

УДК 594.382 (574.3)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАКОВИН *HELIX ALBESCENS* (GASTROPODA: PULMONATA) В РАЗНОВРЕМЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ИЗ РАЗНЫХ РАЙОНОВ КРЫМА

Леонов С. В.¹, Довгаль И. В.², Зайцева Е. А.¹¹ Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского, Симферополь, malacology@yandex.ru² Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь

В результате исследований изменчивости раковин разновременных популяций улитки обыкновенной (*Helix albescens* Rossmassler, 1839) Античных времен, Средневековья и современных из разных районов Крыма установлена статистически значимая связь конхиометрических характеристик и пигментации раковины с временем существования популяций. Показано, что трактовка различий между древними и современными раковинами как результата только долгосрочных климатических изменений является недостаточной.

Ключевые слова: *Helix albescens*, конхиометрия, пигментация, изменчивость, популяция, Крым

ВВЕДЕНИЕ

Улитка обыкновенная (*Helix albescens* Rossmassler, 1839) имеет циркумпонтический ареал (Шилейко, 1978). Это относительно крупный вид, который обитает в разнообразных типах биотопов. С давних пор человек использует улиток рода *Helix* в пищу. На Крымском полуострове массовые скопления раковин *H. albescens*, которых использовали в пищу, встречаются на стоянках времен мезолита, в античных поселениях, в южнобережных укрепленных монастырях и в средневековых пещерных городах (Леонов, 2006, 2015). Это обстоятельство часто позволяет получить репрезентативные выборки из популяций вида возрастом от нескольких сотен до более чем двух тысяч лет. Сравнение этих древних раковин с раковинами представителей современных популяций, существующих в тех же местах, позволяет выяснить, какие морфологические изменения произошли за этот период. Подобное исследование ранее было осуществлено по материалам из поселения Кельшей на Тарханкутском полуострове (Снегин и др., 2014). Кроме того, существует ряд работ, посвященных современной изменчивости обыкновенной улитки из разных районов Крымского полуострова с попыткой выявить факторы, определяющие характер и направленность этой изменчивости (Леонов, 2005; Крамаренко, Леонов, 2011).

Сравнение популяций, обособленных не только пространственно, но и во времени, позволяет получить новые данные о микроэволюционных процессах, происходящих в популяциях обыкновенной улитки в Крыму.

Цель работы – провести сравнительный анализ изменчивости конхиометрических признаков и особенностей пигментации раковин улитки обыкновенной из древних (времен Античности и Средневековья) и современных популяций Херсонеса, Нимфея и Семидворья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения конхиометрической изменчивости и особенностей пигментации современных и древних раковин были использованы разновременные выборки из трех местонахождений: Семидворье (Алушта) (две выборки – Средневековая и современная), Нимфей (три выборки – античная и две современных) и Херсонес (две выборки – античная и современная). В выборке хозяйственных отходов из выгребных ям Боспорского поселения Нимфей среди осколков посуды, костей, створок мидий и устриц обнаружены раковины *H. albescens* (рис. 1, 2) (для изучения оказались пригодны 100 экз.). Эти раковины были собраны в 2005 году С. В. Леоновым и Ю. Н. Ляшенко, тогда же была сделана выборка живых улиток (63 экз.). В 2015 году на том же месте Ю. Н. Ляшенко сделал еще одну выборку (104 экз.), которую передал нам для изучения.



Рис. 1. Место раскопок (поселение Боспорского царства – Нимфей)



Рис. 2. Стенка раскопа (поселение Нимфей)

А – слои кухонных отходов с раковинами морских и наземных моллюсков, костями и черепками (фото Ю. Н. Ляшенко); В – раковины *Helix albescens* в слое кухонных отходов.

По осколкам чернолаковой керамики А. Е. Кислый определил возраст древнего слоя как конец IV века – начало III века до н. э. Раковины ископаемых улиток сохранили спиральные пигментные ленты, которые лишь немного выцвели. Судя по всему, эти моллюски были сварены и затем извлечены из раковин, которые вместе с остальными отходами попали в мусорную кучу. В этой и других ископаемых выборках в случаях, когда состояние пигментации не позволяло уверенно оценить фенотип, снимались только промеры

раковины. И для изучения пигментации, и для снятия конхиометрических параметров использовались только раковины половозрелых особей (с развитой губой и отворотом устья), для снятия промеров использовались только целые (неповрежденные) раковины.

Древние раковины *H. albescens* (72 экз.) с раскопок античного Херсонеса относятся к слою IV–III веков до н. э. Эти сборы с указанием датировки были переданы нам в 2013 году Е. В. Гладилиной и П. Е. Гольдиным. Сбор раковин современных моллюсков проводился в 2015 году Е. А. Зайцевой вблизи от места раскопок Херсонеса Таврического.

Сборы с раскопок двухапсидного храма в окрестностях Семидворья (Алушта) были переданы нам в 2012 году для изучения И. Б. Тесленко. Слои, из которых происходили улитки, относятся к IX–X веков н. э. Современная выборка (2015 год, 65 экз.) из этого локалитета была собрана Е. А. Зайцевой.

Таким образом, в нашем распоряжении было 7 выборок раковин *H. albescens*, 3 – из древних популяций, 4 – современных.

Измерение конхиометрических параметров раковины проводилось по стандартным схемам (Шилейко, 1978; Welter-Schultes, 2012) (рис. 3 и 4).

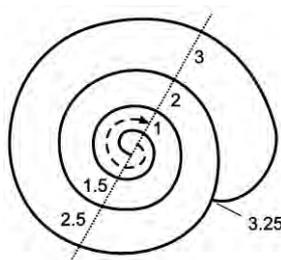


Рис. 3. Схема подсчета числа оборотов (ЧО) раковины (по Welter-Schultes, 2012)

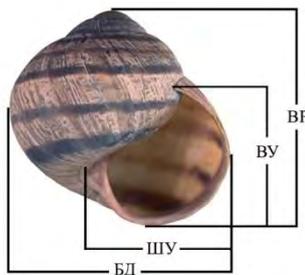


Рис. 4. Схема промеров раковины

БД – большой диаметр, ВР – высота раковины, ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья.

Проверка гипотезы о наличии статистически значимых различий размерных характеристик раковин из современных и древних популяций проводилась с помощью однофакторного дисперсионного и дискриминантного канонического анализов.

Также проводился анализ фенетической структуры популяций *H. albescens*. Фенотип оценивался по комбинации 5 продольных темных полос. В работе мы использовали схему записи (рис. 5), при которой наличие полосы обозначалось ее порядковым номером (начиная от шва между предпоследним и последним оборотами), а отсутствие полосы – цифрой 0. Слившиеся полосы заключались в скобки. На основе полученных данных мы оценили соотношение различных морф в выборках.



Рис. 5. Примеры кодирования фенотипов по окраске раковины *Helix albescens*

Цифрами от 1 до 5 обозначены спиральные полосы (нумерация от шва); 0 обозначает отсутствие соответствующей полосы. В скобки заключены слившиеся полосы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При проведении однофакторного дисперсионного анализа в качестве фактора рассматривался *возраст раковин*. При этом были выбраны две градации фактора: *древние* и *современные*.

По результатам анализа влияние фактора *возраст* было подтверждено с очень высокой степенью достоверности (критерий Фишера (F) 13,59 при $p=0,0000001$).

При этом групповые средние ряда промеров достоверно различались по T-критерию Стьюдента. В частности, у древних раковин в среднем было большее число оборотов (рис. 6) ($T=5,534$) и высота раковины (рис. 7) ($T=1,54$).

Однако по такому параметру как большой диаметр различия были недостоверными, а высота устья и ширина устья раковины у современных моллюсков оказались в среднем больше, чем у древних, однако эти отличия также были недостоверны. Несмотря на высокую степень достоверности отмеченных отличий, свидетельствующих о более крупных размерах древних раковин, следовало убедиться, что указанные различия не связаны с каким-либо иным, не учтенным нами фактором. Кроме того, в нашем распоряжении за одним исключением (Нимфей) было только по одной выборке каждой временной группы в каждом местонахождении. В этом случае мог иметь место эффект мнимых повторностей (pseudoreplications), что могло привести к неверной трактовке полученной картины (Козлов, 2003).

В связи с вышесказанным с помощью однофакторного дисперсионного анализа было проверено также влияние фактора *место сбора*. В качестве градаций фактора рассматривались отдельные местонахождения вне зависимости от времени происхождения материала (рис. 8–12).

В результате была получена статистически значимая ($F=38,15$ при $p=0,001$) зависимость размеров раковины от местонахождения.

В частности, групповые средние числа оборотов (рис. 8) оказались существенно больше у улиток из Херсонеса, причем как для древних, так и для современных раковин. При том, что среднее число оборотов у древних раковин было значительно выше, чем у современных.

