten Schalen in offenen Habitaten festgestellt. Dies entsprach aber den Waldbiotopen in den Umgebungen von Oxford (MURRAY 1966: Fig. 1, 2). Beide Gruppen von Fundorten sind geographisch nicht so weit voneinander entfernt, ein stärkerer Meereseinfluss sollte aber etwas kühlere, feuchtere und stabilere Klimabedingungen auf kleinen Inseln verursachen, die mit solchen in den Waldbiotopen innerhalb von British mainland zu vergleichen sind.

Thermische Selektion und Struktur des Polymorphismus bei verschiedenen *Cepaea*-Arten

C. hortensis und *C. nemoralis* zeigen einen im ganzen homologen Polymorphismus der Schalenfärbung. Die relative Häufigkeit des Vorkommens von einzelnen erblichen qualitativen Merkmalen (Phänen) und ihren Kombinationen (Phänotypen) unterscheidet sich aber auffallend sowohl in einem Biotopentyp (CLARKE 1960) als auch innerhalb der ganzen Arten (CLARKE 1962; CLESSIN 1884; SCHILDER & SCHILDER 1957). Bei *C. nemoralis* treten die Schalen mit einer dunkleren Grundfarbe (rot, braun) sowie solche mit einem Ausfall einzelner Bänder häufiger auf. Das letzte gilt besonders für 2 obere Bänder und führt zur Bildung sogenannten „effektiv ungebänderten“ Phänotypen.

Die meisten Arbeiten untersuchen und interpretieren diese interspezifischen Unterschiede allein hinsichtlich einer Selektion in den gemischten Kolonien bzw. Populationen (ARTHUR 1978; BANTOCK et al. 1976; CARTER 1967; CLARKE 1962; MAZON et al. 1989), d. h. bei einem gegenseitigen Einfluss beider Arten sowie ihrer Polymorphismen (durch eine apostatische Selektion, Konkurrenz usw.). Derartige Wechselwirkung dürfte aber in der Evolution der *Cepaea*-Arten nur eine Nebenrolle spielen, da *C. nemoralis* und *C. hortensis* aus verschiedenen Teilen Europas stammen sollen (BOETTGER, 1926; SCHILDER & SCHILDER 1955; TAYLOR 1914). Sogar in den Gebieten, wo jetzt beide Arten vorkommen, sind gemischte Kolonien relativ selten (CAIN 1983), sie zeigen außerdem meist eine deutliche Dominanz einer Art (SCHILDER & SCHILDER 1953, 1955). Als andere potentielle Ursache der interspezifischen Differenz in der Struktur des Polymorphismus wurden einige genau nicht bestimmte und mit der Schalenfärbung am wahrscheinlichsten nicht direkt verbundene Faktoren erwähnt (CAIN & SHEPPARD 1954; CLARKE 1962), z. B. unähnliche physiologische Eigenschaften gleicher Phänotypen von *C. nemoralis* und *C. hortensis*.

Man darf aber vermuten, dass die heutige Struktur des Polymorphismus beider *Cepaea*-Arten die Besonderheiten ihrer Evolutionsgeschichte widerspiegeln sollte. Eine bedeutende Übereinstimmung der modernen Verbreitungsgebiete dieser Arten ist wohl auf spätere Migrationen sowie Einschleppungen zurückzuführen (BOETTGER 1926; SCHILDER & SCHILDER 1955). *C. nemoralis* stammt nach diesen Ansichten aus Westeuropa (ungefähr aus dem Territorium des heutigen Frankreichs), während *C. hortensis* eine ursprünglich mitteleuropäische Art ist. *C. nemoralis* ist demgemäß eine wärmeliebendere Art im Vergleich zu *C. hortensis* (CAMERON 1970). Rote und braune Morphen konnten während der Evolution in einem kälteren und kontinentaleren Klima Mitteleuropas infolge ihrer thermischen Eigenschaften (s. o.) weniger angepasst sein. Sie treten jetzt tatsächlich in den Populationen von *C. hortensis* relativ selten auf (SCHILDER & SCHILDER 1957). Ein häufigeres Vorkommen der Phänotypen mit dem Ausfall einzelner Bänder dürfte bei *C. nemoralis* an einer höheren Frequenz von roten und braunen Schalen liegen (s. o.). Eine Dominanz der „effektiv ungebänderten“ Morphen unter den Phänotypen mit einer reduzierten Bänderzahl (Abb. 3) ist bei *C. nemoralis* besser ausgeprägt. Es dürfte vielleicht von Evolution bei größerer Insolation (TAYLOR 1914) zeugen. *C. nemoralis* ist wirklich an das Leben in offenen Habitaten mehr angepasst (BOETTGER 1950; CAMERON et al. 1980; SCHILDER & SCHILDER 1955).

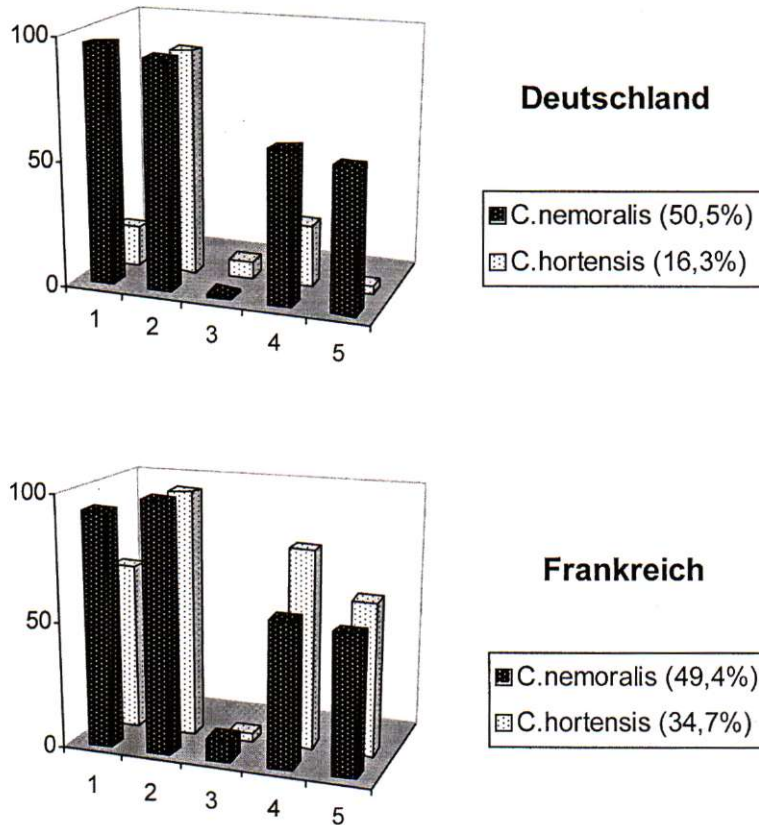


Abb. 3. Relative Häufigkeit des Fehlens einzelner Bänder an Schalen mit reduzierter Bänderzahl (Deutschland nach SCHILDER & SCHILDER 1957, Frankreich nach LAMOTTE & GUERRUCCI 1970). Ziffern von 1 bis 5 bedeuten die von der Gehäusespitze bis zum Nabel nummerierten Bänder. In Klammern steht die Frequenz der Schalen mit reduzierter Bänderzahl unter gebänderten Schalen.

Das Obengesagte lässt sich wohl auf eine andere Weise bestätigen. Die Populationen von *C. hortensis* in Frankreich zeigen höhere Frequenzen von Schalen mit einer dunkleren Grundfarbe einerseits (SCHILDER & SCHILDER 1957) und mit einer reduzierten Bänderzahl andererseits (LAMOTTE & GUERRUCCI 1970), als es für mitteleuropäische Populationen im Durchschnitt kennzeichnend ist (SCHILDER & SCHILDER 1957). Die Ausbreitung der mitteleuropäischen Art *C. hortensis* nach Westeuropa führte also zu einer größeren Ähnlichkeit der Struktur ihres Polymorphismus mit der ursprünglich westeuropäischen Art *C. nemoralis* (Abb. 3).

