

УДК 594.382

С.С. Крамаренко¹, Н.В. Сверлова²

**МІЖПОПУЛЯЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ КОНХОЛОГІЧНИХ ОЗНАК
НАЗЕМНОГО МОЛЮСКА *CHONDRULA TRIDENS* (BULIMINIDAE)
ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОГО ПРИЧОРНОМОР'Я**

*Крамаренко С. С., Сверлова Н. В. Межпопуляционная изменчивость конхологических признаков наземного моллюска *Chondrula tridens* (Buliminidae) Северо-Западного Причерноморья // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2006. – Вып. 22. – С. 105-118.*

Методами многомерной статистики исследованы две размерные формы *Chondrula tridens* (O.F. Müller, 1774), встречающиеся на территории Северо-Западного Причерноморья. Проанализированы отличия между формами, касающиеся размеров и формы дефинитивной раковины, степени развития устьевого арматуры, структуры изменчивости конхологических признаков, процессов формообразования раковины. Проведено сравнение причерноморских и западноукраинских форм *Ch. tridens*.

*Kramarenko, S., Sverlova, N. Interpopulation variation of the conchological signs of the land snail *Chondrula tridens* (Buliminidae) from the Black Sea North-Western Coast // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2006. – 22. – P. 105-118.*

Two dimentional forms of the land snail *Chondrula tridens* (O.F. Müller, 1774) from Black Sea North-Western Coast are explored by methods of the multivariate statistics. The distinctions between forms were analysed bearing upon size and shape of the adult shell, development degree of the apertural barriers, variation of the shell signs, processes of the shell allometric growth. A comparison *Ch. tridens* from Western Ukrainian forms and forms from Black Sea North-Western Coast were carry out.

Равлик тризубий *Chondrula tridens* (O.F. Müller, 1774) відзначається добре вираженою внутрішньовидовою мінливістю розмірів і форми черепашки, а також ступеня розвитку устевої арматури. У 19 ст. це призвело до опису багатьох форм різного таксономічного рівня [5, 6 та ін.], зведених надалі до одного єдиного виду *Ch. tridens*. Проведені нещодавно конхіометричні дослідження західноукраїнських вибірок *Ch. tridens* з фондів Державного природознавчого музею НАНУ [3] підтвердили існування на цій території двох форм, які добре диференціюються, не утворюють перехідних форм і є, імовірно, таксонами підвидового рівня – *Ch. tridens albolimbata* (L. Pfeiffer, 1848) і *Ch. tridens galiciensis* Clessin, 1879. Зроблені висновки були обґрунтовані методами багатомірної статистики.

Дана стаття продовжує цикл робіт, присвячених вивченню міжпопуляційної мінливості конхологічних ознак *Ch. tridens* на території України, з метою подальшої таксономічної та екологічної інтерпретації отриманих результатів. Оскільки у Північно-Західному Причорномор'ї, аналогічно до заходу України, трапляються дві розмірні форми *Ch. tridens*, основними завданнями були: 1) виділення надійних ознак для диференціації цих форм; 2) порівняння західноукраїнських і причорноморських форм *Ch. tridens*.

Матеріал і методика досліджень

Для аналізу було використано проміри 492 повністю сформованих черепашок *Ch. tridens* з 25 вибірок, зібраних на території Північно-Західного Причорномор'я у 1990-х роках та у період до 2003 р. (табл. 1). На кожній черепашці під бінокулярним мікроскопом типу МБС вимірювали 14 ознак: ширину її апікальної частини (ШАп), ширину 3-го, 4-го і 5-го обертів (ШЗО, Ш4О, Ш5О), висоту апікальної частини (ВАп), висоту перших трьох (ВЗО), чотирьох (В4О) і п'яти (В5О) обертів, кількість обертів (КО), висоту (ВЧ) і ширину (ШЧ) черепашки, висоту завитка (ВЗ), висоту (ВУ) і ширину (ШУ) устя. Для оцінки ступеня розвитку устевої арматури вимірювали також відстані між колумелярним і паріетальним (а), колумелярним і палатальним (б), паріетальним і палатальним (с) зубами. Детальну схему промірів подано у попередній роботі [3]. Точність промірів становила 0,1 оберту для КО; 0,1 мм для ВЧ, ШЧ і ВЗ; 0,05 мм для решти метричних ознак.

Крім промірів а, б і с, для якісної та кількісної характеристики озброєності устя використовували бальну оцінку (від 0 до 2) ступеня розвитку ангулярного (Angular), супрапалатального (Suprapal) і колумелярного (Colum) зубів, а також два розрахункові індекси [3].

Статистичні методи обробки результатів конхіометричних досліджень детально описані в попередній роботі [3]. Крім того, для пошуку найбільш надійного критерію для диференціації двох форм *Ch. tridens* був використаний метод класифікаційних дерев (Classification Trees), реалізований у ППП STATISTICA v.5.5, із залученням 14 морфометричних ознак черепашки та промірів а, б і с між розташованими в її усті зубами. Внесок кожної ознаки в диференціацію форм оцінювали за 100-бальною системою. Для порівняння коефіцієнтів рівняння лінійної регресії використовували відповідний модуль ППП STATGRAPHICS Plus 5.1.

Для кожної вибірки враховували також основні кліматичні характеристики – середні багаторічні температури січня і липня, річну кількість опадів і тривалість періоду з температурою вище +10 °С, вказані для найближчого районного центру [2].