Сходная картина наблюдалась и по высоте раковины (рис. 9). Однако в данном случае этот параметр у улиток из древнего Херсонеса уже достоверно не отличался от такового у улиток из Алушты, причем, как древних, так и современных. Почти аналогичная картина получена и по большому диаметру раковины (рис. 10).

Что касается высоты устья, то для этого параметра для большинства местонахождений статистически значимые различия не наблюдались (рис. 11). Исключение составляли улитки из Нимфея (материал 2005 года), раковины которых имели существенно меньшую высоту устья, чем раковины из других местообитаний (вне связи с временной группой). При этом отсутствовали значимые различия по указанному параметру у раковин улиток из современной популяции Нимфея и древними раковинами из той же местности (рис. 11).

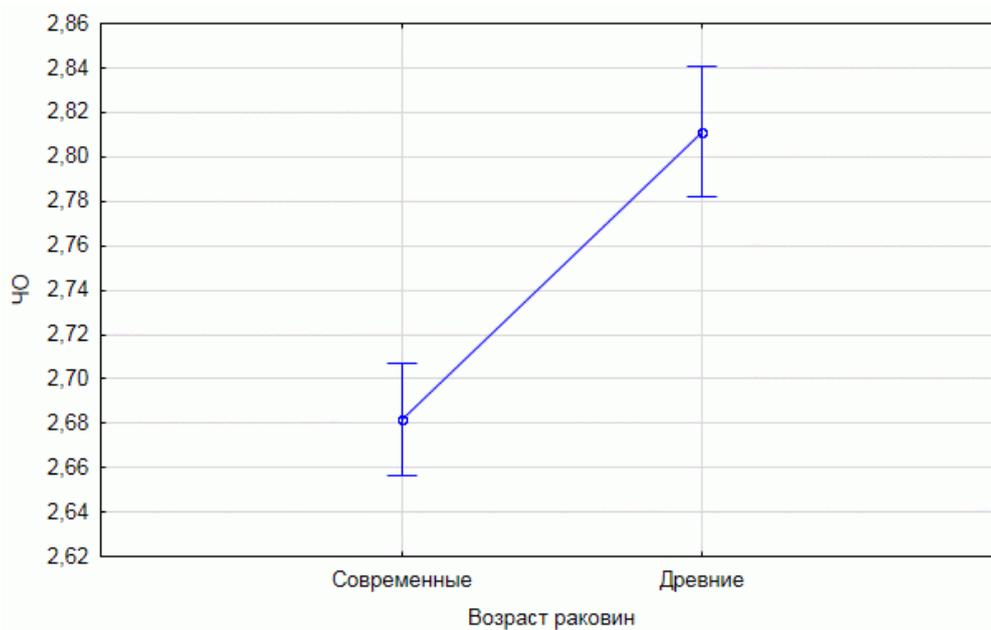


Рис. 6. Групповые средние числа оборотов раковин (ЧО) древних и современных улиток

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

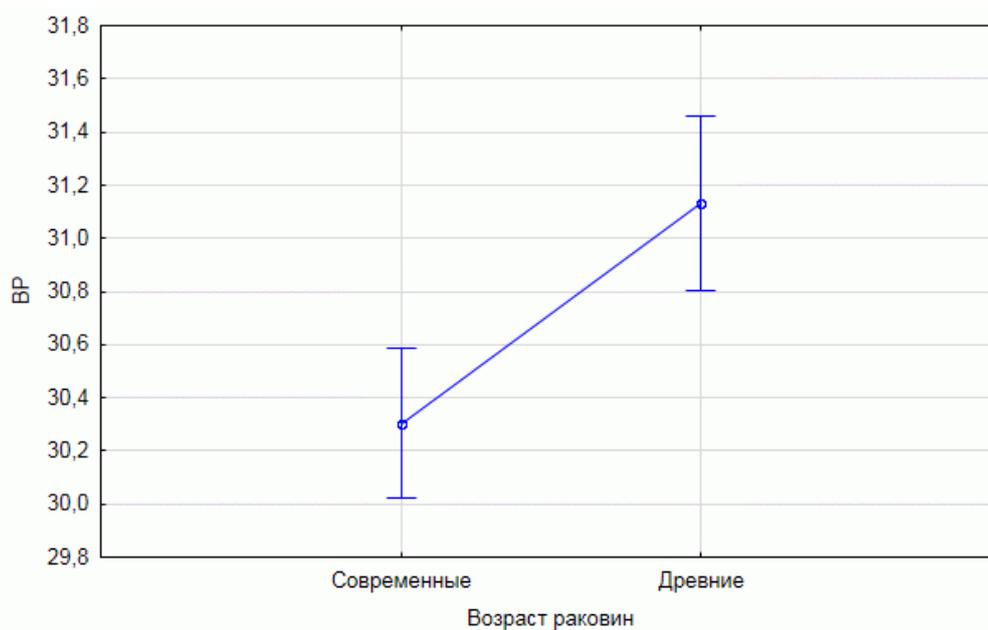


Рис. 7. Групповые средние высоты раковин (ВР) древних и современных улиток

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

По средней ширине устья раковины оказались разделенными на две группы, в одну из которых (с большей шириной устья) попали раковины из Алушты (обе временные группы) и выборки из Нимфея, собранной в 2015 году (рис. 12). В другой группе (с меньшей шириной устья) оказались раковины из Херсонеса, древнего Нимфея и современной популяции Нимфея (сборы 2005 года).

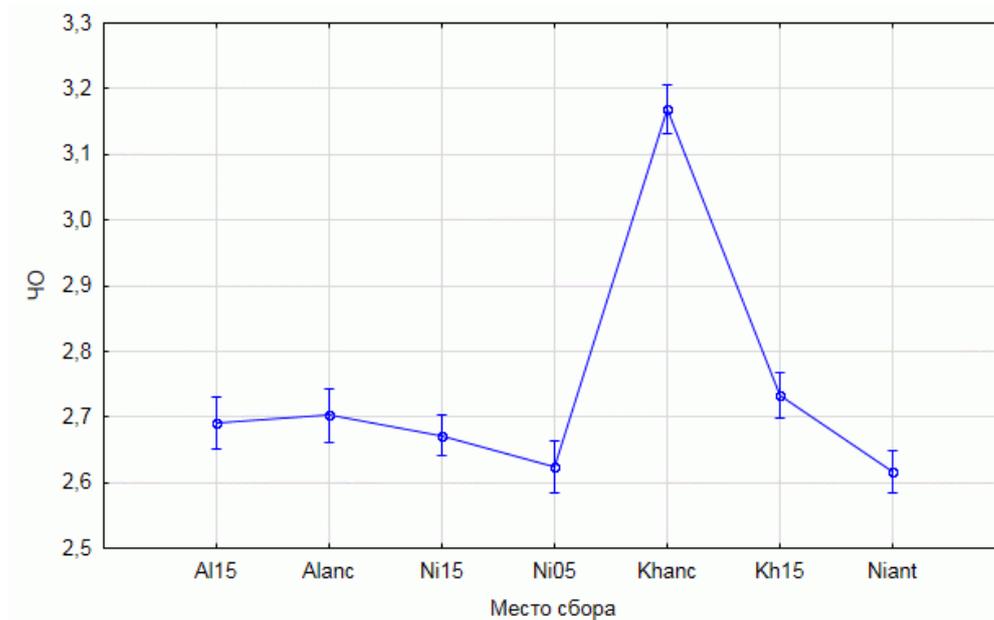


Рис. 8. Групповые средние числа оборотов раковины (ЧО) у улиток из разных местообитаний: Al15 (Алушта 2015), Alanc (Алушта древние), Kh15 (Херсонес 2015), Khanc (Херсонес древние), Ni05 (Нимфей 2005), Ni15 (Нимфей 2015), Niant (Нимфей древние)

