

УДК 594.382

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗНОВРЕМЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *HELIX ALBESCENS* (ROSSMAESSLER, 1839) В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КРЫМА НА ОСНОВЕ АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ РАСКОПОК ПОСЕЛЕНИЯ КЕЛЬШЕЙХ

**Э.А. Снегин, Ф.Н. Лисецкий,
О.Ю. Артемчук**

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

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

На основе анализа морфогенетических признаков раковин в популяциях *Helix albescens* (Rossmassler, 1839), собранных на месте археологических раскопок поселения человека на северо-западе Крымского полуострова (возраст 2300 лет, поселение Кельшейх) и сопоставлении этих признаков с таковыми признаками в современных популяциях этого вида, обитающих в этом же районе, выявлены достоверные отличия по конхиометрическим характеристикам, что подтверждается палеоботаническими и археологическими данными о различиях современного климата и климата в античную эпоху. Вместе с тем, анализ частот комбинаций коричневых продольных полос на раковинах позволяет говорить о временной устойчивости генетической структуры популяций изучаемого вида.

Ключевые слова: ископаемые раковины, наземный моллюск *Helix albescens* (Rossmassler, 1839), конхиологические признаки.

Введение

Известно, что морфологические параметры живых организмов формируются под влиянием двух факторов – генетической конституцией животного и влиянием окружающего пространства, где ключевую роль играют факторы климатической природы. В этой связи, зная особенности изменений различных частей тела на основе современных исследований можно проецировать эти знания на вымершие организмы. Поэтому, часто, на основе анализа палеонтологического и археологического материалов можно судить о климатических характеристиках прошедших эпох.

Параметры раковины наземных моллюсков являются хорошими индикаторами природных условий, в которых развиваются животные. В малакологии накоплен немалый фактический материал по различным видам брюхоногих моллюсков, подтверждающий это положение.

Цель настоящих исследований состояла в изучении конхиологических признаков популяций наземного моллюска *Helix albescens* (Rossmassler, 1839), собранных на месте раскопок поселений человека на Северо-Западе Крымского полуострова возраста 2300 лет (поселение Кельшейх) и сопоставлении этих признаков с таковыми в современных популяциях, обитающих в этом же районе.

Материалы и методики исследования

Полевой этап исследований проведен в 2012 г. в составе экспедиции датско-украинско-российского Западно-Крымского Археологического Проекта (WCAP) по междисциплинарной программе «Economic Models and Adaptation Strategies in a Varying Cultural and Environmental Context: Northern Black Sea in the Late Bronze Age and Early Iron Age». Сбор раковинного материала выполнен в окрестностях с. Красносельское Черноморского района Автономной республики Крым, вблизи поселения раннеэллинистического времени Кельшейх 1 [1]. Балка Кельшейх начинается в центральной части Тарханкутского полуострова, расчленяет Северотарханкутский увал и впадает в бухту Узкую (Акмечетскую) у п. Черноморское. В днище одного из левых отвершков б. Кель-Шейх были сделаны сборы современных раковин моллюсков (пункт 1 (45°26'35" с. ш; 32°42'53" в. д.) и пункт 2 (в 160 м от предыдущего, ближе к вершине балки). Второй сбор (пункт 3) осуществлен в культурном слое археологического раскопа здания Н2 поселения Кельшейх 1 (45°26'14" с. ш; 32°42'28" в. д.) – возраст материала 2300 лет [1].

Моллюски собирались вручную. Измерение раковин проводили по стандартной схеме [2]: большой диаметр раковины (ШР), малый диаметр раковины (МД), высота раковины (ВР), высота устья (ВУ), ширина устья (ШУ), ширина предпоследнего оборота (ШПП). Вычисляли площадь устья ($S=(3.145 \times ВУ \times ШУ)/4$) и объем раковины ($V=(ШР^2 \times ВР)/2$), а также индексы



ВР/БД, ВУ/ШУ, МД/БД и V/S. Измеряли только раковины, закончившие рост, имеющие отворот устья. Всего измерено 168 современных и 104 ископаемых раковин.