Автори висловлюють подяку А. М. Шкляруку (м. Одеса) за можливість роботи з вибірками *Ch. tridens*, зібраними ним на території Північно-Західного Причорномор'я та Молдови.

Результати досліджень

У Північно-Західному Причорномор'ї трапляються дві розмірні форми *Ch. tridens*. Вибірки великої форми, звичайнішої для цієї території (табл. 1), позначено на таблицях і рисунках літерою "L" (large), вибірки дрібної форми – літерою "S" (small). Обидві форми трапляються у різних частинах дослідженого регіону, в окремих випадках – у межах одного локалітету (пари вибірок L2 і S1, L11 і S2).

Для молюсків обох форм спостерігається чіткий хіатус стосовно основних промірів черепашки (ВЧ, ШЧ, ВЗ, ВУ, ШУ – табл. 2), а також кількості обертів. Цікаво, що на заході України зменшення загальних розмірів черепашки у форми "*galiciensis*" не супроводжується настільки суттєвим зменшенням середньої кількості обертів у вибірках [3].

Таблиця 1

Місця збору молюсків *Chondrula tridens* на території Північно-Західного Причорномор'я

Велика форма (L)		Дрібна форма (S)	
Місце збору	КВ	Місце збору	КВ
Молдова		Україна, Одеська обл.	
м. Резіна	L1	оз. Ялпуг, Болградський р-н	S1
Україна, Одеська обл.		с. Сербка, Комінтернівський р-н	S2
оз. Ялпуг, Болградський р-н	L2	смт Слобідка, Кодимський р-н	S3
м. Ізмаїл, Ізмаїльський р-н	L3	Україна, Миколаївська обл.	
м. Вілкове, Кілійський р-н	L4	с. Мигія, Первомайський р-н	S4
с. Василівка, Кілійський р-н	L5	с. Зелений Яр, Доманівський р-н	S5
с. Лебедівка, Татарбунарський р-н	L6	смт Баштанка, Баштанський р-н	S6
с. Мар'янівка, Овідіопольський р-н	L7	ур. Чабанський ліс, Новобузький р-н	S7
м. Одеса	L8	Україна, Херсонська обл.	
с. Яськи, Біляївський р-н	L9	с. Вадим, Каланчацький р-н	S8
с. Кошари, Комінтернівський р-н	L10		
с. Сербка, Комінтернівський р-н	L11		
м. Березівка, Березівський р-н	L12		
Україна, Миколаївська обл.			
смт Веселинове, Веселинівський р-н	L13		
с. Коблеве, Березанський р-н	L14		
м. Миколаїв	L15		
с. Новопетрівське, Новоодеський р-н	L16		
с. Олександрівка, Казанківський р-н	L17		

Примітка: КВ – код вибірки.

Віднесення причорноморських вибірок *Ch. tridens* до двох розмірних груп підтверджується також результатами кластерного аналізу, проведеного на підставі 14 конхіометричних ознак (рис. 1). Вибірki формують два чітких кластери, кожний з яких складається з особин лише однієї форми.

Найважливішою конхологічною ознакою, яка відрізняє форму "*albolimbata*" від інших форм *Ch. tridens* і яка призводила раніше до її виділення у самостійний вид, вважають відносно більший (вищий) останній оберт [1, 4, 6 та ін.]. Кількісно це може бути вираженим меншим значенням відношення ВЗ/ВЧ [3]. Проте для причорноморських форм *Ch. tridens* не було виявлено достовірної різниці стосовно цього показника (критерій Манна-Уїтні за середніми вибірковими значеннями: $Z = 1,05$; $p = 0,29$).

Форма "*albolimbata*" розповсюджена, за літературними даними [1, 6, 7 та ін.], у Південно-Східній Європі. На території України вона є звичайною на заході Подільської височини [3, 4]. Виходячи з цього, можна було очікувати також її присутності в Північно-Західному Причорномор'ї. Проте у більшості досліджених вибірок форми "L" середні значення індексу ВЗ/ВЧ були значно вищими, ніж у західноукраїнських вибірок форми "*albolimbata*" [3]. Таким чином, причорноморські популяції зберігають типові для *Ch. tridens s. str.* [6] пропорції останнього оберту, незалежно від розмірів черепашки.

Середньопопуляційні значення ВЧ коливалися у вибірках дрібної форми *Ch. tridens* від 9,58 (Сербка) до 11,05 мм (Мигія), у вибірках великої форми – від

11,99 (Сербка) до 14,32 мм (Василівка). У досліджених раніше західноукраїнських і частково польських вибірках [3] ці значення досягали лише 10,14 мм для форми "*galiciensis*" і 11,70 мм для форми "*albolimbata*". Таким чином, розміри черепашок *Ch. tridens* у Північно-Західному Причорномор'ї виявилися, загалом, дещо більшими порівняно із заходом України, особливо для великої форми. При цьому середня кількість обертів на півдні України у великої форми була більшою (7,75 порівняно з 7,36), а у дрібної форми – навіть дещо меншою (7,19 порівняно з 7,24), ніж у західноукраїнських і польських вибірках [3].

