

УДК 594.382

## ОСОБЕННОСТИ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *CERAEA VINDOBONENSIS* (PULMONATA; HELICIDAE) В УРБАНИЗИРОВАННЫХ И ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

© 2007 г. С. С. Крамаренко\*, И. М. Хохуткин\*\*, М. Е. Гребенников\*\*

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

\*\*Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
E-mail: igor@ipae.uran.ru; gme@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 21.05.2005 г.

Изучена фенетическая структура природных и урбанизированных популяций наземного моллюска *Ceraea vindobonensis* в отношении полиморфизма по признаку опоясанности (banding) раковины. Отмечено, что для моллюсков *C. vindobonensis*, населяющих различные местообитания искусственного происхождения г. Николаева и его пригородов, характерен более высокий уровень как внутри-, так и межпопуляционного разнообразия в отношении характера полиморфизма. Кроме того, среди городских популяций имеет место очень широкий размах в отношении частот встречаемости отдельных морф или их групп. Природные популяции, напротив, характеризуются более выровненной частотной структурой в отношении полиморфизма опоясанности.

**Ключевые слова:** наземные моллюски, природные и синантропные популяции, окрасочный полиморфизм, фенетика, Pulmonata, Helicidae, *Ceraea vindobonensis*.

Наземный моллюск *Ceraea vindobonensis* (Féruassac, 1821) – широкораспространенный вид малакофауны Северо-Западного Причерноморья (Сверлова и др., 2000). Населяет практически все лесные массивы естественного и искусственного происхождения, заросли кустарника, антропогенные биотопы г. Николаева и других населенных пунктов Николаевской области (Крамаренко, Сверлова, 2001). Кроме того, присутствие данного вида в составе городских малакоценозов зарегистрировано для многих населенных пунктов Украинского Полесья (Байдашников, 1992) и Западной Украины (Кирпан и др., 2002). За пределами Украины *C. vindobonensis* распространена в Юго-Восточной Европе и на Северном Кавказе (Шилейко, 1978).

В отличие от двух других видов рода *Ceraea* – *C. nemoralis* и *C. hortensis*, которые являются излюбленным объектом исследований в области сравнительной полиморфологии (Хохуткин, 1997; Clarke et al., 1978), судьба *C. vindobonensis* оказалась менее удачной. Лишь считанные работы посвящены аспектам популяционной экологии вида (Sacchi, 1984; Staikou, 1998, 1999). Особенности полиморфизма *C. vindobonensis* в отношении опоясанности (banding – “наличия–отсутствия” цветных спиральных лентовидных полос), а также слияния и формы отдельных лент на раковине рассмотре-

ны в работах Шильдера (Schilder, 1923) и Ротаридеса (Rotarides, 1926). Особенности формирования полиморфизма *C. vindobonensis* из популяций, расположенных в Югославии, описаны в серии работ Джонеса (Jones, 1974, 1975; Jones, Parkin, 1977). Недавно вышла работа по популяциям вида Чехии (Honek, 2003).

Несмотря на широкое распространение данного вида на Украине и его ярко выраженную синантропию, вопросы экологии и полиморфологии *C. vindobonensis* украинских популяций изучены довольно слабо. Исключение составляет исследование С. Крамаренко и В. Попова (1997), посвященное особенностям репродукции вида, а также С. Крамаренко (2003а, б), где впервые рассматриваются формирование внутривидового окрасочного полиморфизма в популяциях Северо-Западного Причерноморья. Фенетическая структура популяций на западе Украины проанализирована в работе Н. Сверловой и С. Кирпан (2004).

