

УДК 591.572.8 : 594

ПОЛИМОРФИЗМ И МАСКИРУЮЩАЯ ОКРАСКА ПОПУЛЯЦИИ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

И. М. ХОХУТКИН, А. И. ЛАЗАРЕВА

*Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР,
Уральский научно-исследовательский институт
Академии коммунального хозяйства*

При изучении полиморфной структуры популяций наземных моллюсков преимущество отдается в основном представителям родов *Seraea*, *Helix*, *Bradybaena* и некоторых других. Однако общее число полиморфных видов не соответствует степени их изученности. При исследовании фенотипической структуры популяции трех кавказских видов гелицид установлено, что популяции в большинстве случаев специфичны по соотношению частот фенотипов. Морфоспецифичность популяций этих видов в сравнении с диморфными устанавливается по комплексу входящих в них фенотипических вариантов.

Изучение полиморфной структуры в связи с выявлением объема и границ природных популяций охватывает все большее число объектов среди животных (Гершензон, 1946; Яблоков, 1966; Береговой, Новоженков, 1967; Береговой, 1970; Хохуткин, 1971; Blair, 1947; Gordon, Gordon, 1950; Dowdeswell, 1956; Cain, Currey, 1963). Не исключена применимость подобных методов в ботанике и микробиологии, так как получаемые факты создают тому прецеденты (Гаузе, 1938; Хохрин, 1970, и др.).

Основное внимание исследователей полиморфизма моллюсков сосредоточено на видах родов *Seraea*, *Helix*, *Bradybaena* и некоторых других (Coutagne, 1895; Gulick, 1905; Crampton, 1916; Komai, Emura, 1955; Gaudiosi, Sacchi, 1960; Goodhart, 1963; Lomnicki, Wasilewski, Kosior, 1964; Owen, 1965). Однако общее число полиморфных видов не идет ни в какое сравнение со степенью их изученности. Так, в фауне Советского Союза насчитывается свыше 550 видов наземных моллюсков, из них по различным системам признаков полиморфны от 1,1 до 55%*. Причем такого рода сведения могут оказаться далеко не полными. Например, по такому четко выраженному признаку как лево- и правозакрученность раковины, лишь при сравнении между собой литературных данных мы отметили «неучтенные» в других источниках проявления полиморфизма у одного вида рода *Seraea*, одного вида *Achatina*, одного вида *Helix* (левозакрученность) и у двух видов семейства *Clausiliidae* (правозакрученность) (Standen, 1890, 1890a; Alkins, 1923; Boycott, Diver, 1925; Degner, 1950; Pain, 1953).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами исследовалась фенотипическая структура популяций следующих видов наземных моллюсков: *Fruticosampylaea parzanensis* (Кryn.) из Северо-Осетинской АССР, 416 экз.; *Xeropicta krynickii* (Кryn.), 672 экз., *Saucasotachea atrolabiata* (Кryn.), 126 экз.— из Краснодарско-

* Данные получены при обработке монографий И. М. Лихарева и Е. С. Раммельмейер (1952) и И. М. Лихарева (1962).

то края. Сборы производили в 1968 и 1971 гг. Для оценки полученных результатов применяли критерий значимости (t) и критерий соответствия (χ^2). Уровень значимости отличий для обоих критериев был принят равным 0,05. Сравнительные данные по видам *Bradybaena* приведены по предыдущей работе (Хохуткин, 1971).

Полиморфизм популяций этих видов проявляется в первую очередь в отношении признака «опоясанности» — наличия или отсутствия на ра-

Таблица 1

Признак «опоясанности» раковин («+» — наличие признака; «—» — отсутствие признака; * — впервые отмечено для вида)

Вид	Опоясанность							
	количество спиральных полос							
	0	1	2	3	4	5	6	от 7 до 21
<i>Fr. parzanensis</i>	+*	+	+	+*	+*	—	—	—
<i>C. atrolabiata</i>	—	—	—	—	+	+*	+*	—
<i>X. krynickii</i>	+	—	—	—	—	+	+	+

Примечание: У вида *C. atrolabiata* нами принималась во внимание дополнительная полоса, проходящая под швом предпоследнего оборота и имеющая сильно размытые контуры. У *X. krynickii* точное количество полос ранее не учитывалось.

ковине спиральных цветных полос. В табл. 1 приведено количество полос на раковинах изучаемых видов.

