

УДК 594.38

Н. В. Гураль-Сверлова

**ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРОВ, ФОРМЫ И ОКРАСКИ РАКОВИН В ПОПУЛЯЦИЯХ АВСТРИЙСКОЙ ЦЕПЕИ *CERAEA VINDOBONENSIS* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) ИЗ РАЗНЫХ РЕГИОНОВ УКРАИНЫ**

Государственный природоведческий музей НАН Украины, г. Львов;  
e-mail: sverlova@pip-mollusca.org

*Ключевые слова:* наземные моллюски, *Ceraea vindobonensis*, конхологические признаки, корреляция, адаптация, Украина.

Среди наземных моллюсков австрийская цепея *Ceraea vindobonensis* (Férussac, 1821), вне всякого сомнения, является одним из любимых объектов для проведения фенетических [2, 5–7 и др.] и конхиометрических [3, 6, 7 и др.] исследований на территории Украины. Несмотря на довольно большое количество публикаций, результаты этих исследований, к сожалению, чаще всего пытаются интерпретировать обособленно друг от друга, нередко – в пределах одного региона или еще более локальных территорий.

Раковина играет важную роль в регуляции теплового и водного баланса у наземных моллюсков [8]. А поскольку в формировании ее физических свойств у представителей рода *Ceraea*, кроме полиморфной окраски, не могут быть не задействованы и другие конхологические признаки [8], целесообразнее проводить комплексные фенетико-конхиометрические исследования, включающие, как минимум, анализ линейных размеров (высота, ширина), формы и окраски раковин [6].

Ранее нами уже были описаны особенности фенетической структуры и размерные характеристики раковин в популяциях австрийской цепеи на западе [3, 5] и востоке [6] Украины, что дает возможность проанализировать зависимость конхологических признаков в регионах со значительными климатическими отличиями.

**МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Для проведения корреляционного анализа были использованы данные о фенетической структуре и размерных характеристиках раковин австрийской цепеи, детально описанные в предыдущих публикациях [3, 5, 6]. Материалы были собраны в период с 2003 по 2006 г. на территории Львовской (19 выборок), Ивано-Франковской (2 выборки) и Донецкой (11 выборок) областей. Общее количество измеренных раковин – 3429. Детальная характеристика мест сбора дана в предыдущих публикациях [3, 5, 6].

Для проведения конхиометрических исследований использовали только раковины половозрелых моллюсков со сформированными отворотами краев устья и без значительных механических повреждений в процессе формирования раковины, которые могли бы повлиять на ее конечные размеры или форму [6]. Высоту (ВР) и ширину (ШР) раковины измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм по схеме, использованной нами ранее для *Sepaea hortensis* [7]. При этом не учитывали отворотов устья, что позволяет точнее отобразить реальные линейные размеры и высчитанный на их основе условный объем раковины [6].

Для характеристики формы раковины использовали отношение ее высоты к ширине. Условный объем раковины рассчитывали на основании измеренных линейных параметров [7]. При этом за объем раковины условно принимали среднее между объемами цилиндра и конуса с диаметром, равным ширине раковины, и высотой, равной ее высоте.

Фенотипы раковин определяли по общепринятой схеме [7]. На их основе позже высчитывали средние значения интенсивности пигментации раковин (DG) и гомогенности их окраски (Hom) в исследованных выборках [1]. Для формализованного числового обозначения интенсивности пигментации раковины наличие на ней каждой спиральной темной полосы и слияние каждой пары соседних полос обозначали 1-м баллом, а затем полученные баллы суммировали. В целом значения DG у цепей колеблются от 0 (бесполосая раковина) до 9 (раковина с 5-ю слитыми полосами). Для оценки степени гомогенности окраски раковины 1-м баллом оценивали отсутствие любой из 5-ти полос или слияние любой пары соседних полос, полученные баллы суммировали [1].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении средневыборочных значений исследованных признаков (табл. 1) как на западе, так и на востоке Украины наиболее стабильной оказалась форма раковины, выраженная отношением ее высоты к ширине. Об этом свидетельствуют минимальные значения коэффициента вариации (табл. 1). Несколько более изменчивыми являются измеренные линейные параметры раковины (ее высота и ширина), причем коэффициент вариации в обоих случаях оказался несколько выше для высоты раковины, чем для ее ширины. Подобную закономерность можно наблюдать при анализе внутри- и межпопуляционной изменчивости размеров и формы раковины не только у *S. vindobonensis* [3, 6], но и у родственного вида *S. hortensis* [7].

