

**БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

О. Ю. Круглова

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НАЗЕМНЫХ
БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ
РОДА *SERAEA* HELD, 1837
В ЦЕЛЯХ БИОИНДИКАЦИИ**

**Методические рекомендации
для организации научно-исследовательской
работы студентов**

**МИНСК
2025**

УДК 574.21:594.3(075)
ББК 8.080.1я7+28.691я7
К84

Рекомендовано советом
биологического факультета БГУ
27 ноября 2025 г., протокол № 4

Р е ц е н з е н т
кандидат биологических наук, доцент *O. Л. Нестерова*

Круглова, О. Ю.

К84 Использование наземных брюхоногих моллюсков рода *Seraea* Held, 1837 в целях биоиндикации : метод. рекомендации для организации науч.-исслед. работы / О. Ю. Круглова. – Минск : БГУ, 2025. – 38 с.

Даны методические рекомендации по применению наземных брюхоногих моллюсков рода *Seraea* Held, 1837 в целях биоиндикации, которые могут быть использованы при проведении научных исследований, в том числе в рамках научно-исследовательских работ студентов и школьников.

Предназначено для студентов биологических специальностей, а также школьников, интересующихся проблемами экологии.

УДК 574.21:594.3(075)
ББК 8.080.1я7+28.691я7

ВВЕДЕНИЕ

Стремительное развитие промышленности, энергетики, увеличение транспортных потоков, рост численности населения и связанная с этим урбанизация приводят к нарушению структуры и функционирования биосфера. В связи с этим в 1972 г. на Конференции по проблемам окружающей среды в Стокгольме была выдвинута идея глобального ее мониторинга, которая нашла свое отражение в документах, подготовленных в рамках конференции в 1992 г. в Рио-де-Жанейро [1]. Мониторинг и контроль окружающей среды стали одной из основных составляющих экологической политики нашего государства.

Экологический мониторинг – это система долгосрочных регулярных наблюдений за окружающей средой, который обеспечивает оценку состояния и функциональной целостности экосистем, происходящих в них изменений под воздействием различных природных и антропогенных факторов [1–3]. Как элементы экосистем живые организмы несут информацию о состоянии окружающей среды, изменения в которой могут происходить как в процессе их естественной эволюции, так и в результате антропогенного воздействия [4]. В связи с этим одним из методов экологического мониторинга является *биоиндикация* – оценка качества окружающей среды и ее отдельных характеристик по состоянию живых организмов и их реакции на воздействие каких-либо факторов и, прежде всего, антропогенной нагрузки. Такие виды животных, растений и микроорганизмов или их группы и даже сообщества, которые наиболее чувствительны к определенным факторам и четко реагируют на изменения, происходящие в среде их обитания, называются *биоиндикаторы*. По их присутствию, степени развития, изменению морфологических, физиологических, структурно-функциональных, генетических и других характеристик можно оценить состояние экологических систем и уровень их трансформации [2; 5; 6].

Города и другие населенные пункты являются искусственно созданной человеком относительно новой средой обитания животных, которая характеризуется специфическими параметрами: повышенной температурой (на 1–2 °C), низкой влажностью, загрязненностью, в том числе шумовой и световой, отличным от естественных экосистем растительным миром. Городскую среду нельзя рассматривать как единую систему, поскольку за счет фрагментированности она имеет мозаичный характер и представляет собой резко изолированные друг от друга транспортными путями, постройками, пешеходными и велосипедными дорожками биотопы, которые можно считать островными. Их специфика определяется

формой использования, различиями в структуре почвы, микроклиматических характеристик, растительности [5]. Антропогенная фрагментация ландшафтов и существование животных в мелких изолятах приводит к влиянию таких негативных генетических процессов, как дрейф генов и инбридинг, что уменьшает генетическую гетерогенность популяций. Результатом является снижение адаптивных свойств животных, что может приводить к вымиранию популяций. Доказательством этому служат данные многолетних исследований популяций кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* (Müller, 1774)), в результате которых было выявлено резкое сокращение генетического разнообразия и высокий уровень гомозиготности в мелких изолятах в условиях антропогенных ландшафтов г. Москвы и Подмосковья по сравнению с природными популяциями [7].

Удобными маркерами состояния популяций животных, обеспечивающими адаптацию к меняющимся условиям окружающей среды, являются полиморфные признаки (Thomas et al., 2001; Barret, Schulter, 2008; Harmon et al., 2009 по [6]). Для анализа внутри- и межпопуляционной изменчивости различных видов животных прежде всего используются морфологический и фенетический подходы, позволяющие на основании морфометрических параметров и дискретных вариаций окраски (фенов) судить о генетической структуре популяций, определять влияние антропогенной нагрузки и направления естественного отбора [8; 9].

В качестве объектов в целях биоиндикации удобно использовать животных мелких размеров с коротким жизненным циклом, быстрой сменой поколений, у которых изменчивость полиморфных признаков проявляется в короткие сроки при изменении условий окружающей среды, в том числе при неблагоприятном воздействии [4; 6]. Популярными и соответствующими всем указанным свойствам объектами уже достаточно давно служат наземные брюхоногие моллюски, которые являются одной из самых уязвимых групп живых организмов. Они обладают относительно низкой подвижностью и ограниченными возможностями расселения, могут образовывать группировки с высокой плотностью. Многие виды наземных моллюсков зачастую населяют урбанизированные ландшафты, испытывая сильный антропогенный пресс, а поскольку они весьма чувствительны к нарушениям условий среды обитания, это позволяет использовать их в качестве индикаторов состояния экосистем [6; 10; 11]. Наземные моллюски являются также практически идеальными объектами для изучения механизмов формирования структуры популяций в природных и антропогенно трансформированных ландшафтах. Населяя разнообразные, пригодные для существования биотопы в населенных пунктах, наземные моллюски даже в пределах небольшой площади местооби-

тания формируют изолированные популяции, которые отделены друг ото друга изолирующими барьерами – пешеходными дорожками, оживленными автомобильными трассами. Это позволяет проследить механизмы формирования их микропространственной структуры под влиянием разных условий среды [12]. При этом изоляция территорий является наиболее значимым антропогенным фактором, который определяет подразделенность популяций в урбанизированных ландшафтах и влияет на конхологические параметры – размерные показатели раковин моллюсков [13] и, в случае видов, для которых характерен окрасочный полиморфизм, особенности окраски. Раковина моллюсков играет важную роль в регуляции теплового и водного баланса тела наземных брюхоногих моллюсков, защищая от перегрева и связанного с ним испарения влаги с проницаемых покровов [14]. В формировании ее физических свойств кроме полиморфной окраски важную роль играют и другие конхологические признаки, такие, как форма и размеры. Чем меньше раковина и чем более ее форма отличается от шаровидной, тем больше площадь поверхности. Следовательно, процессы поглощения тепла и излучения тепловой энергии будут идти интенсивнее [15]. Темная или светлая окраска раковин, связанная не только с фоновой окраской, но и с наличием или отсутствием и степенью выраженности полос, также обеспечивает поглощение или отражение энергии солнечных лучей, а, следовательно, будет служить адаптацией к обитанию в местах с разным уровнем инсоляции. В связи с этим следует проводить комплексные фенетические и конхометрические исследования, включающие анализ размеров раковины, ее окраски и степени опоясанности [15].

Среди наземных брюхоногих моллюсков наиболее популярными объектами популяционно-фенетических и конхометрических исследований, которые обладают всеми необходимыми качествами для применения их в качестве биоиндикаторов, служат наземные брюхоногие моллюски рода *Seraea* Held, 1837 [6; 12–18]. Все популяции видов этого рода, населяющие урбанизированные территории, служат наземные брюхоногие моллюски рода *Seraea* Held, 1837 [6; 12–18]. Все популяции видов этого рода, населяющие урбанизированные территории, образованы потомками сравнительно небольшого числа особей, которые попадают в городскую среду в результате непреднамеренного переноса с посадочным материалом, растениями, используемыми для озеленения улиц. Эффект основателя, действующий при этом, исключает существенную генетическую разнородность колоний. И в парковых, и в уличных насаждениях улитки обитают в относительно сходных условиях окружающей среды: в зарослях кустарников, часто в более или менее затененных (древесной растительностью или строениями) местах. В городских биотопах благодаря гермафродитизму популяции *Seraea* spp. могут достигать высокой плотности, что обеспечивает отбор достаточного для анализа количества особей и позволяет уменьшить размеры пробных площадок [13].

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ, МОРФОЛОГИИ, БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ РОДА *CERAEA* HELD, 1837

Род *Ceraea* Held, 1837 принадлежит к семейству Helicidae, отряду Стебельчатоглазые (Stylommatophora), подклассу Heterobranchia (syn. Opistobranchia и Pulmonata), классу Брюхоногие (Gastropoda), подтипу Раковинные (Conchifera), типу Моллюски (Mollusca). Ранее к этому роду относили 4 вида улиток. В настоящее время род *Ceraea* включает два современных вида – *Ceraea nemoralis* (Linnaeus, 1758) и *Ceraea hortensis* (Müller, 1774). Два другие вида – *Ceraea sylvatica* (Draparnaud, 1801), в настоящее время *Macularia sylvatica*, и *Ceraea vindobonensis* (Férussac, 1821), ныне *Caucasotachea vindobonensis*, на основании данных молекулярно-филогенетических исследований были отнесены к другим родам [19].

