

УДК 594.38

Н.В. Сверлова

**ДИНАМІКА ФЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ КОЛОНІЙ *CEPAEA HORTENSIS*
(GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) У ЛЬВОВІ**

*Сверлова Н.В. Динамика фенетической структуры колоний *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) во Львове // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2005. – Вып. 21. – С. 77-88.*

На большом фактическом материале (более 13 тыс. особей из 56 выборок) показана относительная стабильность фенетической структуры колоний *C. hortensis* в период с 1998 по 2004 г. Это касается не только частоты полосатых раковин, суммарной частоты раковин со слившимися полосами и частоты доминирующих фенотипов со слившимися полосами. Абсолютная и относительная частота встречаемости основных типов слияния (независимо от фенотипов) также может оставаться относительно стабильной как на одном, так и на соседних участках. Предложенный метод анализа количественного распределения типов слияния позволяет выявить специфические черты фенетической структуры колоний *C. hortensis*.

*Sverlova, N. Dynamics of the polymorphic structure of *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) colonies in Lviv // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2005. – Is. 21. – P. 77-88.*

This article shows the results of a study conducted on a considerable quantitative material (more than 13,000 individuals from 56 samples) and proves the relative stability of the polymorphic structure of *C. hortensis* colonies in the period of 1998 to 2004. It concerns not only the frequency of the banded shells, total frequency of the shells with fused bands and frequency of the dominant phenotypes with fused bands. The absolute and relative frequency of the occurrence of the basic fusion types (regardless of the phenotypes) can also remain relatively stable both on one and neighbouring sites. The proposed method of the analysis of the quantitative distribution of fusion types permits to reveal specific features of the polymorphic structure of *C. hortensis* colonies.

Наземні молоски роду *Cepaea* відзначаються складним поліморфізмом у забарвленні черепашки, що дозволяє вивчати генетико-популяційні процеси методами фенетики. Проте при дослідженні фенетичної структури популяцій, її просторових або часових змін найчастіше обмежуються аналізом лише частот основних морф або груп морф (смугасті, ефективно смугасті тощо). При цьому відбувається нівелювання не лише окремих фенотипічних модифікацій, але й цілої низки ознак, спадковий характер яких на даний час можна вважати доведеним, наприклад, у випадку злиття смуг на черепашці [16] або окремих варіантів цього злиття [7]. Така методика спрощує процедуру підрахунку морф і, особливо, подальшого аналізу отриманих результатів, але знижує їх інформативність та не дає змоги оцінити реальну фенетичну і, відповідно, генетичну різноманітність досліджуваних популяцій [15].

Штучне спрощення фенетичної структури дослідником може стати особливо небезпечним при вивченні інтродукованих популяцій садової цепей *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) на заході України [6], для яких є характерними відносно низька частота трапляння смугастих черепашок і зниження загального рівня фенетичної різноманітності порівняно з автохтонними популяціями виду [15], а відмінності між

окремими популяціями або колоніями можуть найчіткіше виявлятися лише при аналізі частот трапляння певних фенотипів зі злитими між собою смугами.

Деякі специфічні особливості львівських колоній та популяцій *C. hortensis* були відмічені автором ще у 1999-2000 рр. [3, 4, 13] і детальніше проаналізовані у наступних публікаціях [14, 15]. Проте лише детальний аналіз багаторічної динаміки фенетичної структури на чітко фіксованих ділянках може дати обґрунтовану відповідь на питання, які специфічні риси цієї структури є наслідком випадкових популяційно-генетичних процесів, пов'язаних з інтродукцією відносно невеликої кількості особин [13], а які виробилися у процесі пристосування інтродукованого виду до нових кліматичних умов [14], отже, з'ясувати можливі механізми вироблення конхологічних адаптацій в інтродукованих видів наземних моллюсків.

У запропонованій роботі описані та проаналізовані результати першого етапу такого дослідження, які базуються на аналізі фенетичної структури львівських колоній модельного виду у період з 1998 до 2004 рр. Цей період можна вважати достатнім для виявлення певних закономірностей у динаміці фенетичної структури моллюсків роду *Seraea*, оскільки в їх популяціях близько половини дорослих особин може щорічно заміщуватися молодими особинами, що досягають статевої зрілості [12].

Матеріал і методика досліджень

У період з 1999 до 2004 р. за стандартною методикою [3, 4, 13] досліджено кількісне співвідношення морф у колоніях *C. hortensis* на 22 дослідних ділянках, розташованих в адміністративних межах м. Львова. Ділянки не перевищували 20-30 м у довжину (близько 40 м для ділянки №15с), не містили антропогенних бар'єрів [5] і мали відносно однорідний характер рослинності. Якщо дві або більше дослідні ділянки знаходилися на площі, яка не перевищувала розміру панміктичної одиниці у моллюсків роду *Seraea* (50-60 м у діаметрі), не були розділені суттєвими антропогенними бар'єрами (максимум – асфальтованими доріжками шириною до 2 м), вони були позначені однією цифрою з наступними латинськими літерами.