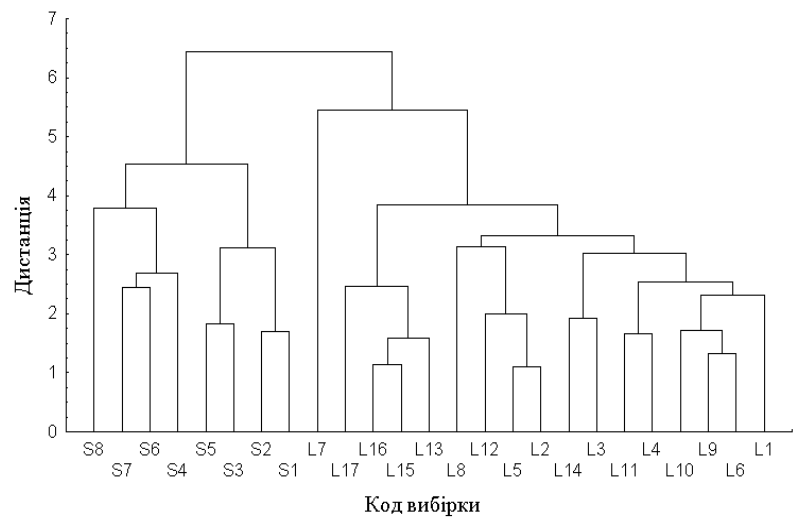


Рис. 1. Дендрограма подібності досліджених вибірок на підставі 14 конхіометричних ознак: L – велика форма; S – дрібна форма.

Можна припустити, що у місцях сумісного існування двох розмірних форм *Ch. tridens* хіатус між ними має бути вираженим сильніше, що запобігає формуванню зон вторинної інтерградації. Ця гіпотеза підтвердилася лише для пари вибірок, зібраних поблизу оз. Ялпуг (вибірки L2 і S1). У той самий час в обох вибірках з околиць с. Сербки (L11 і S2) черепашки виявилися відносно дрібними в межах своїх розмірних груп (табл. 2). Можливо, обидві популяції існують у субоптимальних умовах зовнішнього середовища, які однаково впливають на розміри черепашок обох форм.

Важливою діагностичною ознакою для розділення двох форм *Ch. tridens* на заході України є ступінь розвитку устевої арматури [3]. Форма "*galiciensis*" відрізняється відсутнім або незначно розвиненим ангулярним [5, 6], супрапалатальним [3], відносно слабо розвиненим колумелярним [3] зубами. В умовах сухішого і теплішого клімату Північно-Західного Причорномор'я устеві зуби виявилися добре вираженими в обох розмірних форм *Ch. tridens* (рис. 2). Лише 5 з 318 проаналізованих черепашок великої і 3 з 174 черепашок дрібної форми не мали ангулярного зуба. Натомість значно розвинений супрапалатальний зуб мали 97,8% черепашок великої і 86,2% дрібної форми; добре виражений колумелярний зуб – відповідно 97,2% і 85,6%.

Таблиця 2

Середні значення ($\bar{X} \pm SE$) основних конхіометричних ознак у досліджених вибірках

КВ	N	КО	ВЧ	ШЧ	ВЗ	ВУ	ШУ	ВЗ/ВЧ
Велика форма (L)								
L1	7	8,07±0,15	12,89±0,41	5,34±0,11	6,05±0,24	4,63±0,17	3,84±0,10	0,469±0,009
L2	25	7,84±0,05	13,99±0,16	5,59±0,05	6,23±0,11	5,28±0,05	4,11±0,04	0,445±0,004
L3	10	7,95±0,10	13,08±0,31	5,40±0,07	6,02±0,22	4,68±0,11	3,88±0,06	0,459±0,007
L4	7	7,76±0,14	12,86±0,34	5,41±0,07	5,82±0,22	4,78±0,09	3,91±0,04	0,452±0,007
L5	25	7,96±0,05	14,32±0,14	5,65±0,03	6,52±0,11	5,27±0,04	4,18±0,05	0,455±0,004
L6	25	7,80±0,06	12,42±0,13	5,02±0,03	5,77±0,09	4,41±0,04	3,73±0,03	0,464±0,003
L7	10	7,90±0,09	12,96±0,25	5,31±0,08	5,76±0,16	4,74±0,06	3,84±0,06	0,444±0,005
L8	6	8,30±0,28	13,40±0,47	5,29±0,04	6,29±0,39	4,81±0,11	3,71±0,06	0,467±0,014
L9	25	7,67±0,05	12,21±0,14	5,08±0,05	5,58±0,09	4,49±0,05	3,80±0,03	0,456±0,003
L10	25	7,68±0,05	12,50±0,14	5,13±0,03	5,63±0,10	4,57±0,05	3,74±0,03	0,450±0,004
L11	25	7,43±0,06	11,99±0,16	5,28±0,04	5,21±0,11	4,53±0,06	3,86±0,03	0,434±0,004
L12	3	7,83±0,18	13,58±0,72	5,67±0,04	6,03±0,56	5,08±0,19	4,07±0,06	0,442±0,020
L13	25	7,57±0,07	12,80±0,17	5,40±0,05	5,67±0,12	4,81±0,05	3,96±0,04	0,442±0,005
L14	25	7,80±0,07	12,62±0,18	5,11±0,05	5,77±0,14	4,60±0,04	3,62±0,04	0,456±0,005
L15	25	7,32±0,05	12,46±0,15	5,34±0,03	5,26±0,11	4,77±0,05	3,80±0,02	0,422±0,004
L16	25	7,47±0,07	12,50±0,16	5,27±0,05	5,48±0,11	4,70±0,06	3,83±0,05	0,438±0,004
L17	25	7,49±0,05	12,79±0,14	5,43±0,04	5,51±0,10	4,80±0,05	3,93±0,03	0,430±0,004
Дрібна форма (S)								
S1	23	7,37±0,05	9,66±0,10	4,01±0,03	4,52±0,07	3,49±0,04	2,95±0,02	0,467±0,004
S2	25	7,26±0,06	9,58±0,12	4,12±0,03	4,43±0,10	3,46±0,04	3,05±0,03	0,461±0,005
S3	13	7,14±0,09	9,64±0,16	4,23±0,03	4,30±0,12	3,54±0,04	2,97±0,04	0,445±0,007
S4	25	7,27±0,05	11,05±0,12	4,92±0,04	4,65±0,08	4,27±0,05	3,57±0,04	0,420±0,004
S5	25	7,26±0,05	10,05±0,13	4,31±0,03	4,47±0,09	3,80±0,03	3,22±0,03	0,444±0,004
S6	25	6,93±0,05	9,60±0,09	4,49±0,03	3,90±0,06	3,88±0,03	3,30±0,03	0,406±0,005
S7	25	7,08±0,04	10,13±0,10	4,27±0,03	4,29±0,07	3,87±0,04	3,19±0,03	0,423±0,003
S8	13	7,23±0,07	10,32±0,16	4,59±0,05	4,58±0,11	3,74±0,07	3,27±0,04	0,443±0,004

