

УДК 594.382

ФЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КРЫМСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *HELIX ALBESCENS* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE)

© 2011 г. С. С. Крамаренко*, С. В. Леонов**

* Николаевский государственный аграрный университет
54021 Украина, г. Николаев, ул. Парижской коммуны, 9
E-mail: kssnail@rambler.ru

** Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского
95005 Украина, г. Симферополь, просп. Вернадского, 4
E-mail: malacology@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.09.2009 г.

Изучен полиморфизм по признаку опоясанности раковины наземного моллюска *H. albescens* в Крыму. Установлено, что для *H. albescens* из различных регионов Крыма характерны специфические особенности проявления полиморфизма раковины, причем различия относятся в большей степени к числу выделенных морф раковины, чем к частоте их встречаемости. Показано, что в более прохладных местах обитания отмечается более высокая доля темноокрашенных раковин со слитыми лентами. Однако из процессов микроэволюции, определяющих характер и степень полиморфизма популяций *H. albescens*, существенную роль играют также генетико-стохастические процессы вследствие существования вида в форме полуизолированных колоний с низкой эффективной численностью и высоким риском локального вымирания.

Ключевые слова: полиморфизм по признаку опоясанности раковины, *H. albescens*, Крым.

В пределах Украины род *Helix* L., 1758 представлен четырьмя видами: *H. albescens* Rossmässler, 1839, *H. lucorum* L., 1758, *H. lutescens* Rossmässler, 1839 и *H. pomatia* L., 1758. В Крыму обитают лишь первые два, из них наиболее распространены и многочисленны *H. albescens*. Данный вид имеет циркумпонтический ареал и в Европе известен мало, а в Украине встречается только в Причерноморье, Приазовье и Крыму (Шилейко, 1978), достигая в отдельных местах относительно высокой численности.

Полиморфизм вида по характеру опоясанности раковины (banding shell pattern) сходен с таковым у видов рода *Serpea*. Первые попытки анализа фенетической изменчивости моллюска *H. albescens* в отношении характера опоясанности раковины были предприняты в работах В.Н. Попова и его учеников (Попов, Крамаренко, 1997; Крамаренко, 2002) и получили дальнейшее развитие в диссертации С.В. Леонова (2005). Однако за последние годы получен новый материал, который позволяет провести более подробный анализ формирования фенетической структуры крымских популяций *H. albescens*.

Основная цель нашей работы – изучение проявления особенностей полиморфизма по характеру опоясанности раковины *H. albescens* из популяций, расположенных в различных физико-географиче-

ских районах Крыма, а также выяснение возможных механизмов формирования полиморфизма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для исследования собран в пределах 28 локальных популяций наземных моллюсков *H. albescens*, расположенных во всех физико-географических районах Крыма (рис. 1). Все материалы хранятся в малакологической коллекции кафедры зоологии Таврического национального университета им. В.И. Вернадского (г. Симферополь). Половозрелых моллюсков (и их раковины) собирали в пределах участков 150–200 м².

Из 28 проанализированных популяций пять (№ 1–5) заселяли городские парки или кустарниковые насаждения (по типу живой изгороди) в г. Симферополе, 10 (№ 6–15) – представляли различные биотопы Южного берега Крыма (ЮБК), девять (№ 16–24) – Степной Крым и, наконец, еще четыре (№ 25–28) – различные биотопы Керченского полуострова (см. рис. 1).

Особенности полиморфизма *H. albescens* по характеру опоясанности раковины анализировали в лабораторных условиях. При этом различные морфы обозначали по общепринятой системе (Cain, Sheppard, 1950). Для моллюсков из каждой популя-