Вибірки збирали у весняно-літній період, коли моллюски масово підіймалися на рослини. Враховували лише живі статевозрілі особини, які розрізняли за повністю сформованою губою на черепашці. Після підрахунку морф у лабораторії моллюсків випускали на місце відлову, за винятком зборів 2004 р. на ділянці №1. Крім того, для ділянок №3, 6, 9, 11–15, 17 були використані підрахунки частоти трапляння смугастих черепашок, виконані у 1998 р. без детальнішого аналізу фенетичної структури колоній [5]. Загалом було проаналізовано понад 13 тис. особин з 56 вибірок.

Фенотипи (морфи) позначали за загальноживаною методикою: наявність певних смуг на черепашці – цифрами від “1” до “5”, рахуючи від шва між останнім і передостаннім обертом у напрямку пупка; відсутність смуг – “0” замість відповідної цифри або цифр; злиття смуг – дужками. Дві сусідні смуги вважали злитими, якщо вони повністю або частково з'єднувалися між собою не пізніше, ніж за 90° до устя у дорослого моллюска. При аналізі фенетичної структури часткове злиття смуг, коли проміжок між темнішими смугами залишався світло-коричневим, вважали рівнозначним їх повному злиттю в однорідну темну стрічку. Крім фенотипів виділяли також 4 типи злиття смуг: F(12), F(23), F(34), F(45). Під частотою трапляння

F(12) розуміли сумарну частоту трапляння усіх морф зі злиттям першої та другої смуги.

Для виявлення потенційних змін у фенетичній структурі досліджених колоній, які могли відбутися протягом 1998-2004 рр., вираховували та порівнювали з першим збором на ділянці наступні показники:

- 1) частоту смугастих черепашок, вираховану від загальної кількості молюсків у вибірці (N);
- 2) сумарну частоту морф зі злитими смугами, вираховану від кількості особин зі смугастими черепашками у вибірці (Nb);
- 3) частоти одного або двох фенотипів, домінуючих серед черепашок зі злитими смугами в усіх або більшості зборів на ділянці, вираховані від Nb;
- 4) аналогічно для одного або двох типів злиття смуг.

Для вибірок з Nb<25 та вибірок з 1998 р. вираховували лише частоту трапляння смугастих черепашок. Під час підрахунку частот основних фенотипів зі злитими смугами не враховували можливу відсутність окремих смуг на тих самих черепашках [13], наприклад, 1 черепашку з фенотипом (12)0(45) на ділянці №11а у 2000 р. вважали фенотипом (12)3(45). Не враховували також наявність на деяких черепашках додаткових смуг, незалежно від ступеня їх прояву або можливого походження.

При аналізі кількісного розподілу різних типів злиття смуг на ділянках №1, 5, 6, 11 і 14 їх частоти були вираховані від загальної кількості злитих між собою пар смуг, тобто, від загальної кількості окремих актів злиття (N_F), що спостерігалися на усіх смугастих черепашках. Так, для кожної черепашки з фенотипом (123)45 або (12)3(45) N_F дорівнює 2, для (12345) – 4. Достовірність різниці між різними зборами на одній ділянці або між сусідніми ділянками оцінювали за критерієм Фішера (для частот) або за критерієм Хі-квадрат (для розподілу типів злиття) [2]. Якщо типи злиття F(23) і F(34) траплялися на ділянках рідко, для розрахунку χ^2 їх об'єднували в один клас відповідно з F(12) і F(45).

Автор висловлює подяку В.І.Сверлову за багаторічну допомогу у зборі молюсків.

Результати досліджень

Як було показано раніше [3, 13], для львівських колоній *C. hortensis* є характерною висока частка черепашок без смуг, яка становить у середньому для міста близько 80%. Це можна інтерпретувати як випадковий наслідок інтродукції [13], але дуже імовірно залишається й вплив кліматичних умов [14]. Оскільки світліші морфи у молюсків роду *Ceræa* є стійкішими не лише по відношенню до екстремально високих температур, але й до різких коливань зовнішньої температури, вони повинні мати певні переваги в умовах континентальнішого порівняно з природним ареалом клімату заходу України [14]. На користь кліматичної селекції може свідчити також відносно невисока частка черепашок зі злитими смугами [3, 4, 13].

Повторні збори на дослідних ділянках лише у 3-х випадках достовірно відрізнялися за частотою смугастих черепашок від початкових зборів (табл. 1). Ще у двох випадках до аналізу були залучені сусідні ділянки, відділені від початкових неширокими асфальтованими доріжками. Оскільки у молюсків роду *Ceræa*

фенетична структура може суттєво відрізнятися навіть у межах однієї великої колонії та без наявності природних або антропогенних бар'єрів, залучення до порівняння сусідніх ділянок могло додатково вплинути на достовірність різниці частот. Разом з тим, результати, отримані для ділянки №11b, можна розглядати як продовження тенденції певного зростання частки смугастих черепашок, яка спостерігалася на ділянці №11a протягом 1999-2001 рр. На ділянці №14 частота смугастих черепашок достовірно зросла у 1999 р., але у 2000-01 рр. повернулася до початкового рівня. Такі ненаправлені коливання частот певних морф або груп морф на фоні загальної стабільності фенетичної структури можна вважати характерними для популяцій або колоній цепей у відносно сталих умовах існування [8, 9 та ін.] порівняно з їх направленими змінами при антропогенній трансформації біотопу тощо [12]. Не виключено, що такі коливання частот у вибірках можуть бути частково обумовлені випадковими факторами збору.