Заселение наземными моллюсками антропогенных биотопов накладывает специфические особенности на характер внутри- и межпопуляционного полиморфизма в отношении признака опоясанности. Можно ожидать, что при формировании антропохорных популяций, прежде всего в результате непреднамеренного заноса моллюсков из природных популяций в городские парки,

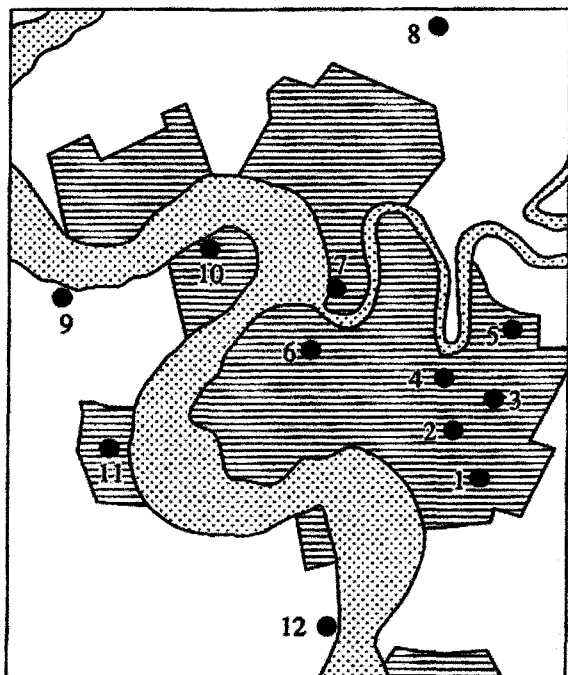


Рис. 1. Схема отбора проб моллюска *Cerata vindobonensis* на территории г. Николаева (штриховкой показана плотная городская застройка). Номера популяций соответствуют табл. 1.

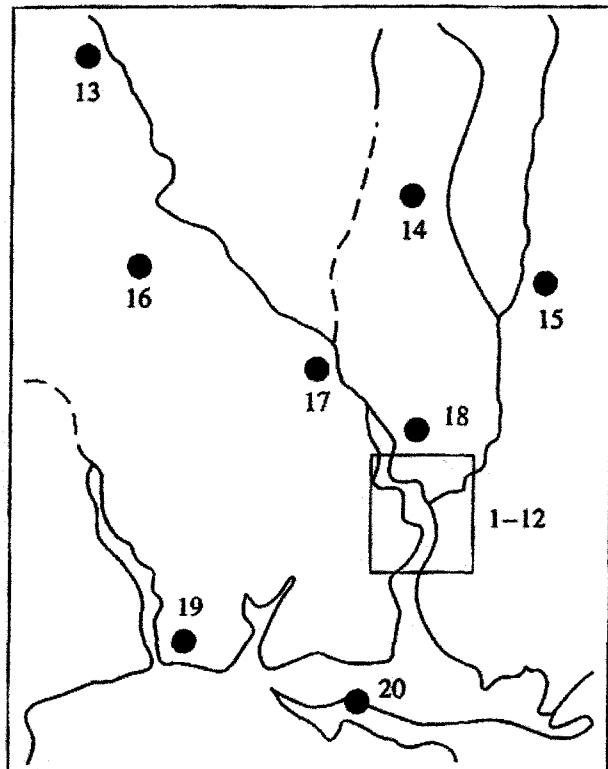


Рис. 2. Схема отбора проб моллюска *Cerata vindobonensis* на территории Николаевской области (прямоугольником показан район, увеличенный на рис. 1). Номера популяций соответствуют табл. 2.

сады, живые изгороди, их генетическая структура будет определяться в первую очередь такими случайными генетическими процессами, как эффект основателя и дрейф генов (Сверлова, 2001а). При этом в них будет наблюдаться снижение уровня полиморфизма вследствие гомозиготизации аллелофонда; наряду с этим происходит выщепление редких морф, нетипичных для природных популяций (Сверлова, 2001а, б). В синантропных популяциях, следовательно, будет снижен уровень внутривидового разнообразия и повысится уровень межвидовых различий.