Несмотря на то, что эти виды принадлежат разным родам, по некоторым морфам у них наблюдаются параллельные ряды изменчивости. Нами впервые найдены у *Fr. parzanensis* бесполовая, трех- и четырехполосая морфы, а у *C. atrolabiata* — пяти- и шестиполосая морфы. Не исключено, что будут обнаружены новые окрасочные морфы при дальнейших исследованиях*.

АНАЛИЗ ДАННЫХ

Две выборки (I и II) *X. krynickii* с горных лугов в окрестностях с. Макопсе (г. Большое Сочи) статистически не отличаются по преобладающему фенотипу (четыреполосая морфа) друг от друга ($t=0,67$) и от выборки III у подножия горы — 38,5% ($t=0,80$ и 1,37) (табл. 2). Эти местообитания изолированы горной долиной временно пересыхающей реки, горными обрывами и лентой шоссе. Расстояние по прямой между лугами составляет около 5 км. Популяция, обитающая у подножия горы, отстоит от ближайшего луга примерно на 4 км. Но, как уже указывалось, все три выборки по составу «ведущей» морфы не отличимы друг от друга, так и суммарно рассмотренные выборки горных лугов от выборки у подножия горы (43,3 и 38,5%, при $t=1,24$). Однако критерий соответствия показывает, что выборки из популяции горных лугов отличны в меньшей степени ($\chi^2=5,01$; $0,5 > P > 0,25$), чем суммарный состав их морф от популяции III ($\chi^2=6,82$; $0,25 > P > 0,10$). Причем популяция I отлична от популяции III в меньшей мере ($\chi^2=4,94$; $0,5 > P > 0,25$), чем популяция II от популяции III ($\chi^2=6,71$; $0,25 > P > 0,10$), несмотря на то, что популяция II расположена ближе к популяции III. Критерий соответствия более чутко регистрирует различия между выборками, чем критерий значимости, в силу суммирования отличий по каждой морфе. Кстати, в популяции II найдена особь с левозакрученной раковинной, что впервые отмечается для этого вида.

* Возможности и ограничения такого метода, основанного на гомологических рядах наследственной изменчивости (Вавилов, 1922), подробно разобраны Н. Н. Воронцовым (1966).

Выборка *Fr. parzanensis*, произведенная у подножия гор в окрестностях Орджоникидзе, отлична по преобладающему фенотипу (двухполосая морфа) от выборки близ Крестового перевала: 43,0 и 53,4% ($t=2,07$). По этому же фенотипу выборка с Крестового перевала не отличается от выборки из Тарской котловины (50%, $t=0,26$) и последняя — от выборки из-под Орджоникидзе ($t=0,54$). Однако все три местообитания хорошо изолированы значительными расстояниями в горных условиях, и там обитают различные популяции. Причем в случае сравнения популяций Тарской котловины и орджоникидзевской критерий соответствия указывает на их существенные различия ($\chi^2=8,09$; $P < 0,05$). То же наблюдается и при сравнении популяций Крестового перевала и орджоникидзевской ($\chi^2=27,7$; $P < 0,01$). В орджоникидзевской популяции однополосая морфа встречается в достаточно большом числе ($21,2 \pm 3,06\%$), тогда как в популяции Крестового перевала она составляет лишь $6,8 \pm 1,70\%$, а в тарской популяции отсутствует вовсе. Этот анализ подтверждается, если сравнить популяции по наличию бесполосой и «полосатых» морф — две последние популяции существенно ($t=2,33$) различаются при этом. По опоясности более «высокогорные» популяции достоверно отличаются от орджоникидзевской (9,7% и 16,2% бесполосой морфы, $t=1,99$), и лесные от популяции перевала (16,9 и 8,6%, $t=2,55$).

Выборки *S. atrolabiata* из горного леса в окрестностях Макопсе и из дендрария Сочи статистически не отличаются между собой по пре-

Таблица 2

Соотношение различных морф раковин в популяциях *X. kruptickii*, *Fr. parzanensis* и *S. atrolabiata*