Кроме того, для каждой раковины определяли фенотипический облик, который выражался комбинацией пяти продольных коричневых полос. Известно, что наличие (или отсутствие) продольных коричневых полос у наземных моллюсков, как, например, у *Seraea nemoralis*, контролируется серией аллелей, при этом локус, определяющий полосатость, лежит близко к локусу цвета раковины, и является рецессивным по отношению к бесполосости, а ген, определяющий прерывистость полос, является доминантным и тесно сцеплен с супергеном окраски и полосатости [3]. Таким образом, число и характер выраженности продольных полос может выступать в качестве генетического маркера популяционной структуры. В нашей работе мы использовали схему записи фенотипических вариантов [4], согласно которой присутствие полосы обозначали ее порядковым номером (начиная сверху последнего оборота 1, 2 и т. д.), а отсутствие – цифрой «0». Слившиеся полосы обозначали номерами слившихся полос, взятыми в круглые скобки (например, (12) и т.д.). Сильно выцветшие раковины с неясными полосами в исследовании не учитывались. На основе полученных комбинаций строили бинарные матрицы. Для анализа изменчивости использовали среднее число фенотипов (μ) и долю редких форм (h) [5]. Для определения генетических дистанций между популяциями использовали показатель фенетического сходства (r). Обработку полученных данных проводили с помощью программы GenAlEx V5 [6].

Результаты исследования и их обсуждение

Данные промеров раковин и значения вычисленных индексов представлены в таблице 1, а результаты однофакторного дисперсионного анализа показаны в таблице 2. Согласно этим результатам ископаемые моллюски по абсолютным показателям кохиометрических признаков достоверно уступают современным формам. Известно, что изменение размеров у наземных моллюсков может выступать в качестве индикатора гидротермических характеристик биотопов. Но, при этом нужно учитывать, что различные группы улиток по-разному реагируют на изменения этих условий. Так у психрофильных и мезофильных видов в более влажных и теплых биотопах наблюдается увеличение размеров тела (соответственно и раковины). У ксерофильных и ксеро-мезофильных моллюсков, наоборот, увеличение размеров тела и уменьшение относительной площади устья наблюдается в условиях повышения засушливости климата, что связано с сохранением влаги в теле улиток [7]. По своим экологическим характеристикам *H. albescens* относится к ксеро-мезофильной группе [8]. В этой связи мелкие размеры ископаемых раковин, предположительно, указывают на то, что климат в прошедшую эпоху был более мягким. Этот вывод подтверждается палеоботаническими и археологическими данными.

По схеме физико-географического районирования район исследования входит в состав Западно-Тарханкутского увалисто-балочного степного ландшафта. Сейчас на Тарханкутском полуострове за год выпадает 316–347 мм осадков, коэффициент увлажнения составляет 0.34 [9]. Однако есть мнение, что в античную эпоху ландшафт полуострова выглядел иначе, чем сейчас: каменистая степь перемежалась участками древесно-кустарниковой растительности в долинах и по балкам, по многим из которых, ныне совершенно сухих, к морю бежали ручьи [10].

Анализ остатков топлива древних обитателей края, древней пыльцы растений, сохранившейся в почве и иловых отложениях озер, показал, что здесь росли дуб (*Quercus robur*), граб (*Carpinus betulus*), вяз (*Ulmus campestris*), клен (*Acer sp.*), ясень (*Fraxinus excelsior*), тополь (*Pópulussp.*), осина (*Populus tremula*), можжевельник (*Juniperus sp.*) [10, 11]. Палеогеографические данные позволили аргументировать факт существования в прошлом на Тарханкутском полуострове лесостепного ландшафта, а древесно-кустарниковая растительность была уничтожена человеком, который издавна занимался здесь скотоводством и земледелием [9].