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

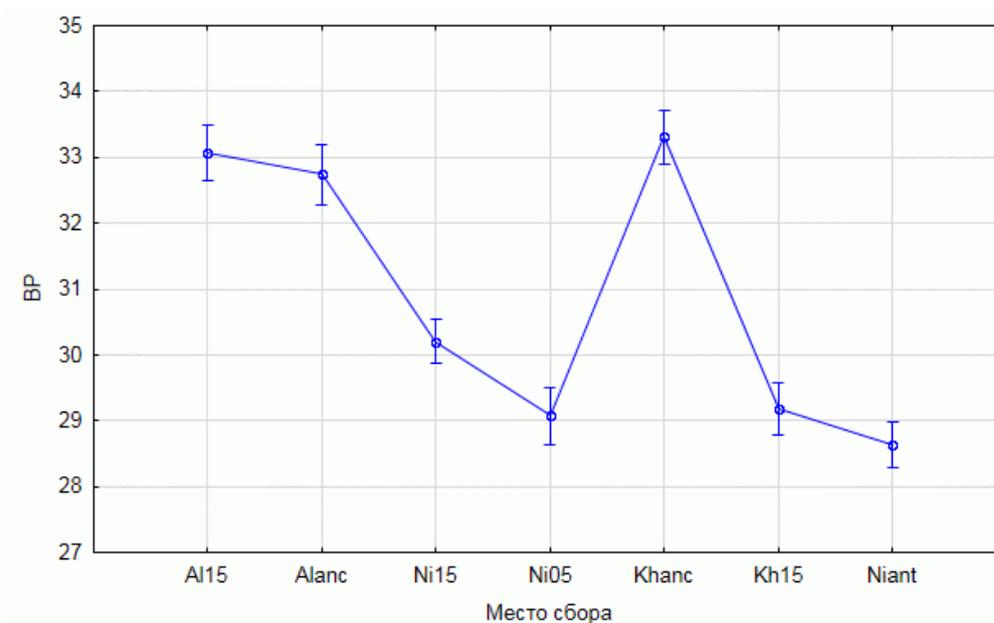


Рис. 9. Групповые средние высоты раковины (ВР) у улиток из разных местообитаний: Al15 (Алушта 2015), Alanc (Алушта древние), Kh15 (Херсонес 2015), Khanc (Херсонес древние), Ni05 (Нимфей 2005), Ni15 (Нимфей 2015), Niant (Нимфей древние)

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

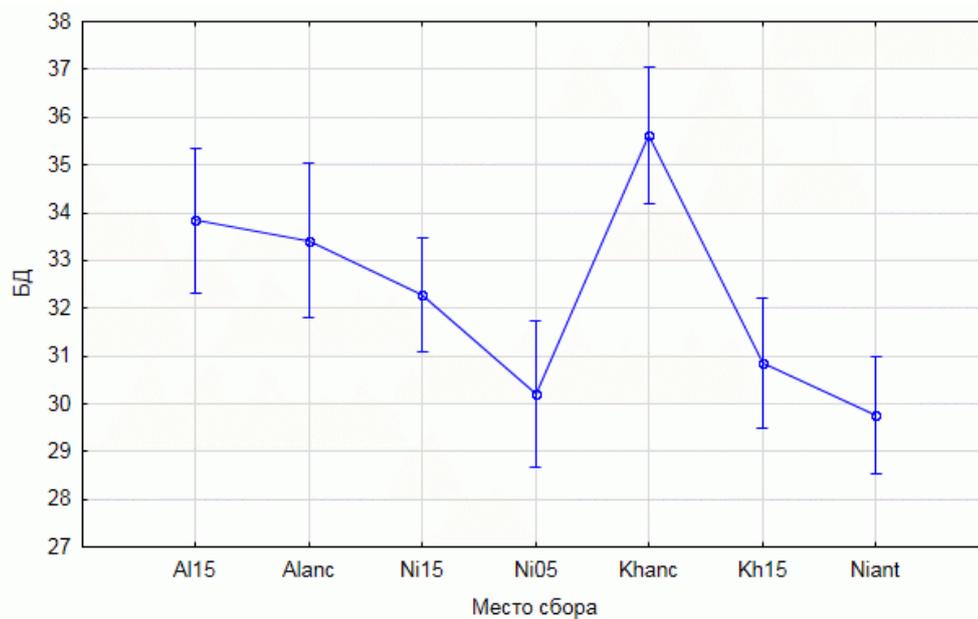


Рис. 10. Групповые средние большого диаметра раковины (БД) у улиток из разных мест обитания: Al15 (Алушта 2015), Alanc (Алушта древние), Kh15 (Херсонес 2015), Khanc (Херсонес древние), Ni05 (Нимфей 2005), Ni15 (Нимфей 2015), Niant (Нимфей древние)

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

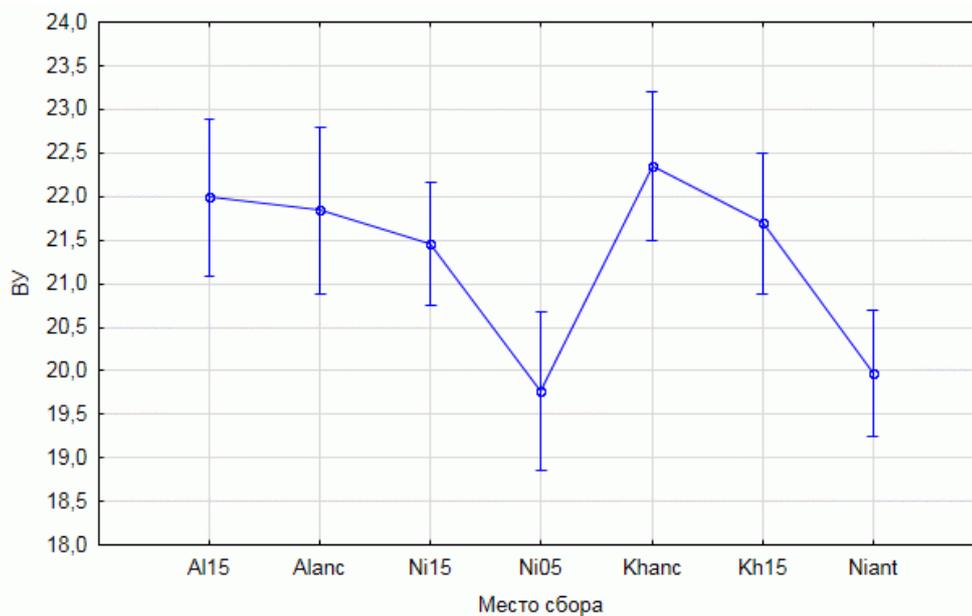


Рис. 11. Групповые средние высоты устья раковины (ВУ) у улиток из разных мест обитания: Al15 (Алушта 2015), Alanc (Алушта древние), Kh15 (Херсонес 2015), Khanc (Херсонес древние), Ni05 (Нимфей 2005), Ni15 (Нимфей 2015), Niant (Нимфей древние)

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

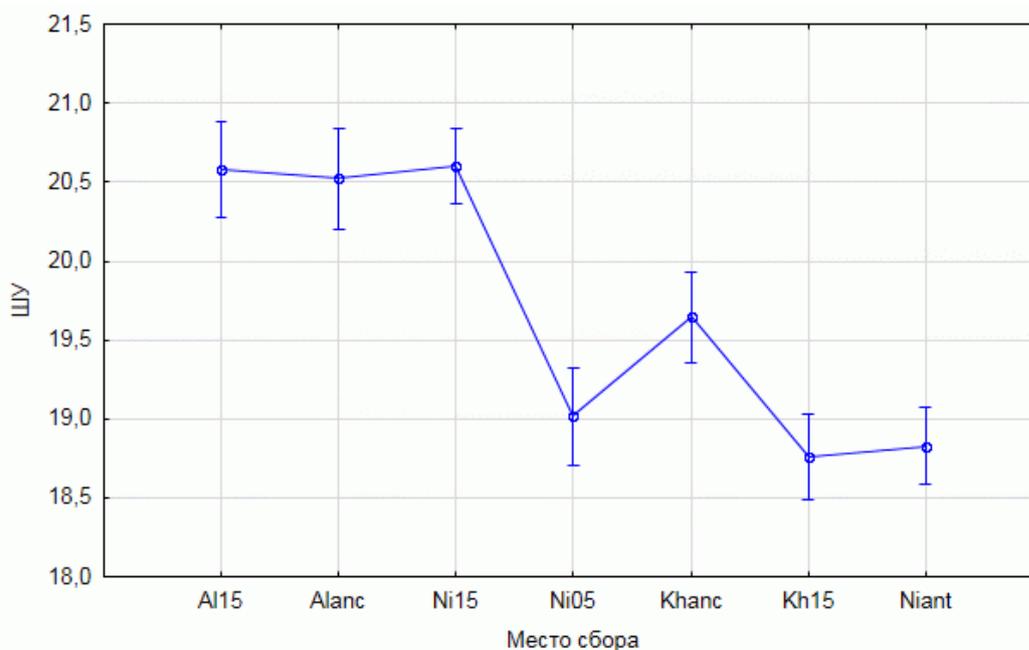


Рис. 12. Групповые средние ширины устья раковины (ШУ) у улиток из разных мест обитания: Al15 (Алушта 2015), Alanc (Алушта древние), Kh15 (Херсонес 2015), Khanc (Херсонес древние), Ni05 (Нимфей 2005), Ni15 (Нимфей 2015), Niant (Нимфей древние)

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

На основании этих результатов можно сделать вывод, что наличие статистически значимой зависимости ряда размерных характеристик раковин *H. albescens* от местообитания обеспечивается значительной изменчивостью размерных характеристик раковины моллюсков из разных местонахождений. Однако тренды этой изменчивости по разным параметрам могут быть разными – как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения размеров.