C. vindobonensis sollte phylogenetisch von *C. nemoralis* und *C. hortensis* weiter entfernt sein. Davon zeugen die Struktur des Polymorphismus (SCHILDER & SCHILDER 1957), anatomische Merkmale (SCHILEYKO 1978) und sogar eine andere Chromosomenzahl (RAINER 1967). Während beide anderen Arten euryök sind und verschiedene Biotope von Sanddünen und Wiesen bis Buchenwälder besiedeln können, lässt sich *C. vindobonensis* als eine xerophile oder eine Steppenart bezeichnen (ALEXANDROWICZ 1987; SCHILDER & SCHILDER 1953). Der im Vergleich mit anderen *Cepaea*-Arten schwach ausgeprägte Polymorphismus der Schalenfärbung (ROTARIDES 1926; SCHILDER & SCHILDER 1957) entspricht also einer kleineren ökologischen Nische von *C. vindobonensis*. Eine stark ausgeprägte Dominanz der Morphe mit fünf unverschmolzenen Bändern in verschiedenen Populationen bzw. Teilen des Verbreitungsgebiets (HOŇEK 1995; ROTARIDES 1926; SCHILDER & SCHILDER 1957; URBANSKI

1933) sollte aber nicht unbedingt an den Umweltbedingungen liegen. Eine fünfbändige Schale ohne Bänderverschmelzungen ist als eine Urform bei *Cepaea*-Arten zu betrachten (CLESSIN 1884; SCHILDER & SCHILDER 1957; TAYLOR 1914). Dies gilt auch für eine hellere Schalengrundfarbe: weißlich bei *C. vindobonensis*, von weiß bis gelb bei *C. hortensis* und *C. nemoralis*. Eine Verdunkelung der Schale erfolgt bei *C. vindobonensis* allein durch Bändererweiterung und -verschmelzung, was sich als eine mögliche Anpassung auf die instabilen mikroklimatische Bedingungen in xerothermen Habitaten interpretieren lässt (s. o.).

Zusammenwirkung der thermischen Selektion und anderer Faktoren

Die quantitative Morphenverteilung innerhalb einer Kolonie bzw. Population sollte durch mehrere zusammenwirkende Faktoren selektiver sowie stochastischer Natur beeinflusst sein (JONES et al. 1977; YABLOKOV 1987 u. a.). Ein relativer Beitrag jedes Faktors zu dieser Zusammenwirkung schwankt aber stark in jedem Einzelfall (CAMERON et al. 1980; YABLOKOV 1987) und lässt sich deshalb gesondert schwer auswerten. Oben wurde gezeigt, dass eine thermische und eine visuelle Selektion manchmal ähnliche Morphenverteilung verursachen können. Dies sollte auch für thermische Selektion und stochastische populationsgenetische Faktoren der Fall sein. Davon zeugt eine weitere Analyse des Farbpolymorphismus von *C. hortensis* in der Westukraine (zum Druck vorbereitet).

Zufällige populationsgenetische Faktoren und vor allem ein Gründereffekt sollten das Material für eine natürliche Selektion liefern (YABLOKOV 1987). Eine Unterschätzung der thermischen Selektion und dadurch aller selektiven Einwirkungen im Gegensatz zu stochastischen Faktoren könnte manchmal an folgenden Mängeln der Forschungsmethodik liegen:

- 1) Untersuchung der Schalenfärbung gesondert von anderen Schalenmerkmalen;
- 2) Untersuchung des Polymorphismus der Schalenfärbung gesondert von der quantitativen Variabilität dieser Färbung (Bandbreite, Intensität der Grundfarbe etc.);
- 3) Gruppierung der thermisch und teilweise visuell ungleichwertigen Phänotypen nach einzelnen polymorphen Merkmalen (z. B. „gelbe“, „ungebänderte“, „effektiv ungebänderte“).

Auf Grund der allgemeinen physikalischen Gesetzmäßigkeiten sowie zahlreichen Literatur- und eigenen Angaben über den Landschnecken-Farbpolymorphismus wurde also gezeigt, dass die übliche Interpretation der Rolle einer thermischen bzw. klimatischen Selektion erweitert werden dürfte. Manche von verschiedenen Autoren und für verschiedene Landschneckenarten festgestellte Besonderheiten der Morphenverteilung innerhalb einzelner Biotope sowie größerer Räume, Kolonien sowie Arten lassen sich wohl von diesem Standpunkt aus theoretisch begründen. Thermische Eigenschaften der Schneckenschalen mit der polymorphen Färbung könnten also eine größere Rolle beim Zusammenwirken von unterschiedlichen den Polymorphismus beeinflussenden Faktoren spielen, als man bisher vermutet hat.

Danksagung

Ich danke herzlich Frau Dipl.-Biol. Katrin Schniebs, Staatliche Naturhistorische Sammlungen Dresden, für die Hilfe bei der Literaturbeschaffung und der sprachlichen Korrektur des Manuskripts; Frau Dr. Heike Reise, Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz, für ihre Bemerkungen über den Inhalt und die Form des Manuskripts sowie dessen sprachliche Korrektur; Herrn Dr. Matthias Glaubrecht und Frau Ingeborg Kilius, Museum für Naturkunde Berlin, für ihre Hilfe bei der Literaturbeschaffung; Herrn Dipl.-Physiker Vyacheslav Sverlov, Lwow, für die Besprechung der physikalischen Grundlagen einer thermischen Selektion; Herrn Dr. Volodymyr Rizun, Staatliches Museum für Naturkunde Lwow für eine Stichprobe von *C. nemoralis* aus Gdansk; Herrn Dr. Sergej Kramarenko, Staatliche Agrar Akademie Nikolaew für seine Hilfe bei der Literaturbeschaffung und -übersetzung sowie für die Information über die Struktur des Polymorphismus von *C. vindobonensis* in den Stadthabitaten der Südukraine.