Основная цель настоящей работы – сравнительное изучение особенностей полиморфизма опоясности в популяциях вида, расположенных в пределах городской черты г. Николаева и природных биотопах.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Живых моллюсков и их раковины собирали в 12 локальных популяциях, расположенных непосредственно в черте г. Николаева и в его окрестностях (рис. 1). В анализ были включены только половозрелые особи, имеющие сформированный отворот губы устья. Сборы производились в 1995–2003 гг. в пределах участков 150–200 м<sup>2</sup>, что меньше размеров панмиктической единицы для представителей рода *Cerata* (Lamotte, 1951). Из 12 популяций семь населяли городские парки или ку-

старниковые насаждения (по типу живой изгороди), пять – пригородные полунантропогенные местообитания (практически всегда ветрозащитные лесополосы). Поскольку г. Николаев располагается в месте слияния двух крупных рек юга Украины (Южный Буг и Ингул), популяции *C. vindobonensis* были отделены широкими водными барьерами (см. рис. 1). Для получения более полной картины характера полиморфизма в урбанизированных местообитаниях в анализ также включили данные по восьми природным популяциям, обитающим в различных регионах Николаевской области (рис. 2).

В лабораторных условиях были проанализированы особенности полиморфизма *C. vindobonensis* по цвету раковины и лент и по опоясности. В первом случае все раковины были разделены на две группы: одна включала раковины, которые имели песочно-зеленоватый цвет со светлыми лентами (форма *pallescens*), другая – раковины со светловатым (почти белым) фоном, на котором четко просматриваются темно-коричневые или черные пигментные ленты.

В отношении полиморфизма по опоясности фенотипы обозначались согласно общепринятой системе (Cain, Sheppard, 1950). Ленты отмечали

цифрами от 1 до 5, считая от шва между последним и предпоследними оборотами по направлению к пупку. В случае отсутствия ленты (или лент) вместо их номера в формуле фена ставился ноль. При слиянии нескольких лент их номера в формуле объединяли круглыми скобками. Тогда формула для наиболее распространенного фена, у которого отмечается присутствие всех пяти лент, имеет вид "12345", фен, у которого отсутствует вторая лента, – "10345", а фен, у которого отмечено слияние второй и третьей лент, – "1(23)45". Кроме того, все особи, которые имели фен "12345", были разделены на три группы, на основании соотносительной ширины первых трех лент: фен "[1] = [2] = [3]" характеризовался тем, что все три первые ленты имели практически равную ширину; у фена "[1] = [2] < [3]" третья лента была заметно шире, чем две первые; наконец, у фена "[1] > [2] < [3]" вторая лента была уже, чем первая и третья. Данный тип морф в отношении ширины первых трех лент раковины ранее был описан для *C. vindobonensis*, обитающей в Венгрии (Rotarides, 1926).

Для моллюсков из каждой популяции (а также групп популяций – из городских, пригородных и природных местообитаний) были рассчитаны частоты встречаемости отдельных фенов. В дальнейшем эти величины были трансформированы с помощью арксинус-преобразования Фишера, для того чтобы нивелировать влияние объема выборки. Также рассчитывались (Животовский, 1991) показатели структуры популяционного разнообразия – среднее число морф и доля редких морф. Кроме показателей внутривидового разнообразия для отдельных популяций, аналогичные показатели были рассчитаны для обобщенных данных по трем группам популяций из выше-названных местообитаний.

Для сравнения показателей уровня внутривидового разнообразия и частот (арксинус-преобразованных) отдельных фенов (или их групп) в зависимости от типа местообитания популяций использовались методы непараметрической статистики (ранговый дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса).

Кроме того, производилась ординация 20 исследованных выборок в пространстве первых двух размерностей методом многомерного непараметрического шкалирования. Исходная матрица расстояний содержала показатели процента несоответствия (Percent disagreement) между каждой парой выборок в отношении наличия/отсутствия тех или иных фенов:

$$P_D = \frac{b+c}{a+b+c},$$

где  $a$  – количество фенов, которые одновременно присутствуют и в первой, и во второй выборках;

$b$  – количество фенов, которые присутствуют в первой выборке, но отсутствуют во второй;  $c$  – количество фенов, которые присутствуют во второй выборке, но отсутствуют в первой.