№ вы- борки	Популяции	Количество моллюсков различных морф. %								Общее число моллюсков	
		0	1	2	3	4	5	6	7		8
I	<i>X. kruptickii</i>	0	0	2,8 ± 1,12	21,2 ± 2,78	41,9 ± 3,36	27,2 ± 3,03	5,5 ± 1,55	1,4 ± 0,80	0	217
II	с. Макопсе	0	0	6,8 ± 2,33	15,3 ± 3,33	45,7 ± 4,61	27,1 ± 4,11	4,2 ± 1,86	0,90 ± 0,87	0	118
III	с. Макопсе	0	0,30 ± 0,30	4,2 ± 1,10	19,0 ± 2,14	38,5 ± 2,66	26,1 ± 2,40	9,8 ± 1,62	1,8 ± 0,73	0,30 ± 0,30	337
I+II	с. Макопсе	0	0	4,2 ± 1,10	19,1 ± 2,15	43,3 ± 7,35	27,1 ± 2,43	5,1 ± 1,20	1,2 ± 0,60	0	335
I	<i>Fr. parzanensis</i>	8,6 ± 1,89	6,8 ± 1,70	53,4 ± 3,36	24,9 ± 2,92	6,3 ± 1,64	0	0	0	0	221
II	Крестовый перевал	25,0 ± 4,12	0	50,0 ± 12,9	18,7 ± 10,07	6,3 ± 6,27	0	0	0	0	16
III	Тарская котловина	16,2 ± 2,76	21,2 ± 3,06	43,0 ± 3,61	19,6 ± 2,97	0	0	0	0	0	179
I	г. Орджоникидзе										
I	<i>S. atrolabiata</i>	0	0	0	0	98,2 ± 1,80	1,8 ± 1,79	0	0	0	56
II	с. Макопсе	0	0	0	0	100	0	0	0	0	24
III	с. Макопсе	0	0	0	0	89,1 ± 4,65	6,5 ± 3,68	4,4 ± 3,06	0	0	46
I+II	Сочи	0	0	0	0	98,8 ± 1,22	1,2 ± 1,22	0	0	0	80

Примечание: У *X. kruptickii* здесь приведено количество только основных морф.

обладающему фенотипу (четыреполосая морфа): 89,1 и 98,2 ($t=1,94$). Однако дополнительная выборка из близлежащего участка леса в суммарном рассмотрении с первой горной популяцией достоверно отличается по этому фенотипу от сочинской популяции ($t=2,47$).

Таким образом, в отличие от диморфных популяций *Bradybaena*, морфоспецифичность популяций рассматриваемых видов с большей степенью точности устанавливается по сумме составляющих их фенотипов.

В популяциях исследуемых видов встречаются белые, светло-желтые, темно-желтые и красные раковины с различной интенсивностью цветных полос*. В популяциях *Bg. fruticum* (Müll.), *Bg. scenekji* (Midd.) и *Bg. lantzi* (Lndh.) преобладают светлоокрашенные (светлые) раковины, а в популяциях *Bg. almaatini* (Skv.) и *Bradybaena* sp. n. из Забайкалья — темноокрашенные (темные); причем в ряде случаев популяции не отличаются по этому признаку.

Исследованные популяции *Bg. parzanensis* по цвету не существенно отличаются между собой; светлые и темные раковины встречаются приблизительно в одинаковом числе.

S. atrolabiata из двух популяций не достоверно отличимы между собой по цвету и светлые раковины составляют в них большинство (около 90%). Раковины этого вида, имеющие, как правило, желтую окраску, в большинстве случаев покрыты белесым налетом. В сочетании с темными, различной степени выраженности, широкими спиральными полосами это создает эффект совершенной маскировки. Моллюски напоминают утолщение на стволах и ветвях грабов, также покрытых беловатым налетом и изрезанными желтыми и широкими трещинами.

У *X. krynickyi* количество полос и спиральных рядов пятен может достигать 21; выражены они всегда четко и окрашены гораздо интенсивней основного фона раковины, где преобладают светлые тона.

Популяции I и II существенно отличаются ($t=2,39$) по количеству светлоокрашенных раковин. В популяции II, обитающей среди более густого травяного покрова, встречается меньше светлых раковин (71,1%), чем в популяции I (82,4%). В третьей популяции, где относительное количество светлоокрашенных раковин (75,7%) несущественно отличается от первых двух, число темно-красных раковин достигает 24,3% — гораздо больше, чем в популяциях I и II вместе взятых (1,4%). Описанная окраска раковин издали представляется глазу как «разбитый» набор концентрических полос темно-красного, желтого и белого цветов и моллюсков очень трудно отличить от засохших и скрученных полосатых листьев и плодов пушицы (*Eriophorum* sp.), на которой они находятся. Часто моллюски этого вида совместно с однотонными, светлоокрашенными *Monacha orientalis* (Hess.) располагаются среди мощных шипов чертополоха (*Carduus* sp.), где они недоступны многим врагам, в частности, птицам. Причем и среди зеленой растительности, в местообитаниях у подножья гор, в определенной мере сохраняется этот эффект, так как там тоже присутствуют «полосатые» тона. Интересно отметить, что популяции *Bradybaena* sp. n. в Забайкалье также обитают на осоте (*Cirsium*), имеющем шипы, хотя и более слабые, чем у *Carduus*.