References

- ABDEL-REHIM, A. H. (1984): Metabolic adaptation in the polymorphic land snail *Arianta arbustorum*. – *Journal of Molluscan Studies* **50**(2): 96–103.
- ALEKSANDROV, D. A. & SERGIEVSKI, S. O. (1980): Genetical structure of the marginal populations of the land mollusc *Cepaea hortensis* (Müll.). – *Doklady AN SSSR* **225**(1): 206–208. (Russ.)
- ALEXANDROWICZ, S. W. (1987): Analiza malakologiczna w badaniach osadów czwartorzędowych. – *Geologia* **13**(1-2): 1–240.
- ANDREASSEN, E. M. (1978): Polymorphisme hos hagesnegl, *Cepaea hortensis*. – *Fauna Norge* **31**: 105–114.
- ARNASON, E. & GRANT, P. R. (1976): Climatic selection in *Cepaea hortensis* at the northern limit of its range in Iceland. – *Evolution* **30**: 499–508.
- ARNOLD, R. W. (1968): Climatic selection in *Cepaea nemoralis* (L.) in the Pyrenees. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* **253**: 549–593.
- ARNOLD, R. W. (1969): The effect of selection by climate on the land snail *Cepaea nemoralis* (L.) – *Evolution* **23**: 370–378.
- ARTHUR, W. (1978): Morph-frequency and co-existence in *Cepaea*. – *Heredity* **41**: 335–346.
- BANTOCK, C. R., BAYLEY, J. A. & HARVEY, P. H. (1976): Simultaneous selective predation on two features of mixed sibling species population. – *Evolution* **29**: 636–649.
- BANTOCK, C. R. (1980): Variation in the distribution and fitness of the brown morph of *Cepaea nemoralis* (L.). – *Biological Journal of the Linnean Society* **13**(1): 47–64.
- BENGTSON, S. A., NILSSON, A., NORDSTRÖM, S. & RUNDGREN, S. (1976): Polymorphism in relation to habitat in the snail *Cepaea hortensis* in Iceland. – *Journal of Zoology* **178**: 173–188.
- BENGTSON, S. A., NILSSON, A., NORDSTRÖM, S. & RUNDGREN, S. (1979): Distribution patterns of morph frequencies in the snail *Cepaea hortensis* in Iceland. – *Holarctic Ecology* **2**: 144–149.
- BERGSTROM, P. W. & WHELAN, J. G. (1988): Effects of food and shell morph on temperature preferences of *Cepaea nemoralis*. – *Malacologia* **29**(2): 341–346.
- BOETTGER, C. R. (1926): Die Verbreitung der Landschneckengattung *Cepaea* Held in Deutschland. – *Archiv für Molluskenkunde* **58**: 11–24.
- BOETTGER, C. R. (1931): Die Entstehung von Populationen mit bestimmter Variantenzahl bei der Landschneckengattung *Cepaea* Held. – *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* **58**: 295–316.
- BOETTGER, C. R. (1950): Analyse einer bemerkenswerten Population der Schnirkelschnecke *Cepaea hortensis* Müller. – *Abhandlungen der Braunschweigischen wissenschaftlichen Gesellschaft* **2**: 1–12.
- BOETTGER, C. R. (1954): Zur Frage der Verteilung bestimmter Varianten bei der Landschneckengattung *Cepaea* Held. – *Biologisches Zentralblatt* **73**: 318–333.
- BURKE, D. P. T. (1989): Variation in body colour in western Irish populations of *Cepaea nemoralis* (L.). – *Biological Journal of the Linnean Society* **36** (1–2): 55–63.
- BURLA, H. & STAHEL, W. (1983): Altitudinal variation in *Arianta arbustorum* in the Swiss Alps. – *Genetica (Ned.)* **62**(2): 95–108.
- BURLA, H. & GOSTELI, M. (1993): Thermal advantage of pale colored morphs of the snail *Arianta arbustorum* in alpine habitats. – *Ecography* **16**: 345–350.
- CAIN, A. J. & SHEPPARD P. M. (1950): Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. – *Heredity* **4**: 274–294.
- CAIN, A. J. & SHEPPARD P. M. (1954): Natural selection in *Cepaea*. – *Genetics* **39**: 89–116.
- CAIN, A. J. & CURREY, J. D. (1963): Area effects in *Cepaea*. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **246**: 1–81.
- CAIN, A. J. (1983): Ecology and ecogenetics of terrestrial molluscan populations. In: RUSSELL-HUNTER, W. D. (ed.): *The Mollusca*, Vol. 6. Ecology. Academic Press, London: 597–647 pp.
- CAMERON, R. A. D. (1970): The effect of temperature on the activity of three species of helioid snail. – *Journal of Zoology* **162**: 303–315.
- CAMERON, R. A. D., CARTER, M. A. & PALLES-CLARK, M. A. (1980): *Cepaea* on Salisbury Plain: patterns of variation, landscape history and habitat stability. – *Biological Journal of the Linnean Society* **14**(3–4): 335–358.
- CAMERON, R. A. D. & PANNETT, D. J. (1985): Interaction between area effects and variation with habitat in *Cepaea*. – *Biological Journal of the Linnean Society* **24**: 365–379.
- CAMERON, R. A. D. (1992): Change and stability in *Cepaea* populations over 25 years: a case of climatic selection. – *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **248**: 181–187.
- CAMERON, R. A. D. (1997): *Cepaea* research 1900–1950; to many problems for a solution? – *Archives of Natural History* **25** (3): 401–412.
- CARTER, M. A. (1967): Selection in mixed colonies of *Cepaea nemoralis* and *Cepaea hortensis*. – *Heredity* **22**: 117–139.

- CHANG, H. W. (1991): Activity and weight loss in relation to solar radiation in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. – *Journal of Zoology* **225**(2): 213–225.
- CLARKE, B. (1960): Divergent effects of natural selection on two closely-related polymorphic snails. – *Heredity* **14**(3–4): 423–443.
- CLARKE, B. (1962): Natural selection in mixed populations of two polymorphic snails. – *Heredity* **17**: 319–345.
- CLARKE, B. C., ARTHUR, W., HORSLEY, D. T. & PARKIN D. T. (1978): Genetic variation and natural selection in pulmonate molluscs. In: FRETTER, V. & PEAKE, J. P. (Eds.): *Pulmonates*, Vol. 2A. Systematics, evolution and ecology. Academic Press, New York. 219–270 pp.
- CLESSIN, S. (1884): *Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna*. 2. Aufl., Nürnberg. 658 pp.
- COOK, L. M. (1998): A two-stage model for *Cepaea* polymorphism. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* **353**: 1577–1593.
- DIVER, C. (1939): Aspects of the study of variation in snail. – *Journal of Conchology* **21**: 91–141.
- GEBHARDT-DUNKEL, E. (1953): Die Trockenresistenz bei Gehäuseschnecken. – *Zoologische Jahrbücher* **64**: 235–266.
- HEATH, D. J. (1975): Color, sunlight and internal temperatures in the land snail *Cepaea nemoralis* (L.). – *Oecologia* **19**: 29–38.
- HEYER, E. (1977): *Witterung und Klima*. 4. Aufl., Teubner, Leipzig. 460 pp.
- HONEK, A. (1993): Melanism in the land snail *Helicella candicans* and its possible adaptive significance. – *Malacologia* **35**(1): 79–87.
- HONEK, A. (1995): Distribution and shell colour and banding polymorphism of the *Cepaea* species in Bohemia. – *Acta Soc. Zool. Bohem.* **59**: 63–77.
- JAREMOVIC, R. & ROLLO, C. D. (1979): Tree climbing by the snail *Cepaea nemoralis* – a possible method for regulating temperature and hydration. – *Canadian Journal of Zoology* **57**: 1010–1014.
- JONES, J. S. (1973): Ecological genetics and natural selection in molluscs. – *Science* **182**: 546–552.
- JONES, J. S., LEITH, B. H. & RAWLINGS, P. (1977): Polymorphism in *Cepaea*: a problem with too many solutions? – *Annual Review of Ecology and Systematics* **8**: 109–143.
- KAVALIERS, M. (1992): Opioid systems, behavioral thermoregulation and shell polymorphism in the land snail *Cepaea nemoralis*. – *Journal of Comparative Physiology* **162**: 172–178.
- KHOKHUTKIN, I. M. (1997): Species variability structure exemplified by the land snails. Ural Branch, Ekaterinburg. 151 pp. (Russ.)
- KOSTIN, S. I. & POKROVSKAYA, T. V. (1953): *Climatology*. Gidrometeoizdat, Leningrad. 427 pp. (Russ.)
- LAMOTTE, M. (1951): Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). – *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique (Suppl.)* **35**: 1–238.
- LAMOTTE, M. (1959): Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*. – *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **24**: 65–86.
- LAMOTTE, M. & GUERRUCCI, M. A. (1970): Traits généraux du polymorphisme du système de bandes chez *Cepaea hortensis* en France. – *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* **111**: 393–409.
- LANDSBERG, G. S. (1986): *Elementary textbook of physics*, Vol. 3, Nauka, Moscow. 656 pp.
- LANG, A. (1904): Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätsbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. – *Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena* **11**: 437–506.
- LIVSHITS, G. M. (1981): Survival, behaviour and spatial distribution of shell morphs in a population of the snail *Brephulopsis bidens*. – *Oecologia* **51**: 220–226.
- MACHIN, J. (1967): Structural adaptation for reducing water-loss in three species of terrestrial snail. – *Journal of Zoology* **152**: 55–65.
- MAKEEVA, V. M. (1988): Ecological-genetical analysis of *Bradybaena fruticum* (Müll.) snail colonies structure in antropogenic landscape of Moscow region. – *Zhurnal Obshej Biologii* **49**(3): 333–342. (Russ.)
- MAKEEVA, V. M. (1989): Role of natural selection in formation of genetic peculiarity of molluscan populations (with *Bradybaena fruticum* (Müll.) snail taken as an example). – *Zhurnal Obshej Biologii* **50**(1): 101–107. (Russ.)
- MAKEEVA, V. M. & PAKHORUKOVA, L. V. (2000): Role of natural selection in supporting genotypical constancy of natural populations of *Bradybaena fruticum* (Müller) as a result of ecological monitoring. – *Zhurnal Obshej Biologii* **61**(6): 638–661. (Russ.)
- MAZON, L. I., MARTINEZ DE PANCORBO, M. A., VICARIO, A., AGUIRRE, A. I., ESTOMBA, A., & LOSTAO, C. M. (1989): Selection in sympatric populations of *Cepaea*. – *Genetics Selection Evolution* **21**: 269–281.
- MAZON, L. I., VICARIO, A., MARTINEZ DE PANCORBO, M. A. & LOSTAO, C. M. (1990): Polymorphism in *Cepaea hortensis* in marginal populations in Spain. – *Genetica* **81**: 109–115.