Интерпретация размерностей проводилась на основании уровня значимости коэффициента ранговой корреляции Спирмена между координатами выборок по каждой из размерностей и данными исходной матрицы отсутствия/присутствия фенов. Вносящими наибольший вклад в интерпретацию данной размерности считались фены, для которых соответствующие значения коэффициентов корреляции имели уровень значимости  $p < 0.01$ .

Дискриминантный анализ был проведен для выявления фенов, в отношении частот которых все три группы популяций различаются в наибольшей степени. Для этого использована матрица, содержащая для каждой исследованной популяции следующие показатели: долю особей морфы *pallescens* от общего числа особей в выборке; долю особей фена "12345" от числа особей с темными лентами на раковине; долю особей фена "[1] = [2] = [3]" от общего числа особей фена "12345"; долю особей фена "[1] = [2] < [3]" от общего числа особей фена "12345"; долю особей фена "[1] > [2] < [3]" от общего числа особей фена "12345"; долю особей с отсутствующими лентами (фены "12045" и "10345") от общего числа особей с темными лентами на раковине; долю особей со светлыми лентами от общего числа особей с темными лентами на раковине. Эти показатели также предварительно подвергались арксинус-преобразованию.

Вся статистическая обработка материала производилась на основе общепринятых методик (Компьютерная биометрика, 1990) с использованием пакета прикладных программ STATISTICA v. 5.5.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего было исследовано 3604 раковины моллюсков *C. vindobonensis* из 20 популяций (табл. 1, 2). В ходе камеральной обработки материала обнаружено присутствие почти во всех исследованных популяциях двух морф *C. vindobonensis* в отношении цвета основного фона раковины и лент: одни раковины имели песочно-зеленоватый фон со светлыми, практически неразличимыми лентами (морфа *pallescens*), а другие – беловатый фон с лентами темно-коричневого или черного цвета. Только одна популяция (с Ново-Петровское) была мономорфна; в ней не обнаружено морфы *pallescens*.

В тех случаях, когда на раковине имелись четко выраженные ленты, их относительная ширина, отсутствие или слияние нескольких лент в одну позволило выделить 10 различных фенов (ва-

Таблица 1. Абсолютные частоты встречаемости морф *Cerata vindobonensis* в урбанизированных популяциях

№ п/п	Популяция	Морфа											Объем выборки, экз.
		palescens	12345			10345	12045	(12)345	1(23)45	(123)45	123(45)	(123)(45)	
			"[1] = [2] = [3]"	"[1] = [2] < [3]"	"[1] > [2] < [3]"								
Городские популяции													
1	парк "ЮТЗ"	82	21	55	79	6	1	-	-	-	1	-	245
2	ул. Южная	24	22	113	57	9	-	4	17	3	-	-	249
3	парк "Водопой"	26	11	200	194	6	2	-	-	-	1	-	440
4	зоопарк	47	12	29	51	16	-	-	-	-	-	-	155
5	парк "Дубки"	38	11	97	37	1	-	7	-	-	2	1	194
6	обсерватория	79	52	97	49	6	1	15	14	6	1	2	322
7	Парк Победы	92	27	60	28	16	-	-	8	-	1	-	232
	Всего	388	156	651	495	60	4	26	39	9	6	3	1837
Пригородные популяции													
8	Терновская балка	13	8	170	140	51	-	-	1	-	-	-	383
9	пансионат "Родники"	2	6	88	65	2	-	-	3	-	-	1	167
10	с. Варваровка	47	5	23	16	2	-	1	3	-	-	-	97
11	с. Верхняя Корениха	18	8	28	30	16	-	2	-	-	-	-	102
12	с. Радсад	47	13	14	59	1	-	6	6	5	-	-	151
	Всего	127	40	323	310	72	-	9	13	5	-	1	900

рации фена "12345" по относительной ширине первой-третьей лент учитывались как отдельные фены). Абсолютные частоты этих фенов приведены в табл. 1, 2. Используя данные показатели, нами были рассчитаны оценки внутривидового разнообразия для каждой популяции (табл. 3).