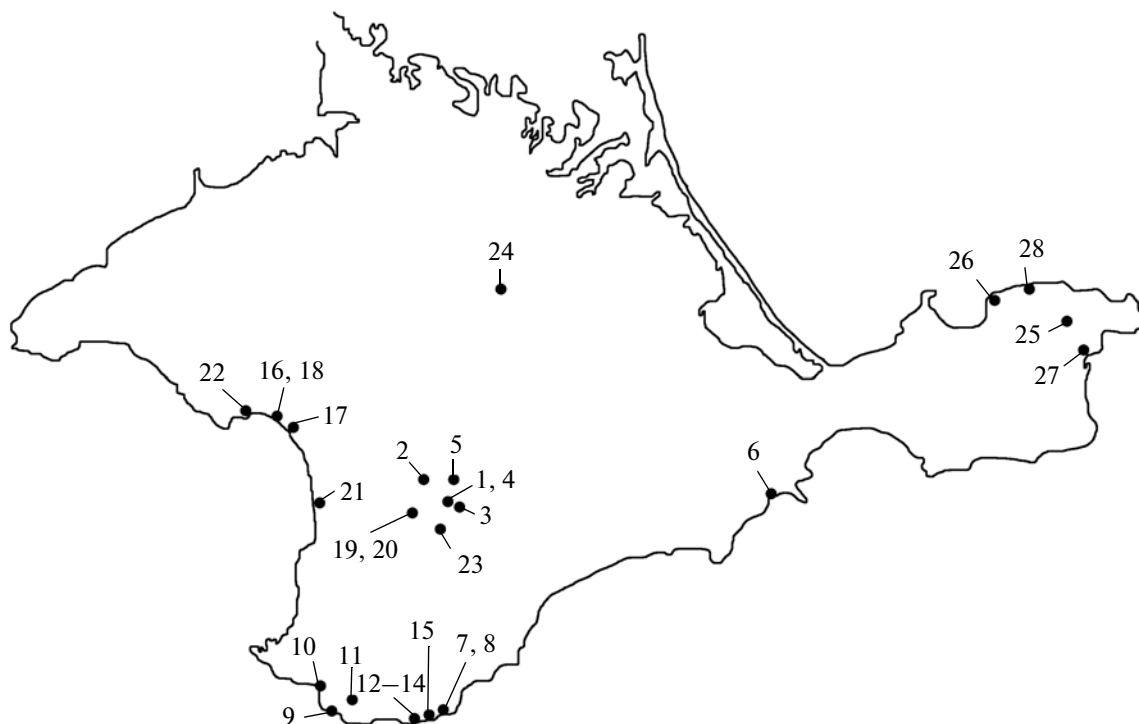


Рис. 1. Картограмма расположения исследованных популяций моллюска *H. albescens* в Крыму. Номера популяций соответствуют таковым в табл. 1.

ции (а также групп популяций – из г. Симферополя, Южного берега Крыма, Степного Крыма и Керченского п-ва) были рассчитаны частоты отдельных морф. В дальнейшем эти величины были трансформированы с помощью арксинус-преобразования Р. Фишера, чтобы нивелировать влияние объема выборки.

Оценка уровня разнообразия в отдельных выборках (или в их группах) была произведена путем простого подсчета числа зарегистрированных морф (m) в отношении характера опоясанности раковины. Кроме того, рассчитывали показатели популяционного разнообразия – среднее число морф (μ) и долю редких морф (h_w), на основании формул Л.А. Животовского (1991), а также индексы Шеннона (H_{Sh}) и Симпсона (D). Для сравнения рассчитанных показателей разнообразия отдельных популяций моллюска *H. albescens* между регионами была использована процедура численного ресамплинга (метод перестановок) на основании 10000 пермутаций (Шитиков и др., 2008). Для этого использовалась программа EcoSim v.7.72 (Gotelli, Entsminger, 2001).

Степень фенетической дифференциации между отдельными популяциями моллюска *H. albescens*, а также между группами популяций, выделенных на основе регионального принципа, оценивали с использованием алгоритма двухфакторного иерархического дисперсионного анализа для качественных признаков (Крамаренко, 2006). Уровень значимо-

сти полученных оценок (P_{RT} , P_{PR} , P_{PT}) рассчитан с использованием перестановочного критерия (Шитиков и др., 2008) с помощью программы GenAlEx v.6.0 (Peakall, Smouse, 2006). Для этого было использовано 999 пермутаций.

Более детальный анализ разложения изменчивости фенетической структуры различных популяций (и их групп) выполнен с помощью программы PARTITION v.2.0 (Veech, Crist, 2007), которая позволяет применять различные меры в качестве оценок разнообразия, а именно число морф, индексы Симпсона и Шеннона. Данная программа раскладывает суммарную изменчивость на составляющие ее элементы, а также, применяя рандомизационный подход, оценивает вероятность случайного получения соответствующих оценок и, следовательно, может быть использована для расчета уровня значимости получаемых величин (Veech et al., 2002).

Дискриминантный анализ был проведен для выявления морф, в отношении частот которых все четыре группы популяций различаются в наибольшей степени.

При анализе канонических корреляций были взяты средние многолетние значения следующих климатических показателей для каждой исследованной популяции: количества безморозных дней в году, температуры самого холодного месяца (января), температуры самого теплого месяца (июля), годовой суммы осадков, суммы осадков при температуре выше 10°C, коэффициента увлажнения.

Все исходные данные получены из справочника П.Д. Подгородецкого (1988).

