

УДК 594.38

С.С. Крамаренко¹, Н.В. Сверлова²

КОНХОЛОГІЧНІ ПАРАМЕТРИ ВІНОГРАДНОГО СЛИМАКА *HELIX POMATIA* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) НА ПІВДНІ УКРАЇНИ ЯК МОЖЛИВИЙ НАСЛІДОК КЛІМАТИЧНОЇ СЕЛЕКЦІЇ

Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. Конхологические параметры виноградной улитки Helix pomatia (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на юге Украины как возможное следствие климатической селекции // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2005. – Вип. 21. – С. 157-164.

Проведен сравнительный анализ конхологических признаков наземного моллюска *H. pomatia* на западе Украины и в маргинальных популяциях, распространенных на юго-восточной границе видového ареала. Показано, что в краевых популяциях происходит уменьшение размеров раковины, однако ее основные индексы при этом не изменяются. Это может быть обусловлено повышением скорости завивания раковины в южноукраинских популяциях виноградной улитки. Обсуждается возможная роль климатической селекции в формировании конхиометрической изменчивости *H. pomatia* из маргинальных популяций.

Kramarenko, S., Sverlova, N. Conchological features of the land snail Helix pomatia (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in Southern Ukraine as a possible consequence of the climatic selection // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2005. – 21. – P. 157-164.

A comparative analysis of the conchology features of the land snail *H. pomatia* from Western Ukraine and marginal populations widespread on the southeast edge of the species area has been conducted. It shows the decrease in the shell size in the marginal populations, however the basic shell indexes remain unchanged. This fact may be explained by the rise in spire growth speed in the South-Ukrainian populations of *H. pomatia*. A possible role of the climatic selection in the formation of the conchiometry variability of *H. pomatia* from the marginal populations has been analyzed.

Виноградний слимак *Helix pomatia* Linnaeus, 1758 розповсюджений у багатьох європейських країнах [17, 19], використовується як об'єкт промислового розведення. На території України проходить східна межа його видového ареалу [9], дещо розширена за рахунок антропохорії [6]. На заході країни *H. pomatia* є звичайним компонентом наземних малакокомплексів у природних або антропогенно трансформованих біотопах. У Північно-Західному Причорномор'ї популяції цього виду трапляються значно рідше [2, 7], що, імовірно, пов'язане з менш сприятливими для *H. pomatia* кліматичними умовами степової зони. Літературні дані щодо розмірних характеристик черепашок виноградного слимака в Україні також стосуються її західного регіону [8, 10].

Черепашки *H. pomatia* є загалом досить мінливими стосовно розмірів і форми, що простежується у межах цілого ареалу [19] або для окремих його частин [10, 16]. Можна припустити, що ця мінливість має адаптаційне значення та дозволяє популяціям *H. pomatia* пристосовуватися, насамперед, до конкретних кліматичних і мікрокліматичних умов заселених ними біотопів. У такому випадку можливі наслідки впливу кліматичної селеції на конхологічні параметри модельного виду повинні найчіткіше виявлятися на межах його ареалу, зокрема, на південно-східній межі у Північно-Західному Причорномор'ї. Отже, конхиометричні дослідження

маргінальних популяцій *H. pomatia* на півдні України можуть зробити внесок до вирішення ширшої наукової проблеми, пов'язаної з оцінкою ступеня адаптивності внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості конхологічних параметрів у наземних моллюсків.

Тому об'єктом проведених досліджень стали конхологічні адаптації наземних моллюсків, проаналізовані на прикладі маргінальних популяцій *H. pomatia*, а основними завданнями – виявлення відмінностей у конхологічних параметрах модельного виду на півдні та заході України, інтерпретація отриманих результатів з точки зору можливого прояву кліматичної селекції на південно-східній межі видового ареалу.

Матеріал і методика досліджень

Було обміряно 2 вибірки *H. pomatia* з півдня України: 1) Миколаївська обл., Первомайський р-н, Мігійський каньйон, ліс у заплаві р. Південний Буг; 23 черепашки живих особин, зібраних у травні 1995 р.; 2) Одеська обл., м. Ізмаїл; 20 порожніх черепашок, зібраних у листопаді 2004 р. у межах міського парку.