Таблиця 1

Загальні риси фенетичної структури та їх динаміка у 1998-2004 рр.

Номер ділянки	Час збору	N	Частки черепашок (%) та достовірність різниці порівняно з першим збором на ділянці (F)				Домінуючі морфи серед смугастих черепашок
			смугастих	F	зі злитими смугами	F	
1	2	3	4	5	6	7	8
Стрийський парк							
1a	08.00 р.	89	29,2±4,82		19,2±7,72		12345, 1(23)45
	08.02 р.	91	23,1±4,42	0,87	<		<
	08.03 р.	146	20,5±3,34	2,26	46,7±9,11	4,98*	12345, 1(234)5 = 1(2345), 1(23)45 = 123(45) = 1(23)(45)
	07.04 р.	115	28,7±4,22	<0,01	39,4±8,51	2,94	12345, 1(23)45 = (123)45, 123(45) = 1(2345) = (12345)
08.04 р.	50	16,0±5,18	3,26	<		<	
1b	08.03 р.	146	33,6±3,91		30,6±6,58		12345, (12)345, 1(23)45
	07.04 р.	114	26,3±4,12	1,64	20,0±7,30	1,12	12345, 1(23)45
	08.04 р.	114	29,8±4,28	0,43	29,4±7,81	0,01	12345, (12)345, (123)45 = (123)(45)
2	08.00 р.	323	3,1±0,96		<		<
	05.03 р.	90	4,4±2,16	0,33	<		<
3	04.98 р.	97	10,3±3,09		-		-
	04.99 р.	450	18,2±1,82	4,15*	13,4±3,76		12345, (12)345
	08.00 р.	215	17,7±2,60	3,09	0±2,44	14,61 [■]	12345
4	04.99 р.	185	8,1±2,00		<		<
	08.00 р.	95	13,7±3,53	2,06	<		<
5a	08.00 р.	298	39,6±2,83		22,9±3,87		12345, 1(23)45
	08.01 р.	610	39,5±1,98	<0,01	19,1±2,53	0,68	12345, 1(23)45
5b	08.00 р.	425	26,3±2,13		47,3±4,72		12345, 1(23)45, (12)345, (12345)
	08.01 р.	233	31,3±3,04	1,82	42,5±5,78	0,41	12345, 1(23)45, (12345)
6	04.98 р.	101	31,7±4,63		-		-
	04.00 р.	467	39,2±2,26	2,05	13,7±2,54		12345, (12)345, 1(23)45
	08.00 р.	353	31,2±2,46	<0,01	13,6±3,27	<0,01	12345, (12)345

Закінчення таблиці

1	2	3	4	5	6	7	8
	04.01 р.	369	34,7±2,48	0,32	14,1±3,08	0,01	12345, 1(23)45
	08.03 р.	168	34,5±3,67	0,23	20,7±5,32	1,54	12345, (12)345
7	08.00 р.	203	3,9±1,36		<		<
	08.03 р.	150	0,7±0,68	4,56*	<		<
8	08.00 р.	261	11,9±2,00		12,9±6,02		12345, (12)345
	05.03 р.	129	10,8±2,73	0,10	<		<
Парк культури та відпочинку							
9	04.98 р.	81	17,3±4,20		–		–
	04.99 р.	256	16,8±2,34	0,01	11,6±4,88		12345
	04.01 р.	337	19,0±2,14	0,13	12,5±4,13	0,11	12345
лучний парк (пр. В. Чорновола)							
10	05.99 р.	294	8,2±1,60		<		<
	05.03 р.	124	4,8±1,92	1,68	<		<
вул. Липинського							
11a	04.98 р.	124	14,5±3,16		–		–
	05.99 р.	231	14,7±2,33	<0,01	38,2±8,33		12345, (12)345, (12)3(45)
	04.00 р.	706	18,3±1,45	1,12	51,2±4,40	1,85	12345, (12)345, (12)3(45)
	04.01 р.	399	20,8±2,03	2,61	36,1±5,27	0,05	12345, (12)345, (12)3(45)
11b	03.04 р.	507	25,8±1,94	8,09 [■]	20,6±3,53	4,13*	12345, (12)345
12	04.98 р.	236	13,5±2,22		–		–
	04.99 р.	257	12,8±2,08	0,05	30,3±8,00		12345, (12)345, (123)45
	04.01 р.	355	12,7±1,77	0,07	22,2±6,19	0,65	12345, (12)345
13	04.98 р.	105	11,4±3,10		–		–
	04.99 р.	363	5,5±1,20	3,80	<		<
14	04.98 р.	114	78,9±3,82		–		–
	04.99 р.	159	89,3±2,45	5,51*	36,6±4,04		12345, (12)345
	04.00 р.	291	78,0±2,43	0,04	32,1±3,10	0,77	12345, (12)345, (123)45
	04.01 р.	292	79,8±2,35	0,04	35,2±3,13	0,07	12345, (12)345, (123)45
вул. Промислова							
15a	04.98 р.	121	47,1±4,54		–		–
	04.99 р.	266	44,0±3,04	0,32	12,0±3,00		12345, (12)345
	04.00 р.	199	51,7±3,54	0,64	15,5±3,56	0,57	12345, (12)345
15b	04.00 р.	213	42,7±3,39	0,61	12,1±3,42	<0,01	12345, (12)345
15c	04.03 р.	149	32,9±3,85	5,65*	14,3±5,00	0,16	12345, (12)345
вул. Гетьмана Мазепи							
16	04.01 р.	328	20,7±2,24		17,6±4,62		12345, (12)345, (123)45
	04.03 р.	162	16,7±2,93	1,15	37,0±9,29	3,77	12345, (12)345
вул. Тернопільська							
17	04.98 р.	154	15,6±2,92		–		–
	04.00 р.	310	12,9±1,90	0,61	5,0±3,45		12345