Примітки: SE – похибка середнього арифметичного; КВ – код вибірки. Позначення ознак див. у методичці. Усі ознаки, крім КО і ВЗ/ВЧ, подано в мм.

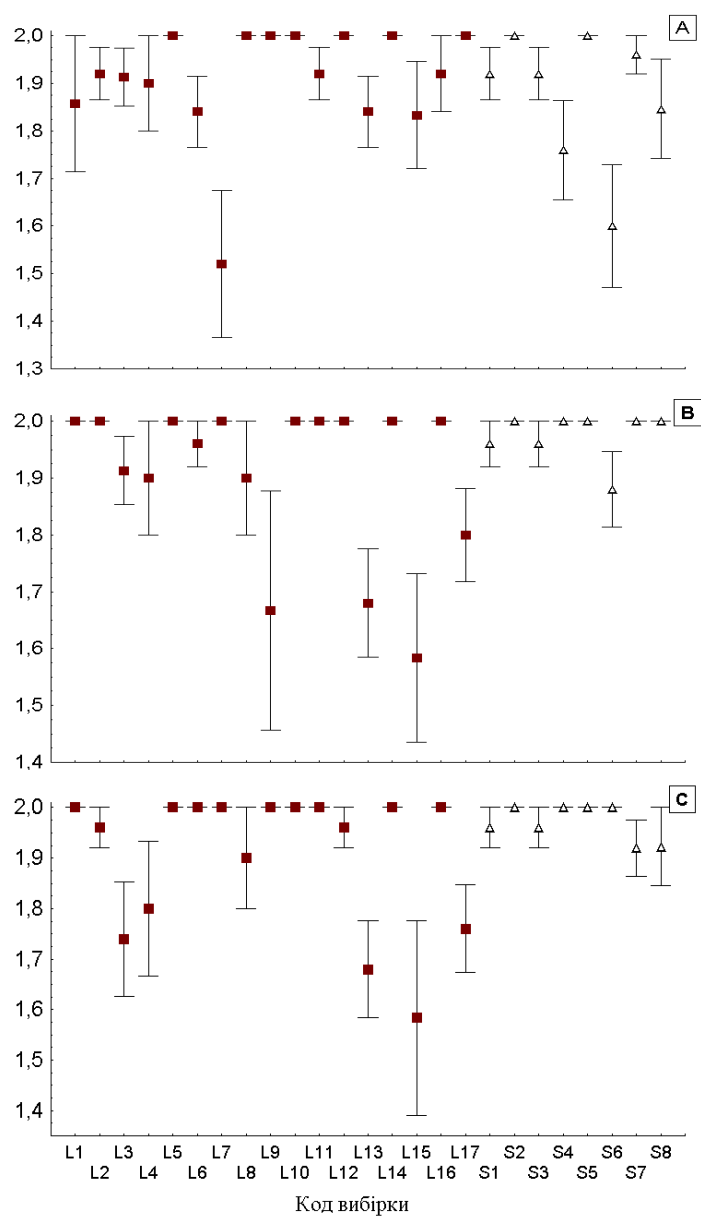


Рис. 2. Ступінь розвитку зубів ($\bar{x} \pm 1SE$): А – ангулярного; В – супрапалатального; С – колумелярного.

Міжпопуляційна мінливість відносно 8 ознак, які якісно або кількісно відображають ступінь розвитку устєвої арматури, була досліджена за допомогою методу багатомірного шкалювання. У просторі перших двох розмірностей усі вибірки розподілилися у три більш-менш компактні групи (рис. 3). При цьому групи I і III представлені вибірками лише однієї з форм, група II – вибірками обох форм.

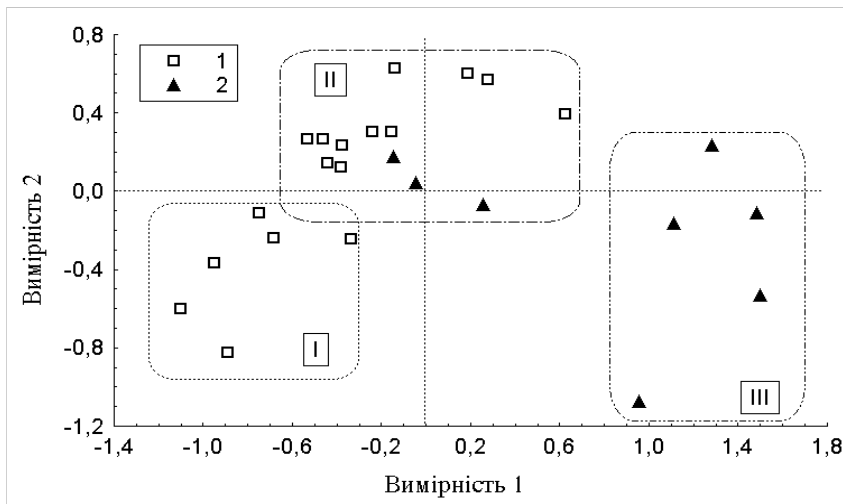


Рис. 3. Результати багатомірного шкалювання матриці близькості, розрахованої на підставі 8 ознак устєвої арматури: 1 – велика форма; 2 – дрібна форма.