В якості контролю було використано черепашки з основного фонду Державного природознавчого музею НАН України (далі – ДПМ), зібрані переважно на території Львівської, Івано-Франківської та Тернопільської, рідше – Чернівецької та Закарпатської областей у часовий період від другої половини (кінця) ХІХ ст. до початку ХХІ ст. [4]. Загалом обміряно 63 черепашки з 25 одиниць зберігання (інв. №№ 140-144, 146, 148-155, 161, 163-165, 217, 218, 1935, 1962, 1963, 1994, 1995).

Для промірів використовували лише черепашки статевозрілих особин з повністю сформованими елементами устя – губою, колумелярним і палатальним відворотами. З аналізу були вилучені екземпляри, які зазнали суттєвих ушкоджень на одному з етапів формування черепашки, що могло вплинути на її кінцеві форми та розміри, а також черепашки з обламаними краями устя. Не було враховано також одну черепашку *H. pomatia*, закручену ліворуч (інв. № 143), оскільки зміна напрямку закручування черепашки призвела також до суттєвої зміни її форми.

На усіх черепашках штангенциркулем з точністю до 0,1 мм вимірювали висоту черепашки (ВЧ), її великий (ВД) і малий (МД) діаметри, висоту (ВУ) і ширину (ШУ) устя [9, 14]. МД вимірювали таким чином, що він відповідав ВД цієї самої черепашки за 0,3 оберту до її завершення. Кількість обертів (КО) вираховували з точністю до 0,05 оберту за найуживанішою для цього методикою [14]. На підставі отриманих промірів були вираховані об'єм черепашки (ОЧ) і площа устя (ПУ) за наступними формулами [1]:

$$\begin{aligned} \text{ОЧ} &= \text{ВД}^2 \cdot \frac{1}{2} \text{ВЧ}; \\ \text{ПУ} &= (\pi \cdot \text{ВУ} \cdot \text{ШУ}) / 4. \end{aligned}$$

Для усіх конхіометричних ознак, а також їх відношень, були розраховані середні значення та статистичні похибки (*SE*) на підставі загальноживаних методик [3]. Усю біометричну обробку матеріалу було проведено за допомогою пакету прикладних програм STATISTICA v.5.5.

Результати досліджень

Хоча у фондовій колекції наземних моллюсків ДПМ [4] на даний час відсутні вибірки *H. pomatia*, достатньо великі для проведення конхіометричних досліджень, сукупність представлених у них черепашок досить добре відображає загальну мінливість їх форми та розмірів на заході України [10]. Тому порівняння цих матеріалів з окремими вибірками, зібраними на південно-східній межі ареалу, може виявити деякі специфічні риси останніх.

Літературні дані свідчать про значну мінливість ВЧ і ВД в усіх частинах видового ареалу *H. pomatia* (табл. 1). Найширші межі коливань цих параметрів та їх найбільші максимальні значення можна знайти в огляді Дж.Тейлора [19], який узагальнив дані різних європейських малакологів. Як найтипівіші розміри для Середньої Європи (насамперед, для Німеччини) називають 38 мм [11] або 38-40 мм [13] для обох параметрів. На заході України ці розміри є у середньому дещо більшими, а на півдні – меншими (табл. 2). Це зменшення розмірів черепашки виноградного слимака на південно-східній межі ареалу обумовлюється, насамперед, зниженням верхньої межі розмірів, тоді як нижня межа відповідає середнім її показникам для виду в цілому.