Примітки: частоти черепашок зі злитими смугами розраховані від кількості смугастих черепашок; N – загальна кількість черепашок; F – критерій Фішера; * – різниця достовірна при $\alpha = 0,05$; [■] – різниця достовірна при $\alpha = 0,01$; тіре – не було враховано у 1998 р.; < – недостатня кількість смугастих черепашок для кількісного аналізу; знак рівності – однакова частота двох або більше морф у вибірці. Домінуючі морфи розташовані у напрямку зменшення частоти трапляння (не менше 5%).

Якщо порівняти частоти смугастих черепашок на дослідних ділянках у 2003 р. з їх середніми значеннями для попередніх років (рис. 1), є помітною тенденція до їх невеликого зниження. Імовірно, це можна інтерпретувати як наслідок кліматичної селекції молодих моллюсків у нетипово спекотне і сухе літо 2002 р. І, навпаки, у 2000 р. частоти смугастих черепашок переважно зросли, хоча ці зміни й не були однаковими для усіх ділянок. На ділянці №14 різке зростання частки смугастих черепашок у вибірці було зафіксовано не у 2000 р., а у 1999 р. (табл. 1).

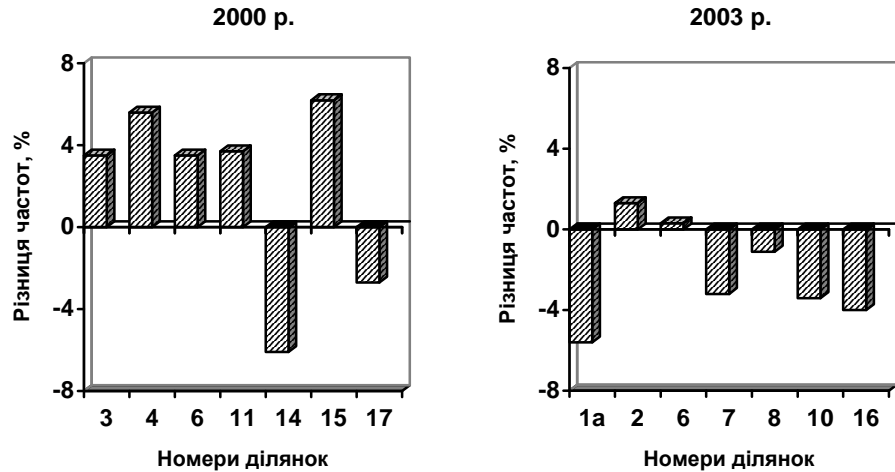


Рис. 1. Відмінності у частоті трапляння смугастих черепашок у 2000 р. і 2003 р. порівняно з її середніми значеннями для попередніх років.

Таким чином, кліматичні особливості окремих років можуть впливати на коливання частоти смугастих черепашок у колоніях *C. hortensis*. Невирішеним залишається питання, чи є вплив кліматичної селекції настільки сильним, щоби обумовити нетипово низькі частоти смугастих черепашок у більшості обстежених колоній у Львові [4, 5] і загалом на заході України [6], або ж вирішальним фактором слід вважати ефект засновника та інші випадкові популяційно-генетичні процеси, роль яких могла бути особливо значущою на початкових етапах інтродукції.

На користь останнього припущення могла б свідчити наявність у місті окремих колоній з нетипово високою частотою трапляння смугастих черепашок (особливо на ділянках №14 і №15а), яка залишалася відносно сталою протягом 1998-2001 рр. Проте у цей період часу кліматичні умови могли бути загалом сприятливішими, ніж звичайно, для смугастих морф, що й обумовило певне зростання їх сумарної частки на більшості досліджених ділянок (рис. 1). Крім того, на нетипово високу частоту смугастих черепашок в окремих колоніях *C. hortensis* могли впливати й чинники антропогенного походження, наприклад, наявність прокладених у ґрунті теплотрас. Протягом проведення даних досліджень було, зокрема, відмічено, що масовий вихід моллюсків з ґрунту після зимівлі відбувається на ділянці №14 дещо раніше, ніж у сусідніх вуличних деревно-чагарникових насадженнях.