Цепея лесная, или улитка полосатая лесная (*C. nemoralis*) имеет западноевропейское происхождение и распространена преимущественно в Западной и Центральной Европе (Boettar, 1926 цит. по [15]). По сравнению с *C. hortensis* это более теплолюбивый вид. В природном ареале цепеи заселяют широкий спектр биотопов – от буковых лесов до песчаных дюн, широко распространены в нарушенных местообитаниях. Современный ареал *C. nemoralis* был значительно расширен благодаря деятельности человека: этот вид был завезен в другие регионы Европы и США [15], (Pilsbry, 1939 цит. по [20]). На территории Беларуси *C. nemoralis* появилась предположительно на рубеже XX–XXI вв. [21], где в естественных природных биотопах встречаются локально во влажных изреженных лесах, на опушках, в зарослях кустарников и влажных лугов. Лесные улитки успешно освоились в городах и других населенных пунктах, попадая туда в результате непреднамеренного завоза вместе с декоративными растениями и саженцами плодово-ягодных культур, а также с грунтом. В настоящее время *C. nemoralis* формирует колонии в населенных пунктах на территориях парков, приусадебных участков, в декоративных зеленых насаждениях и т.п. во всех регионах Беларуси (рис. 1).

Половозрелые особи *C. nemoralis* имеют преимущественно правозакрученную раковину с пятью оборотами и диаметром 20–25 (изредка до 32) мм (Pilsbry, 1939 цит. по [20]). Раковина низко-кубаревидная. Пупок полностью закрыт (лишь в редких случаях остается узкая щель). Поверхность раковины тонко и неравномерно исчерчена. Характерным признаком вида является темно-коричневый цвет краев устья. Губа и париетальные стенки раковины немного светлее.



А



Б

А – в г. Полоцке (Витебская обл.), Б – в д. Тюхиничи (Брестская обл.)

Рис. 1. Места обитания Ceraea nemoralis в населенных пунктах – клумбы с декоративными кустарниками

Окраска раковины *C. nemoralis* очень полиморфная. Ее основной цвет может быть желтым, розовым, реже коричневым или белым. Количество спиральных полос – от 1 до 5, часто раковина бесполосая. Преобладают морфы 00000 (без полос), 00300 (с центральной полосой), 12345 (с пятью дискретными полосами) [22], в том числе и в Беларуси [17].

Улитки достигают половой зрелости к 4 годам, приобретая полный размер и переставая расти. При этом вокруг устия образуется отогнутая губа (рис. 2).

Питание лесные цепеи осуществляют преимущественно по ночам. В качестве пищи они используют разнообразные растения с широкими листьями, отдавая предпочтение листьям крапивы двудомной, хотя избегают виды растений, которые отличаются высоким содержанием вторичных метаболитов или физической защитой, такой как волоски. Часто пищей улиткам может служить мертвый растительный материал [20].



Рис. 2. Внешний вид *Ceraea nemoralis*
(фото О.Ю. Кругловой, ориг.)

C. nemoralis относительно устойчивы к засухе благодаря образованию эпифрагмы, защищающей от испарения влаги из организма, и эстивации – состоянию летнего покоя, которая может длиться несколько месяцев пока условия не станут благоприятными (Abbott, 1989 цит. по [20]). После питания улитки заползают на деревья и кустарники или стены и заборы и прикрепляются к ним с помощью слизи, оставаясь неактивными до влажного периода (рис. 3).



Рис. 3. *Ceraea nemoralis* на стволах деревьев
(фото Марозова Н.А. и Кругловой О.Ю., ориг.)

Перед наступлением зимы улитки зарываются в почву и остаются в состоянии покоя до следующей весны. Продолжительность жизни *C. nemoralis* составляет 5–9 лет (Abbott 1989; Jones et al. 1977 цит. по [20]).

Цепея садовая (*C. hortensis*) – это вид, имеющий центрально-европейское происхождение (Boettar, 1926, цит. по [23]), чей ареал в настоящее время охватывает значительную часть Северной и Западной Европы (Kerney et al., 1983, цит. по [23]). Так же, как и *C. nemoralis*, цепея садовая была интродуцирована во многие регионы Европы и Северной Америки [2]. В Беларуси этот вид появился в середине XX века в Витебской области [24], с конца прошлого столетия он стал распространяться по территории страны, заселяя в основном населенные пункты.

В природном ареале цепея садовая встречается в буковых лесах, кустарниковых зарослях, на влажных лугах, в полосе песчаных дюн [25]. В настоящее время *C. hortensis* является типичным представителем городских малакоценозов. В городах она населяет древесно-кустарниковые насаждения вдоль улиц, парки и скверы, встречается на садово-дачных и приусадебных участках, на краю прилегающих к ним лесных биотопов в окрестностях населенных пунктов [22].

C. hortensis имеет раковину, сходную с *C. nemoralis*. Ее диаметр варьирует от 14 до 22 мм. В отличие от *C. nemoralis*, губа и края устья раковины белые. Окраска раковин очень полиморфная, но в меньшей степени, чем у *C. nemoralis*. Чаще всего раковина желтая, реже белая, розовая или коричневая. Имеет от 1 до 5 спиральных полос, часто без них. Пятая полоса, если она есть, проходит далеко от пупка (рис. 4, 5) [22].



Рис. 4. Относительное расположение нижней (5-й) полосы на раковинах *Cepaea nemoralis*, *Cepaea hortensis* и *Caucasochea (Cepaea) vindobonensis* (фото Кругловой О.Ю., ориг.)

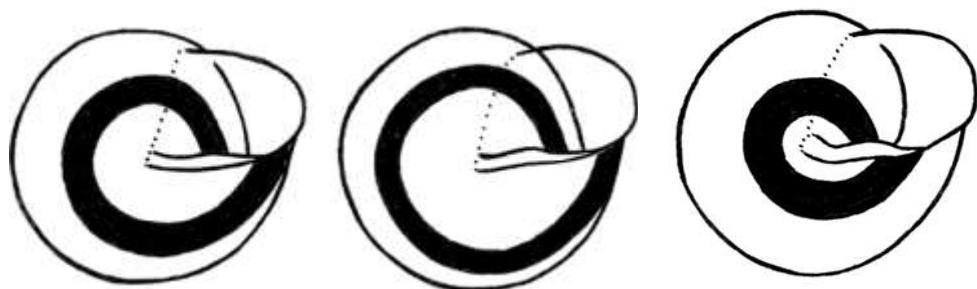


Рис. 5. Схема относительного расположения нижней (5-й) полосы на раковинах *Cepaea nemoralis*, *Cepaea hortensis* и *Caucasotachea (Cepaea) vindobonensis* [22]

В природном ареале преобладают морфы 12345, 00000, 10305, 00300 [22], в Беларуси – 12345 и 00000 [26] (рис. 6).



Рис. 6. Внешний вид *Cepaea hortensis*
(фото О.Ю. Кругловой, ориг.)

Особенности биологии *C. hortensis* сходны с *C. nemoralis*.

Появление и распространение обоих видов в Беларуси, как и в странах Восточной Европы, связано с *антропохорией* – непреднамеренным переносом моллюсков (их яиц, молодых и половозрелых особей), например, вместе с декоративными растениями, почвой, древесиной, с помошью транспортных средств. Этому способствуют усиление транспортных потоков и торговых связей с другими европейскими странами, ослабление контроля за импортируемыми саженцами и фруктами, а, кроме того, глобальное потепление климата, которое обеспечивает лучшую выживаемость улиток за пределами природного ареала (Simberloff, 2000 по [17]). В расселении цепей определенную роль играют дети. Их привлекают яркие и красивые раковины улиток, которых они в процессе игры переносят и отпускают в новых местах, где при благоприятных условиях моллюски могут основывать новые колонии [17].

ПОЛИМОРФИЗМ ОКРАСКИ РАКОВИН МОЛЛЮСКОВ РОДА *CERAEA*

Известно, что полиморфизм окраски *C. nemoralis* и близкородственных видов контролируется серией более чем из 9 аллелей (Myrray, 1975 по [27]). Традиционно, как уже указывалось ранее, у моллюсков рода *Ceraea* выделяют три основные фоновые цвета раковины, которые имеют наследственный характер (рис. 7).



Рис. 7. Различные варианты фоновой окраски раковин *Ceraea nemoralis*.

Слева направо – желтая, розовая, коричневая
(фото О.Ю. Кругловой, ориг.)

Основной цвет раковины определяется одним локусом *C* с несколькими аллелями, которые кодируют диапазон цветов – от бледно-желтого – розового – до темно-коричневого, среди которых наибольшей доминантностью обладает аллель коричневой, а наибольшей рецессивностью – аллель желтой окраски (рис. 8) (Myrray, 1975 по [27]).

