

**С.С.Крамаренко,**  
кандидат биологических наук, и.о. доцента;  
(Николаевский государственный аграрный университет)  
**В.Н.Попов,**  
кандидат биологических наук, доцент  
(Таврический национальный университет)

**Селективность в выборе полового партнера наземными моллюсками  
рода *Xeropicta* Monterosato, 1892 (Gastropoda; Pulmonata; Hygromiidae) юга Украины**

*Продемонстровано, що для різних популяцій наземних моллюсків роду *Xeropicta* відсутня асортативність при виборі статевого партнера у відношенні особливостей пігментації черепашки, однак, зазвичай має місце позитивна асортативність у відношенні розмірів раковини. При цьому відмічається підвищена імовірність для нормальної копуляції для моллюсків, що мають близькі розміри черепашки, тоді як моллюски з крайніми розмірами черепашки копулюють дуже рідко. Мабуть це обумовлено механічною несумісністю статевого апарата у особин із крайніми розмірами черепашки, унаслідок високого позитивного зв'язку між розмірами черепашки і промірами окремих частин статевого апарата. Однак, проте, відмічені окремі міжпопуляційні відмінності механізму формування селективності у виборі статевого партнера.*

Основными факторами, влияющими на генетическую и фенотипическую структуру популяций наземных моллюсков являются как условия внешней среды [1; 2], так и особенности пространственного распределения особей в популяции, показатели их миграционной активности, а также механизм выбора полового партнера [3]. Среди пульмонат иногда встречаются самооплодотворяющиеся виды, однако большинство из них – облигатные перекрестнооплодотворяющиеся гермафродиты. Важнейшим следствием аутбридинга в формировании и поддержании генетической структуры популяции является более высокий уровень полиморфизма, по сравнению с популяциями (частично или полностью) инбредных видов [1]. Однако, уровень панмиксии может значительно понижаться при падении уровня численности (или плотности популяции), что неизбежно приводит к возникновению трудностей при поиске подходящего полового партнера [4]. Иногда случаи самооплодотворения отмечаются при лабораторном содержании типично аутбредных видов наземных моллюсков, например для *Helix aspersa* [5].

Другой возможной причиной снижения уровня панмиксии в природных популяциях пульмонат может стать наличие асортативности (селективности) при выборе полового партнера. Асортативность возникает при фенотипическом сходстве скрещивающихся индивидуумов, при этом выбор полового партнера может происходить как на основе качественных (морф), так и количественных (размеры тела) признаков. Однако, в отличие от инбридинга, асортативность в скрещивании приводит лишь к изменению частот фенотипов, но не частот самих аллелей [6]. Кроме того, асортативность может порождать усложнение генетической структуры популяции и оказывается важным фактором поддержания полиморфизма в популяции [7].

Таким образом, основной целью данной работы был анализ механизма выбора полового партнера на основе как качественных, так и количественных конхиологических признаков в различных популяциях двух видов наземных моллюсков рода *Xeropicta* юга Украины – *X.krynickyi* (Krynicky, 1833) и *X.derbentina* (Krynicky, 1836).

**Материал и методы исследования.** Материал собирался в конце лета – начале осени 1995-1996 гг. в пяти различных популяциях *X.krynickyi* и *X.derbentina*, расположенных в Крыму (г. Бахчисарай и г. Симферополь) и в Северо-западном Причерноморье (г. Николаев). В каждом локалите собирались половозрелые моллюски с полностью сформированной раковиной, которые находились в состоянии интромиссии. Общее количество проанализированных пар копулирующих моллюсков разных видов из различных популяций приведено в табл. 1.

Для каждой особи отмечался фенотип раковины на основании характера пигментации – с пигментными спиральными лентами на раковине (морфа П<sup>1</sup>) и без таковых (морфа П). Кроме того, для моллюсков из каждой популяции определялась частота встречаемости особей с пигментными лентами на раковине ( $p \pm SEp$ ). Далее, в лабораторных условиях для каждой особи измерялась величина большого диаметра раковины при помощи бинокулярного микроскопа МБС-9 (с точностью до 0,1 мм). А для всех особей *X.derbentina*, собранных в г. Николаеве дополнительно измерялись следующие морфометрические параметры: малый диаметр раковины, высота раковины, высота и ширина устья, а также отмечалось число оборотов по методике [8]. Все моллюски в пределах каждой популяции затем были разделены на три группы, в зависимости от размеров их раковины – моллюски с маленькой (МР), средней (СР) и большой раковиной (БР).