Последние два анализа проведены на основе общепринятых методик (Компьютерная биометрика, 1990) с использованием пакета прикладных программ STATISTICA v. 5.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в ходе камеральной обработки выделено 14 морф по характеру опоясанности раковины. Распределение частот этих морф в различных выборках приведено в табл.1. Наибольшее их число зарегистрировано в различных биотопах г. Симферополя ($m = 13$), на ЮБК отмечено присутствие 11, в Степном Крыму – 10, а на Керченском полуострове – всего 9 морф (табл. 2). Ранее нами уже отмечалось (Крамаренко и др., 2007) значительное повышение уровня фенетического разнообразия в урбанизированных популяциях по сравнению с природными для другого вида наземных моллюсков юга Украины – *Cepaea vindobonensis*.

Характерной особенностью симферопольских популяций *H. albescens* является полное отсутствие морф “12305” и “12005”. С другой стороны, в этих выборках с высокой частотой встречаются морфы “12045” и “10045”. Для южнобережных популяций характерна относительно высокая частота встречаемости морфы “00000”, а также морф “10345” и “10305”. Очень обедненный состав морф обнаружен для керченских выборок *H. albescens* – 95.8% особей имело морфы “12345” или “1(23)45”, при этом превалирует морфа “1(23)45”, частота которой в 3–4 раза выше, чем в других регионах Крыма (см. табл. 1).

Количественный анализ фенетического разнообразия отражает не только число зарегистрированных морф, но учитывает и их частотное распределение. Уровень фенетического разнообразия (выраженный средним числом морф и долей редких морф по Л.А. Животовскому) отдельно для 28 популяций и четырех групп популяций, а также оценки индексов Шеннона и Симпсона приведены в табл. 2. Минимальный уровень разнообразия зарегистрирован для популяций *H. albescens*, расположенных на территории Керченского п-ва ($\mu = 1.89...1.97$), а максимальный ($\mu = 8.00$) – для выборки из п. Симеиз (ЮБК). Наивысший уровень отмечается для популяций Крымского южнобережья ($\mu = 6.82 \pm 0.19$). Городские и популяции из Степного Крыма имеют приблизительно одинаковый уровень фенетического разнообразия (6.55 ± 0.28 и 6.49 ± 0.13 соответственно), тогда как для выборок с территории Керченского п-ва он почти в 2 раза ниже ($\mu = 3.52 \pm 0.19$). Оценки фенетического разнообразия, полученные на основе индексов Шеннона и Симпсона, в целом отражают отмеченные выше закономерности. При этом перестано-

вочный критерий свидетельствует о том, что по уровню фенетического разнообразия четыре группы популяций моллюска *H. albescens*, выделенные по региональному принципу, достоверно отличаются (во всех случаях: $p_{\text{perm}} < 0.05$). Исключение составляет только доля редких морф, которая приблизительно одинакова в популяциях из разных регионов Крыма (см. табл. 2).

В табл. 3 приведены результаты двухфакторного иерархического дисперсионного анализа для оценки уровня фенетической дифференциации как между отдельными регионами, так и между отдельными популяциями *H. albescens* в пределах регионов. В целом межпопуляционная дифференциация в отношении частот различных морф довольно высокая и составляет почти 17% ($P_{PT} = 0.1673$; $p = 0.01$). С другой стороны, отдельные регионы Крыма более сходны между собой ($P_{RT} = 0.0563$; $p = 0.01$), чем отдельные популяции в пределах регионов ($P_{PR} = 0.1177$; $p = 0.01$).

На рис. 2 приведены результаты разложения общей фенетической изменчивости, выраженной различными метриками (число зарегистрированных морф, индексы Симпсона и Шеннона), 28 изученных популяций моллюска *H. albescens* на отдельные компоненты. Возможность использования этих метрик в задачах разложения разнообразия на отдельные иерархические компоненты была показана в работе Р. Ланде (Lande, 1996). Как видим, на изменчивость между отдельными популяциями приходится более 50% суммарной изменчивости числа морф (см. рис. 2). При этом данная компонента практически поровну делится на внутрорегиональную и межрегиональную (26.43% и 24.29% соответственно) изменчивости. Для индексов Симпсона и Шеннона межпопуляционная компонента изменчивости ниже (14.56% и 22.87% соответственно), причем почти треть ее приходится на межрегиональную изменчивость и две трети – на изменчивость между отдельными популяциями внутри регионов. Однако для всех трех используемых метрик и межрегиональная и внутрорегиональная компоненты изменчивости фенетического разнообразия имеют высоко достоверные оценки (во всех случаях $p < 0.05$).