Не слід також забувати, що поліморфне забарвлення черепашки є лише одним з факторів, які обумовлюють її фізичні властивості [14]. Тому можна припустити, що нетипово висока частка смугастих черепашок у колонії може супроводжуватися (і, певною мірою, компенсуватися) специфічністю їх метричних характеристик. При цьому маються на увазі загальні розміри та форма усіх черепашок, незалежно від їх фенотипів, що буде детальніше розглянуто в окремій роботі. Отже, для ґрунтовнішого аналізу особливостей фенетичної структури колоній *C. hortensis* та її багаторічної динаміки доцільно проводити додаткові конхіометричні дослідження зібраних вибірок.

Достовірна різниця за сумарною частотою трапляння черепашок зі злитими смугами також була зареєстрована лише у 3-х випадках (табл. 1), в одному з яких для порівняння була залучена сусідня ділянка (№11b – див. вище). Аналогічно змінювалися й частоти окремих фенотипів зі злитими смугами або окремих типів злиття (табл. 2).

Таблиця 2

Частоти основних фенотипів зі злитими смугами та основних типів злиття

Номер ділянки	Час збору	№	Фенотип-1		Фенотип-2		Тип злиття-1		Тип злиття-2	
			частка, %	F	частка, %	F	частка, %	F	частка, %	F
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1a			1(23)45		–		F(23)		F(45)	
	08.00 p.	26	15,4±7,08		–		19,2±7,72		3,8±3,75	
	08.03 p.	30	6,7±4,56	1,11	–		40,0±8,94	2,97	26,7±8,08	6,71*
	07.04 p.	33	9,1±5,01	0,55	–		30,3±8,00	0,97	18,2±6,72	3,48
1b			(12)345		–		F(12)		F(23)	
	08.03 p.	49	16,3±5,28		–		22,4±5,96		12,2±4,67	
	07.04 p.	30	3,3±3,26	4,04*	–		10,0±5,48	2,18	10,0±5,48	0,09
	08.04 p.	34	11,8±5,53	0,34	–		26,5±7,57	0,18	14,7±6,07	0,11
3			(12)345		–		F(12)		–	
	04.99 p.	82	12,2±3,61		–		12,2±3,61		–	
	08.00 p.	38	0±2,44	13,24 [■]	–		0±2,44	13,24 [■]	–	
5a			1(23)45		(12)345		F(23)		F(12)	
	08.00 p.	118	8,5±2,57		3,4±1,67		18,6±3,58		10,2±2,79	
	08.01 p.	241	7,0±1,64	0,25	3,7±1,21	0,02	12,4±2,12	2,34	8,7±1,81	0,21
5b			1(23)45		–		F(23)		F(12)	
	08.00 p.	112	15,2±3,39		–		30,3±4,34		22,3±3,93	
	08.01 p.	73	19,2±4,06	0,50	–		32,9±5,50	0,14	17,8±4,48	0,56
6			(12)345		1(23)45		F(12)		F(23)	
	04.00 p.	183	6,5±1,82		5,5±1,68		7,6±1,96		6,6±1,83	
	08.00 p.	110	8,2±2,61	0,29	1,8±1,27	2,86	11,8±3,07	1,38	2,7±1,54	2,48
	04.01 p.	128	3,9±1,71	1,05	5,5±2,01	0	7,0±2,25	0,04	8,6±2,48	0,42
	08.03 p.	58	10,3±3,99	0,83	3,4±2,38	0,46	13,8±4,53	1,80	5,2±2,91	0,16
9			(12)345		–		F(12)		F(23)	
	04.99 p.	43	4,6±3,19		–		9,3±4,43		4,6±3,19	
	04.01 p.	64	4,7±2,64	<0,01	–		9,4±3,65	<0,01	6,2±3,01	0,13

Закінчення таблиці

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
11a			(12)345		(12)3(45)		F(12)		F(45)	
	05.99 p.	34	23,5±7,27		14,7±6,07		38,2±8,33		14,7±6,07	
	04.00 p.	129	37,2±4,25	2,42	10,1±2,65	0,73	50,4±4,40	1,63	13,2±2,98	0,05
	04.01 p.	83	22,9±4,61	<0,01	8,4±3,04	0,95	34,9±5,23	0,11	13,2±3,71	0,04
11b	03.04 p.	131	13,7±3,00	1,74	4,6±1,83	3,40	19,1±3,43	4,94*	6,1±2,09	2,24
12			(12)345		-		F(12)		-	
	04.99 p.	33	18,2±6,72		-		27,3±7,75		-	
	04.01 p.	45	20,0±5,96	0,04	-		22,2±6,19	0,27	-	
14			(12)345		(123)45		F(12)		F(23)	
	04.99 p.	142	28,9±3,80		3,5±1,54		34,5±3,99		7,0±2,14	
	04.00 p.	227	19,4±2,62	4,34*	6,6±1,65	1,81	30,4±3,05	0,68	11,4±2,11	2,04
	04.01 p.	233	21,0±2,67	2,95	7,3±1,70	2,58	31,7±3,05	0,32	11,1±2,06	1,80
15a			(12)345		-		F(12)		F(23)	
	04.99 p.	117	8,5±2,58		-		10,2±2,80		2,6±1,47	
	04.00 p.	103	9,7±2,92	0,09	-		13,6±3,38	0,60	4,8±2,11	0,76
15b	04.00 p.	91	11,0±3,28	0,36	-		11,0±3,28	0,03	1,1±1,09	0,66
15c	04.03 p.	49	8,2±3,92	<0,01	-		12,2±4,67	0,14	4,1±2,83	0,24
16			(12)345		(123)45		F(12)		F(23)	
	04.01 p.	68	7,3±3,15		5,9±2,86		14,7±4,29		7,3±3,15	
	04.03 p.	27	33,3±9,07	9,01 [■]	0±3,31	4,66*	33,3±9,07	3,79	3,7±3,63	0,49

