



УДК 575.22; 502.4

## ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ЧАСТОТ ПОЛИМОРФНЫХ ПРИЗНАКОВ РАКОВИНЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ *BRADYBAENA FRUTICUM* MÜLL (GASTROPODA, PULMONATA) НА ЮГЕ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ<sup>1</sup>

**Э.А. Снегин**

Белгородский государственный  
национальный исследовательский  
университет,  
Россия, 308015, г. Белгород,  
ул. Победы, 85

E-mail: [snegin@bsu.edu.ru](mailto:snegin@bsu.edu.ru)

Изучена временная динамика частот полиморфных признаков раковины в десяти популяциях кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Müll), обитающих в условиях юга Среднерусской возвышенности. Выявлены достоверные флуктуации частот встречаемости особей, имеющих желтую окраску, а также коричневую продольную полосу на раковине. Выдвигаются предположения, объясняющие наблюдаемые изменения.

Ключевые слова: наземный моллюск, популяции, признаки раковины, временная динамика.

### Введение

Результаты, полученные на основе многолетних исследований, зачастую дают более достоверную картину в сравнении с разовым анализом или с данными, основанными на прогнозах, построенных с помощью математических моделей. В таких работах все наши представления о живой материи проходят тест на состоятельность. Так, например, оценивая динамические явления в естественных популяциях, мы можем выявить векторы естественного отбора и попытаться понять суть сукцессионных процессов, протекающих в природе.

Объектом исследования были популяции *Bradybaena fruticum* Müll (кустарниковая улитка). Данный вид, обладая ярко выраженным полиморфизмом конхиологических и биохимических признаков, давно привлекает различных исследователей в качестве индикатора сукцессионных процессов, происходящих под влиянием различных факторов, включая антропогенные.

Цель настоящей работы состояла в оценке временных колебаний частот генетически детерминированных признаков раковины в десяти группах кустарниковой улитки, обитающих на юге Среднерусской возвышенности.

### Материал и методы исследования

Выборки из десяти популяций были сделаны в 1996, 2003 и 2010 годах. Моллюски собирались вручную в сырую погоду в зарослях лопуха, крапивы и хмеля (описание биотопов приводится в таблице 1). На месте отдельно подсчитывалось число особей с коричневой продольной полосой на раковине и особей, имеющих желтый цвет раковины. Для анализа использовались только половозрелые улитки, закончившие рост и образовавшие отворот устья. Стоит отметить, что наличие продольной полосы на раковине определяется нами как гомозиготный фенотип по рецессивному аллелю наличия полосы (*П+*) [1], а желтый цвет раковины – как гомозиготный фенотип по соответствующему аллелю желтой окраски (*Ц<sub>3</sub>*) [2, 3].

Таблица 1

Описание пунктов сбора моллюсков

Название пункта	Описание биотопа	Координаты	N		
			1996	2003	2010
«Борисовка»	Пойма р. Ворскла, территория пос. Борисовка. Умеренное увлажнение. Заросли лопуха, крапивы и хмеля.	50°36'35" с. ш. 36°00'25" в. д.	199	34	67
«Головчино»	Долина р. Ворскла возле с. Головчино (Борисовский р-н). Умеренное увлажнение. Нагорная дубрава. Куртины лопуха и крапивы.	50°33'57" с. ш. 35°48'12" в. д.	120	нет	42

<sup>1</sup> Работа выполнена при поддержке МО РФ, госзадание № 4.8480.2013.