Несмотря на некоторый разброс в отношении качественной и количественной фенетической структуры, тем не менее отдельные локальные популяции характеризуются некоторыми специфическими особенностями, которые определяются их географической локализацией.

Результаты дискриминантного анализа свидетельствуют о том, что точность отнесения популяций моллюска *H. albescens* к соответствующей группе на основании частот фенотипов составляет 96.4% (т.е. ошибочное решение можно принять в одном случае из 28). (Из 9 популяций, расположенных в Степном Крыму, одна была ошибочно отнесена к группе по-

Таблица 1. Численность различных морф по характеру опоясанности раковины моллюска *H. albescens* из различных популяций Крыма

№ п/п	Популяция	Морфа														Объем выборки, экз.
		12345	1(23)45	10345	12045	12305	10045	12005	10005	10305	02045	00005	00000	1(23)(45)	123(45)	
г. Симферополь																
1	г. Симферополь-1	43	19	1	13	1	4	—	—	—	—	—	—	—	1	82
2	г. Симферополь-2	14	1	—	21	—	6	—	8	—	1	3	1	—	—	55
3	г. Симферополь-3	104	31	—	40	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—	179
4	г. Симферополь-4	72	18	6	5	—	14	—	4	4	—	—	—	—	—	123
5	г. Симферополь-5	37	14	8	4	1	11	—	10	—	—	—	—	—	—	85
	Всего	270	83	15	83	2	36	1	24	4	1	3	1	—	1	524
Южный берег Крыма																
6	п. Коктебель	16	7	1	5	—	—	1	13	2	—	—	11	—	—	56
7	п. Симеиз-1	34	8	8	2	2	3	5	5	5	—	—	3	—	—	75
8	п. Симеиз-2	33	67	4	—	—	—	1	3	8	—	—	—	—	—	116
9	мыс Айя	93	8	3	1	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	113
10	п. Балаклава	53	1	12	4	1	1	6	2	—	—	—	—	—	—	80
11	Ласпинский перевал	59	3	14	—	2	—	—	—	12	—	—	—	—	—	90
12	п. Понизовка-1	40	—	9	5	—	—	4	1	3	—	—	—	—	—	62
13	п. Понизовка-2	49	—	13	—	8	—	—	5	8	2	—	—	—	—	85
14	мыс Узун	41	12	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	56
15	гора Кошка	30	20	4	1	2	—	5	4	2	—	—	3	—	—	71
	Всего	448	126	69	18	15	5	22	34	48	2	—	17	—	—	804
Степной Крым (без Керченского п-ва)																
16	ж-д. ст. Прибрежное-1	53	1	3	5	2	3	8	4	—	—	—	—	—	—	79
17	ж-д. ст. Прибрежное-2	96	8	31	13	1	18	2	42	19	—	—	—	—	—	230
18	ж-д. ст. Прибрежное-3	60	8	—	8	—	7	2	3	5	—	—	—	—	—	93
19	с. Ключи-1	25	16	3	1	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	48
20	с. Ключи-2	80	123	6	3	7	—	1	3	2	—	—	—	—	—	225
21	п. Николаевка	78	16	1	11	—	2	8	2	—	—	—	—	—	—	118
22	г. Евпатория	83	30	5	13	7	1	—	—	—	—	—	—	—	—	139
23	п. Фонтаны	38	132	5	8	9	—	—	1	—	—	—	—	—	—	193
24	пгт. Красногвардейское	126	35	4	17	—	5	2	23	8	—	—	—	4	—	224
	Всего	639	369	58	79	26	36	23	78	37	—	—	—	4	—	1349
Керченский п-в																
25	п. Багерovo	75	93	3	2	1	—	—	1	1	—	—	—	1	—	177
26	с. Золотое	57	90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	147
27	г. Керчь	5	51	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	57
28	гора Скала	36	108	2	3	5	—	—	—	—	—	—	—	2	1	157
	Всего	173	342	6	5	6	—	—	1	1	—	—	—	3	1	538

Таблица 2. Показатели внутривидового разнообразия морф по характеру опоясности раковины моллюска *H. albescens* из различных популяций Крыма