Таблиця 1

Межі коливань двох основних метричних параметрів на черепашках *H. pomatia* за даними різних авторів та результатами власних досліджень

Територія	Висота черепашки (ВЧ), мм	Великий діаметр (ВД), мм
Літературні дані		
Захід України та прилеглі р-ни Польщі [10]	34 – 56	34 – 55
Чернівецька та південь Івано-Франківської обл. [8]	28 – 51	27 – 49
Різні частини Європи [9]	38 – 45	37 – 47
Переважно Середня Європа [11; 12]	33 – 55	28 – 55
Північна і Середня Європа [17]	30 – 50	32 – 50
Для цілого ареалу [19]	28 – 70	28 – 68
Результати власних досліджень		
Захід України (фонди ДПМ)	31 – 54	34 – 53
Південь України	33 – 41	33 – 41

У таблиці 2 наведено статистичні показники щодо основних конхологічних промірів *H. pomatia* на заході України (змішана вибірка) та двох популяцій на півдні. Як видно з результатів дисперсійного аналізу Р.А.Фішера (табл. 2), для усіх конхіометричних ознак, включно з вирахованими об'ємом черепашки та площею устя, нуль-гіпотеза відхиляється на третьому рівні значущості. При цьому аналіз гомогенності (тест Т'юкі) виявив, що для усіх ознак, за винятком кількості обертів, обидві вибірки з півдня України не відрізняються між собою, але вірогідно відрізняються від західноукраїнських черепашок *H. pomatia* (табл. 2). Відносно кількості обертів гомогенну групу формують черепашки виноградного слимака з

м. Ізмаїл та заходу України, тоді як молюски з Мігійського каньйону мають вірогідно менше значення цього показника.

Таблиця 2

Середні значення ($\pm 1 SE$) метричних параметрів черепашок *H. pomatia* на півдні та заході України

Проміри черепашки ¹	Південь України		3. Захід України (n = 63)	F-критерій Фішера ²	Тест на гомогенність вибірок ³ (post-hoc analysis)
	1. Мігійський каньйон (n = 23)	2. м. Ізмаїл (n = 20)			
КО	4,33 \pm 0,04	4,51 \pm 0,04	4,56 \pm 0,02	14,07	1 – (23)
ВЧ	36,90 \pm 0,39	36,09 \pm 0,33	42,67 \pm 0,54	39,63	(12) – 3
ВД	35,40 \pm 0,29	36,22 \pm 0,42	42,11 \pm 0,55	41,57	(12) – 3
МД	30,11 \pm 0,24	30,68 \pm 0,32	35,86 \pm 0,44	47,41	(12) – 3
ВУ	26,48 \pm 0,26	25,90 \pm 0,28	30,49 \pm 0,42	32,70	(12) – 3
ШУ	23,20 \pm 0,18	22,64 \pm 0,30	26,36 \pm 0,37	25,94	(12) – 3
ОЧ	23212,5 \pm 568,5	23794,7 \pm 717,0	38947,5 \pm 1528,2	33,22	(12) – 3
ПУ	482,8 \pm 8,2	461,2 \pm 10,9	638,18 \pm 18,0	26,91	(12) – 3

Примітки: 1. Скорочення ознак див. у методиці. ОЧ вказано у мм³; ПУ – в мм²; усі інші проміри, за винятком КО, – у мм; 2. Для усіх значень критерію Фішера $p < 0,001$; 3. У дужках наведено номери вибірок, середні яких вірогідно не відрізняються між собою.

На даний час можна вважати встановленим, що кінцеві розміри черепашки визначаються у наземних молюсків взаємодією спадковості з впливом зовнішнього середовища, причому генетична компонента може становити близько 50-70% [15]. Тому зменшення розмірів черепашок модельного виду на півдні України, виявлене у даному дослідженні, або, очевидно, у дещо теплішому і сухішому міському біотопі на заході України [8] не можна розглядати лише з точки зору пригнічення ростових процесів у менш сприятливих умовах навколишнього середовища. Такі умови повинні також сприяти відбору найбільш пристосованих до них генетично обумовлених модифікацій черепашки (стосовно її загальних розмірів та форми як співвідношення окремих параметрів).

З іншого боку, такі важливі специфічні для виду ознаки, як співвідношення окремих ознак (індекси), можуть бути фіксованими, незалежно від різноманітності умов існування окремих популяцій. У таблиці 3 наведено середні значення деяких індексів черепашки *H. pomatia* з різних регіонів України.