- MURRAY, J. (1966): *Cepaea nemoralis* in the Isles of Scilly. – Proceedings of the Malacological Society of London **37**: 167–181.
- OWEN, D. F. & BENGTON, S. A. (1972): Polymorphism in the land snail *Cepaea hortensis* in Iceland. – *Oikos* **23**: 218–225.
- RAINER, M. (1967): Chromosomenuntersuchungen an Gastropoden (Stylommatophoren). – *Malacologia* **5**(3): 341–373.
- RAMOS, M. A. (1984): Polymorphism of *Cepaea nemoralis* in the Spanish Occidental Pyrenees. – *Malacologia* **25**(2): 325–341.
- RICHARDSON, A. M. M. (1974): Differential climatic selection in natural population of land snail *Cepaea nemoralis*. – *Nature* **247**: 572–573.
- ROST, H. (1952): Studies on *Cepaea hortensis* (Müll.) in Northern Norway. – *Astarte* **2**: 1–10.
- ROTARIDES, M. (1926): Über die Bändervariationen von *Cepaea vindobonensis* Fér. – *Zoologischer Anzeiger* **67**(1/2): 28–44.
- SCHILDER, M. & SCHILDER, F. A. (1935): Lage und Breite der Bänder von *Cepaea*. – *Archiv für Molluskenkunde* **67**: 144–151.
- SCHILDER, F. A. & SCHILDER, M. (1953): Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Gustav Fischer, Jena. 92 pp.
- SCHILDER, F. A. & SCHILDER, M. (1955): Zum Problem des Zusammenlebens nahe verwandter Tierarten. – *Wissenschaftliche Zeitschrift der Universität Halle, Math.-Nat.* **4**(5): 941–976.
- SCHILDER, F. A. & SCHILDER, M. (1957): Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas. Gustav Fischer, Jena. 93–206 pp.
- SCHILEYKO, A. A. (1978): Land molluscs of the overfamily Helicoidea. In: *Fauna of the USSR. Molluscs*, Vol. **3**(6), Nauka, Leningrad. 384 pp. (Russ.).
- SCHNETTER, M. (1950): Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bänderschnecken. – *Verhandlungen der Deutschen Zoologen in Marburg*: 192–206.
- SHEPPARD, P. M. (1951): Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). – *Heredity* **5**: 125–134.
- SEDLMAIR, H. (1956): Verhaltens-, Resistenz- und Gehäuseunterschiede bei den polymorphen Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müll.) und *Cepaea nemoralis* (L.). – *Biologisches Zentralblatt* **75**: 281–313.
- SERGIEVSKI, S. O. (1982): Microclinal variation of the colour polymorphism in one peripheral population of *Cepaea hortensis* (Müll.). – *Genetika (Moscow)* **18**(11): 1845–1848. (Russ.)
- SNEGIN, E. A. (1999): Structure of the distribution of *Bradybaena fruticum* (Müll.) in conditions of the south of the forest-steppe zone of Russian plain. Ph.D. Thesis, University of Moscow. 25 pp. (Russ.).
- STAIKOU, A. E. (1999): Shell temperature, activity and resistance to desiccation in the polymorphic land snail *Cepaea vindobonensis*. – *Journal of Molluscan Studies* **65**: 171–184.
- STEIGEN, A. L. (1979): Temperature effects on energy metabolism in banded and unbanded morphs of the snail *Cepaea hortensis* Müll. – *Oecologia* **41**(2): 163–173.
- SVERLOVA, N. V. (2001): Polymorphism of the introduced species *Cepaea hortensis* in Lvov. I. General regularities of polymorphism. – *Zoologicheskij Zhurnal* **80**(5): 520–524. (Russ.)
- SVERLOVA, N. (2002): Einschleppung und Polymorphismus der *Cepaea*-Arten am Beispiel von Lwow in der Westukraine. – *Malakologische Abhandlungen des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden* **20**(2): 267–274.
- TAYLOR, J. W. (1914): *Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles*. Vol. 3. Leeds. 522 p.
- TILLING, S. M. (1983): An experimental investigation of the behaviour and mortality of artificial and natural morphs of *Cepaea nemoralis* (L.). – *Biological Journal of the Linnean Society* **19**(1): 35–50.
- URBANSKI, J. (1933): Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna der Wojewodschaft Poznań. – *Fragmenta Faunistica Musei Zoologici Polonici* **2**(7): 63–95.
- VALGOVIRTA, I. & HALKKA, O. (1976): Colour polymorphism in northern peripheral populations of *Cepaea hortensis*. – *Hereditas* **83**: 123–126.
- VATER, G. (1965): Die Färbung der Schnirkelschnecken *Cepaea hortensis* (Müll.) und *Cepaea nemoralis* (L.) als Differentialmerkmal bei Populationsuntersuchungen. – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* **40**: 1–88.
- WALL, S., CARTER, M. A. & CLARKE, B. C. (1980): Temporal changes of gene frequencies in *Cepaea hortensis*. – *Biological Journal of the Linnean Society* **14**: 303–318.
- WARD, D. & SLOTOW, R. (1997): Paedomorphosis and shell-colour polymorphism of a desert land-snail. – *Journal of Arid Environments* **36**: 677–685.

- WOLDA, H. (1965): Some preliminary observations on the distribution of the various morphs within natural populations of the polymorphic landsnail *Cepaea nemoralis* (L.). – Archives Néerlandaises de Zoologie **16** (2): 280-292.
- WOLDA, H. (1967): The effect of temperature on reproduction in some morphs of the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.). – Evolution **21** (1): 117–129.
- YABLOKOV, A. V. (1987): Population biology. Vysshaya shkola, Moscow. 303 pp. (Russ.)
- ZEIFERT, D. V. (1985): Polymorphism peculiarity of the land mollusc *Bradybaena fruticum* (Müll.) on eastern limit of the area. In: LARINA, N. I., YABLOKOV, A. V. (eds.): Phenetics of populations. Nauka, Moscow. 103–104 pp. (Russ.)

Bei der Redaktion eingegangen am 31. März 2003, zum Druck angenommen am 2. März 2004.

Sverlova N. Landschnecken-Farbpolymerismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malak. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2004. – B. 22. – S. 131-145.

Окрасочный полиморфизм наземных моллюсков, исходя из физических оснований.

Авторский перевод, июль 2004 г.

Резюме

Установленные разными авторами закономерности полиморфизма (различных) видов наземных моллюсков (преимущественно из родов *Cerata* и *Bradybaena*) были проанализированы с точки зрения термической селекции. Обычную интерпретацию этой селекции можно расширить. Более высокие частоты более светлых (темных) фенотипов соответствуют не только более теплым (холодным) или солнечным (затененным) местообитаниям. Более темные раковины должны, кроме того, иметь преимущество в более стабильных условиях внешней среды (леса, побережья и т.д.). Более светлые раковины кажутся особенно выгодными у более молодых улиток. Онтогенетические изменения окраски раковины, а также межвидовые различия в распределении морф у видов рода *Cerata* дискутируются также в связи с термической селекцией.

Введение

Многие виды брюхоногих моллюсков полиморфны относительно окраски раковины, которая включает такие признаки, как основной цвет раковины, полосатость и т.д. Много дискутировалось о возможных причинах образования и поддержания определенной структуры окрасочного полиморфизма в популяциях или колониях наземных моллюсков и прежде всего у цепей (род *Cerata*). Здесь можно упомянуть только более крупные и известные обзоры по этой теме (Cain, 1983; Cameron, 1997; Clarke et al., 1978; Jones et al., 1977). Многие авторы пытались абсолютизировать или, как минимум, сильно переоценить отдельные факторы, обуславливающие полиморфизм, например, случайные популяционно-генетические факторы в работах Diver (1939), Lamotte (1951), Schilder & Schilder (1957). Этим стохастическим факторам часто противопоставляли визуальную селекцию хищниками (Cain & Sheppard, 1950, 1954; Sheppard, 1951; Clarke, 1960, 1962) или климатическую селекцию (Arnason & Grant, 1976; Arnold, 1968, 1969; Cameron, 1992; Richardson, 1974). Сегодня, однако, ясно, что в природных популяциях полиморфных наземных моллюсков должны взаимодействовать многие селективные и неселективные факторы (Cook, 1998; Jones et al., 1977; Yablokov, 1987 и др.), чтобы вызвать наблюдаемую, часто очень мозаичную картину структуры полиморфизма внутри популяции, биотопа или географического района.