№ п/п	Популяция	Число морф (<i>m</i>)	Индекс Шеннона (H_{Sh})	Индекс Симпсона (D)	Среднее число морф ($\mu \pm SE\mu$)	Доля редких фенотипов ($h_{\mu} \pm SEh_{\mu}$)
г. Симферополь						
1	г. Симферополь-1	7	1.366 ± 0.327	0.357 ± 0.151	4.65 ± 0.37	0.336 ± 0.052
2	г. Симферополь-2	8	1.721 ± 0.214	0.248 ± 0.074	6.11 ± 0.46	0.236 ± 0.057
3	г. Симферополь-3	6	1.103 ± 0.374	0.418 ± 0.186	3.63 ± 0.22	0.394 ± 0.037
4	г. Симферополь-4	7	1.347 ± 0.093	0.383 ± 0.085	5.14 ± 0.28	0.265 ± 0.040
5	г. Симферополь-5	7	1.620 ± 0.155	0.258 ± 0.050	5.76 ± 0.29	0.177 ± 0.041
	Всего	13	1.518 ± 0.290	0.323 ± 0.116	6.55 ± 0.28	0.496 ± 0.022
Южный берег Крыма						
6	п. Коктебель	8	1.833 ± 0.172	0.200 ± 0.048	6.60 ± 0.41	0.176 ± 0.051
7	п. Симеиз-1	10	1.874 ± 0.116	0.246 ± 0.032	8.00 ± 0.46	0.200 ± 0.046
8	п. Симеиз-2	6	1.141 ± 0.248	0.421 ± 0.161	3.98 ± 0.26	0.336 ± 0.044
9	мыс Айя	5	0.706 ± 0.293	0.688 ± 0.375	2.88 ± 0.23	0.424 ± 0.046
10	п. Балаклава	8	1.267 ± 0.245	0.471 ± 0.191	4.81 ± 0.44	0.399 ± 0.055
11	Ласпинский перевал	5	1.051 ± 0.096	0.473 ± 0.141	3.61 ± 0.24	0.277 ± 0.047
12	п. Понизовка-1	6	1.204 ± 0.158	0.451 ± 0.131	4.28 ± 0.34	0.286 ± 0.057
13	п. Понизовка-2	6	1.319 ± 0.101	0.377 ± 0.071	4.66 ± 0.27	0.223 ± 0.045
14	мыс Узун	5	0.914 ± 1.095	0.583 ± 0.695	2.96 ± 0.33	0.409 ± 0.066
15	гора Кошка	9	1.697 ± 0.104	0.273 ± 0.062	6.66 ± 0.47	0.260 ± 0.052
	Всего	11	1.517 ± 0.042	0.350 ± 0.092	6.82 ± 0.19	0.380 ± 0.017
Степной Крым (без Керченского п-ва)						
16	ж-д. ст. Прибрежное-1	8	1.282 ± 0.132	0.471 ± 0.148	5.18 ± 0.43	0.353 ± 0.054
17	ж-д. ст. Прибрежное-2	9	1.713 ± 0.192	0.242 ± 0.057	6.71 ± 0.26	0.254 ± 0.029
18	ж-д. ст. Прибрежное-3	7	1.269 ± 0.116	0.441 ± 0.108	4.94 ± 0.33	0.294 ± 0.047
19	с. Ключи-1	5	1.195 ± 0.196	0.391 ± 0.131	3.78 ± 0.31	0.245 ± 0.062
20	с. Ключи-2	8	1.110 ± 0.306	0.427 ± 0.199	4.27 ± 0.27	0.466 ± 0.033
21	п. Николаевка	7	1.171 ± 0.224	0.469 ± 0.169	4.41 ± 0.31	0.370 ± 0.044
22	г. Евпатория	6	1.186 ± 0.219	0.416 ± 0.135	4.17 ± 0.23	0.305 ± 0.039
23	п. Фонтаны	6	0.993 ± 0.257	0.511 ± 0.209	3.70 ± 0.21	0.384 ± 0.035
24	пгт. Красногвардейское	9	1.443 ± 0.073	0.360 ± 0.093	5.96 ± 0.28	0.338 ± 0.032
	Всего	10	1.533 ± 0.029	0.310 ± 0.088	6.49 ± 0.13	0.351 ± 0.013
Керченский п-в						
25	п. Багерово	8	1.021 ± 0.423	0.456 ± 0.264	3.66 ± 0.30	0.543 ± 0.037
26	с. Золотое	2	0.668 ± 0.018	0.525 ± 0.643	1.97 ± 0.02	0.013 ± 0.009
27	г. Керчь	3	0.437 ± 0.455	0.809 ± 0.527	1.89 ± 0.19	0.370 ± 0.064
28	гора Скала	7	0.965 ± 0.310	0.528 ± 0.253	3.73 ± 0.28	0.468 ± 0.040
	Всего	9	0.884 ± 0.462	0.508 ± 0.293	3.52 ± 0.19	0.609 ± 0.021

Таблица 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа фенетической изменчивости популяций моллюска *H. albescens* Крыма

