

borders of Odessa (found in July 2011) has been analyzed. Shells are comparatively small: they hardly reach the lower species level according to main habituate parameters and sizes of aperture are much smaller than typical for the species in the limits of its natural area. The morphometrical structure also differs from Penza strange populations of *H. lucorum*. Variability of metrical conchological parameters system of the investigated population of *H. lucorum* as the result the factorization of their 6-measured intercorrelations matrixes can be completely described by four common factors. By the exterior signs all investigated specimens of the species suit the form which was described as *Helix lucorum* var. *martensii* Boettger, 1883.

*Key words:* *Helix lucorum* Linnaeus, 1758, conchological parameters, anthropochoria

УДК [591.5(594.382)]

И. М. ХОХУТКИН<sup>1</sup>, Д. В. ЗЕЙФЕРТ<sup>2</sup>

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

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

## **ДИНАМИЧЕСКИЙ АДАПТАЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ FRUTICICOLA FRUTICUM (MÜLL.)**

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

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

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

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

### **Материал и методы исследований**

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

### **Результаты исследований и их обсуждение**

Пространственно-временная изменчивость полиморфной структуры вида.

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

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

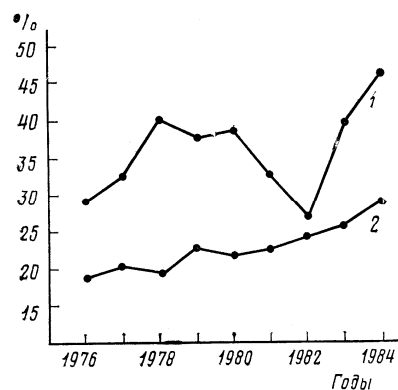


Рис. 1. Хронографические изменения встречаемости полосатых улиток в местообитаниях «Поляна» (1) и «Прибрежный» (2). По оси абсцисс – время (годы), по оси ординат – численность полосатых улиток (%)

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

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

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

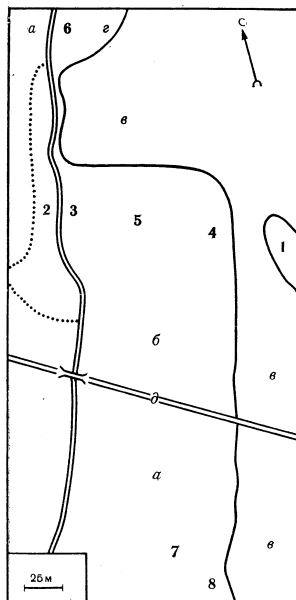


Рис. 2. Схема расположения местообитаний *Fr. fruticum* в окрестностях поселка Бельский. Номера участков: 1 — «Поляна», 2 — «Прибрежный», 3 — «Луг-1», 4 — «Луг-2», 5 — «Луг», 6 — «Болото», 7 — «Покос», 8 — «Опушка»; а — сенокосы; б — заболоченный луг в пойме р. Белой, в — еловый лес, г — тростниковое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

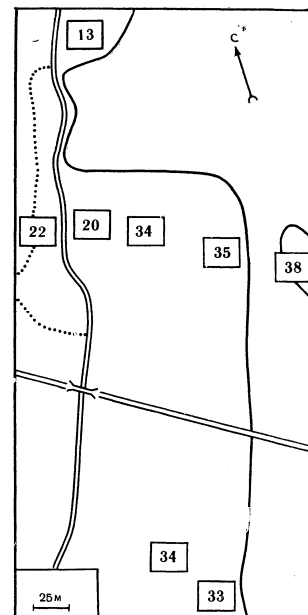


Рис. 3. Пространственная структура местообитаний *Fr. fruticum* в 1980 г. В квадратах показана частота встречаемости (%) полосатых улиток. Схема местообитаний приведена на рис. 2