Так как в пределах равнинной части Украины южная граница распространения дуба проходит по изогнете 450 мм, то для климатических условий прошлого, которые могли определять возможность формирования лесостепных ландшафтов при сходных ресурсах тепла, нормы осадков должны были превышать современные условия увлажнения ориентировочно на 100–130 мм. Полагают, что III в. до н.э. на территории Северного Причерноморья установился, вместо господствовавшего здесь в VI–IV вв. до н. э. сравнительно влажного климатического периода, жаркий сухой климат с резко выраженным континентальным обликом [12]. Поэтому в современных природных условиях древесная растительность даже в днищах глубоко врезуемых эрозионных форм не наблюдается.

Как уже было сказано, кроме абсолютных кохиометрических признаков был проведен анализ различных индексов раковины (табл. 1, 2), по которым достоверных отличий между сравниваемыми группами получено не было. Вероятно, данные признаки демонстрируют ви-



доспецифичную конституцию этих животных, хотя есть сведения, что у *H. albescens* в условиях более мягкого климата раковина становится более вытянутой, а в холодных – более приземистой [13].

Таблица 1

Конхиометрические признаки популяций *Helix albescens*, собранных на месте раскопок поселения Кельшейх 1 (мм, M±Δ)

Пункт	BP	БД	МД	ВУ	ШУ	ШПП	ШП	Vмм ³	Sмм ²	V/S	BP/БД	ВУ/ШУ	МД/БД
1 (N=92)	30.6 ±0.4	33.1 ±0.4	27.2 ±0.3	23.0 ±0.3	20.9 ±0.3	7.1 ±0.1	15.4 ±0.3	16888.3 ±592.5	377.4 ±10.1	44.7 ±0.8	0.927 ±0.009	1.102 ±0.013	0.822 ±0.006
2 (N=76)	30.1 ±0.3	32.1 ±0.5	26.8 ±0.4	22.4 ±0.3	20.5 ±0.3	6.9 ±0.1	15.4 ±0.3	15571.3 ±525.8	361.1 ±9.5	43.1 ±0.8	0.941 ±0.013	1.095 ±0.010	0.838 ±0.013
3 (N=104)	28.6 ±0.4	30.8 ±0.4	25.3 ±0.6	21.4 ±0.3	19.3 ±0.3	7.2 ±0.1	13.8 ±0.3	13744.2 ±573.7	325.4 ±9.9	42.0 ±0.7	0.928 ±0.007	1.110 ±0.011	0.822 ±0.015

Таблица 2

Результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) морфометрических признаков *Helix albescens* (число степеней свободы *df* – 2, 269; * – достоверные отличия при $P \leq 0.05$)

Признак	Источник изменчивости	Сумма квадратов (SS)	Средний квадрат (MS)	F	P
BP	Между группами	224.9	112.5	34.0*	6.9×10 ⁻¹⁴
	Внутри групп	890.5	3.3		
БД	Между группами	252.5	126.2	29.4*	2.9×10 ⁻¹²
	Внутри групп	1156.6	4.3		
МД	Между группами	197.3	98.7	20.6*	4.8×10 ⁻⁰⁹
	Внутри групп	1289.7	4.8		
ВУ	Между группами	129.6	64.8	27.7*	1.1×10 ⁻¹¹
	Внутри групп	628.5	2.3		
ШУ	Между группами	132.2	66.1	29.6*	2.3×10 ⁻¹²
	Внутри групп	600.4	2.2		
ШПП	Между группами	3.0	1.5	3.1*	0.048
	Внутри групп	133.9	0.498		
ШП	Между группами	157.3	78.6	42.2*	1.2×10 ⁻¹⁶
	Внутри групп	501.4	1.87		
V	Между группами	489312115.1	244656057.6	32.3*	2.7×10 ⁻¹³
	Внутри групп	2038209891.0	7576988.4		
S	Между группами	139219.6	69609.8	30.6*	1.1×10 ⁻¹²
	Внутри групп	612367.1	2276.4		
V/S	Между группами	364.7	182.3	12.4*	6.9×10 ⁻⁶
	Внутри групп	3949.3	14.7		
BP/БД	Между группами	0.009	0.004	2.2	0.116
	Внутри групп	0.551	0.002		
ВУ/ШУ	Между группами	0.010	0.005	1.6	0.210
	Внутри групп	0.8467	0.003		
МД/БД	Между группами	0.013	0.006	1.9	0.149
	Внутри групп	0.918	0.003		

