

УДК 594.38

Н.В. Сверлова, С.П. Кирпан

**ФЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ *CEPAEA VINDOBONENSIS*  
(GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) НА ЗАХОДІ УКРАЇНИ**

Сверлова Н.В., Кирпан С.П. Фенетическая структура популяций *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на западе Украины // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2004. – 19. – С. 107-114.

В популяциях *C. vindobonensis* на западе Украины зарегистрирован полиморфизм по характеру полосатости раковины и цвету полос. Три основные морфы (12345, 1(23)45 и 10345) присутствовали во всех исследованных популяциях. Вместе они составляли более 90% раковин в каждой выборке. Всего среди 2986 раковин из 18 выборок зарегистрировано 7 морф. Фенетическая структура популяций *C. vindobonensis* на западе Украины в целом сходна с таковой из других частей видового ареала, но с относительно высокой частотой встречаемости раковин со слившимися полосами. Повышенная концентрация таких раковин наблюдается в биотопах с особыми микроклиматическими условиями. В отличие от других видов *Cepaea*, рисунок раковины *C. vindobonensis* слабо изменяется в онтогенезе. Возле г. Ивано-Франковск найдены очень редкие для *C. vindobonensis* раковины с гиалозонатными полосами.

Sverlova, N., Kirpan, S. Polymorphic structure of *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) populations in Western Ukraine // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2004. – 19. – P. 107-114.

The shell banding and band colour polymorphism was registered in *C. vindobonensis* populations in Western Ukraine. Three basic morphs (12345, 1(23)45, 10345) were presented in all studied populations. They put together more than 90% of shells in every sample. Altogether 7 morphs were registered out of 2.986 shells from 18 samples. Polymorphic structure of *C. vindobonensis* populations in Western Ukraine is similar in general to the one existing in other parts of species area, but distinguish oneself with relatively high frequency of shells with fused bands. The increased concentration of those shells is observed in the biotops with special microclimatic conditions. In contrast to other *Cepaea* species, the shell pattern of *C. Vindobonensis* slightly changes in ontogenesis. Shells with hyalozonate bands which are very rare for *C. vindobonensis* were found near Ivano-Frankivsk.

Порівняно з іншими представниками роду *Cepaea* – *C. nemoralis* (L.) і *C. hortensis* (Müll.), фенетична структура популяцій цепей австрійської *C. vindobonensis* (Fér.) залишається дослідженою досить слабо і лише для окремих ділянок видового ареалу [2, 10, 11, 13]. Частково це обумовлено характером географічного розповсюдження *C. vindobonensis* (переважно південно-східна частина Європи), оскільки найґрунтовніші дослідження поліморфізму цепей були зосереджені у минулому столітті в Англії, Франції та Німеччині. Але головною причиною є менш виражений поліморфізм у забарвленні черепашок цього виду [10, 13].

*C. vindobonensis* – степовий вид, на заході України населяє переважно ксеротермні біотопи з розрідженою деревно-чагарниковою рослинністю або без неї. В умовах лісостепової зони такі біотопи не лише розміщені досить мозаїчно, але й часто зазнають значних антропогенних змін, пов'язаних з їх сільськогосподарським використанням, розробкою піщаних і вапнякових кар'єрів, забудовою тощо. Хоча

популяції *C. vindobonensis* нерідко зберігаються навіть в умовах сильного антропогенного впливу, наприклад, по краях кар'єрів, полів, на узбіччі доріг, у межах населених пунктів [2, 4], структура таких популяцій може бути зміненою. Це стосується, зокрема, фенетичної структури невеликих ізольованих популяцій, у формуванні якої посилюється значення випадкових популяційно-генетичних чинників (ефект засновника, дрейф генів). Для аналізу можливих антропогенно обумовлених змін фенетичної структури популяцій модельного виду необхідно спочатку з'ясувати загальну картину поліморфізму забарвлення черепашок на дослідженій території. Вирішенню цього питання й присвячена дана робота.