При большом количестве взаимодействующих факторов ясно, что некоторые факторы, влияющие на полиморфизм наземных моллюсков, могут остаться недостаточно учтенными или недооцененными. Это касается, по мнению автора, также термических свойств раковин моллюсков с различной окраской, даже если это находится в кажущемся противоречии с наличием многих экспериментальных работ (Heath, 1975; Hotek, 1993; Jones, 1973; Staikou, 1999 и др.), а также обзоров (Cain, 1983; Clarke et al., 1978; Jones et al., 1977).

В данной работе делается попытка теоретически объяснить ряд установленных для видов и популяций наземных моллюсков закономерностей полиморфизма, исходя из физических оснований. Это не означает непризнание или недооценку других селективных и неселективных (стохастических) факторов. Работа должна только показать, что роль физических процессов в полиморфизме моллюсков может быть значимее, сложнее и

разностороннее, чем это трактовалось до сих пор. Даже если в некоторых частях работы термические свойства раковин моллюсков кажутся рассматриваемыми как единственный влияющий на полиморфизм фактор, это базируется больше на стремлении, подчеркнуть важность именно этого фактора и подвергнуть критике его возможную недооценку рядом авторов. Работа должна показать также некоторые еще не разрешенные проблемы и перспективы дальнейших исследований в этой области и сделать таким образом теоретический вклад в проблему окрасочного полиморфизма у наземных моллюсков.

Материал и методика

Данная работа имеет преимущественно теоретический и дискуссионный характер и основывается на общих физических закономерностях (Heyer, 1977; Landsberg, 1986), а также многочисленных литературных данных об окрасочном полиморфизме наземных моллюсков. Большинство цитируемых работ посвящено следующим видам: *Cerpea nemoralis*, *C.hortensis*, *C.vindobonensis*, *Bradybaena fruticum*. Сюда относятся также собственные публикации автора о полиморфизме интродуцированных колоний *C.hortensis* во Львове, Западная Украина (Sverlova, 2001, 2002). В работе не преследуется цель сделать обзор всех публикаций по теме полиморфизма наземных моллюсков или хотя бы относительно климатической или термической селекции у этих животных. Упомянуты преимущественно только те данные, которые являются необходимыми или особенно наглядными для обоснования теоретических положений.

Для иллюстраций (рис.1, 2, табл.1) использованы также некоторые неопубликованные данные автора. Табл.1 показывает частоту встречаемости слияний полос на раковинах 153 половозрелых особей *C.hortensis* из одного паркового массива во Львове (Западная Украина). Животные были собраны в августе 2002 г. в биотопе с преобладанием кустарников и высоких травянистых растений (максимальная степень затененности деревьями – до 50%). Слияния полос были зарегистрированы на 4 участках раковины: возле устья, за 45, 90 и 360 град. перед устьем. У двух раковин со слившимися полосами из этой пробы была измерена относительная ширина темных и светлых интервалов на тех же участках и показана на рис.1. Для рис.2 была использована выборка *C.nemoralis* из Гданьска (север Польши). 216 половозрелых животных были собраны в июле 1999 г. вдоль улицы. Они населяли преимущественно кустарники при максимальной степени затененности деревьями около 25%).

Полиморфные признаки раковины в регуляции теплового и водного баланса у наземных моллюсков

Регуляцию теплового и водного баланса у наземных моллюсков можно представить, в целом, как компромисс. Животные должны, с одной стороны, достичь оптимальной для их метаболизма температуры тела, с другой стороны, избежать перегрева и связанного с этим высыхания. При низкой влажности воздуха даже оптимальная температура тела может быть опасной из-за усиления испарения. Далее рассматриваются как отрицательные (явления) не только опасные для жизни перегрев или высыхание (Bantock, 1980; Richardson, 1974), но и возможное замедление роста или задержка размножения рядом со снижением общей жизнеспособности или плодовитости (Wolda, 1967), (все это) имеет значение для селекции. Рядом с физиологическими и поведенческими приспособлениями (Jaremovic & Rollo, 1979), физические свойства раковины должны играть главную роль в регуляции теплового обмена между улиткой и окружающей ее средой. В эти физические свойства должны вносить (свой) вклад различные конхологические признаки (окраска, размер, форма раковины, толщина стенок раковины, скульптура поверхности и т.д.).

В теплообмене между раковиной моллюска и внешней средой задействованы различные физические процессы. Для теплопроводности окраска раковины или тела не имеет значения. При переносе тепла излучением более темные раковины, как и другие

темные поверхности, адсорбируют, однако, больше энергии. Собственное излучение более темной раковины должно, согласно обобщенной формулировке закона Кирхгофа (Landsberg, 1986), также быть больше. Таким образом, более темные фенотипы должны при постоянно присутствующих в окружающей их среде колебаниях температуры, с одной стороны, несколько быстрее нагреваться, с другой стороны, несколько быстрее остывать, чем улитки с более светлыми раковинами.

Эти отличия должны увеличиваться с увеличением интенсивности излучения и вызывать максимальную и наиболее легко регистрируемую (Staikou, 1999) разницу температуры между темной и светлой раковинкой при прямом солнечном излучении. Большинство экспериментальных работ (Heath, 1975; Jones, 1973), а также обзоров (Cain, 1983; Clarke et al., 1978; Jones et al., 1977) рассматривали только этот случай. Солнечное излучение заменяли иногда лампой (Boettger, 1954; Нотек, 1993). Сказанное выше приводит к 2 важным недоразумениям. Во-первых, признается значение окраски раковины для терморегуляции только в открытых биотопах. (Многие крупные виды наземных моллюсков и среди них виды рода *Serapea* населяют, однако, даже в лесных биотопах часто более светлые насаждения, опушки леса и т.д., где прямое солнечное излучение временами может иметь значение). Как основная составляющая природной селекции в затененных биотопах рассматриваются в таком случае визуально ориентирующиеся хищники. Таким образом, это может обуславливать определенную переоценку роли визуальной селекции.

Во-вторых, ожидаемые результаты климатической селекции у полиморфных видов наземных моллюсков трактуются часто не совсем корректно. Согласно этим воззрениям, более темные (полосатые и особенно со слившимися полосами в противоположность к бесполосым, розовые и коричневые в противоположность к желтым) раковины должны иметь преимущество в более холодных частях ареала, как и в более холодных биотопах (Bantock, 1980; Clarke et al., 1978). Северные маргинальные (краевые) популяции *C.hortensis* в Исландии (Arnason & Grant, 1976; Bengtson, 1976, 1979; Owen & Bengtson, 1972), Финляндии (Valovirta & Halkka, 1976), России (Alexandrov & Sergievski, 1980; Sergievski, 1981), действительно, демонстрируют отчетливое доминирование улиток с полосатыми раковинами. Для Исландии характерна также относительно высокая частота раковин со слившимися полосами. Кажущееся противоречие с теорией климатической селекции демонстрируют, однако, следующие наблюдения. В целом низкая частота бесполосых особей *C.hortensis* в Исландии несколько возрастает не в более теплых, а в более холодных местообитаниях (Arnason & Grant, 1976). Улитки с бесполосыми раковинами доминируют в северно-норвежских популяциях этого вида (Rost, 1952), которые, кажется, обитают в наиболее неблагоприятных климатических условиях. В Silbury Hill, Англия (Wall et al., 1980) наиболее высокие частоты раковин со слившимися полосами зарегистрированы в колониях *C.hortensis*, населявших наиболее облучаемую солнцем южную сторону вершины холма. Другие похожие факты и кажущиеся противоречия хорошо описаны в обзоре Clarke et al. (1978).

Недоразумение можно свести, однако, к односторонней оценке физического значения окраски раковины (см. выше). При учете всех видимых и инфракрасных излучений (включая рассеянное солнечное излучение в затененных биотопах, исходящее от почвы тепловое излучение и собственное излучение раковины) можно, напротив, предвидеть, что более светлые раковины должны иметь преимущество не только в экстремально жарких или сухих, но также в экстремально холодных для вида условиях окружающей среды (Arnason & Grant, 1976; Arnold, 1968, 1969; Cameron, 1992; Lamotte, 1959). Более темные фенотипы могут, наоборот, быть благоприятными в умеренно прохладных, но относительно стабильных климатических условиях, например, на морском побережье или в лесу (Kostin & Pokrovskaya, 1953). Они, однако, чувствительнее к резкому снижению внешней температуры, например, ночью (Arnason & Grant, 1976). Более темные улитки

могут при этом, возможно, не только быстрее переходить в неактивное состояние, но и иметь меньше времени, чтобы достичь подходящего укрытия.