Вибірki обох форм є значно розкинутими вздовж обох розмірностей (рис. 3), але відмінності між ними чіткіше виявляються за першою розмірністю. Ця розмірність має високі від'ємні коефіцієнти рангової кореляції Кендала з промірами "а" ($\tau = -0,900$; $n = 25$; $p < 0,001$) і "b" ($\tau = -0,873$; $n = 25$; $p < 0,001$) між елементами устєвої арматури. Друга розмірність є високо скорельованою зі ступенем розвитку колумелярного зуба ($\tau = 0,463$; $n = 25$; $p < 0,001$) і величиною Index 2 ($\tau = 0,403$; $n = 25$; $p < 0,005$). Таким чином, причорноморські форми *Ch. tridens* відрізняються передусім відстанню між колумелярним, з одного боку, та паріетальним і палатальним, з іншого боку, зубами. Натомість ступінь розвитку окремих зубів (особливо ангулярного і супралатального) не має особливого значення для їх діагностики.

Для молюсків великої форми спостерігається, крім того, міжпопуляційний алометричний зв'язок між ступенем розвитку колумелярного зуба і відстанями між ним та палатальним і паріетальним зубами: з більшим розвитком колумелярного зуба ці відстані зменшуються (рис. 3). Проте для західноукраїнських вибірок *Ch. tridens* така закономірність була краще вираженою [3].

Дискримінантний аналіз (на підставі віднесення усіх досліджених черепашок у дві групи) продемонстрував високу значущість ШЧ для правильної класифікації причорноморських форм *Ch. tridens*. Факторне навантаження цієї ознаки на єдину у

випадку двох груп канонічну вісь становило $-0,865$; точність класифікації – $99,1\%$ для великої і $90,2\%$ для дрібної форми. Таким чином, дискримінація внутрішньовидових форм *Ch. tridens* у Північно-Західному Причорномор'ї має менш точний характер, ніж на заході України [3].

Детальніше можливість правильної класифікації причорноморських форм *Ch. tridens* була проаналізована за допомогою методу класифікаційних дерев, який має більшу роздільну здатність порівняно з лінійним дискримінантним аналізом у випадку наявності нелінійних залежностей між ознаками-дискримінаторами. Загалом 381 черепашка з 392 виявилася правильно віднесеною до своєї групи, отже, точність класифікації становила $97,2\%$. З 14 конхіометричних ознак і трьох промірів між окремими елементами устєвої арматури найвищий ранг при класифікації об'єктів мали ШЧ (100%), ВЧ (93%), ВУ (84%), ШУ (85%). Проміри початкових обертів черепашки практично не роблять якогось внеску до дискримінації форм.

Був проведений також покроковий лінійний дискримінантний аналіз для розподілу усіх 25 використаних вибірок. Найвищі навантаження за першою канонічною віссю мали ШЧ ($-0,849$) та ВУ ($-0,714$), а за другою – Index1 ($-0,471$) та "b" ($+0,358$).

Високий рівень дискримінації підтверджується низьким значенням критерію Уїлкса ($\lambda = 0,0012$). Центроїди вибірок у просторі перших двох канонічних осей формують два чітко відокремлені, особливо вздовж першої канонічної осі, пула (рис. 4). Якість класифікації є різною серед вибірок різних форм й змінюється від 0% (для вибірки L12) до 92% (для вибірок S6, S7). Загалом популяційна специфічність розмірів і форми черепашки є краще вираженою для дрібної форми *Ch. tridens*.

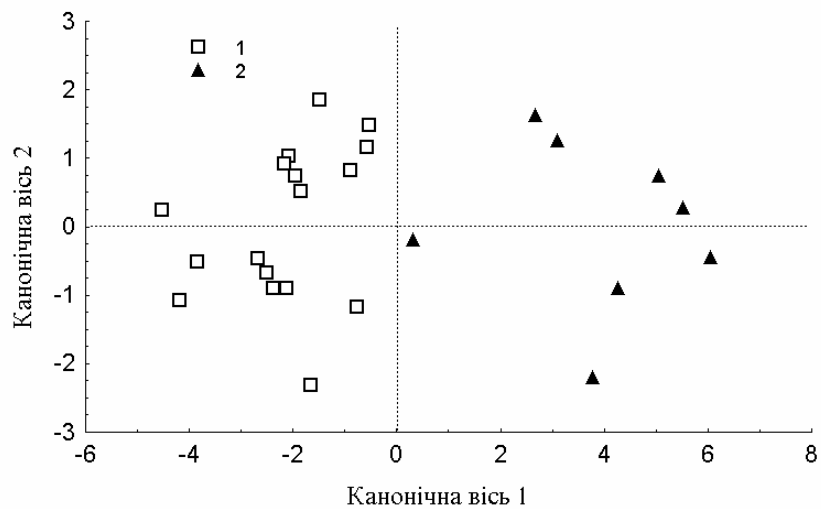


Рис. 4. Розподіл центроїдів вибірок у просторі перших двох канонічних осей: 1 – велика форма; 2 – дрібна форма.