Окончание табл. 1

«Хотмыжск»	Пойма р. Ворскла возле пос. Хотмыжск (Борисовский р-н). Умеренное увлажнение. Заросли лопуха с примесью крапивы.	50°35'05"с. ш. 35°52'24"в. д.	80	23	47
«Сырцево»	Пойма р. Пена, окрестности пос. Сырцево (Ивнянский район). Умеренное увлажнение. Заросли ивы и клена. В подлеске лопух, крапива, хмель.	50°53'48"с. ш. 36°15'32"в. д.	75	нет	39
«Сев. Донец»	Пойма р. Северский Донец, окрестности г. Белгород. Умеренное увлажнение. Небольшие заросли ивы и клена. В подлеске куртины лопуха и крапивы с примесью хмеля.	50°36'38"с. ш. 36°37'19"в. д.	179	нет	42
«Нежеголь»	Пойма р. Нежеголь, территория г. Шебекино. Умеренное увлажнение. Ивовый лес. В подлеске заросли лопуха, крапивы, хмеля, дудника и борщевика.	50°24'32"с. ш. 36°52'38"в. д.	132	нет	36
«Ясный колодец»	Памятник природы «Ясный колодец», пойма р. Короча, окрестности г. Короча. Сильное увлажнение. Опунка черноольшаника. Заросли лопуха, крапивы, борщевика, хмеля.	50°49'34"с. ш. 37°12'34"в. д.	113	57	63
«Корень»	Пойма реки Корень, окрестности пос. Алексеевка (Корочанский район). Умеренное увлажнение. Заросли ивы, куртины лопуха с примесью крапивы и хмеля.	50°45'19"с. ш. 37°01'30"в. д.	63	26	57
«Стенки Изгорья»	Новооскольский район. Заповедный участок «Стенки-Изгорья». Заболоченный биотоп, заросли ольхи, в подлеске лопух, крапива, хмель.	50°41'23"с. ш. 37°49'12"в. д.	119	61	94
«Ровеньки»	Природный парк Ровеньский. Пойма р. Айдар, окрестности п. Ровеньки. Умеренно увлажненный открытый участок. Заросли лопуха и борщевика с примесью крапивы.	49°54'33"с. ш. 38°52'55"в. д.	140	54	65

Стоит отметить, что из-за отсутствия приборной базы, измерение микроклиматических характеристик биотопов нами не проводилось. Использование же официальных данных метеорологических наблюдений в указанные годы мы сочли не целесообразным, так как микроклиматические параметры среды в изучаемых биотопах могут значительно отличаться от них. В ходе работы нами фиксировались только явные сукцессионные изменения в растительных сообществах.

### Результаты и их обсуждение

Согласно данным, представленным в таблице 1, характеристики популяционных биотопов, в которых обитают улитки, большей частью сходны – это пойменные участки с растительными сообществами, включающими лопух, крапиву и хмель. Отличия в основном касаются степени увлажненности и освещенности. Тем не менее, полученные результаты по динамике частот отмеченных фенотипов демонстрируют довольно противоречивую картину, не позволяющую сделать однозначные выводы о причинах наблюдаемых изменений.

Так, оценивая осцилляцию частот аллеля желтой окраски, в шести популяциях из десяти наблюдались достоверные изменения этого показателя (рис. 1). Известно, что желтый цвет может спасать улиток от перегрева в условиях летней инсоляции, поэтому, колебания частот этого фена могут быть вызваны изменением условий освещенности. Этим, вероятно, можно объяснить преобладание желтых особей в популяции «Ровеньки», обитающей в сильно разряженном биотопе, расположенном в степном биоме. Также увеличением инсоляции, на первый взгляд, можно объяснить достоверное повышение доли желтого фена в пункте «Борисовка». Дело в том, что основная часть биотопа этой группы (ивовый лес) за прошедший период была уничтожена в ходе строительства ЛЭП, а улитки сохранились лишь в небольших островках растительности по краям. Но, на этом фоне весьма странным выглядит значительное снижение количества желтых особей в популяции «Сев. Донец», где аналогичный биотоп был также частично уничтожен в ходе строительства пляжа, и улитки обитали в небольших куртинах лопуха и крапивы под единичными деревцами ивы и клена. Непонятными остаются и достоверные флуктуации частоты желтого аллеля в пунктах «Сырцево», «Ясный колодец» и «Стенки-Изгорья» без видимых изменений биотопов.