Только по числу оборотов древние улитки существенно отличаются от современных, но это относится только к одному местонахождению (Херсонес).

В связи с этим было проверено предположение о наличии различий в конхиометрических параметрах выборок из разных временных групп, но в пределах одного местонахождения.

По результатам однофакторного дисперсионного анализа связь между размерами раковины и временной группой для материала из Алушты подтверждена не была ($F=0,48$, $p=0,49$). Разница между средними всех пяти параметров раковины также была недостоверна.

Наоборот, для моллюсков из Нимфея связь параметров раковины с возрастом популяции оказалась достоверной ($F=13,64$, $p=0,0000001$). По всей видимости, это обеспечивалось наличием достоверных различий между современными и древними раковинами по высоте раковины (рис. 13); большому диаметру (рис. 14); высоте устья (рис. 15) и ширине устья (рис. 16). Следует отметить, что по всем этим параметрам современные раковины превосходят древние.

Для улиток из Херсонеса также отмечена достоверная связь размеров раковины с временной группой ($F=64,39$, $p=0,001$). Достоверные различия между средними у улиток из Херсонеса наблюдались для числа оборотов (рис. 17), высоты раковины (рис. 18) и ширины устья (рис. 19), тогда как для большого диаметра и высоты устья различия были недостоверными. Следует отметить, что по всем указанным параметрам античные улитки из Херсонеса превосходили современные.

Следовательно, при наличии значимых различий между современными и древними раковинами, тренды в разных местообитаниях могут быть противоположными.

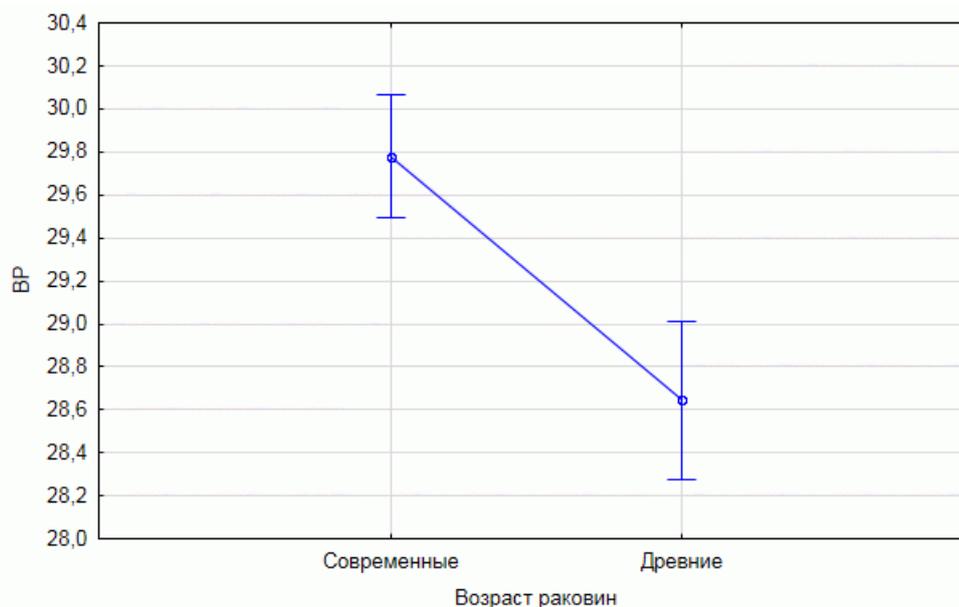


Рис. 13. Групповые средние высоты раковины (BP) древних и современных улиток из Нимфея

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

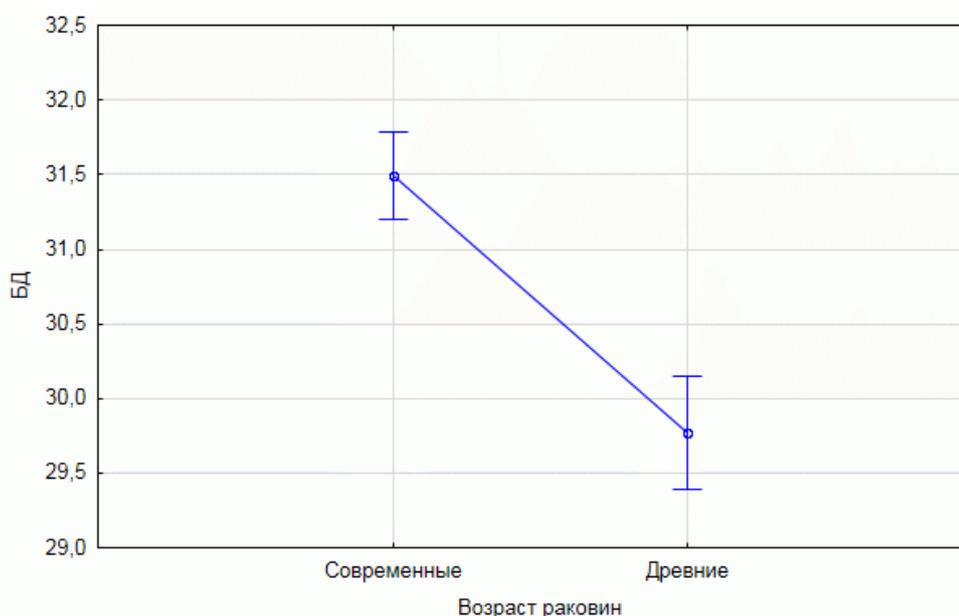


Рис. 14. Групповые средние большого диаметра раковины (BD) древних и современных улиток из Нимфея

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

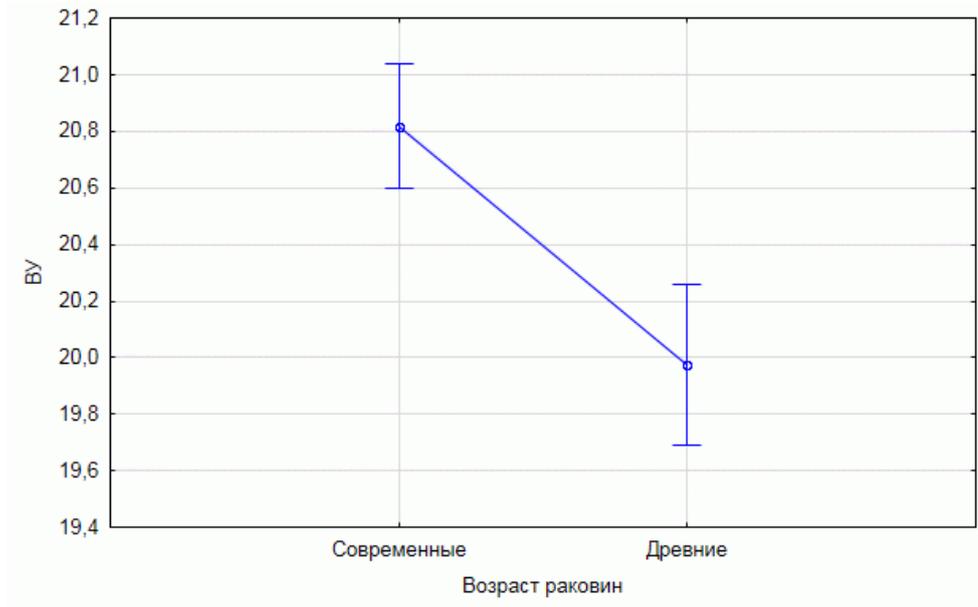


Рис. 15. Групповые средние высоты устья (ВУ) раковины древних и современных улиток из Нимфея

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

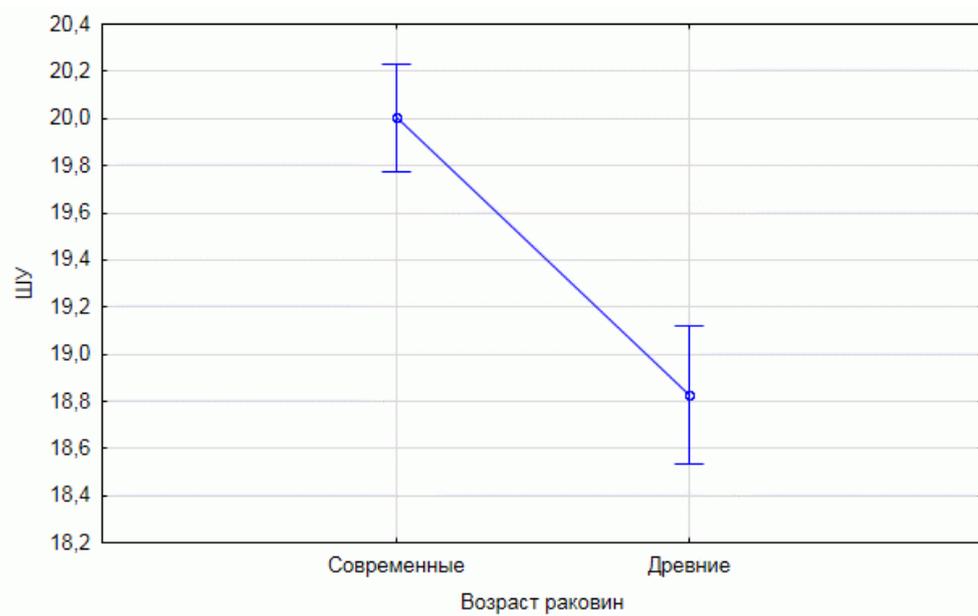


Рис. 16. Групповые средние ширины устья (ШУ) раковины древних и современных улиток из Нимфея