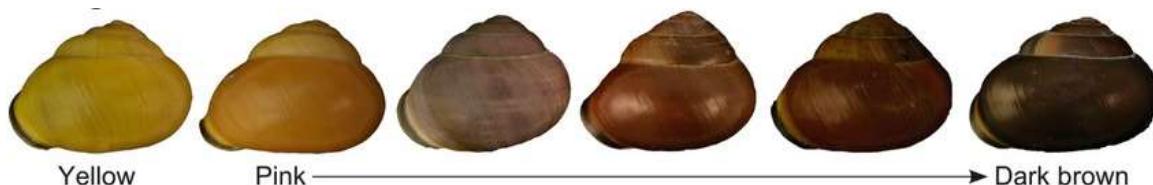


Рис. 8. Фоновая окраска раковин *Ceraea nemoralis* [28]

Отсутствие полос на раковине является доминантным признаком, их наличие – рецессивным. Количество полос, как уже указывалось ранее, может варьировать от 1 до 5 (рис. 9). Полосы могут быть как раздельные, так и сливаться в разных сочетаниях (Myrray, 1975 по [27]).



Рис. 9. Различные варианты фоновой окраски и степени опоясанности раковин *Ceraea nemoralis* (фото О.Ю. Кругловой, ориг.)

Полосатость раковины контролирует локус *B*, связанный с локусом *C* с помощью одного доминантного аллеля – для раковин бесполосых, и рецессивного аллеля – для раковин с полосами. Локусы, которые определяют основную окраску раковины (*C*), степень ее полосатости (*B*), пигментацию полос и губы (*P/L*), распространение полос (*S*) и их прерывистый характер (*I*) образуют «суперген» (Cain [et al.], 1960 по [29]). Кроме того, есть другие локусы, не связанные с «супергеном», – это локус центральной (срединной) полосы (*U*), чей доминантный аллель подавляет развитие первой, второй, четвертой и пятой полос, в результате чего образуются раковины с одной центральной (третьей) полосой, и локус *T*, в котором доминантный аллель подавляет развитие двух верхних полос (Cain [et al.], 1960 по [29]).

Более поздние исследования показали, что архитектура «супергена» не такая, как предполагали ранее, и случаи рекомбинации между локусами внутри «супергена» не могут быть легко проверены. Таким образом, до настоящего времени нет полного понимания всех факторов, определяющих полиморфизм *C. nemoralis* (Cain [et al.], 1960 по [29]).

Тем не менее, многочисленные исследования показывают, что на фенотипическую структуру популяций этих моллюсков оказывает влияние целый комплекс факторов, к которым относятся стохастические популяционно-генетические – дрейф генов и эффект основателя, и селективные – климатические условия, визуальный отбор хищниками, неоднородность среды обитания [30]. По сравнению с природными популяциями фенотипическая структура колоний данных видов из населенных пунктов имеет специфический характер и определяется температурным и

влажностным режимом городов, антропогенной нагрузкой и трудностями в расселении, что связано с малоподвижным образом жизни моллюсков. Гетерогенность урбанизированных биотопов, заселенных улитками, связанная с сочетанием разного типа растительности на небольших участках – деревья и отдельно растущие кустарники, газоны, живые изгороди, клумбы, участки вытоптанной почвы, в значительной степени снижает криптическое значение определенных типов окраски раковин, которые имели бы значение в относительно однородной среде природных биотопов [31]. Таким образом, фенетическую структуру каждой интродуцированной популяции *C. nemoralis* или *C. hortensis* можно рассматривать как результат микроэволюционного эксперимента, началом которого служит целенаправленная интродукция или непреднамеренный перенос моллюсков, например, вместе с декоративными растениями, а видимый полиморфизм дает возможность изучать взаимодействия между экологией и генетикой вида [23].

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОНХОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ МОЛЛЮСКОВ РОДА *СЕРАЕА* В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

В результате исследований было установлено, что урбанизация биотопов оказывает существенное влияние на внутрипопуляционную изменчивость размерных показателей и некоторых пропорций раковины моллюсков надсемейства *Helicoidea*, к которому принадлежат *C. nemoralis* или *C. hortensis* [13]. Помимо изоляции, в условиях урбанизированных ландшафтов на конхометрические параметры воздействует целый комплекс факторов, как абиотических (прежде всего микроклиматические условия), так и биотических (среди которых первостепенное значение имеет характер растительности), которые не всегда определяются процессами урбанизации. Хотя такие формы антропогенного воздействия, как скашивание травы, обрезка кустов и деревьев, регулярное искусственное орошение клумб и газонов, строительство зданий, теплотрасс, автомобильных дорог, транспортное загрязнение и др. могут оказывать ощутимое влияние на микроклиматические условия обитания улиток (уровень инсоляции, температурный и влажностный режим и т.п.). В ряде работ было указывалось на то, что в популяциях моллюсков, населяющих урбанизированные биотопы, наблюдается уменьшение размеров раковины и высоты устья, но при этом отмечалось увеличение площади и периметра устья. Показано, что в популяциях *C. hortensis*, обитающих среди уличных древесно-кустарниковых насаждений и ис-

пытывающих значительно более высокую антропогенную нагрузку по сравнению с парковыми популяциями, моллюски имели раковины более уплощенной формы. В целом, для моллюсков рода *Seraea* была установлено адаптивное значение окраски верхней части раковины, ее формы и размеров, связанное с обитанием на открытых участках [15]. Так, например, у *C. vindobonensis* уплощенные раковины характерны для популяций, обитающих в открытых и сухих местообитаниях. Теоретически изменения одних конхологических признаков при существовании в определенных условиях могут частично компенсировать не совсем благоприятное действие других. В частности, для улиток, обитающих в открытых биотопах, темная окраска раковины невыгодна, поскольку в жаркие солнечные дни она способствует перегреву моллюска, что в дальнейшем может привести его к гибели. Изменение формы и размеров раковины, обеспечивающие снижение поглощения энергии солнечного излучения меньшей площадью поверхности или увеличение теплоотдачи, теоретически уменьшает риск неблагоприятных последствий [15]. В турбоспиральной раковине моллюсков надсемейства *Helicoidea* каждый последующий оборот частично прикрывает предыдущий, при этом остается открытой лишь верхняя часть оборота. Чем более уплощенной становится раковина, тем меньше будет незакрытая часть предыдущих оборотов, что играет важную роль в процессе терморегуляции.

В настоящее время доказано, что межпопуляционная изменчивость размерных показателей раковин наземных моллюсков не только зависит от влияния различных факторов внешней среды, но также имеет высокий уровень наследственности, в связи с чем уменьшение средних размеров раковин в популяциях улиток из урбоценозов может быть связано и с естественным отбором. Нужно учитывать также, что и высокая плотность популяций может оказывать отрицательное воздействие на конхометрические параметры [13].

МЕТОДЫ СБОРА, ХРАНЕНИЯ И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА

Как уже указывалось ранее, моллюсков рода *Seraea*, можно найти в парках, скверах, лесопарковых насаждениях, живых изгородях, палисадниках, клумбах, на приусадебных участках, в огородах и садах. Сбор улиток лучше всего осуществлять во влажную погоду или после дождя, внимательно осматривая поверхность почвы, заросли травянистой растительности, ветви кустарников, стволы деревьев, на которые моллюски могут заползть.

Для анализа антропогенной нагрузки на популяции *Ceraea* можно использовать следующие группы городских и пригородных биотопов:

1. лесные биотопы в окрестностях города, которые часто испытывают высокую антропогенную нагрузку;
2. близкие во флористическом отношении к пригородным лесам биотопы в черте города;
3. парковые биотопы, которые созданы на месте лесных массивов и представляющие собой производные фитоценозов естественного и искусственного происхождения;
4. парки и скверы, созданные на безлесных территориях, – на месте пустырей, свалок; к этой группе можно отнести древесно-кустарниковые насаждения вдоль улиц;
5. открытые биотопы: остатки луговой растительности, пустыри, отдельные газоны [13].

Улиток собирают вручную, помещая их в пластиковые контейнеры или ведерки с крышкой. В случае недостаточного количества живых моллюсков или их отсутствия можно собирать раковины погибших осо-бей, подходящие для конхологических исследований. При этом нужно отбирать только раковины, не имеющие механических повреждений, ко-торые могли бы повлиять на конечные размеры или форму раковины [30]. В полевой дневник обязательно нужно вносить следующую инфор-мацию: дата, данные о месте сбора с указанием GPS-координат, типе ландшафта, растительности, биотопе (образец описания исследованных участков приведен ниже), температуре окружающей среды и уровне влажности [32], Ф.И.О. человека, проводившего сбор материала.

Образец описания исследованных участков.

1 – ул. 1-ая Землемерная, № 14, 53°53'18.4"N 27°31'01.0"E, протя-женность около 10 м, повторные сборы 8.07.2014 г. (coll. Колесник), 27.06.2015 г. (coll. Круглова, Колесник), 9.09.2017 г. и 10.08.2018 г. (coll. Гуминская). Заросли высокой рудеральной травянистой растительно-сти, частично затененные плодовыми деревьями (сливы, вишни), вдоль забора приусадебного участка.

2 – возле пересечения ул. Брестская и Кижеватова, между 53°51'53.9"N 27°31'47.7"E и 53°51'43.6"N 27°32'02.3"E, ширина 30–40, длина около 400 м, 2.09.2018 г., coll. Гуминская. Преимущественно от-крытый участок с одной стороны ограничен от проезжей части ку-старниками и единичными деревьями, с другой стороны расположены многоэтажные жилые дома и участки индивидуальной застройки.