Для 20 случайным образом отобранных особей *X. derbentina* из николаевской популяции, собранных в ноябре 1996 г., были промерены размеры различных частей совокупительного аппарата: диаметр пениса у основания ( $d_1$ ), максимальный диаметр проксимального отдела пениса ( $d_2$ ), минимальный диаметр пениса в месте перехода проксимального отдела в дистальный ( $d_3$ ), максимальный диаметр дистального отдела пениса ( $d_4$ ), длина проксимального ( $h_1$ ) и дистального ( $h_2$ ) отделов пениса и общая длина пениса ( $h_p$ ) с точностью до 0,05 мм.

Вся статистическая обработка материала была проведена на основе методов вариационной статистики [9] с использованием пакета STATISTICA v.5.0.

#### Результаты и их обсуждение

Ни в одной из исследованных популяций не было выявлено наличия ассортативности при выборе полового партнера на основании особенностей пигментации раковины (табл. 1). По-видимому, именно это обуславливает тот факт, что ни в одном случае не отмечается достоверного изменения частоты встречаемости пигментированных морф в пределах каждой популяции из года в год. При этом само значение частоты встречаемости данного признака значительно варьирует в различных популяциях. Случайный выбор полового партнера в отношении особенностей пигментации раковины был отмечен также ранее для другой николаевской популяции *X. derbentina* [10].

Таблица 1.

Частоты пар сочетаний копулирующих моллюсков рода *Xeropicta* из различных популяций в отношении особенностей пигментации раковины

Вид моллюска	Местообитание, год	Число пар	$p \pm SEp$	Число пар сочетаний*			G-тест
				П <sup>+</sup> П <sup>+</sup>	П <sup>+</sup> П <sup>-</sup>	П <sup>-</sup> П <sup>-</sup>	
<i>X. krynickii</i>	г. Бахчисарай, 1995	27	0,63 ± 0,07	<u>11</u> 10,7	<u>12</u> 12,6	<u>4</u> 3,7	0,06
<i>X. krynickii</i>	г. Симферополь, участок 1, 1995	63	0,33 ± 0,04	<u>10</u> 6,7	<u>21</u> 27,7	<u>32</u> 28,6	3,64
<i>X. krynickii</i>	г. Симферополь, участок 1, 1996	58	0,22 ± 0,04	<u>5</u> 2,7	<u>15</u> 19,6	<u>38</u> 35,7	3,04
<i>X. derbentina</i>	г. Симферополь, участок 2, 1995	34	0,91 ± 0,04	<u>28</u> 28,3	<u>6</u> 5,5	<u>0</u> 0,3	0,17
<i>X. derbentina</i>	г. Симферополь, участок 3, 1995	43	0,73 ± 0,05	<u>25</u> 23,1	<u>13</u> 16,8	<u>5</u> 3,1	2,18
<i>X. derbentina</i>	г. Симферополь, участок 3, 1996	57	0,74 ± 0,04	<u>32</u> 30,9	<u>20</u> 22,1	<u>5</u> 3,9	0,50
<i>X. derbentina</i>	г. Николаев, 1995	73	0,86 ± 0,03	<u>52</u> 53,5	<u>21</u> 18,0	<u>0</u> 1,5	1,81
<i>X. derbentina</i>	г. Николаев, 1996	71	0,77 ± 0,04	<u>41</u> 42,6	<u>28</u> 24,8	<u>2</u> 3,6	1,15

Примечание. \* Над чертой – фактические частоты, под чертой – теоретически ожидаемые при случайном сочетании в отношении пигментации раковины моллюсков в парах.