### Матеріал і методика досліджень

Для визначення фенетичної структури популяцій було проаналізовано фенотипи 2986 повністю сформованих черепашок *C. vindobonensis* з 18 вибірок, зібраних у квітні 2003 і 2004 рр. у межах Львівської та Івано-Франківської областей. Довжина досліджених ділянок не перевищувала 50–100 м. Збори були представлені порожніми черепашками, серед яких не враховували сильно знебарвлені екземпляри з погано помітними смугами, та живими моллюсками, знайденими в активному стані або у закритих епіфрагмою черепашках. Частка живих моллюсків у вибірці не перевищувала 10%, що пов'язане з відносно невисокою щільністю популяцій *C. vindobonensis* на заході України та раннім періодом збору, коли моллюски лише починають виходити з зимової сплячки.

Вибірки та, відповідно, досліджені ділянки позначено великими латинськими літерами. Однією літерою та цифрами позначено сусідні ділянки, відстань між якими не перевищує 50 м за умови відсутності природних або антропогенних бар'єрів. Бар'єрами не вважали стежки або нешироку ґрунтову дорогу (між ділянкою Н1 та ділянками Н2 і Н3), які не є суттєвими перешкодами для локомоторної активності цепей [4]. Група вибірок, позначена однією літерою, репрезентує частини однієї великої колонії *C. vindobonensis*. Якщо на одній ділянці збір проводили 2 роки поспіль, до коду вибірки додано позначки "a" і "b".

Усі досліджені вибірки були зібрані у ксеротермних біотопах з сильно розрідженою деревно-чагарниковою рослинністю або повністю без неї, переважно на схилах південної або південно-західної експозиції, де популяції *C. vindobonensis* досягають найбільшої щільності. Далі наведено перелік досліджених ділянок.

А–Е – Львівська обл., м. Львів, регіональний ландшафтний парк "Знесіння" (ділянки від А до С репрезентують західну частину парку біля вул. Мусоргського і вул. Кордуби; ділянки D і E – його західну частину з г. Хомець):

А1 – схил західної експозиції, 17.04.2003 р.;

А2 – невеликий пагорб поруч з А1, моллюски зібрані переважно на його західному та південному схилі, 20.04.2003 р.;

В – пустир на місці колишнього звалища промислових відходів, 17.04.2003 р. і 3.04.2004 р.;

С – район закинутого піщаного кар'єру:

С1 – схил східної та північно-східної експозиції, 17.04.2003 р.;

С2 – протилежний бік того самого пагорба, західна і південно-західна експозиція, 20.04.2003 р.;

С3 – південний схил та вершина сусіднього пагорба, 20.04.2003 р.;

D – південний (відкритий) схил г. Хомець, 16.04.2003 р. і 10.04.2004 р.;

E – схил західної експозиції біля залізничної колії:

E1 – 40 м схилу, 16.04.2003 р.;

E2 – наступні 20 м схилу, 10.04.2004 р.;

F і G – Львівська обл., Миколаївський р-н, ок. м. Миколаїв, по краях старих вапнякових кар'єрів, 26.04.2003 р.:

F – схил південної та південно-західної експозиції;

G – верхня частина схилу південно-західної експозиції;

H – Львівська обл., Золочівський р-н, ок. м. Золочів, 16.04.2004 р.:

H1 – похилий схил південно-західної експозиції;

H2 – протилежний схил гори північно-східної експозиції, довжиною 80 м;

H3 – наступні 20 м того самого схилу;

I – Івано-Франківська обл., ок. м. Івано-Франківськ, Вовчинецькі гори, схил південно-західної експозиції, 13.04.2004 р. (дві ділянки довжиною 50 м, відстань між ділянками – 35 м).

Фенотипи визначали та записували за загальноживаною методикою [3]. Злитими вважали смуги, якщо вони були повністю або частково з'єднані за 90° останнього оберту до устя. Для аналізу фенетичної структури були використані наступні показники [1]:

1) показник внутрішньопопуляційної різноманітності ( $\mu$ ) для оцінки ступеня фенетичної різноманітності у вибірці (популяції);

2) частка рідкісних морф (h) для характеристики структури цієї різноманітності;

3) показник подібності фенетичної структури (r) двох або більшої кількості вибірок (колоній, популяцій).