Примітки: частоти розраховані від кількості смугастих черепашок (Nb), достовірність їх різниці – порівняно з першим збором на ділянці; F – критерій Фішера; * – різниця достовірна при $\alpha = 0,05$; [■] – різниця достовірна при $\alpha = 0,01$; тире – немає чітко вираженого домінування другого фенотипу (типу злиття).

Серед черепашок зі злитими смугами на дослідних ділянках домінували переважно фенотипи (12)345 і 1(23)45 (табл. 2), причому останній – виключно у паркових біотопах. У вуличних деревно-чагарникових насадженнях другою домінуючою морфою була (123)45 або (12)3(45). За підрахунками 1999-2000 рр. згадані вище фенотипи становили у Львові відповідно 56,2%, 15,2%, 10,1% і 7,0% від загальної кількості черепашок зі злитими смугами [13], що дорівнює у перерахунку 13,5%, 3,6%, 2,4% і 1,7% від загальної кількості смугастих черепашок. Проте на окремих дослідних ділянках частоти цих морф залишалися значно вищими (табл. 2), що, імовірно, можна розглядати як зачатки генетичної диференціації окремих колоній та популяцій *C. hortensis* у Львові. Аналогічна картина спостерігається при аналізі абсолютних (табл. 2) або відносних (табл. 3) частот окремих типів злиття смуг.

Хоча комбінація окремих типів злиття смуг в одному фенотипі не є випадковою, що наочно демонструє узагальнююча таблиця у монографії Ф.А. Шільдера і М. Шільдер [11], частоти відповідних типів злиття у колоніях *C. hortensis* можуть залишатися сталішими, ніж частоти домінуючих фенотипів зі злитими смугами (табл. 2, рис. 2). Так, на ділянці №11а деяке зниження частоти трапляння морфи (12)3(45) у 2000-2001 рр. частково компенсувалося зростанням частки інших фенотипів, які містили тип злиття F(45): (123)(45) і 123(45). Подібна закономірність спостерігалася у той самий період часу на ділянці №14 для морфи (12)345 і типу

злиття F(12). Своєрідна компенсація відбувалася переважно за рахунок фенотипів, які містили крім F(12) також F(23), що призводило до об'єднання усіх трьох верхніх смуг: (123)45, (123)(45). Ц.Р. Бетгер [7] встановив наступний ряд домінування спадкових форм у *C. hortensis*:

$$(12345) > (123)(45) > (12)3(45) > (12)345 > 12345.$$

Хоча дослідник не зміг з'ясувати положення фенотипів (123)45 і 123(45) у цьому ряді, можна припустити, що морфа (123)45 також є домінантною по відношенню до (12)345. Тоді на обох проаналізованих ділянках протягом 1999-2001 рр. відбувалося деяке зростання частки домінантних спадкових форм.

Таблиця 3

Розподіл типів злиття смуг в окремих досліджених колоніях

Номер ділянки	Час збору	N _F	N _F / N _v b	Типи злиття, %				Достовірність різниці (χ^2)
				F(12)	F(23)	F(34)	F(45)	
1a	сумарно (2000-04 рр.)	82	1,82	13,4	47,6	17,1	21,9	
1b	сумарно (2003-04 рр.)	46	1,48	50,0	30,4	0	19,6	20,42 [■] (v = 2)
5a	08.00 р.	47	1,74	25,5	46,8	8,5	19,1	
	08.01 р.	67	1,46	31,3	44,8	4,5	19,4	0,50 (v = 2)
5b	08.00 р.	93	1,75	26,9	36,5	11,8	24,7	
	08.01 р.	54	1,74	24,1	44,4	11,1	20,4	0,94 (v = 3)
5a	сумарно (2000-01 рр.)	114	1,56	28,9	45,6	6,1	19,3	
	5b сумарно (2000-01 рр.)	147	1,75	25,8	39,4	11,6	23,1	3,30 (v = 3)
6	весняні збори (2000 і 2001 рр.)	53	1,23	43,4	43,4	3,8	9,4	
	літні збори (2000 і 2003 рр.)	35	1,30	60,0	17,1	2,8	20,0	6,72* (v = 2)
11a	04.00 р.	86	1,30	75,6	4,6	0	19,8	
	04.01 р.	43	1,43	67,4	7,0	0	25,6	0,26 (v = 1)
11b	03.04 р.	34	1,26	73,5	2,9	0	23,5	0,26 (v = 1)
14	04.99 р.	63	1,21	77,8	15,9	0	6,3	
	04.00 р.	106	1,45	65,1	24,5	0	10,4	3,02 (v = 2)
	04.01 р.	110	1,34	67,3	23,6	0	9,1	2,15 (v = 2)

Примітки: N_F – кількість пар смуг, з'єднаних між собою, на усіх черепашках; N_vb – кількість черепашок зі злитими смугами; v – кількість ступенів вільності; * – різниця достовірна при $\alpha = 0,05$; [■] – різниця достовірна при $\alpha = 0,01$.