Среди индексов, использованных для формализованной оценки окраски раковин в выборках [1], относительно стабильной оказалась средняя интенсивность пигментации. Значительно более варибельным признаком является гомогенность окраски, хотя средние значения этого

индекса для обоих исследованных регионов Украины практически не отличаются (табл. 1). В отдельных выборках гомогенность окраски раковин возрастала до 0,79 на западе и до 0,87 на востоке Украины, что все же остается достаточно низким показателем по сравнению с другими видами рода *Seraxea* [1]. Причиной этого, вне всякого сомнения, являются экологические особенности и эволюционная история данного вида, наиболее приспособленного к обитанию в открытых или частично затененных древесно-кустарниковой растительностью ксеротермных местообитаниях [1, 8], что способствует сохранению дискретных темных полос на раковине [1].

**Таблица 1.** Изменчивость конхологических признаков в выборках

Признаки	M	m	Cv, %	min	max
Запад Украины					
Интенсивность пигментации (DG)	5,13	0,050	4,4	4,60	5,64
Гомогенность окраски (Hom)	0,29	0,036	57,4	0,09	0,79
Высота раковины (ВР), мм	17,11	0,110	3,0	16,36	18,15
Ширина раковины (ШР), мм	20,45	0,103	2,3	19,48	21,34
Форма раковины (ВР/ШР)	0,837	0,002	1,3	0,817	0,854
Объем раковины (Vp), мм <sup>3</sup>	3596	58,5	7,5	3128	4144
Восток Украины					
Интенсивность пигментации (DG)	4,75	0,092	6,4	4,15	5,08
Гомогенность окраски (Hom)	0,30	0,084	93,5	0,05	0,87
Высота раковины (ВР), мм	17,14	0,258	5,0	16,05	18,65
Ширина раковины (ШР), мм	20,69	0,206	3,3	19,54	21,72
Форма раковины (ВР/ШР)	0,829	0,006	2,6	0,790	0,865
Объем раковины (Vp), мм <sup>3</sup>	3697	127,0	11,4	3079	4401

Примечания: Cv – коэффициент вариации, M – среднее арифметическое; m – его ошибка; max – максимальное средневыборочное значение; min – минимальное средневыборочное значение.

Несмотря на значительные климатические отличия сравниваемых регионов (в частности, значительно бóльшую континентальность климата на востоке Украины), средние значения проанализированных конхологических признаков достоверно отличались только для интенсивности пигментации раковины (при  $\alpha < 0,01$ ). Как известно, моллюски со светло окрашенными раковинами менее чувствительны как к действию высоких температур, так и резким колебаниям внешней температуры, что может быть полезно в условиях большей континентальности климата [4, 8]. Поэтому уменьшение доли раковин со слиянием отдельных полос и увеличение количества раковин с их отсутствием на востоке Украины [6] по сравнению с ее западным регионом [5], несомненно, является следствием климатической селекции.

Можно предположить, что приспособление *S. vindobonensis* к макроклиматическим особенностям различных регионов происходит

прежде всего за счет окраски раковины, а точнее – за счет интенсивности окраски ее верхней части [1], средние же размеры и форма раковины изменяются мало. В то же время нельзя недооценивать возможного адаптивного значения этих признаков при заселении моллюсками биотопов со сходными макроклиматическими, но разными микроклиматическими условиями [3, 6].

Несколько бóльшая вариабельность средневыборочных значений всех представленных в таблице 1 конхологических признаков на востоке Украины может быть вызвана меньшим количеством исследованных выборок (см. методику).

Проведенные исследования показали высокий уровень корреляции между средневыборочными значениями таких конхологических параметров, как высота и ширина раковины, рассчитанный на их основании условный объем раковины (табл. 2). В то же время форма раковины достоверно скоррелирована лишь с ее высотой. Увеличение средневыборочных значений ширины раковины также приводит к некоторому увеличению индекса ВР/ШР, о чем свидетельствуют положительные, хотя и не достигающие статистически достоверного уровня, значения коэффициента Спирмена (табл. 2).

Таким образом, в популяциях *C. vindobonensis* уменьшение степени уплощенности раковин (о чем свидетельствует увеличение отношения ВР/ШР) происходит прежде всего за счет увеличения их высоты. В то же время здесь не наблюдается увеличения этого же индекса при некотором уменьшении средней ширины раковин в выборке, как у родственного вида – садовой цепеи *C. hortensis* [7]. Поэтому форма раковины в популяциях *C. hortensis* может изменяться при относительно стабильном объеме (за счет некоторых изменений в характере накручивания раковинной спирали), а у *C. vindobonensis* формирование менее уплощенных раковин более тесно связано с увеличением их объема. Наиболее отчетливо зависимость формы и объема раковины в популяциях *C. vindobonensis* проявляется на востоке Украины (табл. 2).