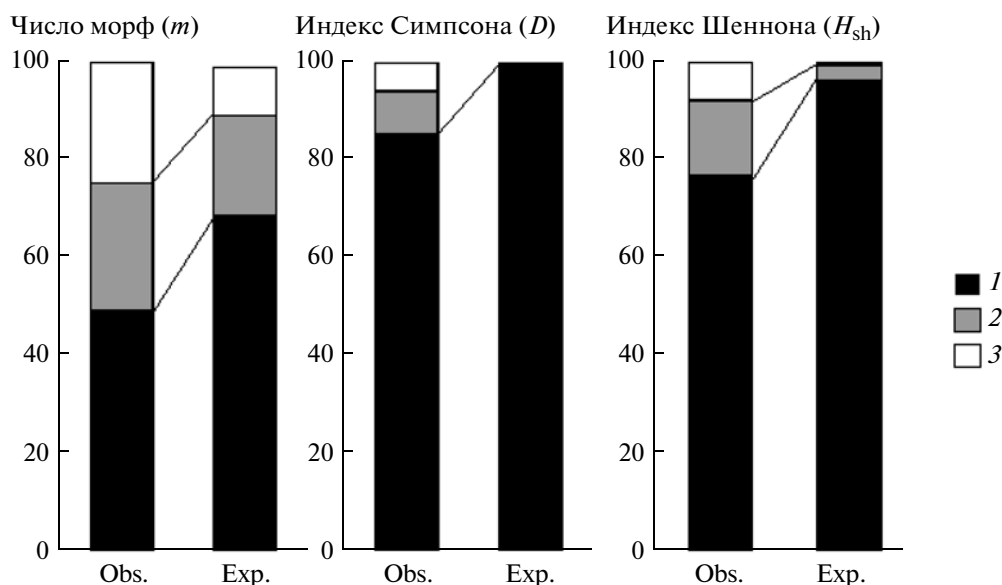
Источник изменчивости	Сумма квадратов отклонений, <i>SS</i>	Число степеней свободы, <i>df</i>	Средний квадрат, <i>MS</i>	Ожидаемый средний квадрат, <i>E(MS)</i>
Между регионами	60.783	3	20.261	0.020
Между отдельными популяциями в пределах регионов	110.699	24	4.612	0.039
Внутрипопуляционная	925.735	3187	0.290	0.290
Общая	1097.216	3214	25.164	0.349

пуляций с ЮБК.) Наибольший вклад в дискриминацию популяций вносят частоты морф “12045” и “10045” (по первой канонической оси) и частота морфы “1(23)45” (по второй канонической оси).

Таким образом, все изученные популяции моллюска *H. albescens* располагаются в пространстве первых двух канонических осей следующим образом (рис. 3). Наблюдается две основные тенденции в изменчивости фенетической структуры: первая характеризует изменения фенетической структуры моллюска от популяций с Южного берега Крыма к популяциям, обитающим в г. Симферополе, и сопровождается повышением частот морф “12045” и “10045”; вторая направлена от южнобережных популяций к популяциям с Керченского п-ва и сопровождается повышением частоты морфы “1(23)45”.

С другой стороны, как ранее отмечал С.В. Леонов (2005), имеется связь между климатическими условиями, в которых обитают популяции *H. albescens*, и особенностями их фенетической структуры.

Для комплексного изучения формы таких связей нами был применен анализ канонических корреляций, где в качестве первого набора исходных данных использовалась матрица трансформированных частот морф, а в качестве второго – матрица с данными о климатических условиях обитания моллюсков из соответствующих популяций. Для *H. albescens* наилучшим образом выделяются первые две канонические оси. Нагрузки на эти оси как по фенетическим признакам, так и по климатическим показателям приведены в табл. 4. Видно, что наибольшие нагрузки на первую каноническую ось по фенетическим признакам имеют частоты морф “12345”, “10345”, “10305” (с позитивным знаком) и частота морфы “1(23)45” (с отрицательным знаком). Таким образом, этот набор включает наиболее распространенные у *H. albescens* морфы по характеру опоясности раковины. Из климатических показателей наибольшую нагрузку на первую каноническую ось имели климатообразующие характери-

**Рис. 2.** Результаты разложения (в %) фенетического разнообразия (выраженного числом морф, индексами Симпсона и Шеннона) популяций моллюска *H. albescens* на отдельные компоненты:

1 – внутрипопуляционная изменчивость; 2 – изменчивость между популяциями внутри регионов; 3 – изменчивость между отдельными регионами. Приведены фактические значения (Obs.) и полученные в результате 1000 пермутаций (Exp.).