Для аналізу онтогенетичних змін у забарвленні черепашок цепей використовували лише повністю сформовані черепашки з наявними 5 смугами, а фенотипи визначали послідовно на 4 ділянках черепашки: за 360°, 90° і 45° до устя, а також безпосередньо перед устям. Це дало змогу оцінити зміни у забарвленні черепашки під час побудови останнього оберту. Загалом проаналізовано 466 черепашок *C. vindobonensis*, зібраних у березні 2002 р. на ділянці пустиря площею 50 x 50 м (відповідає ділянці В у 2003-2004 рр.), а також черепашки 294 особин *C. hortensis*, зібраних у травні та серпні 2003 р. на ділянці Стрийського парку аналогічної площі.

Автори висловлюють подяку В.І. Сверлову за допомогу у зборі цепей.

### Результати досліджень

Черепашки *C. vindobonensis* на заході України є поліморфними за наступними ознаками:

1) відсутність окремих смуг на черепашці (у стандартному випадку на черепашці присутні 5 смуг);

2) зливання сусідніх смуг між собою;

3) колір смуг.

Фонове забарвлення черепашки змінюється переважно від сірувато-білого до жовтуватого, але ця мінливість не обов'язково носить дискретний характер,

необхідний для виділення фенів. Крім того, первинний колір основи не завжди можна встановити для частково знебарвлених порожніх черепашок, а часом навіть для черепашок живих особин. Це ж стосується кольору смуг, оскільки нормально пігментовані (темні) смуги з часом можуть знебарвлюватися і нагадувати світлозабарвлені смуги, властиві для форми “*pallescens*”. Тому, кількісний розподіл морф проаналізований лише за типом смугастості черепашки (табл. 1).

Таблиця 1

Фенетична структура досліджених вибірок *C. vindobonensis*

	Код вибірки								
	A1	A2	Ba	Bb	C1	C2	C3	Da	Db
<b>Фенотипи:</b>									
12345	71,3	52,8	75,6	70,7	73,8	74,2	62,3	90,6	89,2
1(23)45	23,5	43,8	19,9	28,0	21,5	25,8	30,2	3,6	3,1
(12)345	–	1,1	0,2	–	–	–	1,9	–	–
(123)45	4,3	1,1	0,9	–	1,5	–	–	–	–
(123)(45)	–	–	–	–	–	–	–	–	–
10345	0,9	1,1	2,8	1,2	3,1	–	5,7	5,1	6,1
12045	–	–	0,5	–	–	–	–	0,7	1,5
10045	–	–	–	–	–	–	–	–	–
12340	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<b>N</b>	115	89	423	82	65	62	53	138	65
<b>m</b>	4	5	6	3	4	2	4	4	4
<b>Смуги (колір):</b>									
нормальні	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>pallescens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
гіалозонатні	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<b>Індекси:</b>									
$\mu$	2,66	2,91	2,88	2,19	2,63	1,88	2,94	2,11	2,23
$h$	0,34	0,42	0,52	0,27	0,34	0,06	0,27	0,47	0,44
$r$	0,966		0,986		0,955			0,999	
	Код вибірки								
	E1	E2	F	G	H1	H2	H3	I1	I2
<b>Фенотипи:</b>									
12345	83,4	85,7	29,7	57,8	55,6	81,4	79,5	65,8	70,8
1(23)45	3,5	8,0	52,2	29,4	2,8	2,5	6,6	26,7	22,8
(12)345	–	–	–	1,0	–	–	–	0,5	0,5
(123)45	–	–	8,5	2,0	–	–	–	1,6	–
(123)(45)	–	–	–	–	–	–	–	1,1	–
10345	12,5	5,7	7,6	9,8	40,3	16,1	13,9	4,3	5,5
12045	0,4	0,6	–	–	–	–	–	–	0,5
10045	–	–	–	–	1,4	–	–	–	–
12340	0,2	–	–	–	–	–	–	–	–
<b>N</b>	481	475	118	102	72	118	122	187	219
<b>m</b>	5	4	4	5	4	3	3	6	5
<b>Смуги (колір):</b>									
нормальні	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>pallescens</i>	+	+	–	–	–	–	–	+	?
гіалозонатні	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<b>Індекси:</b>									
$\mu$	2,45	2,33	3,42	3,44	2,77	2,14	2,31	3,38	2,85
$h$	0,51	0,42	0,15	0,31	0,31	0,29	0,23	0,44	0,43
$r$	0,988		0,941		0,955			0,983	

Примітки: частки окремих фенотипів у відсотках; N – загальна кількість черепашок; m – кількість морф. Подібність фенетичної структури (r) розрахована між сусідніми ділянками або між зборами на одній ділянці у різні роки.