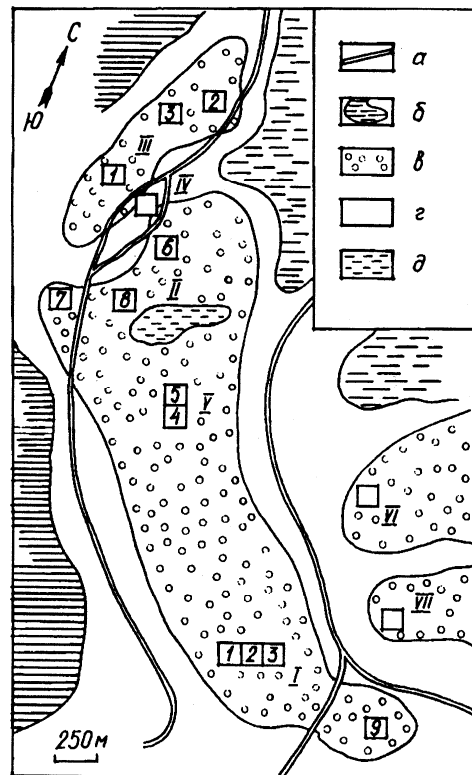


Рис. 4. Схема расположения местообитаний *Fr. fruticum* в окрестностях г. Сарапула: 1–9 – номера участков, где проводилось определение популяционной плотности; I–VII – номера местообитаний; а – дороги; б – пруды; в – леса; г – луга; д – болота

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

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

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

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

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

## Выводы

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

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

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

*И. М. Хохуткин, Д. В. Зейферт*

<sup>1</sup>Институт екології рослин і тварин Уральського відділення РАН

<sup>2</sup>Філія федерального державного бюджетного освітнього закладу професійної освіти Уфимського державного нафтового технічного університету

## ДИНАМІЧНИЙ АДАПТАЦІЙНИЙ ПОЛІМОРФІЗМ *FRUTICICOLA FRUTICUM* (MÜLL.)

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

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

*I. M. Khokhutkin<sup>1</sup>, D. V. Zeifert<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>The institute of plants and animals ecology, Ural branch of RAS

<sup>2</sup>Ufa State Oil Technical University, federal higher professional educational establishment

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

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

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

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

УДК 594.382.5:575. 2(477)

Т. Н. ЧЕРНЫШОВА, А. В. ГАРБАР

Житомирский государственный университет им. Ивана Франко  
ул. Большая Бердичевская, 40, Житомир, 10008, Украина

## **ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *LIMAX CINEREONIGER* WOLF, 1803 (*LIMACIDAE*) НА ТЕРИТОРИИ УКРАИНЫ**

В результате анализа аллозимной изменчивости установлено, что у *L. cinereoniger* амфимиксис характерен для природных популяций, тогда как синантропные популяции представлены генетическими линиями с фиксированными гомо- и гетерозиготными генотипами. Отсутствие промежуточных аллозимных спектров в условиях сосуществования доказывает репродуктивную изоляцию последних. Хромосомный набор *L. cinereoniger* характеризуется стабильностью и консервативностью ( $2n=62$ ;  $n=31$ ). Амфимиктическая форма существенно отличается от других по параметрам половой системы (уровень дискриминации 81,82%).

*Ключевые слова:* слизни, амфимиксис, генотип, биотип, кариотип

*Limax cinereoniger* Wolf, 1803, является типичным представителем наземной малакофауны Украины и распространен в северных, центральных и западных областях [1]. Это стенобионтный лесной вид, который преимущественно обитает в смешанных и широколиственных лесах, в городах встречается в лесопарках.

Генетические исследования рода *Limax* малочисленны [7]. Из представителей рода *Limax* генетически исследованы лишь несколько популяций *L. maximus* из Англии. Установлено, что характер генетической изменчивости в этом случае свидетельствует о размножении путем амфимиксиса, который является преобладающей системой размножения в семействе *Limacidae* [6, 7].

Хромосомные наборы слизней также практически не исследованы. На сегодня известны гаплоидные хромосомные числа ( $n$ ) только около 20 видов из различных семейств [5, 8]. Лишь для двух видов – *Lehmania melitensis* [9] и *L. flavus* [5] определено диплоидное число ( $2n$ ) и – хромосомная формула. Известно, что гаплоидный набор *L. cinereoniger* включает 31 бивалент [4]. Однако на территории Украины этот вид кариологически не исследован.

Учитывая вышеупомянутые факты, актуальным является комплексное исследование популяций *L. cinereoniger* с применением электрофоретических, кариологических и морфологических методов.