По количеству и частоте встречаемости окрасочных признаков достоверных отличий между ископаемыми и современными раковинами пунктов 1 и 3 также не выявлено (табл. 3). Об отсутствии достоверных различий говорит среднее число фенотипов (μ) и доля редких форм (h). Во всех группах доминирующими фенотипами являются 1(23)45 и 12345. При этом в ископаемой группе (пункт 3) отмечена одна раковина с фенотипом 1(234)5, а в пункте 1 – одна раковина с фенотипом 10305. Группа современных раковин из пункта 2 достоверно более моно-



морфна, как в отношении соседствующей современной группы из пункта 1, так и в отношении группы ископаемых раковин.

Таблица 3

Частоты фенотипов, показатели фенетической изменчивости и фенетического сходства изучаемых популяций *Helix albescens*, собранных на месте раскопок поселения Кельшейх 1

Признак	Популяции		
	1(N=89)	2(N=77)	3(N=144)
1(23)45	0.831	0.818	0.736
12345	0.112	0.182	0.201
12305	0.011	0	0.007
10345	0.034	0	0.049
10305	0.011	0	0
1(234)5	0	0	0.007
$\mu \pm S_{\mu}$	2.693±0.316	1.772±0.312	2.869±0.250
$h \pm S_h$	0.550±0.053	0.705±0.052	0.522±0.042
$r_{1/2}$	0.968		
$r_{1/3}$	0.982		
$r_{2/3}$	0.967		

Тем не менее, показатели фенетического сходства (r) демонстрируют большую генетическую близость всех трех изученных групп. Об этом свидетельствует также результат анализа дисперсии (AMOVA) [14], проведенный на основе составленных бинарных матриц (табл. 4).

Таблица 4

Результаты анализа дисперсии (AMOVA) окрасочных признаков раковины *Helix albescens*, собранных на месте раскопок поселения Кельшейх 1

Источник изменчивости	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (df)	Средний квадрат (MS)	Дисперсия (V)	%	Φ_{st}	P
Между популяциями	1.571	2	0.786	0.003	1%	0.006	0.230
Внутри популяций	153.084	307	0.499	0.499	99%		
Итого	154.655	309	1.284	0.502			

Согласно полученным данным до 99 % изменчивости приходится на внутривидовую изменчивость. Межпопуляционная изменчивость составляет лишь 1%. При этом индекс дифференциации между изученными группами Φ_{st} незначителен и равен 0.006.

По данным современных исследований, проведенных на территории Крыма С.С. Крамаренко и С.В. Леоновым [4], отмечается, что у *H. albescens* в более прохладных местах обитания имеется тенденция к повышению доли темноокрашенных раковин, а в более теплых – выше доля светлоокрашенных раковин. По нашим данным можно констатировать, что, несмотря на изменения климатической обстановки, генетическая структура наблюдаемых нами популяций *H. albescens* достоверно не изменилась. Это, вероятно, свидетельствует в пользу преобладания в данных группах балансирующей формы отбора, поддерживающей определенное соотношение частот фенотипов. Кроме того, возможно, что на соотношение частот морф в популяциях данного вида могут оказывать влияния не только биотопические условия, но и генетико-автоматические процессы, что также не исключается упомянутыми выше авторами.