Відмінності між причорноморськими формами *Ch. tridens* спостерігаються не лише в одному окремо розглянутому вимірі, а також у просторі пар ознак або показників. Вони є найкраще вираженими у просторі ознак "КО – ВЗ/ВЧ". Точки, які відображають середньовибіркові значення обох показників, формують окремі послідовності для кожної форми (рис. 5). Лише одна вибірка дрібної форми (Мигія) розташована дуже близько від послідовності іншої форми. Коефіцієнти рівняння лінійної регресії $VZ/VC = \alpha + \beta \cdot KO$ мають достовірні відмінності для двох форм *Ch. tridens* ($p < 0,01$ для α ; $p < 0,05$ для β). Загалом при однаковій кількості обертів черепашки дрібної форми мають більші значення ВЗ/ВЧ, що спостерігається також на заході України [3].

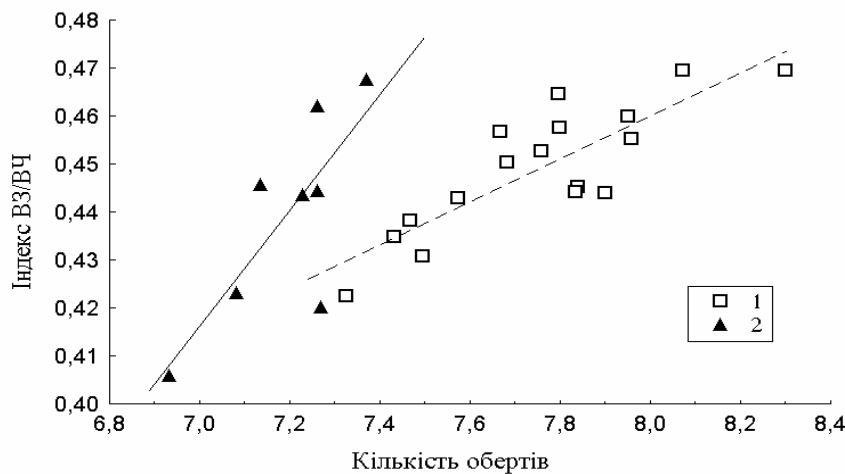


Рис. 5. Залежність між індексом ВЗ/ВЧ та КО: 1 – велика форма; 2 – дрібна форма.

З іншого боку, відмінності між окремими формами *Ch. tridens* можуть стосуватися також зв'язків конхіометричних показників з умовами існування молюсків. Наприклад, значення ВЧ у межах обох форм мало змінюються в залежності від вологості клімату (рис. 6). Лінії регресії для двох груп вибірок є колінеарними, але мають різне значення коефіцієнта α у рівнянні лінійної регресії ($p < 0,001$).

Може достовірно змінюватися також напрямок залежності між конхологічними параметрами та кліматичними умовами існування популяцій. Наприклад, з підвищенням середньої багаторічної температури найхолоднішого місяця року (січня) відстань між колумелярним і паріетальним зубами в усті молюсків великої форми достовірно збільшується (коефіцієнт рангової кореляції Кендала: $\tau = 0,382$; $n = 17$; $p < 0,05$), а у дрібної форми – зменшується (відповідно $\tau = -0,546$; $n = 8$; $p = 0,059$). Ці відмінності мають високий рівень достовірності ($p < 0,001$ для коефіцієнта α ; $p < 0,05$ для β).

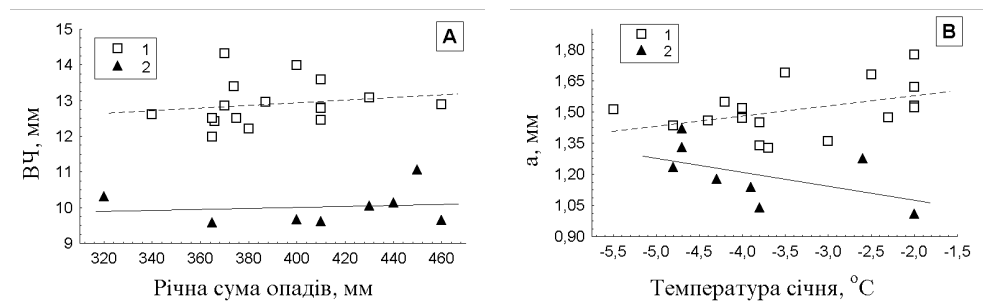


Рис. 6. Залежність окремих конхіометричних параметрів від клімату: А – висоти черепашки від річної суми опадів; В – відстані між колумелярним і паріетальним зубами від середньої багаторічної температури січня; 1 – велика форма; 2 – дрібна форма.

Різна спрямованість і різний ступінь прояву зв'язків між параметрами черепашки, а також між параметрами черепашки та чинниками зовнішнього середовища свідчать на користь того, що виявлені відмінності мають не міжпопуляційний характер, а глибшу спадкову основу (можливо, на підвидовому рівні).

За допомогою методу головних компонент був проведений багатомірний аналіз мінливості конхіометричних ознак для усіх 492 особин. Перша головна компонента (ГК1) описує 40,8% сумарної мінливості. Найбільші факторні навантаження за ГК1 мають ШЧ (+0,902), ШУ (+0,875), ВУ (+0,869), ВЧ (+0,813), а також відстані між устевими зубами. Тому дану компоненту можна охарактеризувати як "загальні розміри черепашки".