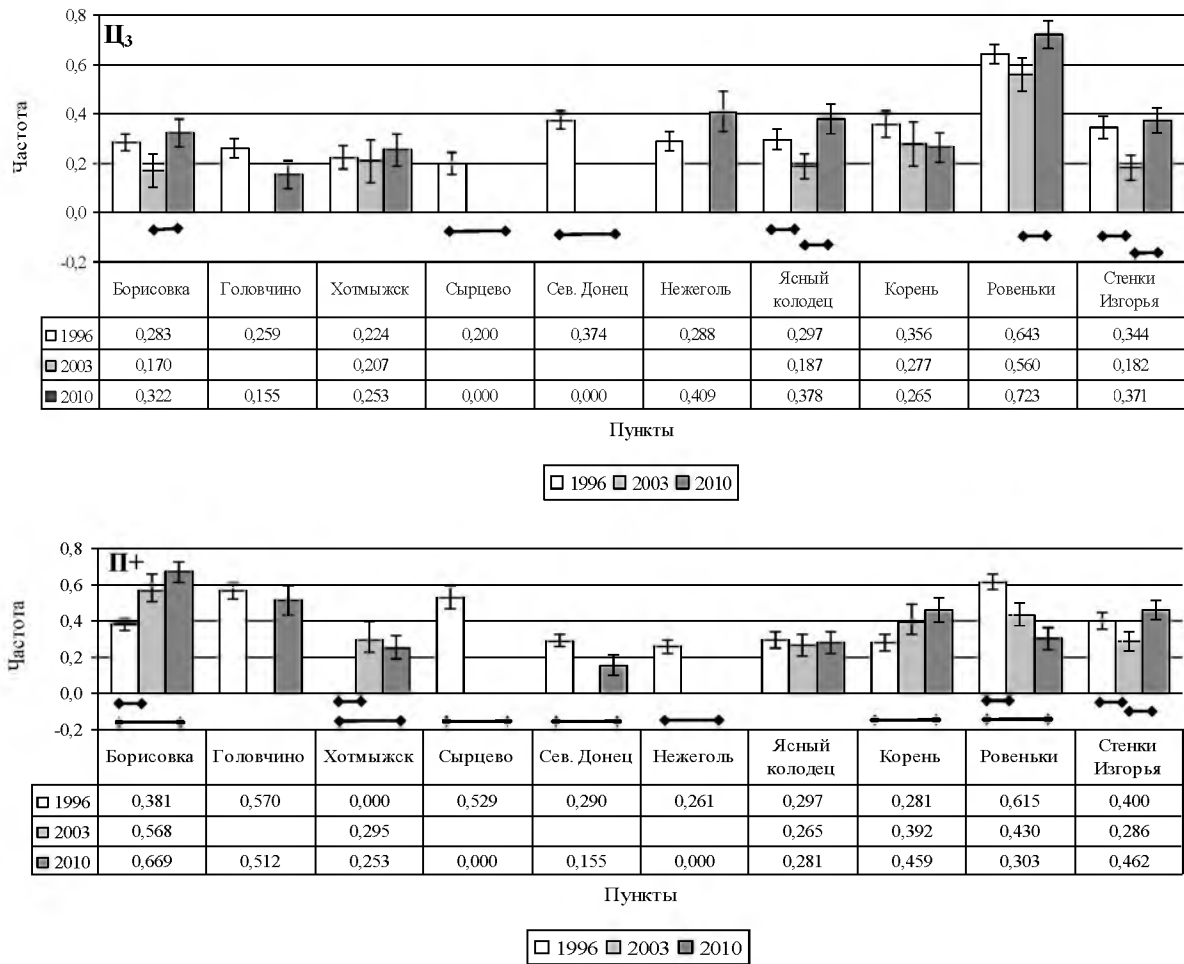


Рис. 1. Частоты аллеля желтой окраски раковины  $II_3$  и полосатой окраски раковины  $II^+$  ( $q \pm SE$ ) в популяциях *Br. fruticum* разных лет (поперечными полосами обозначены достоверные отличия по точному критерию Фишера,  $P \leq 0.05$ ; пустые клеточки означают отсутствие данных)

Немаловажным считаем и тот факт, что, как было показано в ходе наших предыдущих исследований, желтый фен начинает преобладать в условиях промышленного загрязнения, а также в условиях повышенного радиоактивного фона [4]. Полагаем, что дальнейшее наблюдение за этими популяциями с применением соответствующих приборов, позволит глубже понять природу желтого фена.

Что касается изменения частот встречаемости особей с продольной полосой на раковине ( $II^+$ ) в изучаемых популяциях *Br. fruticum*, то мы получили картину, отчасти противоположную картине распределения фена  $II_3$  (см. рис. 1). Тем не менее, проведенный анализ регрессии не выявил корреляционной зависимости этих двух показателей ( $R=0.154$ ; рис. 2). Это говорит о независимом характере их наследования.