**Таблица 2.** Корреляция конхологических признаков в исследованных выборках (коэффициент Пирсона)

Признаки	ВР	ШР	ВР/ШР	Vp	DG	Ном
ВР		0,876*	0,795*	0,964*	0,070	-0,051
ШР	0,907*		0,404	0,972*	0,119	-0,176
ВР/ШР	0,645*	0,265		0,605*	-0,033	0,134
Vp	0,969*	0,982*	0,438		0,116	-0,134
DG	0,194	-0,127	0,657*	0,017		-0,968*
Ном	-0,134	-0,289	0,202	-0,218	0,600*	

Примечания: слева от диагонали – для запада Украины, справа – для востока Украины. Звездочкой обозначены значения, достоверные при  $\alpha = 0,05$ . Условные сокращения признаков см. в таблице 1.

Возможно, возрастание континентальности климата на востоке Украины усиливает действие отбора, направленного против образования, с одной стороны, слишком мелких и высоких, с другой стороны – слишком крупных и плоских раковин. Формирование же более мелких и уплощенных раковин *C. vindobonensis* в одних биотопах, а более крупных и высоких – в других теоретически может быть объяснено двумя (причем не взаимоисключающими) причинами. Во-первых, такое сочетание размеров и формы раковин может быть селективно выгодным в определенных условиях внешней среды, причем эти условия независимо воздействуют и на форму, и на размеры, и на окраску раковин. Например, при сравнении двух выборок из окрестностей с. Богородичное Славянского р-на Донецкой обл. раковины моллюсков из открытого ксеротермного биотопа (покрытые травянистой растительностью меловые склоны) оказались достоверно светлее, мельче и имели более уплощенную форму по сравнению с улитками из пойменного дубово-кленового леса [6].

Во-вторых, соответствующие изменения одних конхологических признаков теоретически могут хотя бы частично компенсировать не совсем благоприятное в определенных условиях действие других. Например, слишком темная окраска раковины в жаркий солнечный день может привести к перегреву и последующей гибели моллюска, однако форма и размеры раковины, способствующие либо меньшему поглощению энергии солнечного излучения ее поверхностью, либо увеличению теплоотдачи, теоретически могут снижать риск неблагоприятных последствий.

Обычно при попытках дать экологическую интерпретацию результатам конхиометрических исследований обращают внимание на изменение удельной поверхности раковины, т.е. на отношение поверхности раковины к ее объему, уменьшающееся при увеличении ее размеров и увеличивающееся при уплощении ее формы [7]. Это, однако, не может объяснить ни более или менее уплощенных раковин многих степных видов из надсемейства Helicoidea, ни наблюдаемого уже на внутривидовом уровне уплощения раковин в более ксеротермных условиях. Ведь подобное изменение формы раковины должно быть селективно невыгодным здесь именно из-за увеличения удельной поверхности, усиливающего опасность перегрева и высыхания моллюсков.

При сравнении изменчивости окраски раковин у представителей рода *Seraea* была установлена следующая закономерность: чем теснее связь вида с открытыми, особенно с открытыми ксеротермными биотопами, тем большее адаптивное значение приобретает окраска верхней части раковины, и тем слабее оказывается зависимость между средней интенсивностью окраски верхней и нижней части раковины в популяциях [1].

Аналогично форма и размеры верхней части раковины могут иметь большее значение в процессе адаптации цепей к обитанию в открытых биотопах. А образование раковин более высокой формы, фактически, приводит к относительному увеличению верхней конической части раковины, т.е. той ее части, которая может быть более подвержена нагреву прямыми солнечными лучами. В процессе формирования раковины каждый последующий оборот частично накрывает предыдущий, оставляя видимым лишь его верхнюю часть. Чем сильнее уплощается форма раковины, тем меньше становится эта незакрытая часть предыдущих оборотов, что, очевидно, имеет немаловажное терморегуляционное значение. Если же более высокая форма раковины у *C. vindobonensis*, действительно, увеличивает риск перегрева моллюсков на солнце, мелкие размеры раковины, теоретически, могут еще больше увеличить этот риск из-за увеличения относительной поверхности раковины.

Как и следовало ожидать, индексы, характеризующие особенности окраски раковин в популяциях модельного вида, тесно связаны между собой, однако для запада Украины эта корреляция положительная, а для востока – отрицательная (табл. 2). Причина выявленной закономерности заключается в том, что на западе Украины чаще встречаются раковины со слиянием отдельных полос, а на востоке – с их отсутствием [5, 6]. Поэтому усиление гомогенности окраски раковин, которое можно рассматривать также как уменьшение количества дискретных темных полос, на западе Украины обычно связано с общим потемнением окраски, а на востоке – с ее осветлением.

Как на западе, так и на востоке Украины гомогенность окраски раковин *C. vindobonensis* практически не зависела от их размеров и формы. То же можно сказать о средней интенсивности пигментации раковин, за исключением статистически достоверной положительной корреляции между этим показателем и формой раковины на западе Украины (табл. 2). Это связано с наблюдавшейся на западе Украины тенденцией к образованию относительно темных и высоких раковин в биотопах со специфическими микроклиматическими условиями (городские местообитания, известняковые выходы) [3]. На востоке Украины такого не наблюдается, поскольку усиление континентальности климата делает селективно невыгодными как слишком темные, так и слишком высокие (см. выше) раковины.