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

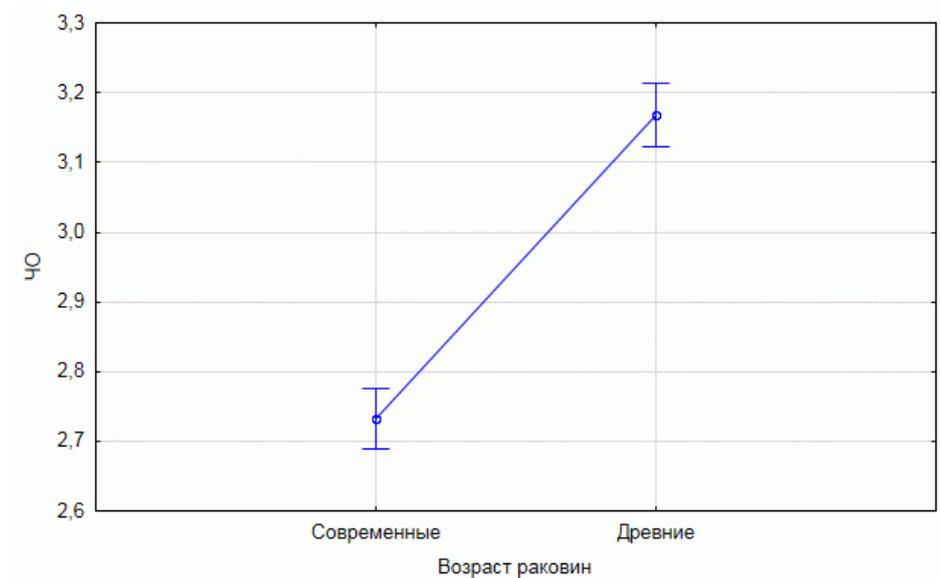


Рис. 17. Групповые средние числа оборотов раковины (ЧО) древних и современных улиток из Херсонеса

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

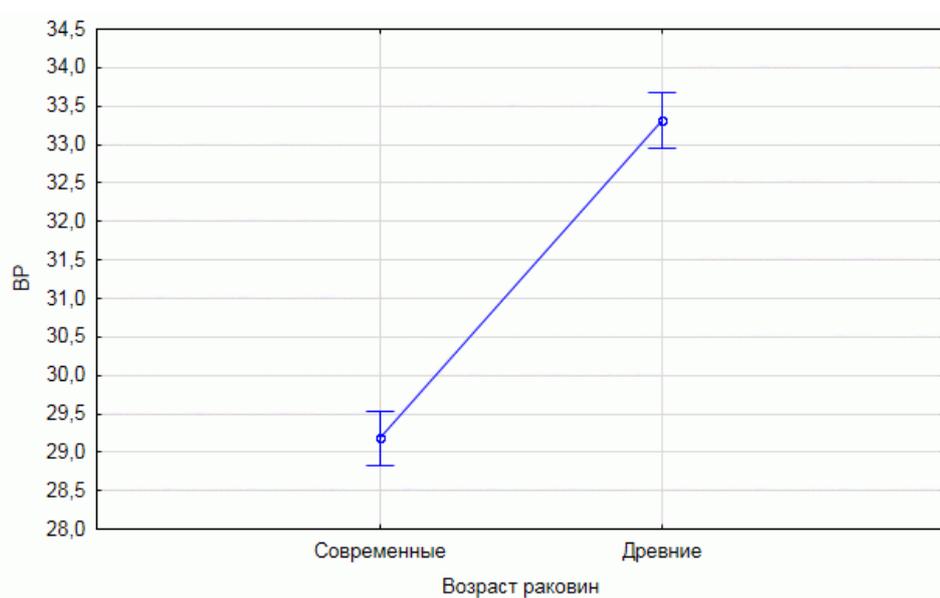


Рис. 18. Групповые средние высоты раковины (ВР) древних и современных улиток из Херсонеса

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

Раковина брюхоногих моллюсков представляет собой турбоспираль, и снимаемые при измерении характеристики (Шилейко, 1978) коррелируют между собой. В связи с этим, помимо анализа изменчивости отдельных промеров, нами проверялась гипотеза о возможной связи комплекса параметров раковин улиток из разных местообитаний с помощью дискриминантного анализа вне зависимости от возраста по всему комплексу местообитаний. В результате была получена матрица классификаций раковин по месту сбора (табл. 3).

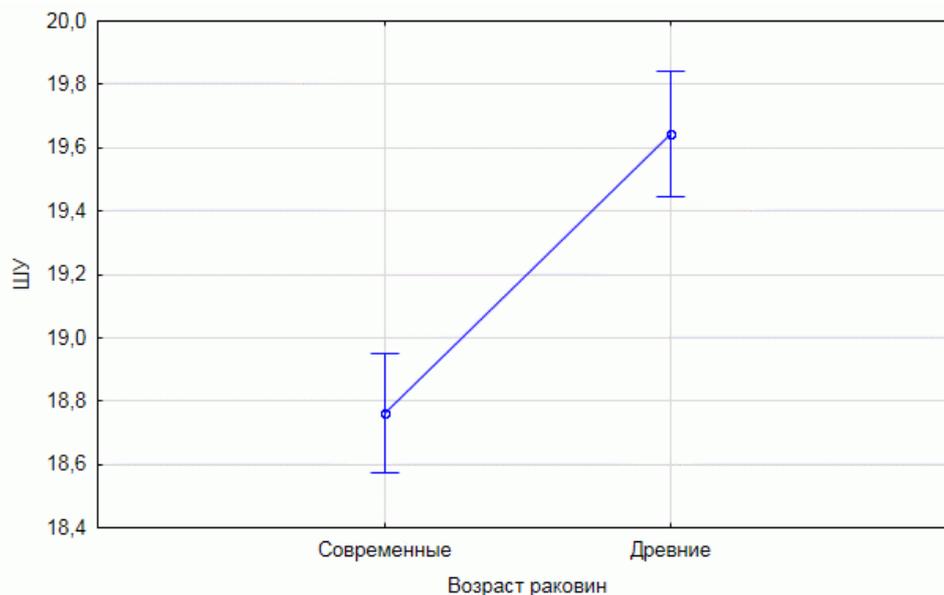


Рис. 19. Групповые средние ширины устья раковины (ШУ) древних и современных улиток из Херсонеса

Вертикальными отрезками обозначены доверительные интервалы при $p=0,95$.

Таблица 3

Матрица классификации раковин по месту сбора

Групп	Доля правильных классификаций (в %)	Al15	Alanc	Ni15	Ni05	Khanc	Kh15	Niant
Al15	72	46	3	8	0	2	5	0
Alanc	19	32	11	10	0	1	0	3
Ni15	67	4	0	70	0	1	8	21
Ni05	0	0	0	13	0	0	12	38
Khanc	82	5	2	2	0	59	4	0
Kh15	38	3	1	11	0	7	30	28
Nianc	54	4	2	21	0	1	18	54
Всего	50	94	19	135	0	71	77	144

Примечание к таблице. Al15 (Алушта 2015), Alanc (Алушта древние), Kh15 (Херсонес 2015), Khanc (Херсонес древние), Ni05 (Нимфей 2005), Ni15 (Нимфей 2015), Nianc (Нимфей древние).

Как видно из таблицы, из 71 экземпляра раковин из этого пункта 59 были отнесены к своей группе, 7 были классифицированы как раковины их Херсонеса, но современного, и только 2 раковины оказались в группе *Алушта* 2015, одна – *Алушта древняя*, одна – *Нимфей* 2015 и одна – *Нимфей древний*.

Для таких выборок как *Алушта* (2015 г.), *Нимфей* (2015 г.), *Нимфей древний* доля правильных классификаций превышала 50 %. Причем самый высокий процент правильных классификаций был получен для раковин из древнего Херсонеса – 82 %.

Соответственно, именно раковины из древнего Херсонеса по набору параметров наиболее контрастно отличались от раковин из других местонахождений и временных групп.