3 – пересечение ул. Черниговская и Кижеватова, $53^{\circ}51'49.6''N$ $27^{\circ}31'48.1''E$, протяженность около 3 м., 15.07.2019 г., coll. Волк Я.В. Отдельные деревья вишни и алычи на газоне вдоль проезжей части [18].

В связи с широким спектром окрасочного полиморфизма раковин *Ceraea* spp. для получения статистически достоверных результатов объем выборок, по мнению специалистов, должен быть не менее 50 особей.

Камеральная обработка собранного материала проводится в лабораторных условиях. Для умерщвления улиток, а также для длительного хранения их помещают в морозильную камеру. При проведении конхологических исследований используют пустые раковины, поэтому после размораживания тела улиток с помощью пинцета следует аккуратно достать, а раковины хорошо промыть проточной водой и высушить.

МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ФЕНОТИПОВ ОКРАСКИ РАКОВИН

Для анализа фенетической структуры популяций моллюсков рода *Ceraea* используют фоновую окраску раковин, наличие спиральных полос на них и их число. В случаях, когда сложно разделить такие вариации цвета раковины, как бледно-розовый или слабо-розовый, оранжевый, светло-коричневый, бело-желтый или белый (у *C. hortensis*) следует оценивать их просто как розовый, коричневый, желтый. Если все-таки возникают сложности с четким определением цвета, принято соскабливать периостракум (роговой, или конхиолиновый, слой раковины) в области пупка и определять цвет раковины под ним. Коричневые раковины под периостракумом обычно имеют фиолетовый оттенок, розовые так и сохраняют розовый оттенок, а у желтых раковин остракум – средний слой раковины, имеет более кислотно-желтый цвет [30]. Если количество спиральных полос на раковине не слишком велико, а их положение относительно стабильное (как у наших объектов), отдельные фенотипы можно записывать в виде формул, что очень удобно. Фенотип раковины каждого экземпляра моллюска записывают с использованием метода буквенно-цифрового кодирования (Clarke, 1960 по [17]). Фоновую окраску принято обозначать первой (заглавной) буквой (от английского названия цвета): Y – желтая, R – розовая, B – коричневая. Полосы считают на последнем обороте в направлении от шва до пупка и обозначают цифрами от 1 до 5, а их отсутствие – нулями, как это показано на рисунке 10. Если соседние полосы сливаются, цифры, обозначающие порядковый номер полосы, пишут в круглых скобках, например, 123(45). Слитными стандартно счи-

тают полосы, если они объединяются (полностью или частично) в одну широкую ленту не позднее, чем за 1/4 оборота перед устьем.



Рис. 10. Схема цифрового обозначения фенотипов моллюсков рода *Ceraea* [33]

Слабые, размытые полосы записывают в квадратных скобках, например, 0030[5]. Иногда на бесполосых раковинах присутствуют следы гиалозонатных полос – на свет они выглядят прозрачными. В этом случае раковину все равно относят к бесполосым (рис. 11).



Рис. 11. Пример бесполосой раковины *Ceraea hortensis* с гиалозонатными полосами (фото О.Ю. Кругловой, ориг.)

При записи формулы фенотипа по сочетанию фоновой окраски и степени опоясанности альтернативную фоновую окраску раковины обозначают большой буквой перед цифрами, как в таблице 1 и на рисунках 12–14.

Таблица 1
Примеры формул для обозначения отдельных фенотипов *Ceraea* spp. по степени опоясанности раковины

Формула	Описание фенотипа
1	2
00000	Отсутствие полос
00300	Наличие третьей полосы
00345	Наличие третьей, четвертой и пятой полос

Окончание таблицы 1

1	2
02345	Первая полоса отсутствует
12045	Отсутствует третья полоса
003(45)	Присутствует: третья полоса, четвертая и пятая слившиеся
12345	Раковина с пятью не слившимися между собой полосами
123(45)	Слияние четвертой и пятой полос
(12)345	Слияние первой и второй полос
12(345)	Слияние третьей, четвертой и пятой полос
(12)3(45)	Слияние между собой 1 и 2 полос, а также 4 и 5
(12)(345)	Слияние 1 и 2 полос и 3 – 5
(123)(45)	Слияние 1 – 3 полос и 4, 5
Y00000	Желтая раковина без полос
P00300	Розовая раковина с одной центральной полосой



Рис. 12. Варианты фенотипов раковин *Ceraea nemoralis*.

Слева направо – P00000 (розовая без полос), P00300 (розовая с одной центральной (третьей) полосой), Ж00300 или Y00300 (желтая с одной центральной полосой) (фото О.Ю. Кругловой, ориг.)



Рис. 13. Варианты фенотипов раковин *Ceraea nemoralis*.

Слева направо – B00000 (коричневая без полос), Y(12)3(45) (желтая со слившимися 1–2 и 4–5 полосами), Y(123)(45) (желтая со слившимися 1–3 и 4–5 полосами) (фото О.Ю. Кругловой, ориг.)



Рис. 14. Основные морфы окраски и полосатости *Ceraea nemoralis*
(фото M. Ozgo, ориг. [34])

Для анализа фенотипической структуры популяций цепей следует использовать только раковины половозрелых улиток, край устья которых крепкий, и на нем сформирована отогнутая губа, поскольку такие альтернативные признаки, как наличие или слияние отдельных полос, наблюдаются фенотипически проявляясь на разных стадиях формирования раковины. Например, фенотип по степени опоясанности одной раковины *Ceraea* spp. может измениться в течение периода развития следующим образом:

«00000» → «00300» → «10345» → «12345» → «1(23)45»
(после выхода из яйца) (взрослая особь)

При количественном анализе фенетической структуры популяций улиток рода *Ceraea* учитывают слившиеся полосы, которые даже при ро-

зовой или желтой общей фоновой окраске раковины делают ее более темной, что, по-видимому, служит адаптацией к обитанию в затененных биотопах. Выделяют 4 типа слияния полос: F(12), F(23), F(34), F(45). Для определения частоты каждого типа слияния суммируют частоты всех возможных фенотипов по степени опоясанности, в которых присутствует слияние соответствующих полос. Например, для F(12) – это фенотипы (12)354, (123)45, (12)3(45), (123)(45), (12345), (12)(34)5, (12)(345) [13]. Ц.Р. Бергер установил следующий ряд доминирования наследственных форм слияния полос у *C. hortensis*:

(12345)>(123)(45)>(12)3(45)>(12)345>12345 [13].

Поскольку известно, что у *C. nemoralis* отсутствие/наличие полос на раковине и ее фоновая окраска могут наследоваться сцепленно (Myrray, 1975 по [33]), при анализе фенетической структуры популяций этого вида целесообразно рассматривать группы фенотипов по степени опоясанности – бесполосые, с центральной полосой, трехполосые и пятиполосые, в сочетании с фоновым цветом раковины [33]. Ниже приводится описание групп фенотипов по степени опоясанности:

- 1) бесполосые раковины – совсем без полос (могут быть модификации с 1–2 неясными полосами);
- 2) среднеполосые – с одной центральной (третьей) полосой (могут быть модификации с 1–2 неясными полосами) (рис. 15 А);
- 3) трехполосые – различные варианты с тремя нижними полосами (могут быть модификации со следами одной или обеих верхних полос);
- 4) пятиполосые – раковины с 5 дискретными (раздельными) или слившимися полосами (могут быть модификации – с отсутствием одной полосы) (рис. 15 Б).



А



Б

А – раковина с непигментированной третьей полосой (Р00300), Б – слабовыраженной второй полосой (Y1[2]345)

*Rис. 15. – Варианты среднеполосой и пятиполосой раковин *Ceraea nemoralis**

Для формальной оценки степени пигментации раковин в исследуемых популяциях фенотипы принято делить на 3 основные группы:

- 1) «светлые», которые включают морфы Y00000, Y00300, P00000, P00300 и их модификации;
- 2) «средние», куда входят варианты Y00345, P00345, а также пятиполосые желтые и розовые раковины с раздельными полосами;
- 3) «темные», которые объединяют коричневые бесполосые и среднеполосые морфы (B00000 и B00300), а также желтые и розовые раковины со слившимися полосами [35].

СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ДЛЯ АНАЛИЗА ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОГО РАЗНООБРАЗИЯ

При исследовании популяций нередко возникают вопросы, насколько разнообразна данная группа особей по полиморфному признаку, как сильно распределение частот морф (фенов) одной популяции варьирует в пределах ареала или изменяется во времени, насколько разные популяции отличаются друг от друга по этому распределению и т.д. Для ответа на подобные вопросы используются определённые показатели, вычисляемые с помощью математических формул.

Частота фенотипов вычисляется по формуле (1):

$$p = N_p / N \times 100 \% \quad (1),$$

где N – объем выборки (общее количество особей), N_p – число особей, имеющих данный фенотип.

Для статистического анализа фенетического разнообразия и оценки сходства сравниваемых выборок применяются показатели и формулы, предложенные Л.А. Животовским [36].

Показатель внутрипопуляционного разнообразия – μ , названный средним числом вариаций признака (морф) в популяции, вычисляется по формуле (2):

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \sqrt{p_3} + \dots + \sqrt{p_m})^2 \quad (2),$$

где p_1, p_2, \dots, p_m – частоты морф (фенотипов, генотипов, аллелей, градаций количественного признака и т.д.), выраженные в долях от единицы ($p_1 + \dots + p_m = 1$); N – объем выборки; m – число вариаций признака (фенов, морф), выделенных в данной выборке.