В популяциях *C. vindobonensis* из городских местообитаний были обнаружены все 10 фенов, однако между отдельными городскими популяциями наблюдается значительный размах в отношении уровня полиморфизма. Например, в популяции из Николаевского зоопарка было обнаружено присутствие всего четырех фенов, тогда как в популяции, расположенной на газоне областной обсерватории, обнаружены все десять (см. табл. 1). Резко отличались городские популяции между собой и в отношении показателей внутривидового разнообразия: среднее число морф варьировало от 3.17 до 6.58, а доля редких морф – от 0.07 до 0.47 (см. табл. 3).

Для популяций *C. vindobonensis* из пригородных биотопов число фенов варьировало от пяти до семи. Снижение уровня разнообразия сопряжено прежде всего с исчезновением в этих попу-

ляциях фена "12045" и отсутствием (или единичными встречами) фенов со слитыми лентами – "(123)45", "123(45)" и "(123)(45)" (см. табл. 1). В связи с обеднением фенетической структуры популяций *C. vindobonensis* из пригородных биотопов показатели их внутривидового разнообразия оказываются более выровненными: среднее число морф варьировало от 3.25 до 4.61, а доля редких морф – от 0.14 до 0.42 (см. табл. 3).

В популяциях *C. vindobonensis* из природных биотопов оценка фенетического разнообразия достигает минимального уровня. Здесь практически встречаются только два фена – "12345" (в разных вариациях) и "10345". Раковины со слитыми лентами оказываются редким исключением: из 867 исследованных только у пяти были слиты первая и вторая (фен "(12)345") (см. табл. 2). Соответственно показатели внутривидового разнообразия для природных популяций *C. vindobonensis* оказываются минимальными: среднее число морф варьирует от 2.91 до 3.56, а доля редких морф – от 0.03 до 0.25 (см. табл. 3).

Тип местообитания популяций (городские, пригородные и природные) оказывает достоверное влияние на уровень их внутривидового

Таблица 2. Абсолютные частоты встречаемости морф *Seraea vindobonensis* в природных популяциях Николаевской области

№ п/п	Популяция	Морфа											Объем выборки, экз.
		palescens	12345			10345	12045	(12)345	1(23)45	(123)45	123(45)	(123)(45)	
			"[1] = [2] = [3]"	"[1] = [2] < [3]"	"[1] > [2] < [3]"								
13	с. Курипчино	6	9	9	21	4	-	1	-	-	-	-	50
14	заповедник "Еланецкая степь"	16	4	63	79	16	-	-	-	-	-	-	178
15	г. Баштанка	44	1	6	28	10	-	-	-	-	-	-	89
16	с. Поречье	58	-	13	30	26	-	-	-	-	-	-	127
17	с. Ново-Петровское	-	21	11	28	1	-	-	-	-	-	-	61
18	с. Себино	132	1	4	28	8	-	-	-	-	-	-	173
19	с. Кobleво	22	4	20	13	-	-	-	4	-	-	-	63
20	с. Васильевка	45	10	17	46	8	-	-	-	-	-	-	126
	Всего	323	50	143	273	73	-	1	4	-	-	-	867

го полиморфизма в отношении характера опоясанности (ранговый дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса для среднего числа фенотипов:  $H = 6.15$ ;  $df_1 = 2$ ;  $df_2 = 20$ ;  $p < 0.05$ ; для доли редких морф:  $H = 6.10$ ;  $df_1 = 2$ ;  $df_2 = 20$ ;  $p < 0.05$ ). При этом для среднего числа морф отмечается постепенное снижение показателя от урбанизированных биотопов к природным, а в отношении доли редких морф городские и пригородные популяции оказываются близкими друг к другу, но значительно превышают аналогичные показатели для популяций *S. vindobonensis* из природных биотопов (см. табл. 3).