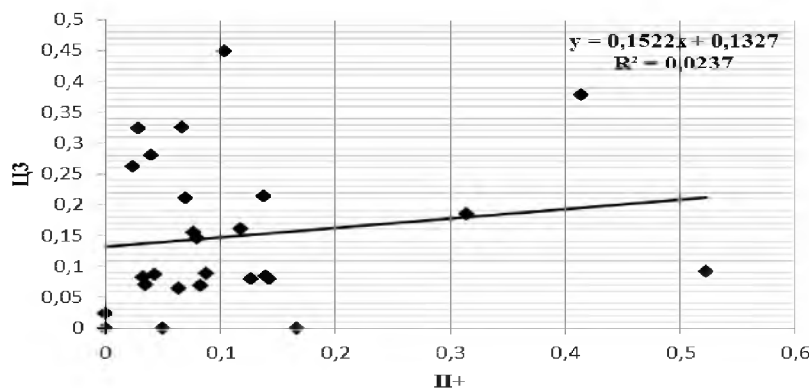


Рис. 2. График прямолинейной регрессии частот встречаемости аллелей  $II^+$  и  $II_3$



Стоит отметить также, что ранее был предпринят ряд попыток объяснить природу факторов, вызывающих динамику полиморфизма по признаку опоясанности. Так, высказывались предположения, что «полосатые» улитки лучше приспособлены к условиям затенения в результате действия как апостатического отбора (поедание дроздами), так и повышенной окислительной способности ферментов [5, 6, 7]. Например, факт уменьшения доли «полосатых» особей в результате антропогенной деградации растительных сообществ и увеличения степени освещенности, был продемонстрирован на примере г. Москвы и Московской области [8]. Кроме того, были выявлены различия в уровне газообмена различных морф *Br. fruticum* [9], вызванные вероятно эффектом группы [10]. Также зафиксировано селективное преимущество бесполосых улиток в условиях повышенных температур из-за меньшей скорости потери влаги [11]. На основании многолетних наблюдений была выявлена осциляция частот встречаемости полосатых и бесполосых морф в условиях Предуралья и Зауралья, коррелированная с колебаниями климатических факторов (температуры и влажности) в разные годы [12].

По нашим данным только в двух группах («Головчино» и «Ясный колодец») из десяти не было отмечено достоверного колебания частот аллеля полосатости. Причину наблюдаемых изменений объяснить довольно сложно. Например, в уже упомянутых пунктах «Борисовка» и «Сев. Донец», несмотря на деградацию исконных биотопов и увеличение степени освещенности в первом случае наблюдается увеличение доли полосатых особей, а во втором – снижение. В пункте «Стенки-Изгорья» прослеживается прямая корреляция изменений частот «полосатого» и «желтого» аллеля (сначала снижение, затем повышение). В пункте «Ровеньки», несмотря на высокие показатели частот желтого фена в 1996 г. отмечалась довольно высокая для района исследования частота аллеля полосатости, а затем произошло достоверное снижение доли полосатых особей в этой группе. В группе «Хотмыжск», на фоне сохранения исходного биотопа, частота желтого фена не менялась, а доля полосатых особей достоверно увеличилась. И наконец, в пунктах «Сырцево» и «Нежеголь», несмотря на отсутствие видимых сукцессионных изменений количество полосатых особей достоверно сократилось. При этом в пункте «Сырцево» доля «желтого» аллеля к 2010 г. также снизилась, а в группе «Нежеголь» – повысилась.

Подводя итог вышесказанному, можно отметить, что наблюдаемые изменения частот раковинных фенов в популяциях *Br. fruticum* имеют, вероятно, полифакторный характер, не позволяющий вычлнить какие-либо компоненты среды, в качестве ведущих и определяющих соотношение частот цветовых вариантов.

Во-первых, флуктуации частот конхиологических признаков в разные годы могут определяться циклическими колебаниями микроклиматических факторов, и, как следствие, дифференцированным выживанием разных морф (в таком случае мы можем наблюдать циклические колебания частот в разные годы).

Во-вторых, если происходит направленное изменение частоты какого-либо фена по определенному вектору, то в таком варианте, скорее всего, идет сукцессионное изменение биотопов и в большей мере под влиянием антропогенного фактора (особенно если такие изменения происходят за относительно короткие промежутки времени). Причем в последнем случае увеличение степени гомозиготности (т. е. повышение доли фенов  $P+$  и  $C_3$ ) может быть вызвано дрейфом генов из-за чрезмерного дробления ареала с формированием небольших локалитетов.

В-третьих, относительно постоянное соотношение частот с достоверной дифференцировкой между биотопами может контролироваться стабилизирующим отбором определенных морф под влиянием факторов не климатической природы.