Серед розглянутих індексів найстабільнішими є відношення ВУ/ВЧ та МД/ВД, що обумовлено, насамперед, високим рівнем онтогенетичного зв'язку між ними. Не відмічається вірогідних відмінностей між південно- і західноукраїнськими черепашками виноградного слимака також стосовно пропорцій устя (індекс ВУ/ШУ).

Для інших трьох індексів черепашки нуль-гіпотеза відхиляється на другому-третьому рівні значущості (табл. 3). При цьому формування гомогенних вибірок має різний характер. Для відношення ШУ/ВД дві проаналізовані вибірки з півдня

України відрізняються вірогідно, тоді як ізмаїльські особини за цією ознакою подібніші до західноукраїнських.

Ще складніше взаємовідносини між двома південноукраїнськими та західноукраїнською вибірками *H. pomatia* у відношенні індексу глобулярності черепашки (ВЧ/ВД). Мігійська та ізмаїльська вибірки вірогідно не відрізняються за цією пропорцією від черепашок із заходу України, але між ними має місце значний хіатус (табл. 3)

Таблиця 3

Середні значення (± 1 SE) індексів черепашок *H. pomatia* на півдні та заході України

Індекси черепашки ¹	Південь України		3. Захід України (n = 63)	F-критерій Фішера ²	Тест на гомогенність вибірок ³ (post-hoc analysis)
	1. Мігійський каньйон (n = 23)	2. м. Ізмаїл (n = 20)			
ВУ/ВЧ	0,718 \pm 0,006	0,718 \pm 0,006	0,715 \pm 0,004	0,15	(123)
ШУ/ВД	0,655 \pm 0,004	0,625 \pm 0,004	0,626 \pm 0,003	22,02*	1 – (23)
ВЧ/ВД	1,043 \pm 0,009	0,998 \pm 0,009	1,014 \pm 0,006	5,56*	(13) – (23)
МД/ВД	0,851 \pm 0,005	0,847 \pm 0,004	0,852 \pm 0,003	0,27	(123)
ВУ/ШУ	1,142 \pm 0,007	1,145 \pm 0,007	1,158 \pm 0,004	2,69	(123)
ОЧ/ПУ	48,02 \pm 0,66	51,51 \pm 0,72	60,10 \pm 0,79	53,21*	(12) – 3

Примітки: 1. Скорочення ознак див. у методиці; 2. Зірочкою (*) позначено значення критерію Фішера, за якими $p < 0,01$; 3. Аналогічно до таблиці 2.

Із зменшенням розмірів черепашки зменшується й відношення її об'єму до площі устя (табл. 3). Якщо використати показник ОЧ для оцінки кількості вологи, накопиченої в організмі, а ПУ – для швидкості її втрати внаслідок випаровування через устя, з підвищенням середніх температур можна було б очікувати збільшення відношення ОЧ/ПУ, отже, збільшення загальних розмірів черепашки. Проте для маргінальних популяцій *H. pomatia* на півдні України спостерігається протилежна тенденція. Із зменшенням розмірів при збереженні відносно сталої форми повинно також збільшуватися відношення поверхні черепашки до її об'єму. Це мало б бути несприятливим для південних популяцій, оскільки збільшувало б ризик поглинання надлишкової кількості теплової енергії. Не виключено, однак, що інші фізичні процеси, пов'язані з тепловим обміном у наземних молюсків (випромінювання теплової енергії черепашкою, теплопередача між різними частинами черепашки та між черепашкою і тілом молюска) компенсують цей недолік і, навпаки, стимулюють відбір дрібніших форм у ксеротермніших біотопах.

Під час проведення комплексних фенетико-конхіометричних досліджень *Seraea hortensis* (Müller, 1774) у Львові [5] було встановлено, що у сусідніх колоніях або у частинах однієї великої колонії за відсутності суттєвих біотопічних відмінностей спостерігається зменшення середніх розмірів черепашок при зростанні частки темніших фенотипів. Оскільки при цьому аналогічно зменшуються й розміри світлих фенотипів (жовті та білі черепашки без смуг), цю тенденцію не можна інтерпретувати як наслідок пригнічення росту молюсків з темнішими черепашками. Для пояснення такої закономірності потрібно припустити:

1) що у колоніях *C. hortensis* постійно відбувається відбір особин з оптимальним співвідношенням розмірів черепашки та її забарвлення, які разом утворюють оптимальні фізичні властивості черепашки у конкретних умовах зовнішнього середовища [18];

2) що розміри черепашки успадковуються незалежно або відносно незалежно від забарвлення.