На відміну від описаних вище прикладів, на ділянці №6 протягом 2000-03 рр. спостерігалися сезонні коливання частот не лише морф (12)345 і 1(23)45, але й відповідних типів злиття F(12) і F(23) (рис. 2, табл. 3). Можливо, причина зареєстрованих відмінностей між квітневими та серпневими зборами полягає у різній активності відповідних морф. Це явище вимагає подальшого і комплексного вивчення, можливо, із проведенням додаткових конхіометричних досліджень.

Показник подібності популяцій r [1] часто застосовується у фенетичних дослідженнях і може бути використаний також для аналізу динаміки фенетичної структури на одній ділянці. Проте високі частки морфи 00000 серед усіх черепашок і морфи 12345 серед смугастих черепашок, характерні для переважної більшості львівських колоній *C. hortensis*, обумовлюють високі значення r навіть для вибірок з різних ділянок міста [4] і не дають змоги детальніше оцінити інші особливості їх фенетичної структури.

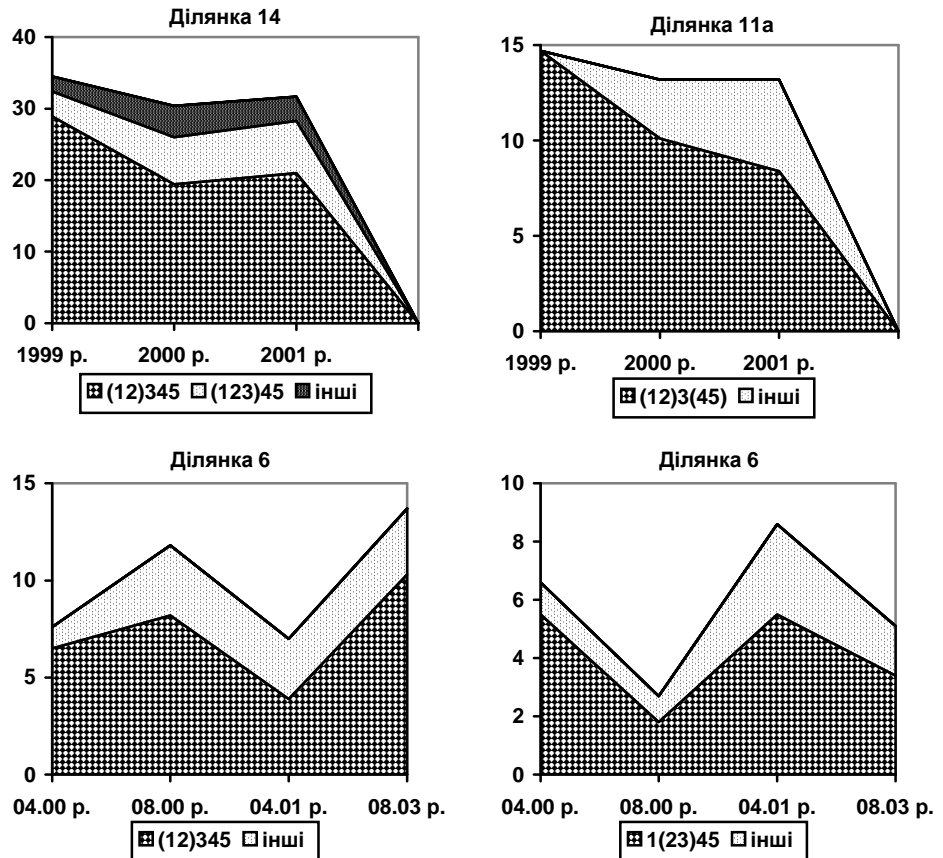


Рис. 2. Динаміка частот (%) усіх фенотипів з типом злиття F(12) для ділянки №14, F(45) для ділянки №11a, F(12) (зліва) і F(23) (справа) для ділянки №6.

На відміну від показника подібності r , кількісний розподіл типів злиття (табл. 3) не залежить від частоти трапляння смугастих черепашок або черепашок зі злитими смугами та дозволяє виявити спільні риси фенетичної структури навіть у випадку достовірних відмінностей цих частот на сусідніх ділянках. Так, ділянки №5a (відкритий біотоп з високою трав'яною рослинністю) і №5b (дервно-чагарникові насадження на відстані 15 м від №5a, без природних або антропогенних бар'єрів),

заселені однією великою колонією *C. hortensis*, протягом двох років демонстрували достовірні відмінності у частотах трапляння смугастих черепашок і черепашок зі злитими смугами [15], проте мають багато спільного у розподілі типів злиття смуг (табл. 3). І, навпаки, сусідні ділянки №1а і №1б чітко відрізняються за цим розподілом. Відмінності між даними ділянками стосуються також форми черепашки, що буде проаналізовано в окремій роботі.