Раковины *Bg. almaatini* в популяциях, обитающих на склонах гор, среди низкорослой растительности, имеют более «блеклые» цвета, чем под пологом деревьев в любых других местообитаниях. Даже обычно интенсивно окрашенные спиральные полосы приобретают настолько невзрачную окраску, что с трудом видны на раковине. В целом окраска раковин этого вида, богатая гаммой всевозможных цветов и оттенков, совершенно «растворяется» на фоне светло-желто-зеленой растительности открытых горных склонов. В той или иной мере все сказанное в от-

* Характеристика цветов раковин для удобства сравнения несколько схематизирована. На самом деле оттенков и цветов в окраске раковин и полос значительно больше.

Таблица 3

Слабая выраженность полос на раковинах различных видов.
Количество моллюсков, имеющих слабовыраженные полосы, в % от числа моллюсков «полосатых» морф

№ вы-борки	Популяции	Число моллюсков со слабо-выраженными полосами, %	Число моллюсков с полосами	Число моллюсков в выборке
<i>Bg. lantzi</i>				
1	Алма-Ата (сад)	13,8	594	594
2	Оз. Иссык (горный склон)	16,5	103	103
<i>Bg. almaatini</i>				
1	Алма-Ата (лес, кустарники)	31,0	245	277
2	Алма-Ата (лес)	12,8	109	109
1+2	Лес	25,4	354	386
3	Пос. Иссык (горный склон, низкорослая растительность)	51,4	35	120
4	Пос. Иссык (горный склон, под пологом деревьев)	11,1	9	17
3+4	Горный склон	43,2	44	137
<i>Fg. narzanensis</i>				
1	Крестовый перевал	10,9	202	221
2	Тарская котловина (редкий лес среди гор)	33,3	12	16
3	Орджоникидзе (подножье гор, горный лес)	8,0	150	179
<i>S. atrolabiata</i>				
1	с. Макопсе (горный лес)	8,9	56	56
2	с. Макопсе (горный лес)	8,3	24	24
1+2	Горный лес	8,8	80	80
3	г. Сочи (дендрарий)	8,7	46	46

Примечание. У *Bg. lantzi* анализу подвергались только взрослые особи; у всех видов анализировалось состояние средней полосы.

ношении этого вида применимо и к другим (табл. 3). У *Bg. fruticum* установлено отличие двух смежных популяций по количеству животных, имеющих слабовыраженные спиральные полосы: соответственно 37,4 и 46,5% таких животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами ранее исследования некоторых видов *Bgadybaepa*, так же как многочисленные работы, выполненные в основном на моллюсках родов *Partula*, *Achatinella*, *Seraea*, показывают возможность разграничения популяций по частоте встречаемости морф. Естественно, у диморфных видов такие отличия устанавливаются по одной морфе, что зачастую можно сделать у полиморфных видов. Например, разница по соотношению частот «бесполового» и «полосатого» фенотипов в двух смежных популяциях *Bg. fruticum* составила 10%, а по соотношению раковин желтого и красного цветов — 17%. Различия между смежными популяциями *S. nemoralis* (L.) были установлены по морфе, имеющей на раковине третью полосу (Goodhart, 1963).

В ряде случаев мы не находим отличий между популяциями *Bg. fruticum* по окрасочному полиморфизму. Это объясняется, по-видимому, тем, что большинство популяций *Bg. fruticum* занимают довольно сходные биотопы — постоянные увлажненные, обычно равнинные местообитания. Как показано нами в отдельном исследовании (неопубликованные материалы), такие факторы благоприятствуют бесполой морфе. Но, как уже говорилось, наличие двух альтернативных морф, в особенности по признаку «опоясанности», позволяет достаточно четко разграничивать даже смежные популяции вида.

В то же время отличия популяций видов, имеющих несколько окрасочных морф, могут быть установлены по комплексу фенотипических вариантов. Также достаточно четкие результаты могут быть получены при оценке интенсивности окраски спиральных полос в различных популяциях. Слабое «проявление» окраски цветных полос объясняется высокой степенью ее адаптивности, что в условиях открытых горных склонов играет первостепенную роль в визуальном отборе хищниками по сравнению с лесными равнинными и горными популяциями. С точки зрения гипотезы визуального отбора (Cain, Sheppard, 1952, и др.) можно объяснить и существование в горных и более открытых биотопах многих видов с большим числом морф в популяциях — действие пресса хищников, на крайне ограниченное число фенотипов сохраняет остальную часть популяции от уничтожения.