На відміну від *C. nemoralis* і *C. hortensis* [13], на черепашках *C. vindobonensis* буває відсутньою переважно одна смуга, зрідка – декілька смуг [2, 10, 11, 13]. На черепашках форми “*pallascens*” світлі смуги можуть інколи майже повністю зливатися з нетипово темним фоновим кольором черепашки, створюючи вигляд черепашки без смуг. Але, за нашими попередніми спостереженнями, такі крайні варіанти прояву форми “*pallascens*” є більш властивими для півдня, ніж для заходу України. Для популяції *C. vindobonensis* на заході України (табл. 1), а також в інших частинах видового ареалу [2, 10, 11, 13] є типовою відсутність другої смуги на черепашці – морфа 10345. Присутність цієї морфи практично у всіх проаналізованих у даній роботі, обстежених авторами або описаних у літературних джерелах популяціях *C. vindobonensis*, часто досить висока частота трапляння (у проаналізованих західноукраїнських вибірках – до 40%, у середньому – близько 8%), а також спадковий характер цієї ознаки у спорідненого виду *C. nemoralis* [14] дозволяють припустити генетичну детермінованість морфи 10345 також у *C. vindobonensis*. У той самий час морфа 12045, яка періодично та з невеликою частотою трапляється у популяціях *C. vindobonensis* на заході (табл. 1) та півдні [2] України, а також в інших частинах видового ареалу [13], очевидно, є рідкісним фенотипічним проявом генотипу 12345, аналогічно до інших видів роду *Cepaea* [14].

Середня частота трапляння черепашок зі злитими смугами у досліджених західноукраїнських популяціях *C. vindobonensis* становить близько 21%, що значно перевищує більшість літературних даних [2, 10, 13]. Серед них виразно домінує морфа 1(23)45 (таб. 1), що можна охарактеризувати загалом як видоспецифічну ознаку [2, 10, 11, 13]. Фенотипи (12)345, (123)45, (123)(45) потрапляли до вибірок лише у випадку високої загальної частоти трапляння черепашок зі злитими смугами у популяції (на рівні 20–60%), але й тоді були представлені переважно поодинокими черепашками. Дослідження, проведені на *C. hortensis* [6] і *C. nemoralis* [14], довели спадковість аналогічних ознак, а також мультифакторний характер їх успадкування [14]. Отже, для *C. vindobonensis* також можна припустити генетичну детермінованість усіх або найтипівіших морф зі злиттям окремих смуг.

Німецькі дослідники М. Шильдер і Ф.А. Шильдер [12] показали, що злиття сусідніх смуг у цепей залежить не стільки від відносної ширини самих смуг, скільки від їх взаємного розташування на обертах черепашки. У західноукраїнських популяціях *C. vindobonensis* (особливо у вибірках з групи Н) також спостерігалися окремі черепашки з вузькою другою смугою, наближеною до третьої смуги та частково зливаю з нею. Отже, злиття окремих смуг не завжди супроводжується суттєвим потемнінням черепашки, тому відповідні гени можуть зберігатися навіть у біотопах, де кліматична селекція сприяє загалом відбору світліших черепашок або черепашок зі світлішою верхньою частиною.

У популяціях або колоніях з високою частотою трапляння черепашок зі злитими смугами (вибірки А–С, F, G, I) злиті між собою смуги утворюють переважно широкі темні стрічки, отже, повинні мати чітко виражене селективне значення. Згадані вибірки дійсно були зібрані у біотопах зі специфічними мікрокліматичними умовами. Ділянки F, G, I представляли схили з вапняковими осипами, утвореними природним шляхом (Івано-Франківськ) або внаслідок колишньої розробки кар’єрів (Миколаїв). На ділянці Н мікрокліматичний ефект вапнякових відслонень був посилений незначним ухилом схилів, що створювало надзвичайно виражені ксеротермні умови

та сприяло відбору черепашок з відносно світлою верхньою частиною, особливо на менш заселеному цепеями південно-західному схилі (вибірка Н1).