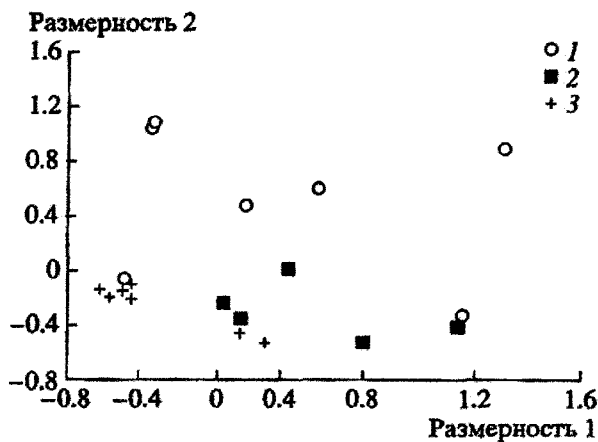


Рис. 3. Расположение 20 выборок моллюска *Seraea vindobonensis* из г. Николаева и Николаевской области в пространстве первых двух размерностей: 1 – городские, 2 – пригородные и 3 – природные популяции.

Таким образом, для синантропных популяций *S. vindobonensis* характерно значительное повышение уровня разнообразия, прежде всего за счет появления фенотипов с различными типами слияния между отдельными лентами, которые редко встречаются в пригородных биотопах, а в природных отсутствуют вовсе (см. табл. 1, 2). При этом отмечается высокий уровень межпопуляционных отличий в отношении фенетической структуры городских популяций *S. vindobonensis*: одни синантропные популяции оказываются высоко полиморфными, тогда как другие содержат лишь отдельные фенотипы (как это имеет место для моллюсков *S. vindobonensis* из природных местообитания).

Результаты многомерного шкалирования показывают, что практически все природные популяции *S. vindobonensis* формируют компактное ядро, тогда как синантропные характеризуются значительным разбросом как по первой, так и по второй размерностям (рис. 3). При этом большая часть синантропных популяций отдалена от остальных вдоль второй размерности, которую можно интерпретировать как наличие фенотипов "12045" и "123(45)". Первую размерность в свою очередь можно интерпретировать как наличие фенотипов с различными вариантами слияния первой-третьей лент ("(12)345", "1(23)45" и "(123)45").

Кроме качественных различий, обнаружены также отличия по частоте встречаемости отдельных фенотипов (или их групп) между городскими, пригородными и природными популяциями *S. vindobonensis*, прежде всего по частоте встречаемости фенотипов со слитыми лентами ( $H = 6.55$ ;  $df_1 = 2$ ;

Таблица 3. Показатели внутрипопуляционного разнообразия опоясанности раковины *Cerpea vindobonensis* из различных популяций г. Николаева и Николаевской области

№ п/п	Популяция	Число морф (m)	Среднее число морф ( $\mu \pm SE\mu$ )	Доля редких морф ( $h_{\mu} \pm SEh_{\mu}$ )
Городские популяции				
1	парк "ЮТЗ"	6	3.94 ± 0.22	0.34 ± 0.04
2	улица Южная	7	5.06 ± 0.21	0.28 ± 0.03
3	парк "Водопой"	6	3.17 ± 0.15	0.47 ± 0.02
4	зоопарк	4	3.70 ± 0.10	0.07 ± 0.03
5	парк "Дубки"	7	4.11 ± 0.28	0.41 ± 0.04
6	обсерватория	10	6.58 ± 0.30	0.34 ± 0.03
7	"Парк Победы"	6	4.85 ± 0.20	0.19 ± 0.03
	Всего	10	5.41 ± 0.13	0.46 ± 0.01
Пригородные популяции				
8	Терновская балка	5	3.47 ± 0.12	0.31 ± 0.12
9	пансионат "Родники"	6	3.50 ± 0.23	0.42 ± 0.04
10	с. Варваровка	6	4.61 ± 0.36	0.23 ± 0.06
11	с. Верхняя Корениха	5	4.30 ± 0.19	0.14 ± 0.04
12	с. Радсад	7	3.25 ± 0.27	0.35 ± 0.05
	Всего	8	4.69 ± 0.14	0.41 ± 0.02
Природные популяции				
13	с. Курпичино	5	4.19 ± 0.28	0.16 ± 0.02
14	заповедник "Еланецкая степь"	4	3.22 ± 0.12	0.20 ± 0.03
15	г. Баштанка	4	3.15 ± 0.24	0.21 ± 0.06
16	с. Поречье	3	2.91 ± 0.06	0.03 ± 0.02
17	с. Ново-Петровское	4	3.30 ± 0.19	0.17 ± 0.05
18	с. Себино	4	3.02 ± 0.27	0.25 ± 0.07
19	с. Кobleво	4	3.56 ± 0.20	0.11 ± 0.05
20	с. Васильевка	4	3.52 ± 0.14	0.12 ± 0.04
	Всего	5	3.95 ± 0.09	0.21 ± 0.02