Графически это отражено на диаграмме распределения раковин из разных местонахождений в пространстве двух первых канонических осей (рис. 20), на которой видно, как особи из древнего Херсонеса почти изолированы от остальных по первой канонической оси. В то же время облака точек, соответствующие экземплярам из других местонахождений, практически перекрываются.

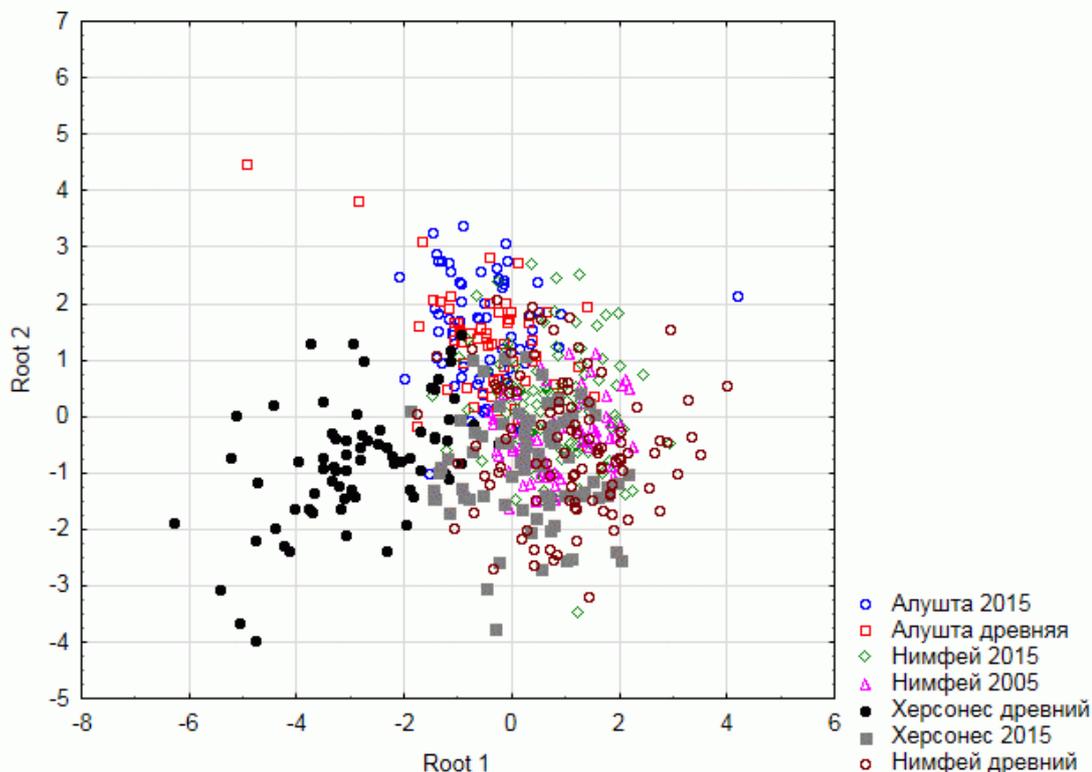


Рис. 20. Диаграмма распределения раковин из разных мест обитания в пространстве двух первых канонических осей (Root 1 и Root 2) для всех выборок

Как видно из таблицы 4, дискриминация по первой канонической оси в основном обеспечивается по двум признакам: числу оборотов ($r=0,89$) и высоте раковины ($r=0,78$), что соответствует данным, полученным по отдельным промерам.

Таблица 4

Корреляции между размерными характеристиками и каноническими осями

Размерная характеристика	Root1	Root2
ЧО	0,89	0,34
ВР	0,78	-0,61
БД	0,35	-0,16
ВУ	0,23	-0,11
ШУ	0,16	-0,66

С помощью дискриминантного анализа также проверялась связь размеров раковин популяций из одной временной группы (древние), но из разных мест обитания.

Как видно из таблицы 5, для всех местообитаний характерна высокая степень дискриминации между древними популяциями. Процент правильных классификаций в среднем составлял 87 %.

Таблица 5

Матрица классификаций древних раковин

Группа	Доля правильных классификаций (в %)	Алушта	Херсонес	Нимфей
Алушта	83	47	1	9
Херсонес	89	6	64	2
Нимфей	87	12	1	87
Всего	87	65	66	98

То, что раковины из древнего Херсонеса заметно отличаются от раковин двух других поселений, по первой канонической оси хорошо заметно на рисунке 21. При этом раковины из Алушты также отличаются от двух других групп, но по второй канонической оси.

При этом, как и в других случаях, наибольший вклад в дискриминацию по первой канонической оси вносят число оборотов ($r=0,94$) и высота раковины ($r=0,73$), а по второй – высота раковины ($r=0,66$), высота устья раковины ($r=0,51$) и ширина устья раковины ($r=0,69$) (табл. 6).

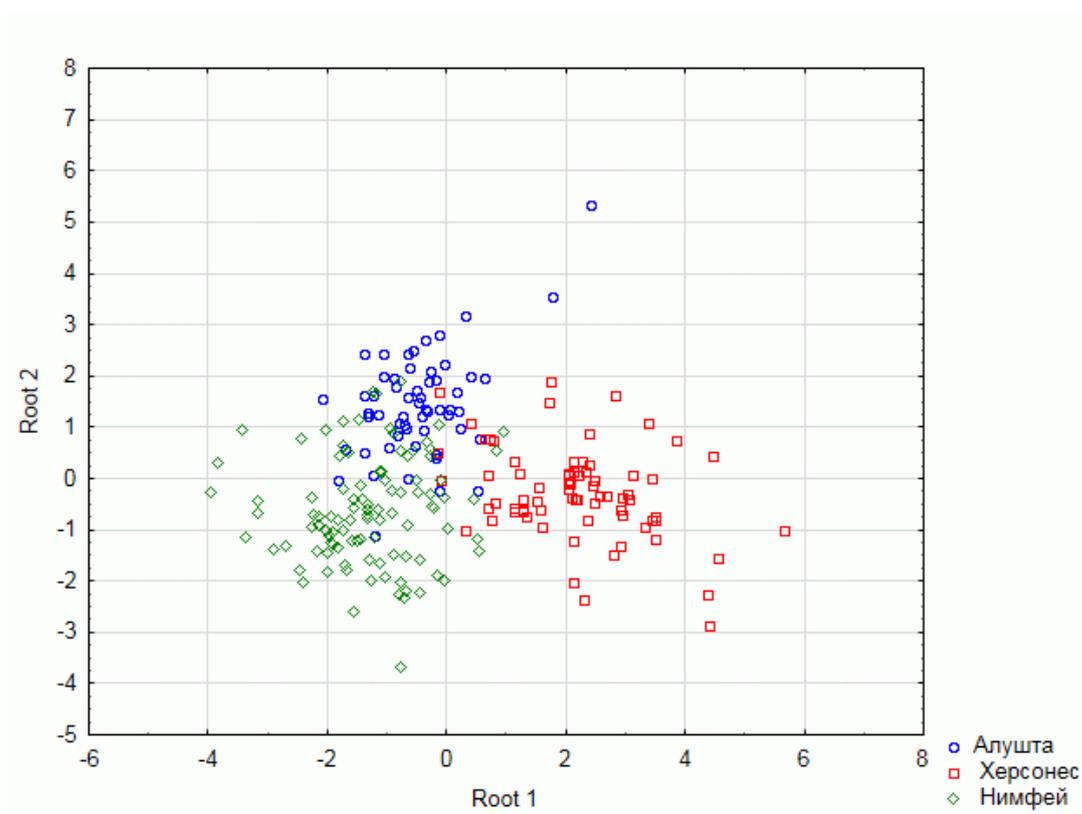


Рис. 21. Диаграмма распределения раковин из разных мест обитания в пространстве двух первых канонических осей (Root 1 и Root 2) для древних улиток

В связи с наибольшим своеобразием раковин из Херсонеса нами был проведен дискриминантный анализ только для этого местонахождения. Как видно из полученной в результате матрицы классификаций (табл. 7), современные и древние раковины из Херсонеса попадают в свои группы в 93 и 94 процентах случаев соответственно.

Таблица 6

Корреляции между размерными характеристиками и каноническими осями для древних раковин

Размерная характеристика	Root1	Root2
ЧО	0,94	-0,10
ВР	0,73	0,66
БД	0,29	0,15
ВУ	0,67	0,51
ШУ	0,20	0,69

Таблица 7

Матрица классификаций раковин из Херсонеса

Группа	Доля правильных классификаций (в %)	Современные	Древние
Современные	93	67	5
Древние	94	5	75
Всего	93	72	80

При этом дискриминация по первой канонической оси в наибольшей степени обеспечивается такими параметрами как число оборотов ($r=0,90$) и высота раковины ($r=0,96$) (табл. 8).