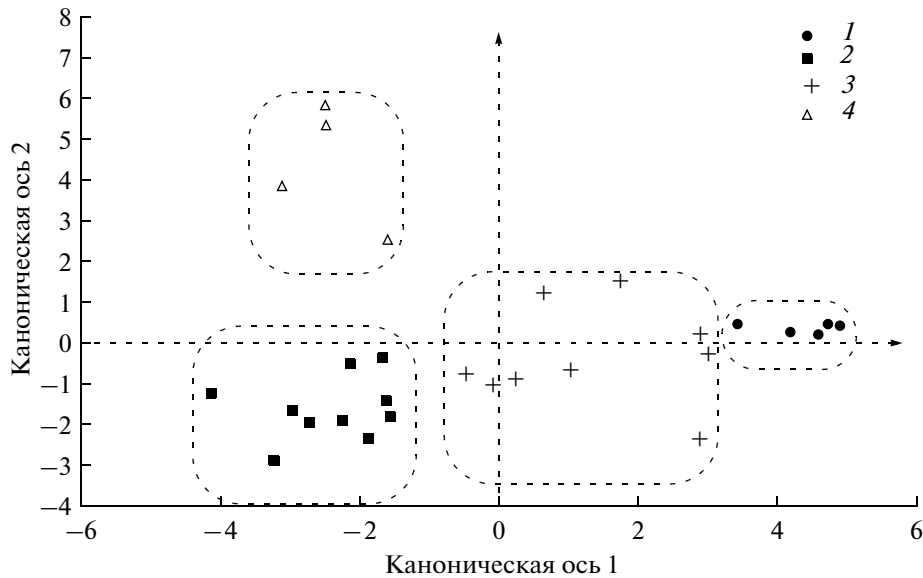


Рис. 3. Размещение центроидов популяций моллюска *H. albescens* Крыма в пространстве первых двух канонических осей факторного дискриминантного анализа:

1 – г. Симферополь; 2 – Южный берег Крыма; 3 – Степной Крым; 4 – Керченский п-ов.

стики – средняя многолетняя температура июля и годовая сумма осадков.

По второй канонической оси для фенетических признаков наибольшую нагрузку имели частоты морф “12045” и “10045”, а для климатических – показатели, характеризующие мягкость зимы (число безморозных дней в году и средняя многолетняя температура января). Ранее для другого вида малакофауны Крыма (*Brephulopsis cylindrica*) мы также отмечали в качестве одного из наиболее важных климатических факторов, влияющих на особенности конхиометрической изменчивости среди различных крымских популяций, именно фактор “мягкость зимы” (Крамаренко, 1997).

Кроме того, нами обнаружена достоверная связь между среднегодовой температурой июля и частотой

той в популяциях *H. albescens* раковин со слитыми лентами (коэффициент корреляции $r = -0.390$; $n = 28$; $p = 0.040$), с одной стороны, и частотой раковин с отсутствующими лентами ($r = 0.403$; $n = 28$; $p = 0.033$) – с другой. Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в более прохладных местах обитания имеется тенденция к повышению доли темноокрашенных раковин, а в более теплых – выше доля светлоокрашенных раковин, что согласуется с результатами, ранее обнаруженными для моллюсков рода *Sepaea* (Jones et al., 1977).

Однако значительный разброс популяций, обитающих в пределах сходных климатических условий, в отношении фенетической структуры может свидетельствовать о существенной роли и случай-

Таблица 4. Результаты анализа канонических корреляций между фенетической изменчивостью популяций моллюска *H. albescens* Крыма и климатическими показателями

Каноническая ось 1 ($\tau = 0.858$; $p < 0.001$)			
Морфа		Климатические показатели	
“12345”	+0.506	Температура июля	+0.571
“1(23)45”	-0.631	Годовая сумма осадков	+0.504
“10345”	+0.584		
“10305”	+0.636		
Каноническая ось 2 ($\tau = 0.875$; $p < 0.001$)			
Морфа		Климатические показатели	
“12045”	-0.691	Число безморозных дней	+0.504
“10045”	-0.779	Температура января	+0.446

ных процессов (эффекта основателя или эффекта “бутылочного горлышка”) в формировании полиморфизма *H. albescens*. Это подтверждают и очень низкие оценки эффективной численности популяции, полученные нами для данного вида — $N_e = 17–39$ (Крамаренко, 2009).