Разумеется, эти гипотетические сценарии требуют дополнительной проработки, а полученные данные могут послужить отправной точкой для дальнейших исследований. Но, в любом случае, стоит подчеркнуть, что использование цветовых вариантов окраски раковины в качестве биоиндикаторных маркеров, возможно только на базе длительного мониторинга. В качестве экспресс-диагностики такие источники информации можно применять, но только для грубого приближения.

### Список литературы

1. Хохуткин И.М. О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Генетика. – 1979. – Т. 15, № 5. – С. 868–871.
2. Снегин Э.А. Структура расселенности *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга лесостепной зоны Русской равнины: Автореф. дис...канд. биол. наук. – М., 1999. – 22 с.
3. Снегин Э.А. Эколого-генетические аспекты расселения *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в элементах лесостепного ландшафта // Экология. – 2005. – № 1. – С. 39–47 / Snegin E.A. Ecological and Genetic Characteristics of the Distribution of *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) in a Forest-Steppe Landscape // Russian Journal of Ecology. – 2005. – Vol. 36, № 1. – P. 33–40.



4. Снегин Э.А. Оценка состояния популяционных генофондов наземных моллюсков в условиях влияния горно-обогатительных комбинатов на примере *Bradybaena fruticum* Müll (Gastropoda, Pulmonata) // Экологическая генетика. – 2010. – Т. VIII, № 2. – С. 45–55 / Snegin E.A. Assessment of the state of population gene pools of terrestrial mollusks in conditions of influence of ore dressing combines from the example of *Bradybaena fruticum* Mull. (Gastropoda, Pulmonata) // Russian Journal of Genetics: Applied Research. – 2011. – Vol. 1, № 5. – P. 379–389.
5. Матёкин П.В., Макеева В.М. К вопросу о селективном значении конхиологических и биохимических признаков // Моллюски, основные результаты их изучения. – Л., 1979. – С. 150.
6. Эндогенная активность оксидаз и их реакция на тироксин в гомогенатах двух морф *Bradybaena fruticum* (Mull.) в условиях разных температур / Г.Г. Рункова, В.Н. Максимов, Л.А. Ковальчук, И.М. Хохуткин // ДАН СССР. – 1974. – Т. 219, № 2. – С. 471–472.
7. Макеева В.М. Роль естественного отбора в формировании генотипического своеобразия популяций моллюсков (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Mull.)) // Журн. общей биологии. – 1989. – Т. 50, № 1. – С. 101–107.
8. Макеева В.М., Белоконь М.М., Смуров А.В. Эколого-генетический подход к охране животных антропогенных экосистем (на примере модельных видов в Москве и Подмосковье). – М.: Изд-во Московского ун-та, 2011. – 160 с.
9. Хохуткин И.М., Добринский Л.Н. Различия в газообмене двух морф наземных моллюсков *Br. fruticum* (Mull.) и *Br. schrenki* (Midd) // Экология. – 1973. – № 6. – С. 90–93.
10. Бызова Ю.Б. Дыхание почвенных беспозвоночных. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2007. – 328 с.
11. Макеева В.М., Матёкин П.В. Физиологический эффект полиморфных признаков кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Mull.) // Журн. общей биологии. – 1994. – Т. 55, № 3. – С. 947–955.
12. Зейферт Д.В., Хохуткин И.М. Экология кустарниковой улитки *Fruticola fruticum* – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 92 с.

## TEMPORAL DYNAMICS OF FREQUENCY OF POLYMORPHIC SIGNS OF SHELL IN POPULATIONS *BRADYBAENA FRUTICUM* MÜLL (GASTROPODA, PULMONATA) IN THE SOUTH OF THE CENTRAL RUSSIAN UPLAND

**E.A. Snegin**

*Belgorod State National Research  
University, 85, Pobedy St., Belgorod,  
308015, Russia*

*E-mail: snegin@bsu.edu.ru*

The temporal dynamics of the frequency of polymorphic signs of shell in ten populations of bush snail (*Bradybaena fruticum* Müll), living in south of the Central Russian Upland, has been studied. The fluctuations in the frequency of occurrence of individuals with yellow shell, and brown longitudinal stripes on the shell, have been identified. The assumptions are made to explain the observed changes.

Keywords: terrestrial mollusk, populations, signs of shell, the temporal dynamics.