Показатель внутрипопуляционного разнообразия имеет размерность «число морф». В случае, если распределение частот равномерное ($p_1 = 1/m$, $p_2 = 1/m$, $p_m = 1/m$), этот показатель принимает максимальное значение $\mu = m$. Если распределение частот неравномерное, то есть одни группы особей встречаются более часто, чем другие, величина показателя μ будет меньше m . Показатель μ позволяет оценить степень разнообразия фенофонда.

Статистическая ошибка данного показателя вычисляется по формуле (3):

$$S_\mu \approx \sqrt{\frac{\mu(m-\mu)}{N}} \quad (3).$$

Другим показателем, введённым Л.А. Животовским, является показатель доли редких морф h (4):

$$h = 1 - \mu/m \quad (4).$$

При равномерном распределении частот $h = 0$, поскольку редкие морфы отсутствуют. При неравномерном распределении доля редких морф всегда больше 0. Показатель h даёт информацию о характере разнообразия популяции и используется для оценки его структуры.

Статистическую ошибку h находят по формуле (5):

$$S_h \approx \sqrt{\frac{h(1-h)}{N}} \quad (5).$$

СРАВНЕНИЕ ФЕНОФОНДОВ РАЗНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Показателем, специально разработанным и применяемым для сравнения фенофондов популяций, является показатель сходства популяций r [36], который определяется по формуле (6):

$$r = \sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \dots + \sqrt{p_n q_n} \quad (6),$$

где $p_1, p_2 \dots p_m$ – частоты морф в первой популяции (выборке) (волях единицы); $q_1, q_2 \dots q_m$ – частоты соответствующих морф второй популяции (выборке) (волях единицы).

При идентичности популяций по частотам вариаций $r = 1$. Если же сравниваемые выборки не имеют ни одной общей морфы, показатель сходства равен 0. Таким образом, чем ближе значение r к 1, тем большим сходством обладают выборки по сравниваемым признакам.

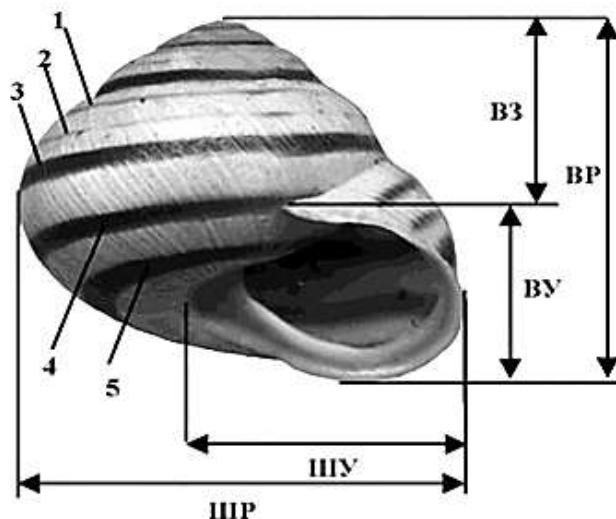
Ошибка r вычисляется по формуле (7):

$$S_r = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{1-p_0-r^2}{N_1} + \frac{1-q_0-r^2}{N_2}}, \quad (7),$$

где p_0 – сумма частот вариантов первой выборки, не представленных во второй; q_0 – сумма частот вариантов второй выборки, не представленных в первой.

МЕТОДЫ КОНХОМЕТРИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для конхометрического анализа используют только раковины полово-взрослых моллюсков с отвернутой губой. Измерения раковин моллюсков рода *Ceraea*, как и всех достаточно крупных моллюсков, проводят с помощью штангенциркуля (очень удобен в использовании электронный штангенциркуль) с точностью до 0,01 мм в соответствии со стандартной методикой [13, 24]. Измеряют высоту раковины (ВР), ширину раковины (ШР), высоту устья (ВУ) и ширину устья (ШУ), высоту завитка (ВЗ) (рис. 16).



1–5 – номера полос, ВЗ – высота завитка, ВР – высота раковины, ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья, ШР – ширина раковины.

Рис. 16. Схема промеров раковины *Caucasoachea (Ceraea) vindobonensis* [6]

На основании полученных промеров рассчитывают индексы ВР/ШР, ВУ/ШУ, ВР/ВЗ, V – объем раковины, S – площадь устья, а также коэффициент вариации признаков (Cv).

Объем раковины вычисляется по формуле (8):

$$V = (\text{ШР}^2 \times \text{ВР}) / 2 \quad (8).$$

Площадь устья рассчитывают по формуле (9):

$$S = (\pi \times \text{ВУ} \times \text{ШУ}) / 4 \quad (9).$$

По индексу ВР/ШР определяют степень уплощенности раковины, его значение зависит от степени освещенности места обитания моллюсков [9].

В зависимости от цели исследования используют все или часть перечисленных конхометрических параметров.

Полученные данные обрабатываются при помощи компьютерных программ Excel и Statistica. Сравнение популяций, обитающих в биотопах с разной степенью антропогенной нагрузки, или выборок из одной популяции, сделанных в разные годы, проводится с помощью дисперсионного анализа. Для сравнения популяций по конхометрическим параметрам и значениям индексов (при выполнении условий – все выборки имеют объем более 20 экземпляров раковин, соблюдается нормальное распределение и однородность дисперсии) проводят однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а после него тест Тьюки (при значении критерия $P < \alpha=0,05$) [37].

МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Перед началом проведения исследований необходимо установить места обитания улиток рода *Seraea* в данном населенном пункте и выбрать локалитеты с разной степенью антропогенного воздействия, чтобы оценить, имеются ли достоверные отличия в конхометрических показателях и фенетической структуре, насколько велика вариабельность размеров и формы раковины. Количество сравниваемых выборок должно быть достаточно большим.

Следует убедиться, что в обнаруженных популяциях есть достаточное количество половозрелых особей, подходящих для выполнения фенетических и конхометрических исследований. Как уже указывалось ранее, сбор материал нужно проводить во влажную погоду или после дождя, когда моллюски активны и выползают из укрытий. В случае недостаточно

статочного числа живых улиток, можно собрать пустые раковины, убедившись, что они принадлежали особям, достигшим половой зрелости, не имеют повреждений и сохранили свою окраску.

После камеральной обработки собранного материала проводят анализ фенетической структуры исследуемых популяций. Для этого в анализируемой выборке необходимо определить соотношение частот фенотипов 1) с разной фоновой окраской раковины, 2) по сочетанию фоновой окраски и степени опоясанности, 3) суммарные частоты групп фенотипов по сочетанию фоновой окраски и степени опоясанности раковин, 4) суммарные частоты типов слияния полос. Полученные данные вносятся в таблицы, образцы которых представлены ниже (таблицы 2–4).

Таблица 2

Фенотипический состав колоний *Ceraea nemoralis* из г. Гродно по фоновой окраске раковин (экземпляров / %) [38]

Фоновая окраска	Локалитеты			
	ул. Гожская	ул. Святальная	ул. Захарова (2017 г.)	ул. Захарова (2022 г.)
Y	89/62,24	56/65,11	64/54,70	18/30,00
P	54/37,76	30/34,89	53/45,30	42/70,00

Таблица 3

Фенотипический состав колоний *Ceraea nemoralis* из г. Гродно по сочетанию фоновой окраски и уровню опоясанности раковин (экземпляров / %) [38]

Фенотипы	Локалитеты				
	ул. Гожская	ул. Святальная	ул. Захарова (2017 г.)	ул. Захарова (2022 г.)	
1	2	3	4	5	
Желтые бесполосые					
Y00000	0	0	1/0,85	0	
Желтые с центральной полосой					
Y00300	84/58,70	22/25,58	11/9,35	0	
Y00[3]00	1/0,70	0	0	0	
Желтые трехполосые					
Y003(45)	2/1,40	0	0	3/5,00	
Желтые пятиполосые					
Y12345	2/1,40	22/25,58	26/22,10	4/6,70	
Y123[4]5	0	1/1,16	0	0	
Y[1](23)45	0	0	0	1/1,70	
Y123(45)	0	6/6,97	3/2,55	0	
Y1(23)45	0	2/2,33	1/0,85	0	
Y(12)345	0	1/1,16	5/4,25	0	
Y(12)3(45)	0	2/2,33	10/8,50	7/11,70	
Y(123)45	0	0	3/2,55	0	
Y(123)(45)	0	0	4/3,40	3/5,00	

Окончание таблицы 3

1	2	3	4	5
Розовые бесполосые				
P00000	0	17/19,77	0	0
Розовые с центральной полосой				
P00300	51/35,70	13/15,12	24/20,34	10/16,70
Розовые трехполосые				
P003(45)	1/0,70	0	0	0
Розовые пятиполосые				
P0(23)(45)	1/0,70	0	0	0
P12345	1/0,70	0	7/5,95	11/18,30
P123(45)	0	0	3/2,55	0
P(12)345	0	0	5/4,25	3/5,00
P1(23)(45)	0	0	1/0,85	0
P(12)3(45)	0	0	6/5,10	8/13,30
P(123)(45)	0	0	7/5,95	8/13,30
P(12345)	0	0	0	2/3,30
Всего	143/100	86/100	117/100	60/100