Таблица 8

Корреляция между размерными характеристиками и каноническими осями для раковин из Херсонеса

Variable	Root1
ЧО	0,90
ВР	0,96
БД	0,25
ВУ	0,06
ШУ	0,56

Таким образом, наличие достоверной связи между параметрами раковин и временной группой, к которой они относятся, обеспечивается в первую очередь по таким параметрам, как число оборотов и высота раковины. Обнаруженные расхождения характеристик раковин из разных временных групп, вероятно, в значительной степени так же обеспечиваются за счет отличий в размерных характеристиках раковин из древнего Херсонеса.

По всей видимости, конхиометрические характеристики *H. albescens* обладают значительной пластичностью, возможно, за счет того, что время созревания улитки до момента, когда она может оставить потомство, относительно невелико – три года. Соответственно, изменения условий обитания могут вызвать изменения размеров раковины за относительно короткий срок (10 лет, как в изученном случае). В то же время имеются случаи, когда существенные различия не проявляются при разнице во времени существования популяций в два тысячелетия.

Это обстоятельство существенно ограничивает возможность однозначной трактовки отмеченных различий размерных характеристик как результата воздействия долговременных изменений климата.

На примере многих животных показано (Яблоков, 1980), что особенности рисунка, в случаях, когда они являются дискретными признаками, более наглядно, чем размеры, отражают изменения в генофонде популяций, происходящие во времени и пространстве.

В связи с этим с помощью фенетического анализа была проверена гипотеза о возможной связи особенностей рисунка раковины улиток с долговременными изменениями в окружающей среде.

Нами был проведен анализ распределения частот фенотипов во всех местонахождениях и временных группах. Как оказалось, картина распределения определяется двумя доминирующими в популяциях фенотипами (рис. 22): 1(23)45 и 12345.

В большинстве местонахождений в основном представлен фенотип 1(23)45. Его частота составляет 0,7–0,8. Вторым по распространению является фенотип 12345, но его частота не превышает 0,23.

Исключение составляет выборка из Херсонеса, однако не древнего, а современного (рис. 22). Здесь доля фенотипа 1(23)45 составляет 0,37, тогда как доля более редкого в других местонахождениях фенотипа 12345 – 0,52.

В предыдущей работе (Зайцева, Леонов, 2015) достоверная разница между частотами фенотипов 1(23)45 и 12345 в современном Херсонесе и древнем обнаружена не была.

Ранее по большой группе современных выборок из разных районов Крыма путем анализа канонических корреляций было установлено, 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 опоясанности раковины. Из климатических показателей наибольшую нагрузку на первую каноническую ось имели климатообразующие характеристики – средняя многолетняя температура июля и годовая сумма осадков (Крамаренко, Леонов, 2011).

Как ранее отмечал С. В. Леонов (2005), имеется связь между климатическими условиями, в которых обитают популяции *H. albescens*, и особенностями их фенетической структуры. Подобное заключение делают и авторы работы по сравнению разновременных популяций Тарханкутского полуострова (поселения Кельшейх) (Снегин и др., 2014). Однако спектр факторов, определяющих структуру полиморфных популяций наземных моллюсков, обычно довольно широк и не ограничивается только климатическими условиями.

Тем не менее в предыдущем исследовании изменчивости во времени данного вида (Снегин и др., 2014) отмеченные различия связывали с климатическими изменениями.

Действительно, такую связь, наряду с другими факторами, можно предположить на основании наших данных по изменчивости размерных характеристик раковин. Однако данные по фенотипам не свидетельствуют в пользу наличия генетически детерминированных изменений в популяциях из большинства изученных местообитаний. Возможное исключение составляет только современная популяция из Херсонеса.

В связи с этим представлял интерес анализ возможной связи между размерами раковины и фенотипом.

Последнее было проверено с помощью однофакторного дисперсионного анализа по фактору *фенотип* с градациями фактора, соответствующими наиболее часто встречающимися фенотипами 1(23)45 и 12345. В анализе использовались выборки из всех местообитаний и временных групп.

Как оказалось, представители двух указанных фенотипов достоверно не отличались по отдельным размерным характеристикам. Однако наличие тренда по размерам раковин между групповыми средними, связанное с относительно более крупными размерами раковин фенотипа 1(23)45 (рис. 23), обеспечило достоверное влияние фактора *фенотип* на размеры раковин ($F=2,42$ при $p=0,04$).