Таким образом, для моллюска *H. albescens* из различных регионов Крыма нами обнаружены специфические особенности проявления полиморфизма по характеру опоясанности раковины, причем различия относятся в большей степени к числу выделенных морф раковины, чем к частоте их встречаемости. Закономерности распределения морф на территории Крыма, и прежде всего связь частот их встречаемости с климатическими признаками, могут свидетельствовать об адаптивности данной формы полиморфизма. Однако из процессов микроэволюции, определяющих характер и степень полиморфизма популяций моллюска *H. albescens*, заметную роль играют также и генетико-стохастические процессы из-за существования вида в форме полуизолированных колоний с низкой эффективной численностью и высоким риском локального вымирания, что соответствует метапопуляционной модели.

Авторы выражают благодарность сотрудникам и студентам кафедры зоологии ТНУ им. В.И. Вернадского за помощь, оказанную при полевых сборах моллюсков *H. albescens*, а также проф. Томасу Кристу (Т. Crist, США) за любезно предоставленную возможность использовать авторскую программу PARTITION. Благодарим наших коллег, которые прислали ряд ценных замечаний, направленных на улучшение окончательного варианта рукописи: д.б.н. И.М. Хохуткина (Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург), д.б.н. И.В. Довгала (Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, г. Киев), к.б.н. Н.В. Гураль-Сверлову (Государственный природоведческий музей НАН Украины, г. Львов) и к.б.н., доц. Э.А. Снегина (Белгородский государственный университет, г. Белгород).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Компьютерная биометрика / Под ред. Носова В.Н. М.: Изд-во МГУ, 1990. 232 с.
- Крамаренко С.С.* Влияние факторов внешней среды на географическую изменчивость конхологических признаков крымских моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) // Журн.общ.биол. 1997. Т. 58. № 1. С. 94–101.
- Крамаренко С.С.* Конхологическая изменчивость наземных моллюсков *Helix albescens* Rssm., 1839 (Helicidae) Крыма // Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях: 5 лет после Гурзуфа. Симферополь, 2002. С. 140–143.
- Крамаренко С.С.* Анализ внутривидовой дифференциации (на примере фенетической изменчивости наземного моллюска *Brephulopsis bidens* (Gastropoda: Pulmonata; Buliminidae)) // Эколого-функциональные та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль в біоіндикації стану навколишнього середовища: Збірник наукових праць. 2-й вип. Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І.Франка, 2006. С. 165–169.
- Крамаренко С.С.* Генетико-географічна структура наземного моллюска *Helix albescens* (Gastropoda, Helicidae) Криму // Наук. вісник Ужгородського ун-ту. Сер. біологія, 2009. Вип. 29. С. 62–67.
- Крамаренко С.С., Хохуткин И.М., Гребенников М.Е.* Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Cerpea vindobonensis* (Pulmonata: Helicidae) в урбанизированных и природных популяциях // Экология. 2007. № 1. С. 42–48.
- Леонов С.В.* Распространение, структура популяций и биология размножения крымских моллюсков рода *Helix* (Gastropoda, Pulmonata): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 2005. 18 с.
- Подгородецкий П.Д.* Крым: Природа. Симферополь: Таврия, 1988. 192 с.
- Попов В.Н., Крамаренко С.С.* Микробиотическая приуроченность разных фенотипов в локальной популяции моллюсков *Helix albescens* из юго-восточной части г. Симферополя // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Киев, 1997. Вып. 9. С. 106–109.
- Шилейко А.А.* Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. Л.: Наука, 1978. Т. 3. Вып. 6. Нов.сер., № 117. 384 с.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Крамаренко С.С., Якимов В.Н.* Современные подходы к статистическому анализу экспериментальных данных // Проблемы экологического эксперимента (Планирование и анализ наблюдений). Под ред. Розенберга Г.С. и Гелашвили Д.Б. Тольятти: СамНЦ РАН; “Кассандра”, 2008. С. 212–250.
- Cain A.J., Sheppard P.M.* Selection in the polymorphic land snail *Cerpea nemoralis* // Heredity. 1950. V. 4. P. 274–294.
- Gotelli N.J., Entsminger G.L.* EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kelsey-Bear, 2001.
- Jones J.S., Leith B.H., Rawlings P.* Polymorphism in *Cerpea*: A problem with too many solutions? // Ann.Rev.Ecol.Syst. 1977. V. 8. P. 109–143.
- Lande R.* Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities // Oikos. 1996. V. 76. P. 5–13.
- Peakall R., Smouse P.* GenAIEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. 2006. № 6. P. 288–295.
- Veech J.A., Crist T.O.* PARTITION: Software for the additive partitioning of species diversity. User’s manual. 2007. 13 p.
- Veech J.A., Summerville K.S., Crist T.O., Gering J.C.* The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea // Oikos. 2002. V. 99. P. 3–9.