## ВЫВОДЫ

Проведенные фенетико-конхиометрические исследования *C. vindobonensis* на западе и востоке Украины показали, что приспособление моллюсков к макроклиматическим условиям разных регионов происходит прежде всего за счет изменения средней интенсивности окраски раковин в популяциях, при относительной стабильности размеров и формы раковин, а также уровня гомогенности их окраски.

Для востока України отмечено некоторое усиление зависимости между средними размерами и формой раковин в популяциях модельного вида. Не исключено, что возрастание континентальности климата усиливает действие отбора, направленного против образования, с одной стороны, слишком мелких и высоких, с другой стороны – слишком крупных и плоских раковин. Механизм такого отбора может быть связан с особенностями терморегуляции в открытых или лишь частично затененных древесно-кустарниковой растительностью биотопах, которые часто заселяют моллюски этого вида.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гураль-Сверлова Н.В. Можливості формалізованого статистичного аналізу фенетичної структури популяцій наземних моллюсків на прикладі роду *Serpea* // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2010. – Вип. 26. – С. 61–79.
2. Крамаренко С.С., Хохуткин И.М., Гребенников М.Е. Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Serpea vindobonensis* (Pulmonata, Helicidae) в урбанизированных и природных популяциях // Экология. – 2007. – № 1. – С. 42–48.
3. Сверлова Н.В. Вплив урбанізації на конхологічні параметри *Serpea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на заході України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2007. – Вип. 23. – С. 85–94.
4. Сверлова Н.В. Особенности фенетической структуры интродуцированных популяций *Serpea nemoralis* // Фальцфейнівські читання: Зб. наук. праць. – Херсон: ПП Вишемирський, 2007. – С. 287–292.
5. Сверлова Н.В., Кирпан С.П. Фенетична структура популяцій *Serpea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на заході України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2004. – Т. 19. – С. 107–114.
6. Гураль-Сверлова Н.В., Мартинов В.В. Конхологические особенности популяций *Serpea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на территории Донецкой области // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона: Межвед. сб. науч. работ / Отв. Ред. С.В.Беспалова. – Донецк: ДонНУ, 2007. Вып. 7. – С. 85–92.
7. Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. – Львов, 2006. – 226 с.
8. Sverlova N. Landschnecken-Farbpolymerismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malak. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2004. – В. 22. – S. 131–145.

Н.В. Гураль-Сверлова

### ЗАЛЕЖНІСТЬ РОЗМІРІВ, ФОРМИ ТА ЗАБАРВЛЕННЯ ЧЕРЕПАШОК У ПОПУЛЯЦІЯХ АВСТРІЙСЬКОЇ ЦЕПЕЇ *SERPEA VINDOBONENSIS* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) З РІЗНИХ РЕГІОНІВ УКРАЇНИ

*Ключові слова:* наземні моллюски, *Serpea vindobonensis*, конхологічні ознаки, кореляція, адаптація, Україна.

Проаналізовано зв'язок між конхологічними ознаками в популяціях *Serpea vindobonensis* із заходу (Львівська, Івано-Франківська області) та сходу (Донецька

область) України. Загалом до аналізу залучено 32 вибірки та понад 3 тисячі черепашок модельного виду. Показано, що пристосування молюсків до макрокліматичних умов різних регіонів відбувається передусім за рахунок інтенсивності пігментації черепашки. На сході України дещо посилюється зв'язок між середніми розмірами та формою черепашок у популяціях. Можливо, більша континентальність клімату посилює селективну невивідність певних комбінацій конхологічних ознак.

**N.V. Gural-Sverlova**

**DEPENDENCE OF SIZES, FORM AND COLOUR OF SHELLS IN  
POPULATIONS OF *CEPAEA VINDOBONENSIS* (GASTROPODA,  
PULMONATA, HELICIDAE) FROM VARIOUS REGIONS OF  
UKRAINE**

*Key words:* land molluscs, *Cepaea vindobonensis*, conchological characters, correlation, adaptation, Ukraine.

The connection between the conchological characters in the populations of *Cepaea vindobonensis* from the western part (Lviv Region, Ivano-Frankivsk Region) and eastern part (Donetsk Region) of Ukraine was analysed. On the whole 32 samples and more of 3 thousand shells of the model species were used. It was shown that the adaptability of the molluscs to the microclimatic conditions of the various regions occurs principally in the way of the changing of the intensity of the shell pigmentation. On the east of Ukraine the connection between the middle size and the form of the shells in the populations is slightly intensified. It is possible that the more continental climate intensifies the selective disadvantage of the certain combinations of the conchological characters.