Оскільки ефект темнішого забарвлення черепашки можна порівняти з дією підвищених зовнішніх температур з точки зору можливості поглинання більшої кількості теплової енергії, зменшення розмірів черепашок *H. pomatia* на півдні України та загалом у ксеротермних біотопах може мати однакову функціональну основу зі зменшенням розмірів черепашок у “темніших” колоніях *C. hortensis* у Львові. Ці явища, безумовно, вимагають подальшого дослідження та аналізу.

Хоча існує певна залежність між КО і ВД (рисунок), зменшення розмірів черепашки *H. pomatia* на півдні України не є обумовленим лише зменшенням кількості обертів. Це можна продемонструвати наступним чином. Згідно з методикою проведених досліджень, середнє значення МД можна приблизно вважати середнім значенням ВД у випадку, якби процес формування усіх черепашок завершився на 0,3 оберти раніше. Це значення є навіть дещо заниженим, оскільки ВД у повністю сформованих черепашок трохи збільшується завдяки палатальному відвороту устя. Таким чином, при середній кількості обертів 4,26 середнє значення ВД у досліджених західноукраїнських черепашок *H. pomatia* дещо перевищувало би 35,86 мм. А черепашки з Мігійського каньйону були меншими навіть при більшій кількості обертів (у середньому – 4,33).

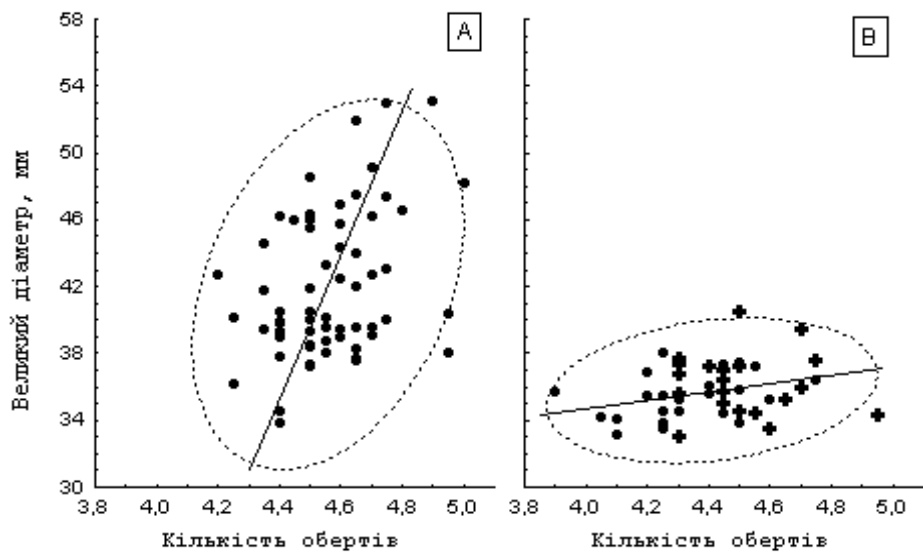


Рис. Залежність між ВД та КО у моллюсків *H. pomatia* із заходу (А) та півдня (В) України. Хрестиками відмічені особини з ізмаїльської вибірки.

Було також встановлено, що характер залежності між КО та ВД серед південно-та західноукраїнських *H. pomatia* має значні відмінності (рисунок). При цьому можна відмітити, що серед обох популяцій з півдня України має місце подібна залежність ВД від КО. Тому крупніші ізмаїльські черепашки можна розглядати як мігійські, кількість обертів яких збільшена у середньому приблизно на 0,2 оберти. А черепашки виноградного слимака із західного регіону України відрізняються, насамперед, швидкістю наростання черепашки в ширину. Хоча в останньому випадку не виключено, що така картина залежності ВД від КО (рисунок, А) обумовлена також частково збірним характером матеріалу, який об'єднував черепашки з багатьох популяцій.