В отношении же размеров раковины (прежде всего большого диаметра раковины) для всех исследованных популяций была зарегистрирована тенденция к положительной ассортативности – во всех случаях отмечается достоверное положительное значение коэффициента парной линейной корреляции между размерами раковины копулирующих моллюсков ( $r = 0,40 - 0,60$ ; во всех случаях  $p < 0,05$ ). Исключение составляет только популяция *X. krynickii*, расположенная на участке 1 в г. Симферополе, особи которой в 1995 г. формировали копулирующие пары случайным образом, тогда как в следующем году связь между размерами раковины среди копулирующих особей в этой же популяции уже достоверная ( $r = 0,43$ ).

Кроме того, для моллюсков *X. derbentina*, собранных в г. Николаев в 1996 г., наличие ассортативности отмечается не только в отношении большого диаметра раковины, но и в отношении всех других промеров раковины ( $r = 0,26 - 0,41$ ; во всех случаях  $p < 0,05$ ), за исключением числа оборотов.

Более детальный анализ механизма выбора полового партнера был проведен при разделении всех моллюсков на три условные группы: моллюсков с маленькими, средними и крупными раковинами. Сравнение фактических частот пар сочетаний с теоретическими, рассчитанными в случае полностью случайного выбора, приведено в таблице 2. Высоко значимые различия фактических и теоретических частот обнаружены для четырех случаев – для популяций *X. derbentina*, обитающей на участке 3 в г. Симферополь и николаевской популяции *X. derbentina*. Кроме того, достоверное отклонение частот сочетаний копулирующих пар в отношении размеров раковины отмечаются для бахчисарайской популяции *X. krynickii*. Однако во всех трех случаях отклонение от случайного сочетания формируется за счет различных механизмов выбора полового партнера (табл. 2).

Для симферопольской популяции *X. derbentina* отмечается избыток пар моллюсков, имеющих крупные размеры раковины и недостаток пар, состоящих из моллюсков с большими и средними раковинами.

Для николаевской же популяции *X. derbentina*, напротив, отмечается избыток пар, состоящих из моллюсков с мелкими размерами раковинами и недостаток пар, состоящих из моллюсков с мелкими и средними размерами раковины. Кроме того, отмечается недостаток пар, состоящих из моллюсков с крайними размерами раковины (т.е. пар МР-БР).

В ситуации с популяцией бахчисарайских моллюсков *X. krynickii* наибольшее отклонение от ожидаемого отмечается для пар, состоящих из моллюсков с самыми мелкими и самыми крупными особями.

Таблица 2.  
Частоты пар сочетаний копулирующих моллюсков рода *Xeropicta* из различных популяций в отношении размеров раковины

Вид моллюска	Местообитание, год	Число пар сочетаний*						G-тест
		МР-МР	МР-СР	МР-БР	СР-СР	СР-БР	БР-БР	
<i>X. krynickii</i>	г. Бахчисарай, 1995	$\frac{3}{1,3}$	$\frac{6}{7,6}$	$\frac{0}{1,8}$	$\frac{12}{10,6}$	$\frac{4}{5,1}$	$\frac{2}{0,6}$	6,87**
<i>X. krynickii</i>	г. Симферополь, участок 1, 1995	$\frac{2}{1,0}$	$\frac{9}{10,1}$	$\frac{3}{4,0}$	$\frac{26}{24,7}$	$\frac{18}{19,4}$	$\frac{5}{3,8}$	1,75
<i>X. krynickii</i>	г. Симферополь, участок 1, 1996	$\frac{4}{1,9}$	$\frac{10}{12,0}$	$\frac{3}{5,4}$	$\frac{21}{18,7}$	$\frac{14}{16,5}$	$\frac{6}{3,6}$	5,93
<i>X. derbentina</i>	г. Симферополь, участок 2, 1995	$\frac{3}{2,5}$	$\frac{11}{10,3}$	$\frac{3}{4,7}$	$\frac{7}{7,0}$	$\frac{7}{7,6}$	$\frac{3}{1,9}$	1,42
<i>X. derbentina</i>	г. Симферополь, участок 3, 1995	$\frac{4}{2,1}$	$\frac{9}{9,3}$	$\frac{2}{5,5}$	$\frac{13}{10,3}$	$\frac{7}{12,2}$	$\frac{8}{3,6}$	12,07**
<i>X. derbentina</i>	г. Симферополь, участок 3, 1996	$\frac{6}{5,0}$	$\frac{19}{18,9}$	$\frac{3}{5,0}$	$\frac{20}{17,5}$	$\frac{4}{9,4}$	$\frac{5}{1,2}$	15,50**
<i>X. derbentina</i>	г. Николаев, 1995	$\frac{5}{1,5}$	$\frac{10}{13,5}$	$\frac{1}{4,5}$	$\frac{31}{29,2}$	$\frac{21}{21,0}$	$\frac{5}{3,3}$	11,93**
<i>X. derbentina</i>	г. Николаев, 1996	$\frac{11}{5,1}$	$\frac{15}{23,6}$	$\frac{1}{4,2}$	$\frac{31}{27,3}$	$\frac{11}{9,9}$	$\frac{2}{0,9}$	14,95 **