$df_2 = 20$ ;  $p < 0.05$ ) и частоте фена "[1] > [2] < [3]" ( $H = 6.26$ ;  $df_1 = 2$ ;  $df_2 = 20$ ;  $p < 0.05$ ). При этом доля последних постепенно повышается от городских популяций к природным (см. табл. 1, 2).

Результаты дискриминантного анализа показывают, что природные популяции *C. vindobonensis* расположены обособленно от городских и пригородных, которые в свою очередь формируют единый пул (рис. 4). При этом две популяции из числа синантропных все же оказываются близкими к природным вдоль первой канонической оси, которую можно интерпретировать как соотношение в популяции частот фенов "[1] = [2] < [3]" (факторная нагрузка по первой канонической оси составляет +0.754) и "[1] > [2] < [3]" (факторная нагрузка по первой канонической оси составляет -0.638). Следовательно, природные по-

пуляции отличаются от (полу)синантропных прежде всего за счет высоких значений частот встречаемости фена "[1] > [2] < [3]" и, наоборот, низких значений частот фена "[1] = [2] < [3]".

Однако на основании сравнения полиморфизма природных и синантропных популяций *C. vindobonensis* можно заключить, что среди городских популяций имеет место очень широкий разброс частот встречаемости фенов или их групп. Природные популяции, напротив, имеют более выровненную частотную структуру морфотипов.

Таким образом, для урбанизированных популяций *C. vindobonensis* характерен более высокий уровень внутри- и межпопуляционного разнообразия в отношении полиморфизма по опоясанности в отличие от природных. Это можно объяснить выщеплением редких морф в результате

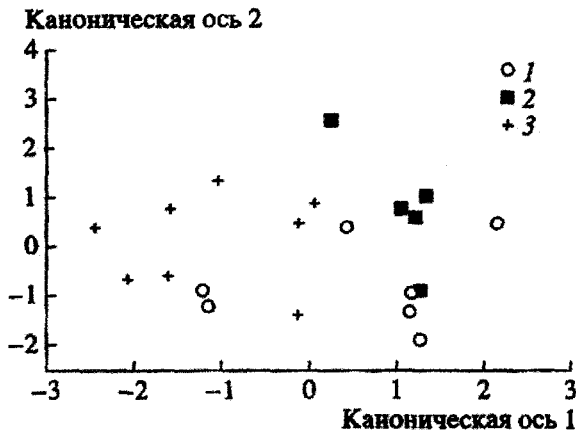


Рис. 4. Распределение 20 выборок наземного моллюска *C. vindobonensis* из г. Николаева и Николаевской области в пространстве первых двух канонических осей:

1 – городские, 2 – пригородные, 3 – природные популяции.

случайных генетических процессов (принцип основателя и дрейф генов).