Висновки

У популяціях виноградного слимака *H. pomatia*, які мешкають на південно-східній межі видового ареалу у Північно-Західному Причорномор'ї, спостерігається зменшення загальних розмірів черепашки при збереженні відносної сталості її форми. Остання проявляється у подібних значеннях більшості індексів – відношень метричних ознак черепашки. Зменшення розмірів у досліджених маргінальних популяціях *H. pomatia* може бути обумовлено підвищенням швидкості завивання їх черепашки, про що свідчить також різний характер залежності між КО і ВД на півдні та заході України. Проте для точнішої інтерпретації цих особливостей з точки зору можливої кліматичної селекції на межі видового ареалу необхідним є обстеження більшої кількості вибірок з різних регіонів України та з різних типів біотопів, а також порівняння отриманих даних з результатами конхіометричних досліджень інших представників надродина Helicoidea.

1. Крамаренко С.С. Некоторые методы популяционной биологии наземных моллюсков. – Николаев, 1995. – 40 с.
2. Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. Наземная малакофауна (Gastropoda, Pulmonata) Николаевской области // Вестн. зоологии. – 2001. – Т. 35, № 2. – С. 75-78.
3. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш.школа, 1980. – 293 с.
4. Сверлова Н.В. Наземні моллюски. – Львів, 2004. – 200 с. (Наукові колекції Державного природознавчого музею. Вип. 1).
5. Сверлова Н.В. Изменчивость конхологических параметров в городских колониях *Cerpea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища: Зб. наук. праць. – Житомир: Волинь, 2004. – С.168-171.
6. Сверлова Н.В., Кирпан С.П. Роль великих міст у розселенні деяких видів наземних моллюсків (Gastropoda, Pulmonata) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Зб. наук. праць. – Львів: Ліга-Прес, 2004. – Вип. 5. – С. 247-252.
7. Сверлова Н.В., Крамаренко С.С., Шклярчук А.Н. Наземная малакофауна Северо-Западного Причерноморья: основные результаты и перспективы исследований // Материалы конф. "Чтения памяти А.А. Браунера". – Одесса: АстроПринт, 2000. – С. 29-34.
8. Хлус Л.М., Хлус К.М., Грицюк С.Б. Мінливість конхологічних ознак *Helix pomatia* L. у зв'язку з рівнем антропогенного навантаження // Наук. вісник УжНУ. Серія: Біологія. – 2001. – Вип. 10. – С. 90-93.
9. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. – Л.: Наука, 1978. – 384 с. (Фауна СССР. Моллюски; Т. 3, вып. 6. Нов. сер., № 117).
10. Bąkowski J. Mięczaki (Mollusca). – Lwów: Wyd-wo Muzeum im. Dzieduszyckich, 1891. – 264 s.

11. Clessin S. Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna. – 2. Aufl. – Nürnberg: Bauer & Raspe, 1884. – 658 s.
12. Clessin S. Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. – Nürnberg: Bauer & Raspe, 1887. – 858 s.
13. Frömmling E. Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. – Berlin: Duncker & Humblot, 1954. – 404 s.
14. Glöer P., Meier-Brook C. Süßwassermollusken. Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland. – 12. Aufl. – Neustadt, 1998. – 136 s.
15. Goodfriend G.A. Variation in land-snails shell form and size its causes: a review // Syst. Zool. – 1986. – Vol. 35. – P. 204-223.
16. Hazay J. Die Molluskenfauna von Budapest // Malakozool. Bl., Neue Folge. – 1881. – B. 3. – S. 1-69.
17. Kerney M.P., Cameron R.A.D., Jungbluth J.H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. – Hamburg; Berlin: Parey, 1983. – 384 s.
18. Sverlova N. Landschnecken-Farbpolymorphismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malak. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2004. – B. 22. – S. 131-145.
19. Taylor J.W. Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. – Leeds, 1914. – Vol. 3. – 522 p.

¹Миколаївський державний аграрний університет,

²Державний природознавчий музей НАН України, Львів