Суточные колебания температуры раковины и температуры тела должны быть, в общем, лучше выражены у более темных морф. Это, вероятно, может сокращать период, когда улитка имеет оптимальную для ее метаболизма температуру. Большие колебания температуры тела могут, очевидно, быть неблагоприятными также для общей жизнеспособности. Более светлые фенотипы имеют поэтому преимущество в биотопах или областях с большими колебаниями температуры, а также влажности. Они, действительно, доминируют в открытых биотопах (Clarke, 1960; Ramos, 1984; Schnetter, 1950 и др.). Это должно быть справедливым и для областей с большей континентальностью климата. Интродуцированные колонии во Львове (Западная Украина), живущие восточнее границы природного ареала вида, демонстрируют чаще всего хорошо выраженное доминирование бесполосых раковин (Sverlova, 2001, 2002), не характерное, в общем, для Средней Европы (Schilder & Schilder, 1957).

Городской климат, в целом, теплее климата в окрестностях города. Однако наиболее характерным для него является ослабление ночного температурного минимума и, соответственно, меньшая суточная амплитуда температуры (Heyer, 1977). Schilder & Schilder (1957) показали на большом материале *Cerpea*, что раковины *C.hortensis* и *C.nemoralis* со слившимися полосами статистически достоверно чаще встречаются в населенных пунктах и в их непосредственных окрестностях. Это справедливо также для городских популяций *C.vindobonensis* во Львове, Западная Украина (неопубликованные данные автора) и в Николаеве, Южная Украина (устное сообщение к.б.н. С.С.Крамаренко).

Далее используется чаще всего термин «термическая селекция» вместо «климатическая селекция». Это должно прежде всего подчеркнуть, что именно термические особенности раковин моллюсков, вызванные полиморфной окраской, рассматриваются как основа такой селекции. Климатическая или микроклиматическая селекция может воздействовать также на другие свойства, не связанные непосредственно с окраской раковин, например, на физиологические свойства (Abdel-Rehim, 1984; Khokhutkin, 1997; Steigen, 1979) или поведенческие реакции (Kavaliers, 1992; Wolda, 1965) разных морф. Они, однако, также позволяют иногда интерпретировать себя как приспособления, которые могли эволюционировать в связи с термическими свойствами раковин определенных фенотипов. Интенсивность метаболизма бесполосых улиток сильнее зависит от температуры (Khokhutkin, 1997; Steigen, 1979), в то время как колебания температуры тела у этой морфы должны быть выражены слабее (см. выше). Это, вероятно, может частично компенсировать более слабое поглощение энергии излучений. Другие отличия, например, в поведенческой терморегуляции (Kavaliers, 1992), способствуют выбору наиболее подходящих для этой морфы микроклиматических условий внутри биотопа. При различном поведении двух морф (Burla & Costeli, 1993; Chang, 1991; Livshits, 1981; Sedlmair, 1956) часто, однако, трудно решить, обусловлены ли эти отличия напрямую окраской раковины или только генетически сцеплено с этой окраской. Возможно, это можно было бы частично проверить с помощью искусственно окрашенных раковин (Tilling, 1983). Искусственное окрашивание поверхности раковины должно, однако, не полностью соответствовать природной окраске раковины.

Результаты лабораторных экспериментов с наземными моллюсками часто трудно оценить, поскольку на них влияет не один фактор. Простая замена солнечного излучения лампой (Boettger, 1954; Hoňek, 1993) уже упоминалась выше. Согласно опытам на устойчивость (Resistenzversuche) Sedlmair (1956) и опыту № 3 Boettger (1954) более светлые фенотипы *Cerpea* не показали более высокой устойчивости относительно высокой температуры и высыхания, которую нельзя было бы свести к термическим свойствам их раковин. В термостате (Boettger, 1954) все улитки и их раковины имеют одинаковую температуру независимо от окраски последних. На исследованный в

лаборатории температурный преферендум разных морф *Cerpea* (Bergstrom & Whelan, 1988; Sedlmair, 1956) могли, однако, влиять различные факторы (см. выше), среди них также теплопроводность через подошву ноги. Более четкие и однозначные результаты были получены, однако, Sedlmair (1956), относительный вклад теплового излучения должен был быть в этом случае (при большей разнице температур на концах «температурного органа» и более коротком времени эксперимента) также больше.

Роль полиморфной окраски раковин в регуляции теплового и водного баланса у наземных моллюсков следует более точно оценивать в функциональной связи с другими конхологическими признаками. Сюда относится толщина (стенок) раковины (Gebhardt-Dunkel, 1953, Machin, 1967), ее размер и, очень вероятно, также ее форма. У активной улитки, очевидно, может иметь значение также окраска тела, изменчивая у многих видов наземных моллюсков (Burke, 1989; Vater, 1965). Возможное влияние толщины (стенок) раковины и ее размера будет коротко рассмотрено в следующем разделе, поскольку максимальные отличия относительно этих параметров наблюдаются именно в онтогенезе. Некоторые литературные данные (Burla & Stahel, 1983), а также предварительные результаты собственных исследований на *C.hortensis* позволяют, однако, предполагать функциональное взаимодействие окраски и размеров раковины при формировании ее терморегуляторных свойств также у половозрелых особей.

Окраска раковины в онтогенезе

Потемнение окраски раковины происходит у полиморфных видов наземных моллюсков двумя путями: через потемнение фоновой окраски и через наличие темных полос (реже пятен), их расширение (Rotarides, 1926; Schilder & Schilder, 1935), а также слияние. У половозрелых улиток желтая раковина с 5 широкими, слившимися между собою полосами напоминает, например, по степени темноты (Dunkelheitsgrad) бесполосую коричневую раковину (Clarke, 1960). Оба варианта могут быть, однако, в онтогенезе не равноценными для термической селекции. У видов (рода) *Cerpea* все особи вылупляются из яйца с бесполосой раковинкой. Полосы на раковине появляются только позднее и чаще всего в определенной последовательности (Andreassen, 1978; Lang, 1904; Sverlova, 2002). Появляющиеся полосы сначала очень узкие, их общая ширина занимает только небольшую часть соответствующего оборота раковины. Абсолютная и относительная ширина полос постепенно увеличивается у растущей раковины (рис.1). Вносящие существенный вклад в потемнение раковины слияния полос появляются также с определенной стадии образования раковины (Boettger, 1950; Lang, 1904). Это стадия существенно различается у разных раковин и даже у разных полос на одной раковине (табл.1, рис. 1).

Таким образом, степень темноты полосатой раковины постепенно увеличивается в онтогенезе. Это наиболее выражено у раковин со слившимися полосами и позволяет интерпретировать себя как одно из важнейших приспособлений полиморфных видов наземных моллюсков к термической селекции. Более молодые улитки должны быть чувствительнее к перегреву и особенно к связанному с ним высыханию, поскольку более тонкие раковины еще не обеспечивают надежной защиты от испарения. Таким образом, для них может быть важнее защитить себя от возможного высыхания, чем абсорбировать дополнительное количество тепла. У растущей улитки соотношение поверхность/объем уменьшается. Старшие и особенно взрослые животные могут поэтому нуждаться в относительно большем количестве внешней тепловой энергии для достижения оптимальной температуры тела. Более темная фоновая окраска раковины вызывает, напротив, равное потемнение раковины на всех стадиях развития. Она требует поэтому специфических микроклиматических условий (см. выше), присутствующих, например, в лесных биотопах.

Ряд наблюдений, проведенных в популяциях *B.fruticum* в России, позволяет подтвердить эти теоретические предположения. Доля полосатых и коричневых раковин

часто увеличивается у старших улиток (Makeeva, 1988, 1989; Snegin, 1999). Одинаковые тенденции наблюдаются, кроме того, в биотопах с разной степенью затененности. Таким образом, более светлые раковины, как кажется, оказываются предпочтительнее для более молодых улиток также относительно независимо от условий окружающей среды. Природная селекция у старших животных должна быть направлена противоположно, чтобы поддерживать относительную многолетнюю стабильность в распределении морф внутри целой популяции или колонии (Khokhutkin, 1997; Makeeva & Pakhorukova, 2000; Zeifert, 1985).