Друга головна компонента (ГК2) описує 17,2% сумарної мінливості. Високі факторні навантаження мають В50 (-0,706) і КО (+0,780). Отже, дана компонента більше відображає швидкість наростання черепашки (передусім її завитка) у висоту.

Третя головна компонента (ГК3) описує 12,8% сумарної мінливості. Високі позитивні навантаження мають ознаки, які якісно і кількісно характеризують ступінь розвитку устєвої арматури – Index 1 (+0,692) та Index 2 (+0,829). Три перші компоненти пояснюють разом трохи більше 70% загальної мінливості конхологічних ознак молюсків *Ch. tridens* у Північно-Західному Причорномор'ї.

При проведенні аналогічного аналізу для кожної форми окремо встановлено, що ГК1 описує 28,1–33,1% сумарної внутрішньогрупової мінливості в обох групах. Високі навантаження мають ознаки, які характеризують розміри п'яти початкових обертів черепашки. Крім того, для дрібної форми високі навантаження мають ознаки, які характеризують параметри устя і ступінь розвитку зубів (табл. 3).

За ГК2 найвищі факторні навантаження для молюсків великої форми *Ch. tridens* мають розміри дефінітивної черепашки, які залежать передусім від кількості обертів. Натомість ГК2 для молюсків дрібної форми відображає залежність між кількістю обертів і висотою перших 4-5 обертів черепашки (табл. 3). ГК3 для обох форм

Ch. tridens відображає мінливість ступеня розвитку устевих зубів, особливо відображену у вигляді обох індексів (табл. 3).

Таблиця 3

Результати аналізу головних компонент для двох форм молюсків *Chondrula tridens*

Ознаки черепашки	Факторні навантаження					
	ГК 1		ГК 2		ГК 3	
	L	S	L	S	L	S
ШАп	-0,79	0,69	–	–	–	–
ШЗО	-0,83	0,80	–	–	–	–
Ш4О	-0,82	0,87	–	–	–	–
Ш5О	-0,81	0,91	–	–	–	–
В4О	-0,77	–	–	-0,62	–	–
В5О	-0,86	0,82	–	-0,67	–	–
КО	–	–	-0,71	0,65	–	–
ВЧ	–	–	-0,87	0,63	–	–
ВЗ	–	–	-0,76	–	–	–
ВУ	–	0,71	-0,76	–	–	–
ШУ	–	0,78	–	–	–	–
a	–	0,73	–	–	–	–
b	–	0,72	–	–	–	–
c	–	–	–	–	–	-0,72
Index 1	–	–	–	–	0,68	0,80
Angul	–	–	–	–	0,59	–
Index 2	–	–	–	–	0,78	0,64
Частка описаної мінливості, %	28,1	33,1	21,6	18,2	13,6	15,6

Примітки: ГК – головна компонента; L – велика форма; S – дрібна форма. Наведено лише значущі факторні навантаження.

Таким чином, структура мінливості за першими трьома головними компонентами у межах кожної з форм майже не відрізняється. Більш того, відсутні значні відмінності за першими трьома головними компонентами для узагальненої вибірки та вибірок окремих форм.

Оскільки процеси формування черепашки (особливо наростання перших п'яти обертів) можуть мати суттєве значення для диференціації внутрішньовидових форм *Ch. tridens* [3], був проаналізований алометричний ріст черепашок залежно від кількості обертів у межах обох причорноморських форм (табл. 4). З'ясовано, що швидкість наростання перших п'яти обертів у висоту не відрізняється достовірно для молюсків обох форм, тоді як швидкість наростання черепашки у ширину значно вище у молюсків великої форми ($t = 3,54$; $df = 58$; $p < 0,05$). Достовірно вищими є також алометричні показники, якщо розглядати залежність висоти та ширини дефінітивної черепашки від загальної кількості її обертів (в обох випадках $p < 0,05$).

Таблиця 4
Коефіцієнти алометричної залежності висоти та ширини черепашки від кількості обергів на різних стадіях її формування

КВ	B50 = a • КО ^b			ВЧ = a • КО ^b			Ш50 = a • КО ^b			ШЧ = a • КО ^b		
	a±SEa	b±SEb	R ² (%)	a±SEa	b±SEb	R ² (%)	a±SEa	b±SEb	R ² (%)	a±SEa	b±SEb	R ² (%)
	Велика форма (L)											
L14	0,182 ±0,012	1,94 ±0,05	99,0	0,086 ±0,013	2,42 ±0,08	98,2	0,67 ±0,041	1,14 ±0,04	98,5	1,00 ±0,06	0,82 ±0,03	93,7
L15	0,181 ±0,015	2,21 ±0,06	98,7	0,074 ±0,010	2,57 ±0,07	99,0	0,71 ±0,04	1,15 ±0,04	98,9	1,05 ±0,06	0,84 ±0,03	94,7
L17	0,173 ±0,029	1,94 ±0,11	98,6	0,066 ±0,008	2,61 ±0,06	99,2	0,65 ±0,03	1,20 ±0,03	99,0	1,01 ±0,06	0,85 ±0,03	94,2
Разом	0,179 ±0,008	1,92 ±0,04	98,5	0,079 ±0,008	2,50 ±0,05	98,1	0,68 ±0,02	1,17 ±0,02	97,6	1,03 ±0,04	0,84 ±0,02	93,2
	Дрібна форма (S)											
S1	0,191 ±0,018	1,80 ±0,06	98,3	0,095 ±0,010	2,30 ±0,05	99,0	0,64 ±0,02	1,06 ±0,03	98,5	0,95 ±0,06	0,74 ±0,04	92,5
S2	0,189 ±0,020	1,85 ±0,07	98,1	0,102 ±0,010	2,28 ±0,05	98,8	0,66 ±0,03	1,08 ±0,04	97,5	1,00 ±0,07	0,75 ±0,04	91,0
S5	0,151 ±0,009	1,99 ±0,04	99,2	0,079 ±0,008	2,44 ±0,05	99,6	0,68 ±0,03	1,09 ±0,03	98,2	1,03 ±0,06	0,76 ±0,04	91,6
Разом	0,176 ±0,009	1,88 ±0,03	98,3	0,092 ±0,006	2,34 ±0,03	98,9	0,66 ±0,02	1,07 ±0,02	96,6	0,99 ±0,04	0,75 ±0,02	90,5