Примечание. \* Над чертой – фактические частоты, под чертой – теоретически ожидаемые при случайном сочетании в отношении размеров раковины моллюсков в парах. \*\* -  $p < 0,05$ .

Таким образом, в основе наличия положительной ассортативности в отношении размеров раковины для моллюсков рода *Xeropicta* лежит с одной стороны стремление улиток копулировать с конспецифичными особями равных размеров, а с другой – невозможность формирования пар, состоящих из моллюсков с крайними размерами раковины.

Одним из механизмов частичной половой изоляции и, как следствие, ассортативности в отношении размеров раковины, в популяциях наземных моллюсков является высокая коррелированность между размерами раковины и размерами отдельных частей половой системы (например, совокупительного аппарата). Наличие высокой коррелированности между размерами раковины и размерами отдельных отделов совокупительного аппарата наземных моллюсков была отмечена и ранее [11; 12].

В случае николаевских моллюсков *X. derbentina* размеры различных отделов совокупительного аппарата оказываются коррелированы друг с другом, а также с большим диаметром раковины (табл. 3). Наиболее высокая связь отмечается между размерами раковины и диаметром дистального отдела пениса ( $r = 0,92$ ). Можно ожидать, что наличие положительной связи между размерами отдельных органов совокупительного аппарата и размерами раковины может порождать механическую несовместимость половых аппаратов моллюсков, что препятствует нормальной копуляции между особями с крайними размерами раковины и, наоборот, способствует повышению вероятности скрещивания особей со сходными размерами раковины.

### Выводы

Таким образом, для различных популяций наземных моллюсков рода *Xeropicta* отсутствует ассортативность при выборе полового партнера в отношении особенностей пигментации раковины, однако, как правило, имеет место положительная ассортативность в отношении размеров раковины. При этом имеет место повышенная вероятность для нормальной копуляции у моллюсков, имеющих сходные размеры раковины, тогда как моллюски с крайними размерами раковины копулируют очень редко. Очевидно, это обусловлено наличием механической несовместимости совокупительного аппарата у особей с крайними размерами раковины, вследствие высокой положительной связи между размерами раковины и промерами

отдельных частей совокупительного аппарата. Однако, тем не менее, имеются отдельные межпопуляционные отличия механизма формирования селективности в выборе полового партнера.

Таблица 3.

Значение коэффициентов корреляции между размерами отдельных отделов совокупительного аппарата и размерами раковины наземных моллюсков *X. derbentina* из популяции в г. Николаев, собранных в 1996 г.

Показатели	d <sub>1</sub>	d <sub>2</sub>	d <sub>3</sub>	d <sub>4</sub>	d <sub>5</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>p</sub>
БД	0,59*	0,81*	0,86*	0,92*	0,61*	0,73*	0,61*	0,69*
d <sub>1</sub>		0,74*	0,76*	0,61*	0,27	0,63*	0,55*	0,61*
d <sub>2</sub>			0,86*	0,74*	0,76*	0,53*	0,45*	0,51*
d <sub>3</sub>				0,88*	0,50*	0,75*	0,48*	0,61*
d <sub>4</sub>					0,58*	0,65*	0,47*	0,57*
d <sub>5</sub>						0,14	0,20	0,18
h <sub>1</sub>							0,77*	0,90*
h <sub>2</sub>								0,97*

Примечание. \* -  $p < 0,05$ .

### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Clarke B.C., Arthur W., Horsley D.T., Parkin D.T. Genetic variation and natural selection in pulmonate molluscs // In: Pulmonates (Eds. V.Fretter and J.F.Peake). Vol. 2A. – N.Y.: Academic Press, 1978. – P. 219-270.
2. Cain A.J. Ecology and ecogenetic of terrestrial molluscan populations // In: The Mollusca. Ecology (Ed. W.D. Russel-Hunter). Vol.6. – London: Academic Press, 1983. – P. 597-647.
3. Baur B. Random mating by size in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*: experiments and an explanation // Anim.Behav. – 1992. – V. 43. – P. 511-518.
4. McCracken G.F., Brussard P.F. Self-fertilization in the white-lipped land snail *Triodopsis albolabris* // Biol.J.Linn.Soc. – 1980. – V. 14. – P. 429-434.
5. Lucarz A. Evidence of an egg-laying factor in the prostatic secretions of *Helix aspersa* // Comp.Biochem. and Physiol. – 1991. – V. 100. – P. 839-843.
6. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. – М.: Мир, 1978. – 555 с.
7. Яблоков А.В. Популяционная биология. – М.: Высш.школа, 1987. – 303 с.
8. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea / Фауна СССР. Моллюски. Т.3, вып. 6, № 117. – Л.: Наука, 1978. – 484 с.
9. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
10. Крамаренко С.С. Особенности скрещивания и репродукции наземных моллюсков *Xeropicta derbentina* (Pulmonata, Hygromiidae) на северной границе ареала // Вестн.зоол. – 2002. – Т. 36, № 5. – С. 55-60.
11. Матеев П.В. Приспособительная изменчивость и процесс видообразования у среднеазиатских наземных моллюсков семейства Enidae // Зоол.журн. – 1959. – Т. 33, № 10. – С. 1518-1536.
12. Крамаренко С.С. Новые данные о межпопуляционной изменчивости половой системы наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) Крыма // Зоол.журн. – 1996. – Т. 75, № 9. – С. 1430-1433.

**Крамаренко С.С., Попов В.Н.** Селективность в выборе полового партнера наземными моллюсками рода *Xeropicta Monterosato, 1892* (Gastropoda; Pulmonata; Hygromiidae) юга Украины  
Показано, что для различных популяций наземных моллюсков рода *Xeropicta* отсутствует ассортативность при выборе полового партнера в отношении особенностей пигментации раковины, однако, как правило, зарегистрирована положительная ассортативность в отношении размеров раковины. При этом имеет место повышенная вероятность для нормальной копуляции у моллюсков, имеющих сходные размеры раковины, тогда как моллюски с крайними размерами раковины копулируют очень редко. Очевидно, это обусловлено механической несовместимостью совокупительного аппарата у особей с крайними размерами раковины, вследствие высокой положительной связи между размерами раковины и промерами отдельных частей совокупительного аппарата. Однако, тем не менее, имеются отдельные межпопуляционные отличия механизма формирования селективности в выборе полового партнера.

**Kramarenko S.S., Popov V.N. Nonrandom mating selection in the land snail genus *Xeropicta* Monterosato, 1892 (Gastropoda; Pulmonata; Hygromiidae) of the Southern Ukraine**

*Shown, that for diverse populations of the land snail genus *Xeropicta* is not nonrandom mating attached to selection of sexual partner in point of shell pigmentation peculiarities, however, as regulations, has a place positive nonrandom selection in point of shell size. Here with has a place a raised probability for normal copulation for molluscs, having the similar shell size, whereas molluscs with extreme shell size are copulated very thinly.*

*Evidently, this conditioned by presence of mechanical incompatibility of the sexual system in individuals with extreme shell size, because of high positive correlation between shell size and size of the separate parts of the sexual system. However, nevertheless, there are the interpolation peculiarities of the forming nonrandom mating selection.*