В заключение подчеркнем, что отличия популяций рассмотренных видов могут проявляться независимо от степени и характера изоляции, так же как популяции, надежно изолированные, могут не отличаться фенотипически друг от друга.

Авторы выражают благодарность А. А. Шилейко за проверку определений ряда видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Береговой В. Е. 1970. Зоол. ж., 49, вып. 6, 898—902.
 Береговой В. Е., Новоженев Ю. И. 1967. Сб.: Экологические основы адаптации животных. М., «Наука», 124—134.
 Вавилов Н. И. 1922 (1967). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М., «Наука».
 Воронцов Н. Н. 1966. Сб.: Проблемы кибернетики, в. 16, 221—229, М. «Наука».
 Гаузе Г. Ф. 1938. Микробиология, 7, № 5, 529—545.
 Гершензон С. 1946. Ж. общ. биол., 7, № 2, 97—130.
 Лихарев И. М. 1962. Фауна СССР. Моллюски. Клаузилиды (Clausiliidae). Нов. сер., № 83, III, вып. 4, М.—Л., Изд-во АН СССР.
 Лихарев И. М., Раммельмейер Е. С. 1962. Фауна СССР. Наземные моллюски фауны СССР. Определители, 43, М.—Л., Изд-во АН СССР.
 Хохрин А. В. 1970. Сб.: Леса Урала и хозяйство в них, вып. 5, Свердловск, 110—114.
 Хохуткин И. М. 1971. Экология, № 4, 73—80.
 Яблоков А. В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М., «Наука».
 Alkins W. E. 1923. J. Conchol. Leeds., 17, 2—4.
 Blair W. F. 1947. Ann. Arbor. Michigan, No. 36, 1—16.
 Boycott A. E., Diver C. 1925. Irish Nat. J. Belfast., 1, 24—25.
 Cain A. J., Currey J. D. 1963. J. Linn. Soc. London (Zool.), 45, No. 303, 1—15.
 Cain A. J., Sheppard P. M. 1950. Heredity, 4, No. 1—2, 275—294.
 Coutagne G. 1895. Recherches sur le polymorphisme des mollusques de France. Lyon.
 Crampton H. E. 1916. Carn Inst. Washingt. Publ., No. 228, 1—331.
 Degner E. 1950. Ergebn. u. Probl. Zool. (Klatt — Festschr.), 115—126.
 Dowdeswell W. H. 1956. Proc. Roy. Soc. B 145, No. 777, 322—329.
 Gordon H., Gordon M. 1950. Heredity, 4, No. 1—2, 61—73.
 Gaudiosi M. R., Sacchi C. F. 1960. Rend. Cl. sci. fis. mat. e nat., 29, No. 6, 634—638.
 Goodhart C. B. 1963. Heredity, 18, No. 4, 459—465.
 Gulick J. T. 1905. Carn. Inst. Washingt. Publ., No. 25, 1—265.
 Komai T., Emura S. 1955. Evolution, 9, No. 4, 400—418.
 Łomnicki A., Wasilewski J., Kosior A. 1964. Ekol. polska, B 10, z. 2, 106—112.
 Owen D. F. 1965. Proc. Zool. Soc. London, 144, No. 3, 361—382.
 Pain T. 1953. J. Conchol., 23, No. 6, 370—371.
 Standen R. 1890. J. Conchol., p. 175.—1890a. J. Conchol., p. 176.

Статья поступила в редакцию
3.V.1973

POLYMORPHISM AND PROTECTIVE COLORATION OF TERRESTRIAL
MOLLUSCA POPULATIONS

I. M. KHOKHUTKIN, A. I. LAZAREVA

*Institute of Plant and Animal Ecology, the Ural Scientific Centre;
the Ural Scientific Institute, Acad. of Communal Economy*

S u m m a r y

The studied phenotypic structure of terrestrial populations of snails included *Fruticocampylaea narzanensis* (Kryn.) from the North Ossetian ASSR, *Xeropicta krynickii* (Kryn.) and *Caucasotachea atrolabiata* (Kryn.) from the Krasnodar Territory. It was found out that different species of the same family exhibit parallel lines in the coloration variability. Certain distinctions between the populations of the examined species may appear irrespective of the degree and nature of isolation as well as some reliably isolated populations may have no difference from one another. In view of the great adaptiveness of coloration of the mountain morphae populations and especially those inhabiting low vegetation the distinctive features of such populations can usually be determined from the complex of the coloration character.