У некоторых степных или пустынных видов раковины ювенильных улиток выглядят темнее. Это вызвано, однако, принципиально другими причинами: большим содержанием карбоната кальция в раковинах половозрелых животных (Ward & Slotow, 1997), выцветанием сильно экспонированных раковин или просвечиванием темной мантии через более тонкую раковину (Khokhutkin, 1997). Ювенильные особи ксерофильных видов могут частично компенсировать это скрытым образом жизни (Khokhutkin, 1997).

Термическая селекция как альтернатива визуальной селекции

Теория визуальной селекции у полиморфных видов наземных моллюсков (Cain & Sheppard, 1950, 1954; Cameron, 1997; Clarke, 1960, 1962) приписывает особое значение криптическим свойствам окраски раковин. Чем ближе окраска раковин к фону биотопа, тем лучше должны быть защищены улитки от птиц или других визуально ориентирующихся хищников.

Действенность этой формы селекции доказывают прямым и косвенным способом. Прямым доказательством при этом должны служить наблюдаемые отличия в распределении морф среди живых и съеденных улиток (Cain & Sheppard, 1950; Sheppard, 1951). Последних подсчитывают часто по остаткам раковин, оставшимся возле так называемых «наковален» дроздов. Важнейшими методологическими трудностями таких исследований являются слишком большая площадь отлова (Clarke et al., 1978; Schilder & Schilder, 1957), не всегда визуальная ориентация хищников (Bengtson et al., 1976; Boettger, 1931), а также незначительное общее количество найденных остатков раковин (Schilder & Schilder, 1957). Кроме того, существенное уничтожение птицами вообще не зарегистрировано во многих популяциях *Cerataea* (Bengtson et al., 1976; Mazon et al., 1989, 1990; Owen & Bengtson, 1972; Ramos, 1984 и др.).

Визуальная селекция может быть доказана поэтому во многих случаях только косвенно. При этом сравнивают окраску раковин доминирующих фенотипов с типом биотопа (Clarke, 1960, 1962) и с оптическими свойствами его фона. Однако всегда имеются некоторые несоответствия в отдельных местообитаниях (Cameron & Pannett, 1985; Clarke, 1960), а также внутри больших пространств (территорий) (Murray, 1966). Кроме того, маскировочный эффект у многих фенотипов *Cerataea* не может быть особенно действенным, что особенно заметно при сравнении с другими видами животных (Cameron, 1977; Clarke, 1962). Сторонники теории визуальной селекции не учитывают никаких изменений окраски раковины в онтогенезе (см. предыдущую главу). Образование желтой раковины с 5 слившимися между собой полосами (Clarke, 1960) проходит, однако, как минимум через три визуально неравнозначные стадии: 1) без полос, т.е. однотонно светлая; 2) относительно узкие не слившиеся полосы, т.е. полосатая (раковина); 3) широкие слившиеся полосы, т.е., за исключением более светлой верхушки раковины и желтого поля вокруг пупка, почти полностью однотонно темная. Возможная визуальная селекция в этом случае должна была бы быть противоположно направленной на разных стадиях развития.

Таким образом, визуальная селекция хищниками не всегда может быть достоверно доказана или хотя бы не всегда настолько действенна, чтобы рассматривать ее как основную составляющую природной селекции. Даже установленные корреляции с типами биотопов (Cain & Sheppard, 1950, 1954; Clarke, 1960, 1962) можно объяснить как

визуальными, так и термическими особенностями раковин моллюсков. Желтые раковины у *C.nemoralis* (Cain & Currey, 1963) и желтые бесполосые у *C.hortensis* (Clarke, 1960) по теории визуальной селекции должны быть предпочтительнее на зеленом фоне, т.е. в густом травяном ярусе. Это, однако, характерно для открытых биотопов и светлых (редких) лесов, где более светлые раковины должны иметь преимущество также из-за их термических свойств.

Кусты, (живые) изгороди, а также «грубые травы» (“rough herbage”) образуют, согласно теории визуальной селекции, гетерогенный фон, который должен быть особенно эффективным для маскировки раковин моллюсков с не слившимися между собой полосами. Термическая селекция, возможно, позволяет объяснить это иначе. Обитающие в кустах улитки должны быть лучше защищены от прямого солнечного излучения, а также от возможных колебаний микроклиматических условий, чем в других открытых или частично затененных биотопах. Эта защита, однако, не настолько совершенна, чтобы допустить доминирование очень темных морф, например, раковин со слившимися полосами у половозрелых улиток или раковин с более темной фоновой окраской у молодых животных. Постепенное увеличение степени темноты раковины (см. предыдущую главу) может в этом случае быть оптимальным.

В лесных биотопах улитки с более темными (розовыми, коричневыми, со слившимися полосами) и относительно однотонными (бесполосыми, «эффективно бесполосыми», со слившимися полосами) раковинами встречаются чаще (Cain & Sheppard, 1950; Cain & Currey, 1963; Clarke, 1960). Согласно теории визуальной селекции, они должны обеспечивать более высокую степень маскировки на голой почве, листовой подстилке или стволах деревьев. Леса создают, однако, относительно стабильный, прохладный и влажный микроклимат (Neyer, 1977; Kostin & Pokrovskaya, 1953), который должен бы благоприятствовать улиткам с более темными раковинами на всех стадиях развития и без их селективного уничтожения хищниками. Но более высокие частоты розовых и коричневых раковин могут, возможно, вызывать увеличение количества бесполосых и «эффективно бесполосых» особей, чтобы воспрепятствовать образованию слишком темных раковин. Связь между фоновым цветом раковины и количеством полос у *C.nemoralis* демонстрирует рис.2. Речь идет, естественно, о возникшей в процессе эволюции или микроэволюции генетической сцепленности двух окрасочных признаков (Clarke et al., 1978).

Эволюционно все «эффективно бесполосые» фенотипы у цепей должны были бы быть первично более связанными с сильно экспонированными биотопами. Возможное адаптивное значение присутствия трех нижних полос при отсутствии двух верхних, характерного для *C.nemoralis* и менее для *C.hortensis* (Lamotte & Guerrucci, 1970; Schilder & Schilder, 1957), можно аргументировать достаточно убедительно только с точки зрения термической селекции. Такая окраска должна, очевидно, обеспечивать более быстрое охлаждение раковины, если (когда) ее верхняя бесполосая часть облучена солнцем. При ночной или сумеречной активности эта морфа, наоборот, должна бы быть чувствительнее к идущему от земли тепловому излучению, чем бесполосая или с одной средней полосой. Фенотип с 3 нижними полосами походит в этом отношении на многие ксерофильные виды, например, *Xerolenta obvia* [в отечественных изданиях – *Helicella candicans*].

Сходные различия в структуре полиморфизма можно наблюдать не только в различных типах биотопов, но и в разных частях ареала (т.е. при разном макроклимате). Murray (1966), например, исследовал полиморфизм *C.nemoralis* на группе маленьких островов юго-западнее British mainland и выявил при этом высокие частоты «эффективно бесполосых» и розовых раковин в открытых биотопах. Это соответствует, однако, лесным биотопам в окрестностях Оксфорда (Murray, 1966, рис.1, 2). Обе группы местонахождений не очень далеко географически удалены друг от друга, но более сильное морское влияние должно обуславливать несколько более прохладные, влажные и стабильные

климатические условия на маленьких островах, которые можно сравнить с таковыми в лесных биотопах внутри British mainland.

Термическая селекция и структура полиморфизма различных видов (рода) *Ceraea*

C.nemoralis и *C.hortensis* демонстрируют в целом гомологичный полиморфизм окраски раковины. Но относительная частота встречаемости отдельных наследственных качественных признаков (фенов) и их комбинаций (фенотипов) отличается существенно как в одном типе биотопов (Clarke, 1960), так и в пределах целых видов (Clarke, 1962; Clessin, 1884; Schilder & Schilder, 1957). У *C.nemoralis* чаще встречаются раковины с более темной фоновой окраской (розовая, коричневая), а также с отсутствием отдельных полос. Последнее особенно справедливо для 2 верхних полос и приводит к образованию так называемых «эффективно бесполосых» фенотипов.