Таблица 4

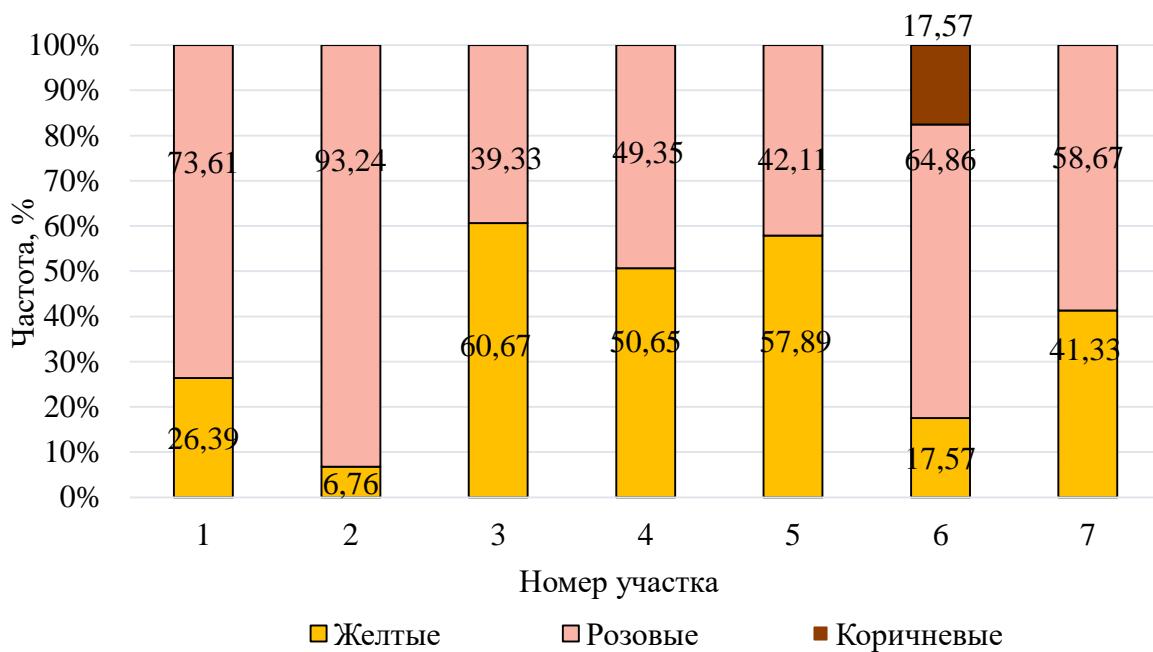
Частоты групп фенотипов по сочетанию фоновой окраски и степени опоясанности раковин *Ceraea nemoralis* (%) в популяциях из г. Гродно [38]

Локалитеты	Группы фенотипов							
	Y-0	Y-1	Y-3	Y-5	P-0	P-1	P-3	P-5
ул. Гожская,	0	59,40	1,40	1,40	0	35,70	0,70	1,40
ул. Святаль- ная	0	25,58	0	39,53	19,77	15,12	0	0
ул. Захарова (2017 г.)	0,85	9,40	0	44,44	0	20,51	0	24,79
ул. Захарова (2022 г.)	0	0	5,00	25,00	0	16,70	0	53,30

Примечание. Y-0 / P-0 – желтые / розовые бесполосые, Y-1 / P-1 – желтые / розовые с центральной полосой, Y-3 / P-3 – желтые / розовые с тремя нижними полосами, Y-5 / P-5 – желтые / розовые с пятью полосами.

Помимо использования таблиц, визуализация полученных данных может осуществляться с помощью столбчатых диаграмм (рис.17).

Используя данные о частотах фенотипов необходимо определить доминирующие, кодоминирующие и редкие морфы. На основании информации о специфике мест обитания следует сделать заключение о фенетической структуре анализируемых популяций.



Локалитета: 1 – ул. Семашко, 2 – парк «Белая дача», 3 – пер. Лошицкий, 4 – ул. Голодеда, 5 – пустырь в микрорайоне Шабаны, 6 – ул. Калиновского, д. 25, 7 – ул. Калиновского, д. 45

Рис. 17. Частоты раковин *Seraea nemoralis* с разной фоновой окраской в популяциях из г. Минска [39]

Далее следует провести анализ внутрипопуляционной изменчивости. Для этого следует на основании полученных значений частот групп фенотипов сочетания фоновой окраски и степени опоясанности раковин вычисляют показатели внутрипопуляционного разнообразия μ и h и их стандартную ошибку по формулам (2–5), приведенным выше, и дают оценку степени и структуре разнообразия анализируемых выборок. Следует обратить внимание на то, что при расчетах используются значения частот фенотипов в долях единицы, а не в процентах! Образец вычислений приведен ниже.

Образец вычислений.

В качестве примера расчета показателей внутрипопуляционного разнообразия и анализа его межгодовой динамики использованы значения частот фенотипов по сочетанию фоновой окраски и степени опоясанности раковин *C. nemoralis* в популяции из окрестностей ул. Захарова г. Гродно в 2017 г. и 2022 г. (см. таблицу 3) [38].

В выборке за 2017 г. было выделено 5 групп фенотипов по сочетанию фоновой окраски и степени опоясанности раковины ($m = 5$), в то время, как в 2022 г. их число стало меньше ($m = 4$). Согласно формуле (2), показатель среднего числа морф μ вычисляется следующим образом:

$$\mu(2017) = (\sqrt{0,0085} + \sqrt{0,094} + \sqrt{0,4444} + \sqrt{0,2051} + \sqrt{0,2479})^2 = (0,0922 + 0,3066 + 0,6666 + 0,4529 + 0,4979)^2 = 2,0162^2 = 4,065.$$

$$\mu(2022) = (\sqrt{0,05} + \sqrt{0,25} + \sqrt{0,167} + \sqrt{0,533})^2 = (0,2226 + 0,5 + 0,4087 + 0,7301)^2 = 1,8648^2 = 3,477.$$

Далее по формуле (4) вычисляют долю редких морф в выборке:

$$h(2017) = 1 - 4,065/5 = 1 - 0,813 = 0,187.$$

$$h(2022) = 1 - 3,477/4 = 1 - 0,869 = 0,131.$$

Внимание! Вычисление стандартных ошибок показателей в образце не приводится!

Как видно из полученных значений среднего числа морф в анализируемых выборках, сделанных с разницей в 5 лет (что приблизительно соответствует периоду существования одного поколения моллюсков этого вида), в 2022 г. отмечен более низкий уровень фенетического разнобразия (значение μ ниже, чем в 2017 г.). Во 2-й выборке, в отличие от 1-й, были раковины желтого цвета с тремя последними полосами, но их доля была невысока, но отсутствовали желтые бесполосые и среднеполосые раковины, снизились частоты групп фенотипов Y-5 и P-1, но возросла встречаемость розовых пятиполосых раковин. При этом получены низкие и незначительно отличающиеся друг от друга значения доли редких морф h , которые свидетельствуют об относительно однородном распределении групп фенотипов.

Для сравнения фенотипического состава популяций, а также для проведения анализа его межгодовой динамики в исследуемых популяциях используют показатель фенетического сходства r , который вычисляется по формуле (6). Используя данные таблицы 3 (взятые в долях единицы!), сравним фенотипический состав выборок за 2017 г. и 2022 г., из популяции, обитающей по ул. Захарова в г. Гродно.

Образец вычислений.

$$r = \sqrt{0,4444 \times 0,2500} + \sqrt{0,2051 \times 0,1670} + \sqrt{0,2479 \times 0,5330} = \sqrt{0,1111} + \sqrt{0,0343} + \sqrt{0,1321} = 0,3333 + 0,1852 + 0,3635 = 0,882.$$

Несмотря на смену доминирующих морф, исчезновение из структуры популяций отдельных групп фенотипов, имевших низкую встречаемость, и изменение частот групп фенотипов, присутствовавших в обеих выборках, значение показателя сходства оказалось достаточно высоким – 0,88. Это связано с тем, что выборки имели 3 общие группы фенотипов, которые обладали достаточно высокими частотами, которые вносили основной склад в структуру фенофонда исследуемой популяции.

В дальнейшем данные о фенетической структуре исследованных популяций можно использовать как основу для анализа возможной связи ее особенностей с характером заселяемых улитками местообитаний, а также последующего мониторинга.

Следующим этапом исследования будет конхометрический анализ. Исходя из выбранных для его проведения размерных показателей, необходимо измерить раковины улиток из анализируемых выборок. Полученные данные следует обработать с помощью электронных таблиц Excel: определить минимальные и максимальные значения каждого параметра, рассчитать среднее арифметическое (\bar{x}) каждого показателя, стандартное отклонение (SD), стандартную ошибку (SE), коэффициент вариации (Cv), индексы ВР/ШР, ВУ/ШУ, ВР/ВЗ, объем раковины (V), площадь устья (S). Внесите данные в таблицы, образцы которых приведены далее (таблицы 5, 6).