Выражаем благодарность канд. биол. наук Н.В. Сверловой (Государственный природоведческий музей, г. Львов) и Н.В. Вычалковской (Николаевский государственный университет) за ценные замечания, которые способствовали улучшению рукописи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байдашников А.А. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщ. 1. Видовой состав и связь моллюсков с растительным покровом // Вестн. зоол. 1992. Т. 26. С. 13–19.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Кирпан С.П., Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. и др. К изучению наземной малакофауны в городах Украины // Вісн. Житомирського педагогіч. ун-ту. 2002. Вип. 10. С. 93–96.
- Компьютерная биометрика / Под ред. Носова В.Н. М.: Изд-во МГУ, 1990. 232 с.
- Крамаренко С.С. Феноструктура наземного моллюска *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata; Helicidae) в урбанизированной среде обитания // Материалы 3-й международной научной конференции “Чтения памяти А.А. Браунера”. Одесса, 2003а. С. 126–128.
- Крамаренко С.С. Географічна та хронологічна мінливість фенетичної структури популяцій наземного моллюска *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata; Helicidae) Півдня України // III новорічні біологічні читання. Миколаїв, 2003б. С. 23–26.
- Крамаренко С.С., Попов В.Н. Новые данные о размножении наземных моллюсков *Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821) (Gastropoda, Pulmonata; Helicidae) в лабораторных условиях // Вестн. зоол. 1997. Т. 31. С. 85.
- Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. Наземная малакофауна (Gastropoda, Pulmonata) Николаевской области // Вестн. зоол. 2001. Т. 35. С. 75–78.
- Сверлова Н.В. Полиморфизм интродуцированного вида *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata; Helicidae) во Львове. 1. Общие закономерности полиморфизма // Зоол. журн. 2001а. Т. 80. С. 520–524.
- Сверлова Н.В. Полиморфизм интродуцированного вида *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata; Helicidae) во Львове. 2. Изменчивость фенетической структуры в пределах города // Зоол. журн. 2001б. Т. 80. С. 643–649.
- Сверлова Н.В., Кирпан С.П. Фенетична структура популяцій *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata; Helicidae) на заході України // Наукові записки ДПМ. Львів, 2004. Т. 19. С. 107–114.
- Сверлова Н.В., Крамаренко С.С., Шклярчук А.Н. Наземная малакофауна Северо-Западного Причерноморья: Основные результаты и перспективы исследований // Материалы международной научной конференции “Чтения памяти А.А. Браунера”. Одесса, 2000. С. 29–34.
- Хохуткин И.М. Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. 176 с.
- Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. Л.: Наука, 1978. Т. 3. Вып. 6. Нов. сер., № 117. 384 с.
- Cain A.J., Sheppard P.M. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* // Heredity. 1950. V. 4. P. 274–294.
- Clarke B.C., Arthur W., Horsley D.T., Parkin D.T. Genetic variation and natural selection in pulmonate molluscs // Pulmonates / Fretter V., Peake J.F. Eds. N.Y.: Acad. Press, 1978. V. 2A. P. 219–270.
- Jones J.S. Environmental selection in the snail *Cepaea vindobonensis* in the Lika area of Yugoslavia // Heredity. 1974. V. 32. P. 165–170.
- Jones J.S. The genetic structure of some steppe populations of the snail *Cepaea vindobonensis* // Genetica. 1975. V. 45. P. 217–225.
- Jones J.S., Parkin D.T. Experimental manipulation of some snail populations subject to climatic selection // Amer. Natur. 1977. V. 111. P. 1014–1017.
- Honek A. Shell-band color polymorphism in *Cepaea vindobonensis* at the northern limit of its range // Malacologia. 2003. V. 45. P. 133–140.
- Lamotte M. Recherches sur la structure genetique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) // Bull. Biol. Fr. Belg. (Suppl.). 1951. V. 35. 239 p.
- Rotarides M. Über die Bandvariationen von *Cepaea vindobonensis* (Fer.) // Zool. Anz. 1926. V. 67 (1/2). P. 28–44.
- Sacchi C.F. Population ecology of *Cepaea nemoralis* and *C. vindobonensis* along the North Adriatic coasts of Italy // Malacologia. 1984. V. 25. P. 315–323.
- Schilder F. Über die Bänder-Variationen unserer *Cepaea*-Arten // Arch. Moll. 1923. K.55, s.63. P. 63–72.
- Staikou A. Aspects of life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the pulmonate snail (*Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821)) in northern Greece // J. Moll. Stud. 1998. V. 64. P. 297–308.
- Staikou A. Shell temperature, activity and resistance to desiccation in the polymorphic land snail *Cepaea vindobonensis* // J. Moll. Stud. 1999. V. 65. P. 171–184.