Примітки: КВ – код вибірки; SE – похибка коефіцієнту регресії; R² – коефіцієнт детермінації.

При попарному порівнянні великої причорноморської форми *Ch. tridens* з західноукраїнською "*albolimbata*" і дрібної причорноморської форми з "*galiciensis*" [3] були виявлені достовірні відмінності між коефіцієнтами алометричного росту перших п'яти обертів черепашки (для висоти та ширини обертів). Натомість суттєві відмінності для дефінітивної черепашки відсутні. Отже, відмінності між відповідними розмірними формами *Ch. tridens* з різних регіонів стосуються передусім розмірів і форми початкових п'яти обертів черепашки, а також особливостей розвитку устєвої арматури.

Таким чином, у межах обох досліджених регіонів (захід України та Північно-Західне Причорномор'я) трапляються дві розмірні форми *Ch. tridens*. Ці форми легко диференціюються не лише за загальними розмірами черепашки, але й за іншими конхологічними ознаками та можуть виявитися таксонами підвидового рівня. У той самий час існують певні конхологічні відмінності між відповідними розмірними формами з різних регіонів.

Якщо велика і дрібна форми *Ch. tridens* на заході України відповідають описам *Ch. albolimbata* (L. Pfeiffer, 1848) і *Ch. galiciensis* Clessin, 1879 [3], причорноморські форми відрізняються від них. Найпомітнішими відмінностями причорноморських популяцій *Ch. tridens* є відносні розміри останнього оберту у великої форми та добре озброєне устя в дрібної. Проте перша відмінність може бути пов'язаною з відносно більшою кількістю обертів у черепашок з південних популяцій, оскільки із збільшенням КО відношення ВЗ/ВЧ закономірно зростає (рис. 5), а відносна висота останнього оберту – зменшується.

З екологічної точки зору захисна функція устєвої арматури має зростати у південних популяціях *Ch. tridens*. Це добре узгоджується з нормальним розвитком усіх її елементів в обох розмірних форм виду на території Північно-Західного Причорномор'я (на заході України це є властивим лише формі "*albolimbata*").

Для оцінки таксономічної значущості географічних відмінностей розмірних форм *Ch. tridens* вирішальне значення може мати конхіометричний аналіз популяцій виду з Вінницької, Хмельницької, Чернівецької областей, з території України загалом, а також з території сусідніх країн (Молдови і Румунії). Незалежно від таксономічного значення зареєстрованих міжрегіональних відмінностей, з'ясувати яке зможуть лише подальші дослідження, ці відмінності повинні мати більш або менш виражений адаптаційний характер.

Висновки

Таким чином, на території Північно-Західного Причорномор'я трапляються дві форми *Ch. tridens*, які добре диференціюються методами багатомірної статистики та можуть виявитися таксонами підвидового рівня. Згадані форми мають спільні та відмінні риси з дослідженими раніше західноукраїнськими формами *Ch. tridens*. Для з'ясування таксономічної значущості та коректної екологічної інтерпретації зареєстрованих конхологічних відмінностей між формами з одного або різних регіонів є необхідними подальші конхіометричні дослідження популяцій *Ch. tridens* з інших регіонів України та суміжних територій.

1. Дамянов С. Г., Лихарев И. М. Сухоzemни охлюви (Gastropoda terrestria). – София, 1975. – 425 с. – (Фауна на България. Т. 4).
2. Географічна енциклопедія України: В 3-х т. / Під ред. О.М. Маринич. – К.: “Українська енциклопедія” ім. М.П.Бажана, 1989-1993.
3. Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. До вивчення внутрішньовидової мінливості *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) на заході України та з’ясування таксономічного статусу окремих форм // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2003. – Т. 18. – С. 93-110.
4. Wałowski J. Mięczaki (Mollusca) – Lwów: Wyd-wo Muzeum im. Dzieduszyckich, 1891. – 264 s.
5. Clessin S. Aus meiner Novitäten-Mappe // Malakozool. Bl. Neue Folge. – 1879. – В. 1. – С. 3-16.
6. Clessin S. Molluskenfauna Oesterreich-Ungarn und der Schweiz. – Nürnberg, 1887. – 358 s.
7. Grossu A.V. Gastropoda Pulmonata. – București, 1955. – 518 p. – (Fauna Republicii Populare Romîne. Mollusca. Vol. 3, fasc. 1).

¹Миколаївський державний аграрний університет, e-mail:kssnail@rambler.ru

²Державний природознавчий музей НАН України, e-mail:sverlova@museum.lviv.net