Таблица 5
Размерные показатели раковин *Ceraea nemoralis* в популяциях из г. Минска [40–41]

Параметр	Локалитеты					
	Севастопольский парк		окрестности ул. Калинина		лесопарковая зона микрорайона Уручье	
	min-max	$\bar{x} \pm SD(SE)^*$	min-max	$\bar{x} \pm SD(SE)$	min-max	$\bar{x} \pm SD(SE)$
1	2	3	4	5	6	7
ВР, мм	16,26– 20,24	18,38±0,81 (0,11)	15,84– 21,36	18,12±1,14 (0,15)	16,83– 21,22	18,62±0,99 (0,12)
ШР, мм	21,25– 24,66	22,75±0,85 (0,11)	19,05– 25,42	21,57±1,20 (0,16)	19,26– 24,66	22,10±1,05 (0,13)

Окончание таблицы 5

1	2	3	4	5	6	7
ВУ, мм	10,92– 13,50	12,02±0,61 (0,08)	10,20– 13,14	11,95±0,62 (0,08)	9,98– 12,99	11,31±0,64 (0,08)
ШУ, мм	11,64– 15,09	12,84±0,81 (0,11)	9,46– 13,54	11,39±0,81 (0,11)	9,74– 12,70	11,44±0,69 (0,08)
ВЗ, мм	10,11– 12,77	11,39±0,61 (0,08)	8,53– 13,52	11,09±0,98 (0,13)	9,98– 13,99	11,59±0,76 (0,09)
ВР/ШР	0,73– 0,86	0,81±0,03 (0,004)	0,78– 0,90	0,84±0,03 (0,004)	0,79– 0,98	0,84±0,03 (0,004)

Примечание. \bar{x} – среднее значение; SD – стандартное отклонение; SE – стандартная ошибка.

Таблица 6

Вариабельность размерных показателей раковин *Ceraea nemoralis* в популяциях из г. Минска [40–41]

Параметр	Локалитеты			
	Севастопольский парк	Улица Калинина	Лесопарковая зона микрорайона Уручье	Улицы Черниговская и Кижеватова
ВР	4,4	6,3	5,3	4,7
ШР	3,7	5,6	4,8	5,9
ВУ	5,1	5,2	5,7	5,5
ШУ	6,3	7,1	6,03	6,1
ВЗ	5,4	8,8	6,6	6,1
ВР/ШР	3,7	3,6	3,6	6,0

Проведите сравнительный анализ выборок с применением однофакторного дисперсионного анализа. Пример оформления таблицы с результатами дисперсионного анализа представлен далее (таблица 7).

Таблица 7

Результаты post-hoc анализа (Tukey-тест) (Р) при сравнении морфометрических параметров раковин *Ceraea nemoralis* в популяциях из г. Минска [42]

Сравниваемые пары выборок из популяций	Параметры морфометрии				
	ВР	ШР	ВУ	ШУ	ВР/ШР
№1*–№2	0,000008	0,000013	0,466791	0,000603	0,000008
№1–№3	0,000008	0,002507	0,878105	0,859956	0,000008
№1–№4	0,000125	0,001637	0,632772	0,011859	0,002987
№2–№3	0,877357	0,227538	0,972713	0,000410	0,700821
№2–№4	0,000111	0,362009	0,039336	0,000008	0,000886
№3–№4	0,001058	0,995680	0,322039	0,000012	0,000010

Примечание. *№1 – ул. С. Есенина, д. 39, №2 – ул. С. Есенина, д. 3/1, №3 – ул. М. Лынькова, №4 – ул. Одесская, д. 77; полужирным выделены значения P для статистически значимых различий.

Интерпретацию результатов однофакторного дисперсионного анализа, представленных в таблице 7, можно провести следующим образом:

*В результате проведения дисперсионного анализа статистически значимые отличия были установлены между популяциями *C. nemoralis* с участков: №1 и №2 – по всем анализируемым параметрам (кроме ВУ) и ВР/ШР; №1 и №3 – по ВР, ШР и ВР/ШР; №1 и №4 – по всем параметрам (кроме ВУ) и ВР/ШР; №2 и №3 – только по ШУ; №3 и №4 – по ВР, ШУ и ВР/ШР. Следует отметить, что статистически достоверные различия ($P<0,05$) выявлены при сравнении популяций из местообитаний, отличающихся как микроклиматическими условиями (степень затененности и, соответственно, влажности), так и по уровню антропогенного воздействия (заброшенные участки и палисадники возле жилых зданий). Наибольшим сходством по анализируемым конхометрическим параметрам обладали выборки из популяций, населяющих относительно открытые участки – №2 (имеющий южную экспозицию и подвергающийся большему антропогенному прессу – покос травянистой растительности, обрезка кустарников, поэтому большую часть дня в ясную погоду его территория подвержена воздействию солнечных лучей) и №3 (пустырь, поросший травянистой растительностью, для которого также характерен высокий уровень инсоляции) [42].*

Обобщите полученные результаты по фенетической и конхометрической структуре популяций. Сделайте заключение.

Для долгосрочного мониторинга за фенетическим и конхометрическим составом модельных популяций с целью оценки влияния антропогенной нагрузки рекомендуется проводить анализ морфометрических параметров раковин и фенетической структуры популяций целесообразно осуществлять через 5–7 лет – срок, в течение которого происходит смена генераций моллюсков рода *Seraea*. При этом важно учитывать, что размеры раковин в разные годы могут определяться не только влиянием антропогенных факторов, но и погодными условиями, плотностью популяции и т.п.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ И РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Пашкевич, М.А. Экологический мониторинг : учебное пособие / М.А. Пашкевич, В.Ф. Шуйский. – Санкт-Петербургский государственный горный институт (технический университет). – СПб, 2002. – 89 с.
2. Макаревич, Т.А. Экологический мониторинг, контроль и экспертиза: учеб. пособие / Т.А. Макаревич, С.П. Уточкина. – Минск : БГУ, 2012. – 223 с.
3. Рассадина, Е.В. Биоиндикация и ее место в системе мониторинга окружающей среды / Е.В. Рассадина // Вестник Ульяновского государственной сельскохозяйственной академии. – 2007. – №2. – С. 48–53.
4. Радченко, Н.М. Методы биоиндикации в оценке состояния окружающей среды: учебно-методическое пособие / Н.М. Радченко, А.А. Шабунов. – Вологда : Издательский центр ВИРО, 2006. – 148 с.
5. Мукминов, М.Н. Методы биоиндикации: учебно-методическое пособие / М.Н. Мукминов, Э.А. Шуралев. – Казань: Казанский университет, 2011. – 48 с.
6. Снегин, Э.А. Многолетняя динамика морфогенетических показателей наземного моллюска *Ceraea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) в памятнике природы «Бекарюковский бор» (Россия) / Э.А. Снегин, А.Ю. Тищенко // Заповедная наука. – 2021. – №6(3). – С. 58–72.
7. Макеева, В.М. Эколо-генетический подход к охране животных антропогенных экосистем (на примере модельных видов в Москве и Подмосковье) / В.М. Макеева, М.М. Белоконь, А.В. Смурров. – М: Издательство Московского университета, 2011. – 160 с.
8. Яблоков, А.В. Введение в фенетику популяций/ А.В. Яблоков, Н.И. Ларина – М.: Высшая школа, 1985. – 159 с.
9. Снегин, Э.А. Географическая и хронологическая изменчивость конхиологических признаков моллюска *Fruticicola fruticum* (O.F.Müller, 1774) (Gastropoda; Pulmonata; Bradybaenidae) на территории Восточной Европы / Э.А. Снегин, Е.А. Снегина // Ruthenica. – 2019. – Vol. 29, № 4. – Р. 191–204.
10. Балашев, И.А. Наземные моллюски (Gastropoda) Полесского природного заповедника и окружающих территорий (северная Украина), их охрана и биоиндикационное значение / И.А. Балашев, Л.И. Кобзарь // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2013. – Вып. 8. – С. 30–46.
11. Mid- and long-term responses of land snail communities to the intensification of mountain hay meadows management / G.M. De León et al. // BMC Ecology and Evolution. – 2022. – Vol. 22, № 19. – Р. 1–11.

12. Особенности формирования микропространственной фенетической структуры популяций двух видов наземных моллюсков (Gastropoda; Pulmonata; Helicidae) / С.С. Крамаренко [и др.] // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені В. Гнатюка. Серія : Біологія. – 2012. – №2(51). – С.154–158.

13. Fauna, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде /Н.В. Сверлова [и др.] – Львов, 2006. – 226 с.

14. Сверлова, Н.В. Изменчивость конхологических параметров в городских колониях *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) / Н.В. Сверлова // Еколо-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, іх роль у біоіндикації стану навколошнього середовища. – Житомир: Волинь, 2004. – С. 168–171.

15. Гураль-Сверлова, Н.В. Зависимость размеров, формы и окраски раковин в популяциях австрийской цепеи *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) из разных регионов Украины / Н.В. Гураль-Сверлова // Природничий альманах. – 2013. – Вип. 19. – С. 75–82.

16. Круглова, О.Ю. Географическая изменчивость конхиометрических параметров *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) в условиях Беларуси / О.Ю. Круглова, Я.В. Волк // Зоологические чтения: сб. науч. ст., посвящ. 130-лет. д-ра биол. наук, проф. А.В. Федюшина / ГрГУ им. Янки Купалы; редкол. : О.В. Янчуревич (гл. ред.), А.В. Рыжая, А.Е. Каревский. – Гродно : ГрГУ, 2021. – С. 107–109.