В большинстве работ эти внутривидовые отличия исследуются и интерпретируются исключительно с точки зрения селекции в смешанных колониях или популяциях (Arthur, 1978; Vantock et al., 1976; Carter, 1967; Clarke, 1962; Mazon et al., 1989), т.е. при взаимном влиянии обоих видов, а также их полиморфизмов (через апостатическую селекцию, конкуренцию и т.д.). Однако такое взаимное влияние могло бы играть в эволюции видов (рода) *Ceraea* только второстепенную роль, так как, по мнению ряда авторов (Boettger, 1926; Schilder & Schilder, 1955; Taylor, 1914) *C.nemoralis* и *C.hortensis* происходят из разных частей Европы. Даже в местностях, где встречаются сейчас оба вида, смешанные колонии относительно редки (Cain, 1983), кроме того, они демонстрируют чаще всего отчетливое доминирование одного вида (Schilder & Schilder, 1953, 1955). В качестве другой потенциальной причины межвидовых различий в структуре полиморфизма упоминались некоторые точно не определенные и, вероятнее всего, только косвенно связанные с окраской раковины факторы (Cain & Sheppard, 1954; Clarke, 1962), например, несходные физиологические свойства одинаковых фенотипов у *C.nemoralis* и *C.hortensis*.

Можно, однако, предположить, что сегодняшняя структура полиморфизма обоих видов *Ceraea* должна отображать особенности их эволюционной истории. Существенное совпадение современных ареалов этих видов можно объяснить, очевидно, более поздними миграциями или заносами (Boettger, 1926; Schilder & Schilder, 1955). *C.nemoralis*, согласно этим представлениям, происходит из Западной Европы (приблизительно с территории современной Франции), в то время как *C.hortensis* является исходно среднеевропейским видом. *C.nemoralis* является, соответственно, более теплолюбивым видом по сравнению с *C.hortensis* (Cameron, 1970). Красные и коричневые морфы могли быть менее приспособленными во время эволюции в более холодном и континентальном климате Средней Европы из-за их термических свойств (см. выше). Они действительно встречаются сейчас относительно редко в популяциях *C.hortensis* (Schilder & Schilder, 1957). Более частая встречаемость фенотипов с отсутствием отдельных полос могла бы быть связана у *C.nemoralis* с более высокой частотой розовых и коричневых раковин (см. выше). Доминирование «эффективно бесполосых» морф среди фенотипов с редуцированным количеством полос (рис.3) лучше выражено у *C.nemoralis*. Это может, вероятно, свидетельствовать об эволюции при большей инсоляции (Taylor, 1914). *C.nemoralis*, действительно, лучше приспособлена к жизни в открытых местообитаниях (Boettger, 1950; Cameron et al., 1980; Schilder & Schilder, 1955).

Сказанное выше можно, вероятно, подтвердить другим способом. Популяции *C.hortensis* во Франции демонстрируют более высокие частоты раковин с более темной фоновой окраской (Schilder & Schilder, 1957) и с редуцированным количеством полос (Lamotte & Guerrucci, 1970), чем это характерно для среднеевропейских популяций (Schilder & Schilder, 1957). Распространение среднеевропейского вида *C.hortensis* в Западную Европу привело, таким образом, к большему сходству структуры его полиморфизма с исходно западноевропейским видом *C.nemoralis* (рис.3).

C.vindobonensis должен быть филогенетически более удален от *C.nemoralis* и *C.hortensis*. Об этом свидетельствует структура полиморфизма (Schilder & Schilder, 1957), анатомические признаки (Schileyko, 1978) и даже другое количество хромосом (Rainer, 1967). В то время как два других вида эвриойкны и могут заселять различные биотопы от песчаных дюн до буковых лесов, *C.vindobonensis* можно охарактеризовать как ксерофильный или степной вид (Alexandrowicz, 1987; Schilder & Schilder, 1953). Слабо выраженный по сравнению с другими видами *Cepaea* полиморфизм окраски раковины (Rotarides, 1926; Schilder & Schilder, 1957) соответствует, таким образом, меньшей экологической нише *C.vindobonensis*. Но сильно выраженное доминирование морфы с 5 неслившимися между собой полосами в различных популяциях или частях ареала (Honek, 1995; Rotarides, 1926; Schilder & Schilder, 1957; Urbanski, 1933) не обязательно связано с условиями окружающей среды. Пятиполосую раковину без слияний полос следует рассматривать как исходную форму у видов (рода) *Cepaea* (Clessin, 1884; Schilder & Schilder, 1957; Taylor, 1914). Это справедливо и для более светлой фоновой окраски раковины: беловатая у *C.vindobonensis*, от белой до желтой у *C.hortensis* и *C.nemoralis*. Потемнение раковины происходит у *C.vindobonensis* почти исключительно за счет расширения и слияния полос, что можно интерпретировать как возможное приспособление к нестабильным микроклиматическим условиям в ксеротермных местообитаниях (см. выше).

Взаимодействие термической селекции и других факторов

Количественное распределение морф внутри колонии или популяции должно быть вызвано многими (несколькими) взаимодействующими факторами селективной и стохастической природы (Jones et al., 1977; Yablokov, 1987 и др.). Но относительный вклад каждого фактора в это взаимодействие сильно колеблется в каждом отдельном случае (Cameron et al., 1980; Yablokov, 1987), поэтому его трудно оценить отдельно. Выше было показано, что термическая и визуальная селекция могли бы в ряде случаев вызывать сходное распределение морф. Это могло бы быть справедливым и для термической селекции и стохастических популяционно-генетических факторов. Об этом свидетельствует дальнейший анализ окрасочного полиморфизма *C.hortensis* на западе Украины (подготовлено к печати).

Случайные популяционно-генетические факторы и прежде всего эффект основателя должны поставлять материал для природной селекции (Yablokov, 1987). Недооценка термической селекции и поэтому всех селективных воздействий в противоположность к стохастическим факторам в ряде случаев может быть вызвана следующими недостатками методики исследований:

- 1) исследование окраски раковины отдельно от других признаков раковины;
- 2) исследование полиморфизма окраски раковины отдельно от количественной изменчивости этой окраски (ширина полос, интенсивность фоновой окраски и т.д.);
- 3) группировка термически и частично визуально неравнозначных фенотипов по отдельным полиморфным признакам (например, «желтые», «бесполосые», «эффективно бесполосые»).

Таким образом, на основании общих физических закономерностей, а также многочисленных литературных и собственных данных об окрасочном полиморфизме наземных моллюсков было показано, что обычная (принятая) интерпретация роли термической, или климатической селекции может быть расширена. С этой точки зрения можно теоретически обосновать многие установленные разными авторами и для разных видов наземных моллюсков особенности распределения морф внутри отдельных биотопов или больших территорий, колоний или видов. Итак, термические свойства раковин моллюсков с полиморфной окраской могут, очевидно, играть большую роль во

взаимодействии различных факторов, влияющих на полиморфизм, чем это предполагалось до сих пор.

Благодарности

Подписи к таблицам и рисункам

Табл. 1. Встречаемость слияния полос на раковинах взрослых особей *C.hortensis* во Львове, Украина (в целом 153 раковины). [Различие рассчитано от распределения морф на предыдущем месте последнего оборота раковины].

Количество слияний полос
Расстояние от устья раковины
Различие
Вероятность

Рис. 1. Относительная ширина светлых и темных участков на 2 раковинах *C.hortensis* изо Львова, Западная Украина, измеренная за 360 (А), 90 (В) и 45 (С) град. перед устьем и возле устья (D) и показанная от шва (сверху) до пупка (внизу). В скобках стоит общая доля темных участков (полос, слияний полос), %.

Рис. 2. Связь между фоновой окраской раковины и количеством полос в популяции *C.nemoralis* из Гданьска, Польша. В скобках стоит частота раковин с определенной фоновой окраской, (рассчитанная) от всех особей.

бесполодые
1 полоса
от 2 до 5 полос

Рис. 3. Относительная частота отсутствия отдельных полос на раковинах с редуцированным количеством полос (Германия по Schilder & Schilder, 1957, Франция по Lamotte & Guerrucci, 1970). Цифры от 1 до 5 означают полосы, пронумерованные от верхушки раковины к пупку. В скобках стоит частота раковин с редуцированным количеством полос среди полосатых раковин.

Германия
Франция