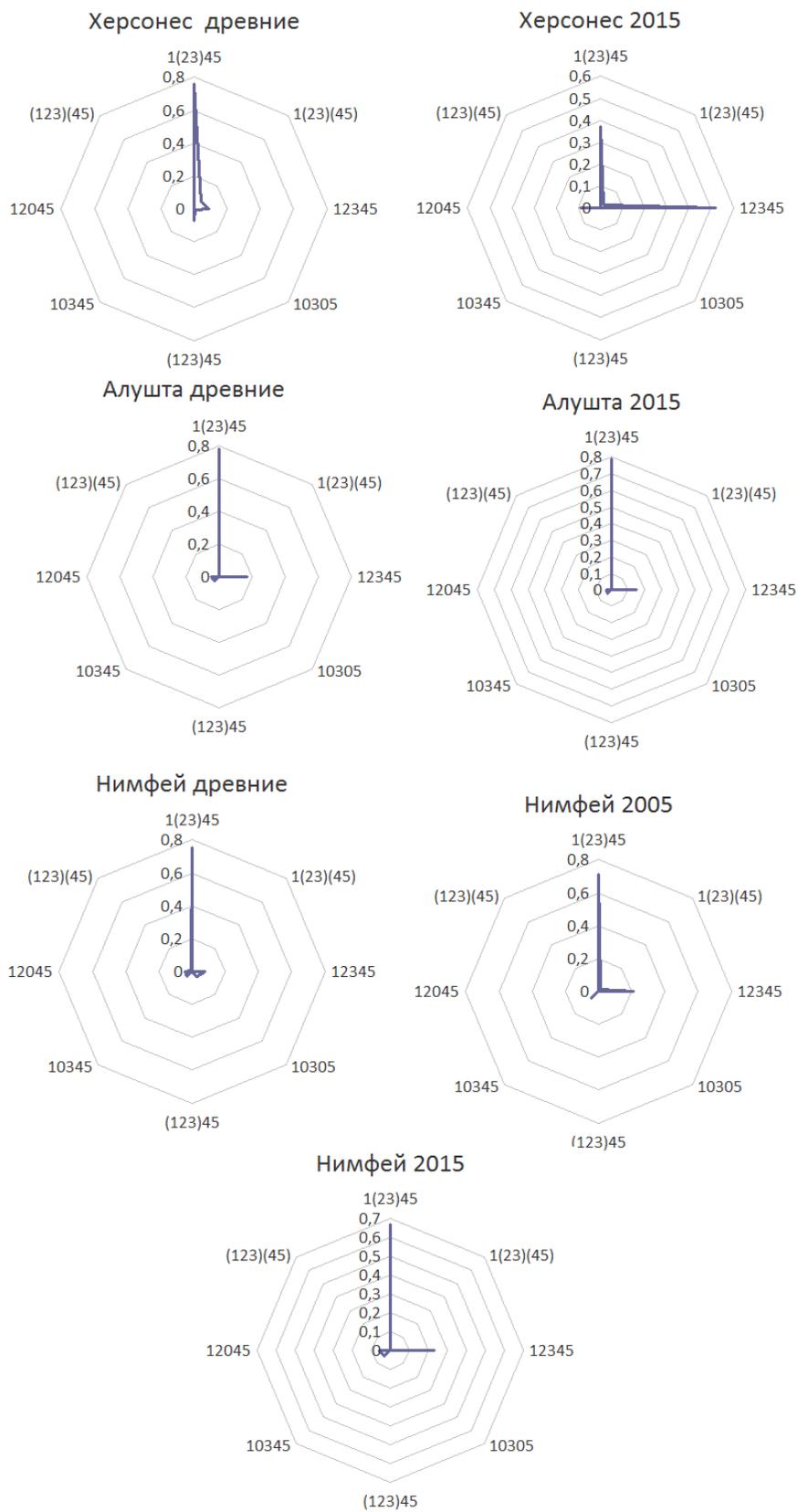


Рис. 22. Диаграммы распределения частот фенотипов

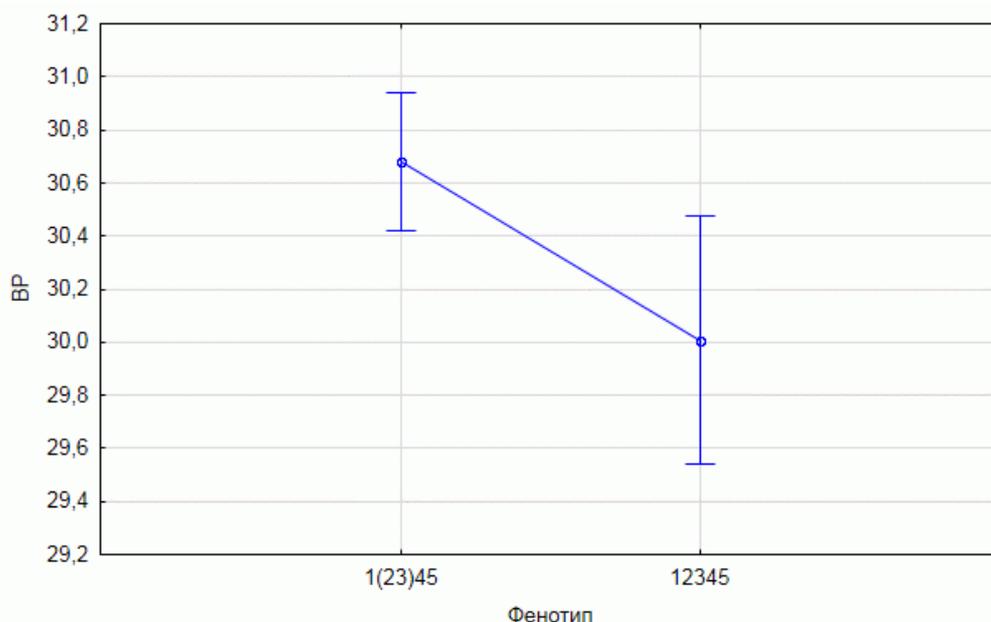


Рис. 23. Групповые средние высоты раковины (BP) доминирующих фенотипов *Helix albescens* по рисунку раковин

В связи с этими данными, на первый взгляд, возможно предположение, что более крупные размеры раковин из древнего Херсонеса (и, в какой-то степени, древней Алушты) могут быть связаны с неслучайностью выборок, так как для пищевых целей могли отбираться более крупные раковины. Эта же трактовка приводит к мысли, что отличия в распределении фенотипов в Херсонесе и в других местообитаниях также могут быть связаны с выбором более крупных экземпляров при сборе. Тогда за счет продолжительной эксплуатации в этой популяции могли постепенно элиминироваться наиболее крупные особи, относящиеся к фенотипу 1(23)45, что и привело к изменениям в структуре популяции в современном Херсонесе в сторону увеличения доли фенотипа 12345.

Однако, по нашему мнению, такое предположение должно быть отвергнуто в связи с тем, что в выборках раковин из кухонных отходов встречались раковины разных размеров, в том числе и ювенильные раковины. Это свидетельствует об отсутствии селективности выбора улиток для еды древними жителями Тавриды, то есть отбор по размерам отсутствовал.

При этом, как указано выше, и для конхиометрии, и для изучения пигментации в данном исследовании использовались раковины только половозрелых моллюсков. Другой возможной причиной такого соотношения фенотипов может быть влияние не размеров, а окраски, то есть могли отбираться более заметные раковины. Такой визуальный отбор часто является важным фактором, определяющим соотношение цветовых морф в популяции, при воздействии хищников, опирающихся при охоте на зрение (Cain, Sheppard, 1952). В данной ситуации человека вполне можно рассматривать в качестве такого хищника, так как он тоже в первую очередь опирается на зрительное восприятие. Однако для убедительного подтверждения данной гипотезы данных пока недостаточно. Тем более не ясно, имела ли место преемственность между современными и древними популяциями улитки обыкновенной из одного локалитета или за время, разделяющее исследуемые выборки, произошла элиминация одной популяции и впоследствии – повторное заселение данной территории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, нами отмечена статистически значимая связь конхиометрических характеристик *H. albescens* с временем существования популяций. Некоторые размерные характеристики древних раковин были достоверно больше, чем у раковин из современных популяций. Однако эти различия обеспечиваются за счет более крупных размеров раковин из кухонных отбросов древнего Херсонеса. В других местообитаниях различия между древними и современными раковинами были менее контрастными, а иногда (как в случае Нимфея) тренды были противоположными.

Несколько иная картина была получена по результатам фенетического анализа. Явные отличия были обнаружены только для популяции из современного Херсонеса, в которой наиболее частый фенотип 1(23)45 замещен фенотипом 12345. При этом распределение фенотипов в популяции из древнего Херсонеса практически не отличается от их распределения в других популяциях.

Что касается возможных причин отмеченных различий, то они могут быть связаны как с изменениями в среде обитания моллюсков во времени, так и отражать те же процессы, которые происходят в современных популяциях *H. albescens*. Трактовка различий между древними и современными раковинами как результата только долгосрочных климатических изменений (Снегин и др., 2014) представляется недостаточной.

По-видимому, изменчивость *H. albescens* определяется комплексом факторов: от характера биотопа и воздействия хищников до климатических показателей и изменения ландшафта. Высокий уровень полиморфизма данного вида обеспечивает и разные варианты микрорезволюционного ответа разных популяций на разные внешние воздействия. В итоге мы получаем картину, которую сложно интерпретировать. Поэтому для изучения влияния разнообразных факторов на внутри- и межпопуляционную изменчивость *H. albescens* целесообразно проводить долгосрочные исследования ответа модельных популяций на эти факторы.

Благодарности. Авторы выражают признательность керченскому краеведу Ю. Н. Ляшенко за помощь в сборе материала с поселения Нимфей; А. Е. Кислomu (Институт археологии РАН) за датировку слоев, содержащих раковины из Нимфея; Е. В. Гладилиной (Историко-археологический заповедник «Херсонес Таврический») и П. Е. Гольдину (Институт зоологии НАН Украины) за предоставленные материалы с раскопок в Херсонесе Таврическом; И. Б. Тесленко (Институт археологии НАН Украины) за материалы с раскопок средневекового двухапсидного храма в Семидворье (Алушта).

Список литературы

Зайцева Е. А., Леонов С. В. Сравнение изменчивости античных и современных раковин *Helix albescens* (Gastropoda; Pulmonata) из Херсонеса Таврического // Сборник тезисов участников I научной конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов, студентов и молодых ученых «Дни науки КФУ им. В. И. Вернадского». – Симферополь. – 2015. – С. 354–356.

Козлов М. В. Мнимые повторности (pseudoreplication) в экологических исследованиях: проблема, не замеченная российскими учеными // Журнал общей биологии. – 2003. – Т. 64, № 4. – С. 292–307.

Крамаренко С. С., Леонов С. В. Фенетическая структура крымских популяций наземного моллюска *Helix albescens* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) // Экология. – 2011. – № 2. – С. 1–9.

Леонов С. В. Распространение, структура популяций и биология размножения крымских моллюсков рода *Helix* (Gastropoda, Pulmonata) / Автореф. канд. дис. – Киев, 2005. – 24 с.

Леонов С. В. Исторические аспекты использования наземных улиток в Крыму / Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде [ред. Ю. Н. Чернобай, Н. В. Сверлова]. – Львов, 2006. – С. 180–188.

Леонов С. В. Наземные моллюски / Древности Семидворья I. Средневековый двухапсидный храм в урочище Еди-Евлер (Алушта: Крым): исследования и материалы // Археологический альманах. – 2015. – Вып. 32. – С. 259–264 (408 с.).

Снегин Э. А., Лисецкий Ф. Н., Артемчук О. Ю. Морфогенетический анализ разновременных популяций *Helix albescens* (Rossmassler, 1839) в условиях Северо-Западного Крыма на основе археологических раскопок поселения Кельшейх // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. – Т. 27, вып. 10 (181), – 2014. – С. 83–87.

Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea (Фауна СССР; Т. 3, вып. 6). – Л.: Наука, 1978. – 384 с.

Яблоков А. В. Фенетика. – М.: Наука, 1980. – 132 с.

Cain A. J., Sheppard P. M. The effects of natural selection on body colour in the land snail *Cepaea nemoralis* (L.) // Heredity. – 1952. – 6. – P. 217–231.

Welter-Schultes F. W. European non-marine molluscs, a guide for species identification. – Göttingen: Planet Poster Editions, 2012. – 679 p.

Leonov S. V., Dovgal I. V., Zaytseva E. A. Variability of the *Helix albescens* (Gastropoda: Pulmonata) shells in the ancient and recent populations from different regions of Crimea // Ekosystemy. 2015. Iss. 4 (34). P. 58–77.

Paper exams variability of the *Helix albescens* Rossmassler, 1839 shells in the antique, Middle Ages and recent populations from different regions of Crimea. Statistically significant correlation between conchometric parameters, shell pigmentation and age of the populations is proved. It has been shown that the treatment of the differences between ancient and modern shells as a result of only the long-term climate change is insufficient.

Keywords: *Helix albescens*, conchometry, pigmentation, variability, population, Crimea.

Поступила в редакцию 25.11.2015 г.