Заключение

Проведенный анализ признаков современных и ископаемых раковин *Helix albescens* позволил подтвердить предположение о различиях климатических условий в Северо-Западном Крыму в современную и Античную эпохи. Тем не менее, стоит отметить, что полученные данные являются предварительными и требуют дополнительных исследований с использованием большего количества, как современных, так и ископаемых групп.

Работа поддержана Датским фондом независимых исследований в области гуманитарных наук (Danish Council for Independent Research Humanities). Авторы признательны



В.Ф. Столбе, Й. Андресену (Университет г. Орхуса, Дания) за помощь в организации и проведении экспедиционных исследований.

Список литературы

1. Разведки в Черноморском районе АР Крым / В.Ф. Столба, Й. Андресен, Ф.Н. Лисецкий, И.Н. Храпунов // Археологічні дослідження в Україні. 2012. – Киев-Полтава, 2013. – С. 87–89.
2. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. – Л.: Наука, 1978. – Т. 3. Вып. 6. – 384 с.
3. Cain A.J., Sheppard P.M., King G. Studies on Cerata // The genetics of some morphs and varieties of Cerata nemoralis (L.) // Phil. Trans. Roy. Soc. – 1968. – № 789. Vol. B 253. – Pp. 383–396.
4. Крамаренко С.С., Леонов С.В. Фенетическая структура крымских популяций наземного моллюска *Helix albescens* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) // Экология. – 2011. – № 2. – С. 153–160.
5. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
6. Peakall R., Smouse P.E., GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Australian National University, Canberra, Australia. – 2001. – Электронный ресурс. Режим доступа: <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx/>.
7. Матеев П.В. Приспособительная изменчивость и процесс видообразования у среднеазиатских наземных моллюсков семейства Enidae // Зоологический журнал – 1959. – Т. 38. Вып. 10. – С. 1518–1536.
8. Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР // Определители по фауне. – М.-Л., 1952. – Вып. 43. – 512 с.
9. Подгородецкий П.Д. Особенности природных условий и физико-географическое районирование Тарханкутской возвышенной равнины: Автореф. дис... канд. геогр. наук – Киев, 1962. – 22 с.
10. Щеглов А. Полис и хора. Симферополь: – Таврия, 1976. – 176 с.
11. Борисова О.К. Изменения растительности и климата в зоне степей европейской части России в голоцене/ Динамика современных экосистем в голоцене: материалы третьей всероссийской научной конференции (с международным участием). – Казань, 2013. – С. 110–113.
12. Винокуров Н.И. Природные условия развития виноградарства и виноделия в Северном Причерноморье // Боспорские исследования. – Симферополь-Керчь, 2004. – Вып. V. – С. 62–89.
13. Леонов С.В. Распространение, структура популяций и биология размножения крымских моллюсков рода *Helix* (Gastropoda, Pulmonata): Автореф. дис... канд. биол. наук. – Киев, 2005. – 18 с.
14. Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // Genetics. – 1992. – №131. – Pp. 479–491.

MORPHOGENETIC ANALYSIS OF MULTITEMPORAL POPULATIONS *HELIX ALBESCENS* (ROSSMAESSLER, 1839) IN THE NORTHWEST CRIMEA ON THE BASIS OF ARCHAEOLOGICAL EXCAVATIONS OF THE SETTLEMENT KELSHEIKH

**E.A. Snegin, F.N. Lisetskii,
O.Y. Artemchuk**

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

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Based on the analysis of morphological and genetic signs in populations of shells *Helix albescens* (Rossmassler, 1839) collected at the site of human settlements in the Northwest Crimea (age 2300 years, settlement Kelsheikh 1) and comparing these features with those features in modern populations living in the same area, there were brought out significant differences in the konhiometric characteristics, confirming paleobotanical and archaeological data on climatic fluctuations of the past. However, analysis of the combination of brown longitudinal stripes on the shell allowed to speak about the temporal stability of the genetic structure of populations of the studied species.

Key words: fossil shells, land snails, conchiological signs.