Західна частина регіонального ландшафтного парку “Знесіння” у Львові, де були зібрані вибірки А–С, розташована недалеко від центральної частини міста, а східна частина парку з ділянками D і E – ближче до його периферії. Це відбивається на фенетичній структурі досліджених колоній. Аналогічний вплив урбанізації на частоту трапляння черепашок зі злитими смугами був відмічений раніше для *C. vindobonensis* у Миколаївській обл. [2] та для інших видів з роду *Serapea* у Німеччині [13]. Хоча попередні дослідники не інтерпретували зареєстрованих ними закономірностей з точки зору кліматичної селекції, таке пояснення здається досить імовірним. Молюски з темнішими черепашками не лише можуть адсорбувати більшу частку сонячного випромінення (що мало б сприяти їх відбору у холодніших біотопах), але й є більш чутливими до температурних коливань, зокрема, до різкого зниження температури [5]. А міста відзначаються не лише дещо теплішим кліматом, але й згладженою добовою амплітудою температури внаслідок послаблення її нічного мінімуму [8]. Зрозуміло, що вплив урбанізації на мікрокліматичні особливості аналогічних міських біотопів сильніше виявляється у центральній частині міста, ніж на його периферії.

За даними Ц.Р. Бетгера [6], спадковий характер має не лише тип злиття смуг на черепашках *C. hortensis*, але й час прояву цього злиття у процесі формування черепашки. Раннє злиття смуг є доміантним по відношенню до пізнього. У *C. hortensis* (табл. 2) і *C. nemoralis* окремі смуги нерідко зливаються безпосередньо перед губою. У *C. vindobonensis* малюнок на черепашці, навпаки, майже не змінюється у період побудови останнього оберту (табл. 2). Цікаво, що це стосується не лише повного, але й часткового злиття, коли між темними смугами залишається помітним світло-коричневий проміжок, або коли смуги з’єднані досить регулярно розташованими темними “перетинками”.

Ступінь фенетичної різноманітності ( $\mu$ ) у популяціях *C. vindobonensis* значною мірою залежить від загальної частоти трапляння фенотипів зі злитими смугами на черепашці (табл. 1), а у випадку рідкості таких фенотипів – від частоти трапляння морфи 10345 (вибірка Н1). Частка рідкісних морф ( $h$ ) може досягати рівня 0,4–0,5, що свідчить про значну невіривняність фенетичної структури популяцій. Частина рідкісних фенотипів у популяціях цепей може бути обумовлена модифікаціями [7], тобто, виникати під впливом умов зовнішнього середовища на звичайні для цих популяцій генотипи. Інколи різку зміну фенотипу можна спостерігати навіть у напівсформованих черепашок, наприклад, після зимівлі у *C. hortensis* [3]. Просторова мінливість фенетичної структури, навіть у межах однієї великої колонії *C. vindobonensis*, виявилася дещо більшою, ніж її часова мінливість на одній дослідній ділянці (табл. 1).

За кольором смуг більшість досліджених популяцій *C. vindobonensis* виявилися диморфними. В усіх випадках домінували черепашки з нормально пігментованими (темними) смугами. Досить регулярно траплялась також форма, описана як *var. pallescens* Férg. [13]. Її характерними ознаками є світло-коричневі, інколи ніби розмиті [9] смуги на жовтуватому фоні. Гіалозонатні (безбарвні та прозорі) смуги, виявлені поблизу Івано-Франківська, надзвичайно рідко трапляються у *C. vindobonensis* [9, 13] та є більш характерними для інших видів роду [13].