17. Introduced land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) in Eastern Europe: spreading history and the shell colouration variability / N. Gural-Sverlova [et al.]. // Malacologica Bohemoslovaca. – 2021. – V. 20. – P. 75–91.

18. Gural-Sverlova, N. Comparative analysis of phenotypic variability of introduced land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) in two large Eastern European cities / N. Gural-Sverlova, O. Kruglova // Malacologica Bohemoslovaca. – 2022. – №21. – P. 30–48.

19. Neiber, M.T. Molecular phylogeny reveals the polyphyly of the snail genus *Cepaea* (Gastropoda: Helicidae) / M.T. Neiber, B. Hausdorf // Mol. Phylogen. Evol. – 2015. – Vol. 93. – P. 143–149.

20. Whitson, M. *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae): The Invited In-vader / M. Whitson // J. Ky. Acad. Sci. – 2005 – Vol. 66, № 2. – P. 82–88.

21. Иванькова, А.Ф. Наземные моллюски в урбанизированных и природных ландшафтах Брестского района / А.Ф. Иванькова, К.В. Земоглядчук // Влияние антропогенных факторов на состояние и динамику экосистем Полесья : материалы Междунар. науч.-практ. конф., Брест,

14–15 нояб. 2001 г. / редкол. : Е.Н. Мешечко (гл. ред.) [и др.]. – Брест : БрГУ, 2001. – С. 123–125.

22. Гураль-Сверлова, Н.В. Визначник наземних молюсків України / Н.В. Гураль-Сверлова, Р.І. Гураль. – Львів, 2012. – 216 с.

23. Gural-Sverlova, N.V. Shell banding and colour polymorphism of introduced snail *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from some parts of Eastern Europe / N.V. Gural-Sverlova, R.I. Gural // Ruthenica, Russian Malacological Journal. – 2021. – Vol. 31, № 2. – P. 59–76.

24. Лихарев, И.М. Наземные моллюски фауны СССР. Фауна СССР / И.М. Лихарев. – Изд.-во АН СССР, 1952. – 511 с.

25. Шилейко, А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. / А.А. Шилейко. – Л.: Наука. – 1978. – 384 с.

26. Круглова, О.Ю. Новые находки колоний интродуцированного вида *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) в городе Минске и Минской области (Беларусь): специфика фенотипической структуры / О.Ю. Круглова, А.Д. Мась // «Zoologiya fanini rivojlanirishda zamonaviy tadqiqotlar: muammolar va istiqbolli yechimlar» mavzusidagi Respublika ilmiy-amaliy konferensiyasi materiallari to‘plami. – 2024-yil 11–12 oktabr kunlari Termiz, TerDU. – С. 306–309.

27. Ozgo, M. Evolutionary change in *Cepaea nemoralis* shell colour over 43 years / M. Ozgo, M. Schilthuizen // Global Change Biology. – 2012. – №18. – P. 74–81.

28. RAD-Seq derived markers flank the shell colour and banding loci of the *Cepaea nemoralis* supergene / P.M. Richards [et al.] // Molecular Ecology. – 2013. – Vol. 22. – P. 3077–3089.

29. Gonzalez, D.R. Recombination within the *Cepaea nemoralis* supergene is confounded by incomplete penetrance and epistasis. / D.R. Gonzalez, A.C. Aramendia, A. Davison // Heredity. – 2019. – Vol. 123. – P. 153–161.

30. Cameron, R.A.D. Habitat and the shell polymorphism of *Cepaea nemoralis* (L.): interrogating the Evolution Megalab database. / R.A.D. Cameron, L.M. Cook // Journal of Molluscan Studies. – 2012. – Vol. 78, Iss. 2. – P. 179–184.

31. Гураль-Сверлова, Н.В. Новые находки *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) и фенетическая структура колоний этого вида на западе Украины / Н.В. Гураль-Сверлова, Р.И. Гураль, С.П. Савчук // Ruthenica. – 2020. – Vol. 30, № 2. – P. 75–86.

32. Гураль-Сверлова, Н.В. Конхологические особенности популяций *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на территории Донецкой области / Н.В. Гураль-Сверлова, В.В. Мартынов // Проблемы

экологии и охраны природы техногенного региона: Межвед. сб. науч. работ / Отв. ред. С.В. Беспалова. – Донецк: ДонНУ, 2007. – Вып. 7. – С. 85–92.

33. Гураль-Сверлова, Н.В. Многолетняя динамика фенетической структуры в колониях интродуцированного вида *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) / Н.В. Гураль-Сверлова, Р.И. Гураль // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97, № 7. – С. 751–761.

34. Ozgo, M. Shell polymorphism in the land-snail *Cepaea nemoralis* (L.) along a west-east transect in continental Europe / M. Ozgo // Folia Malacologica. – 2012. – Vol. 20, № 3. – P. 181–253.

35. Gural-Sverlova, N.V. Shell banding and color polymorphism of the introduced snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) in Lviv, Western Ukraine / N.V. Gural-Sverlova, R.I. Gural, T.V. Rodych // Zoodiversity. – Vol. 55, № 1. – P. 51–62.

36. Животовский, Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам / Л.А. Животовский // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 38–44.

37. Жукова, А.А. Биометрия: пособие. В 3 ч. Ч. 2. Основные техники анализа данных / А.А. Жукова, М.Л. Минец. – Минск: БГУ, 2020. – С. 127–134.

38. Супрунюк, Е.В. Особенности полиморфизма окраски раковины в колониях *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) из города Гродно / Е.В. Супрунюк, О.Ю. Круглова // Зоологические чтения: сб. науч. ст., посвящ. 125-лет. д-ра биол. наук И.Н. Сержанина / ГрГУ им. Янки Купалы; редкол. : О.В. Янчуревич (гл. ред.), А.В. Рыжая. – Гродно : ГрГУ, 2023. – С. 279–281.

39. Круглова, О.Ю. К изучению окрасочного полиморфизма интродуцированного брюхоногого моллюска *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) в городе Минске (Беларусь) / О.Ю. Круглова, К.Д. Пашыев // Materiallari to‘plami xalqaro ilmiy-amaliy konferensiyasi «Biologiyada zamonaviy tадqiqotlar: muammo va yechimlar», I qism, 11–12 oktyabr 2022 yil, Termiz, TerDU. / Muharrir: Bekmurodov A. – Termiz davlat universiteti NNM nashriyoti, 2022. – С. 293–297.

40. Волк, Я.В. Особенности изменчивости размерных показателей раковин *Cepaea nemoralis* L. (Gastropoda, Stylommatophora, Helicidae) в популяциях из г. Минска / Я.В. Волк // Проблемы оценки, мониторинга и сохранения биоразнообразия : сб. материалов III Респ. науч.-практ. конф. с международным участием, Брест, 28 ноября 2019 г. – Брест, 2019. – С. 100–104.

41. Волк, Я.В. Изменчивость конхологических параметров в колониях *Cepaea nemoralis* L. (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) из г. Минска / Я.В. Волк // Структура и динамика биоразнообразия : Материалы

I Республиканской заочной научно-практической конференции молодых ученых, Минск, 23 декабря 2019 г. – Минск, 2019. – С. 168–171.

42. Сущая, Е.М. К изучению изменчивости конхометрических параметров в популяциях *Ceraea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) из г. Минска / Е.М. Сущая, О.Ю. Круглова // Современные проблемы экологии и наук о Земле [Электронный ресурс]: II Межд. науч.-практ. конференция молодых учёных, посвящённая 180-летию основания Русского географического общества (Гомель, 26 сентября 2025 г.) : сборник материалов / М-во образования Республики Беларусь, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины ; редкол. : О.В. Ковалёва (гл. ред.) [и др.]. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2025. – Режим доступа: <http://conference.gsu.by>. – С. 501–504.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
1. ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ, МОРФОЛОГИИ, БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ РОДА <i>CERAEA</i> HELD, 1837	6
2. ПОЛИМОРФИЗМ ОКРАСКИ РАКОВИН МОЛЛЮСКОВ РОДА <i>CERAEA</i>	11
3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОНХОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ МОЛЛЮСКОВ РОДА <i>CERAEA</i> В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ	13
4. МЕТОДЫ СБОРА, ХРАНЕНИЯ И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА	14
5. МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ФЕНОТИПОВ ОКРАСКИ РАКОВИН	16
6. СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ДЛЯ АНАЛИЗА ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОГО РАЗНООБРАЗИЯ	21
7. МЕТОДЫ КОНХОМЕТРИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	23
8. МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ	24
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ И РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	32

Учебное издание

Круглова Оксана Юрьевна

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НАЗЕМНЫХ
БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ
РОДА *СЕРАЕА* HELD, 1837
В ЦЕЛЯХ БИОИНДИКАЦИИ**

**Методические рекомендации
для организации научно-исследовательской
работы студентов**

В авторской редакции

Ответственный за выпуск *O. Ю. Круглова*

Подписано в печать 01.12.2025. Формат 60×84/16. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 2,32. Уч.- изд. л. 2,17. Тираж 50 экз. Заказ

Белорусский государственный университет.
Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 1/270 от 03.04.2014.
Пр. Независимости, 4, 220030, Минск.

Отпечатано с оригинал-макета заказчика
на копировально-множительной технике
биологического факультета
Белорусского государственного университета.
Ул. Курчатова, 10, 220064, Минск.