Недоліком порівняння розподілів через χ^2 , застосованого у таблиці 3, можна вважати необхідність поєднання рідкісних типів злиття смуг в один клас зі звичайними типами (див. методуку), що не є цілком доречним при якісному, а не кількісному характері аналізованих ознак [10]. Проте це має суттєво впливати на отримані результати лише у випадку значних розбіжностей порівнюваних розподілів, наприклад, коли з двох об'єднаних в один клас типів злиття один є рідкісним у першій вибірці, а інший – у другій. Екологічною (а не генетичною) підставою об'єднання F(34) з F(45) та рідше F(23) з F(12) на окремих ділянках можна вважати те, що їх наявність робить темнішою відповідно нижню або верхню частину черепашки.

Однією з проблем дослідження багаторічної динаміки фенетичної структури у колоніях *C. hortensis*, яка передбачає чітко фіксовані межі дослідних ділянок, є значні коливання щільності популяцій. Ці коливання не дають змоги зібрати репрезентативні вибірки на деяких ділянках у певні роки. Так, у 2002-2004 рр. спостерігалось різке зниження чисельності молюсків на ділянках №5, 11, 14. На ділянці №14 це супроводжувалося значним антропогенним (техногенним) впливом під час прокладання поблизу ділянки трамвайної колії, на ділянках №5 і №11 могло бути зумовлено лише природними чинниками. Термін проведення досліджень не дозволив порівняти фенетичну структуру на одній ділянці до та після різкого зниження чисельності молюсків.

Висновки

Дослідження, проведені у Львові протягом 1998-2002 рр., довели значну стабільність фенетичної структури міських колоній *C. hortensis* і дозволили виявити специфічні риси цієї структури на окремих дослідних ділянках, які можна інтерпретувати як зачатки генетичної і фенотипічної диференціації. Стабільність фенетичної структури у досліджених колоніях *C. hortensis* виявляється не лише на рівні абсолютних частот окремих морф або груп морф, але й у кількісному розподілі типів злиття смуг. Цей розподіл не залежить від абсолютних частот фенотипів і дозволяє виявити спільні риси фенетичної структури навіть у випадку достовірних відмінностей цих частот. Перспективними напрямками подальших фенетичних досліджень колоній *C. hortensis* у Львові є виявлення та обґрунтування можливих сезонних змін у складі вибірок, аналіз змін фенетичної структури при різких коливаннях популяційної щільності, проведення комплексних фенетико-конхіометричних досліджень.

1. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций: Сб. ст. – М.: Наука, 1982. – С. 38-44.
2. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.

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. Полиморфизм интродуцированного вида *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) во Львове. 2. Изменчивость фенетической структуры в пределах города // Зоол. журн. – 2001. – Т. **80**, № 6. – С. 643-649.
5. 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.
6. Сверлова Н.В., Кирпан С.П. Роль великих міст у розселенні деяких видів наземних молюсків (Gastropoda, Pulmonata) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: 36. наук. праць. – Львів: Ліга-Прес, 2004. – Вип. 5. – С. 247-252.
7. Boettger C.R. Analyse einer bemerkenswerten Population der Schnirkelschnecke *Cepaea hortensis* Müller // Abh. braunsch. wiss. Ges. – 1950. – B. **2**. – S. 1-12.
8. van Heurn W.C. Stabiliteit van populaties van *Cepaea nemoralis* (L.), vervolg // Basteria. – 1945. – Vol. **9**, N 3/4. – P. 39-43.
9. Schilder F.A. Sechsjährige Konstanz einer Population von *Cepaea nemoralis* // Arch. Moll. – 1957. – B. **86**, N 1/3. – S. 33-36.
10. Schilder F.A., Schilder M. Rechenmethoden bei Populationsforschungen // Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. – 1954. – B. **3**, H. 3. – S. 665-674.
11. 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.
12. Schnetter M. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen von polymorphen Bänderschnecken // Verh. Deutsch. Zool. Marburg. – 1950. – S. 192-206.
13. Sverlova N. Einschleppung und Polymorphismus der *Cepaea*-Arten am Beispiel von Lwow in der Westukraine (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) // Malak. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2002 – B. **20**, Nr. 2. – S. 267-274.
14. Sverlova N. Landschnecken-Farbpolymorphismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malak. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2004. – B. **22**. – S. 131-145.
15. Sverlova N. Zur Auswertung der Diversität und Struktur des Polymorphismus bei den Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müller 1774) und *C.nemoralis* (Linné 1758) am Beispiel isolierter Populationen // Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe. – 2004. – B. **80**, H. 2. – S. 159-179.
16. Wolda H. Genetics of polymorphism in the land snail, *Cepaea nemoralis* // Genetica. – 1969. – Vol. **40**. – P. 475-502.