Таблиця 2

Онтогенетичні зміни у забарвленні черепашок *C. vindobonensis* і *C. hortensis* у Львові

	Відстань до устя у черепашок дорослих особин			
	360°	90°	45°	біля устя
<i>Cepaea vindobonensis</i> (N = 466)				
<b>Фенотипи:</b>				
12345	73,6	<b>72,5</b>	72,5	68,4
1(23)45	25,5	<b>26,6</b>	26,6	30,7
інші	0,8	<b>0,8</b>	0,8	0,8
<b>m</b>	4	4	4	4
<i>Cepaea hortensis</i> (N = 294)				
<b>Фенотипи:</b>				
12345	80,3	<b>62,2</b>	40,8	23,5
(12)345	13,3	<b>11,6</b>	9,5	4,4
1(23)45	4,1	<b>7,1</b>	9,5	5,4
123(45)	0,3	<b>4,4</b>	8,8	17,0
(12345)	–	<b>1,7</b>	7,5	17,3
інші	2,0	<b>12,9</b>	23,8	32,3
<b>m</b>	8	12	14	15

Примітки: частки окремих фенотипів наведені у відсотках; N – загальна кількість черепашок; m – кількість морф. Товстим шрифтом виділено частоти фенотипів, визначених на стандартній ділянці черепашки.

### Висновки

На підставі проведених досліджень з'ясована загальна картина поліморфізму забарвлення черепашок *C. vindobonensis* на заході України. Домінуючими морфами є 12345, 1(23)45 і 10345, а за кольором смуг – черепашки з нормально пігментованими (темними) смугами. Ступінь фенетичної різноманітності залежить переважно від загальної частоти трапляння черепашок зі злитими смугами, а ця частота обумовлена, імовірно, мікрокліматичними особливостями біотопів. Отримані дані можуть бути використані в якості контролю для оцінки фенетичної структури невеликих ізольованих популяцій, які часто знаходяться під сильним антропогенним впливом.

1. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 38-44.
2. Крамаренко С.С. Географічна та хронологічна мінливість фенетичної структури популяцій наземного молюска *Cepaea vindobonensis* (Pulmonata; Helicidae) півдня України // Ш Новорічні біологічні читання: Зб. наук. праць. – Миколаїв: МДУ, 2003. – Вип. 3. – С. 23-26.
3. Сверлова Н.В. Полиморфизм интродуцированного вида *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) во Львове. 1. Общие закономерности полиморфизма // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80, № 5. – С. 520-524.
4. Сверлова Н.В. Влияние антропогенных барьеров на фенотипическую структуру популяций *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata) в условиях города // Вестн. зоологии. – 2002. – Т. 36, № 5. – С. 61-64.

5. Arnason E., Grant P.R. Climatic selection in *Cepaea hortensis* at the northern limit of its range in Iceland // Evolution. – 1976. – Vol. **30**. – P. 499-508.
6. Boettger C.R. Analyse einer bemerkenswerten Population der Schnirkelschnecke *Cepaea hortensis* Müller // Abh. braunsch. wiss. Ges. – 1950. – B. **2**. – S. 1-12.
7. Diver C. Aspects of the study of variation in snails // J. Conch. – 1939. – Vol. **21**. – P. 91-141.
8. Heyer E. Witterung und Klima. 4. Aufl. – Leipzig: Teubner, 1977. – 460 S.
9. Honek A. Shell-band color polymorphism in *Cepaea vindobonensis* at the northern limit of its range // Malacologia. – 2003. – Vol. **45** (1). – P. 133-140.
10. Rotarides M. Über die Bändervariationen von *Cepaea vindobonensis* Fér. // Zool. Anz. – 1926. – B. **67**, H. 1/2. – S. 28-44.
11. Sacchi C.F. Population ecology of *Cepaea nemoralis* and *C. vindobonensis* along the north Adriatic coasts of Italy // Malacologia. – 1984. – Vol. **25** (2). – P. 315-323.
12. Schilder M., Schilder F.A. Lage und Breite der Bänder von *Cepaea* // Arch. Moll. – 1935. – B. **67**. – S. 144-151.
13. Schilder F.A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas. – Jena: G.Fischer Verlag, 1957. – S. 93-206.
14. Wolda H. Genetics of polymorphism in the land snail, *Cepaea nemoralis* // Genetica. – 1969. – Vol. **40**. – P. 475-502.

Державний природознавчий музей НАН України, Львів  
Прикарпатський державний університет ім. В.С. Стефаника, Івано-Франківськ