

УДК 594.38

Н.В. Сверлова

**ВПЛИВ УРБАНІЗАЦІЇ НА КОНХОЛОГІЧНІ ПАРАМЕТРИ
CEPAEA VINDOBONENSIS (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE)
НА ЗАХОДІ УКРАЇНИ**

Сверлова Н.В. Влияние урбанизации на конхологические параметры Cepaea vindobonensis (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на западе Украины // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2007. – Вып. 23. – С. 85-94.

Проанализированы результаты биометрических исследований 2511 раковин *C. vindobonensis* из 21 выборки. Размеры раковин (высота, большой диаметр, объем) уменьшаются в ряду "городские – пригородные – внегородские биотопы". Зависимость между размером, формой и окраской раковин проявляется на уровне популяций (колоний), а не отдельных особей.

Sverlova, N. Influence of urbanization on the conchological parameters of Cepaea vindobonensis (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in Western Ukraine // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2007. – 23. – P. 85-94.

The results of biometrical investigations of 2511 shells of *C. vindobonensis* from 21 samples were analyzed. The shell sizes (height, large diameter, volume) are decreased in the file of "urban – suburban – non-urban biotopes". The dependence between the size, form and colour of the shells is displayed on the level of the populations (colonies) – not of the separate specimens.

Наприкінці ХХ – на початку ХХІ ст. на території України почали інтенсивно проводитися біометричні дослідження черепашок наземних молосків, переважно представників родин Epidae [1, 2 та ін.] і Helicidae [5]. Одним з основних напрямів цих досліджень стало з'ясування конхологічних особливостей міських популяцій модельних видів і можливостей біоіндикаційного використання результатів конхіометричних досліджень в урбанізованому середовищі [5]. Проте узагальнення даних, отриманих різними дослідниками, у формі колективної монографії [5] наочно продемонструвало не лише деяку суперечливість отриманих результатів і особливо їх теоретичної інтерпретації, але й недостатню емпіричну обґрунтованість попередньо зроблених висновків. Крім того, розміри черепашок до цього часу розглядалися переважно відокремлено від інших конхологічних ознак (насамперед – від забарвлення), або ж взаємозв'язок розмірів, форми та забарвлення черепашок аналізувався лише в межах однієї популяції (вибірки). Такий підхід не можна вважати методично виправданим, оскільки фізичні властивості черепашки повинні визначатися усім комплексом взаємодіючих між собою та, імовірно, частково компенсуючих одна одну конхологічних ознак [5, 8].

Хоча австрійська цепеня *Cepaea vindobonensis* (Fér.) широко розповсюджена на території України та є зручним об'єктом для проведення конхіометричних досліджень, до цього часу були описані конхологічні параметри лише кількох популяцій з Чернівецької [6], Одеської і Миколаївської [5] областей. В останньому випадку порівняння 6 вибірок (907 черепашок) з міських і позаміських біотопів півдня України не дало однозначних результатів: порівняно з контролем середні розміри черепашок у міських популяціях або зменшувалися, або збільшувалися.

Таким чином, для з'ясування можливих механізмів впливу урбанізації на конхологічні параметри модельного виду, а також інших представників родини Helicidae, необхідно було дослідити взаємодію розмірів, форми та забарвлення черепашок у популяціях *C. vindobonensis* на достатньо великому статистичному матеріалі. Для цього були використані вибірки з міських і позаміських біотопів Львівської і, частково, Івано-Франківської областей, фенетична структура яких була описана і проаналізована у попередніх публікаціях [4, 5].

Метою цієї статті є аналіз конхологічних особливостей міських популяцій наземних молюсків на прикладі модельного виду *C. vindobonensis*. Для цього необхідно було проаналізувати зміни середніх розмірів і форми черепашок у напрямку від міських до приміських і позаміських популяцій, а також можливий зв'язок цих параметрів з фенетичною структурою досліджених популяцій.

Матеріал і методика досліджень

Загалом було виміряно 2 511 повністю сформованих черепашок статевозрілих особин *C. vindobonensis* з 21 вибірки. 18 вибірок склалися переважно з порожніх черепашок, зібраних у квітні 2003 і 2004 рр. у ксеротермних біотопах Львівської та Івано-Франківської областей (переважно на схилах південної або південно-західної експозиції з сильно розрідженою деревно-чагарниковою рослинністю або повністю без неї, де популяції *C. vindobonensis* досягали найбільшої щільності). Якщо відстань між вибірками не перевищувала 50 м за умови відсутності природних або антропогенних бар'єрів (отже, сусідні вибірки репрезентували частини однієї великої колонії *C. vindobonensis*), їх позначали однією великою латинською літерою і цифрами. У випадку повторних зборів на одному місці до коду вибірки додавали позначки "a" і "b".

Детальний опис місць збору наведено у попередній праці [4]. Ділянки А, В і С репрезентують західну частину регіонального ландшафтного парку "Знесіння" у Львові, розташовану ближче до центру міста; ділянки D і E – його східну (периферійну) частину з г. Хомиць. Решту вибірок зібрано в околицях таких міст: F і G – Миколаєва; H – Золочева; I – Івано-Франківська. Усі позаміські популяції займали схили з вапняковими осипами, утвореними природним шляхом або внаслідок колишньої розробки кар'єрів.

Крім того, у червні-липні 2004 р. після значних дощів на окремих досліджених ділянках були зібрані повторні вибірки, виключно з живих активних особин *C. vindobonensis*. Молюсків збирали на високій трав'яній рослинності (пустир на ділянці В) або на трав'яній рослинності та поверхні ґрунту (схил біля залізничної колії на ділянці Е). Додаткові вибірки позначені нижніми індексами "L"; місце збору вибірок V_{L1} і V_{L2} повністю відповідає місцю збору вибірок Va (2003 р.) і Vb (2004 р.); місце збору вибірки E_L – сукупному місцю збору вибірок E1 (40 м схилу) і E2 (наступні 20 м того ж самого схилу). Порожні черепашки (живі молюски) не поверталися на місце збору, тому не могли потрапити до повторних зборів.

Фенетична структура 18 вибірок *C. vindobonensis* була проаналізована у попередній праці [4]. Фенетична структура 3 додаткових вибірок показана у таблиці 1. Використання живих молюсків, а не частково знебарвлених порожніх черепашок, надало можливість також встановити точну частку у вибірках форми "*pallescens*" [4].

Таблиця 1

Фенетична структура додаткових вибірок *Cerata vindobonensis*

Фенотипи	Вибірки		
	V_{L1}	V_{L2}	E_L
12345	85,0	75,2	89,9
1(23)45	12,3	18,5	5,1
(12)345	0,4	–	–
(123)45	–	0,5	–
10345	2,2	4,6	5,1
12045	–	1,0	–
Колір смуг:			
нормально пігментовані	39,6	43,3	78,5
<i>pallescens</i>	60,3	56,7	21,5
No	227	194	79

Примітки: частоти фенотипів у відсотках; No – загальна кількість молюсків у вибірці.

Для оцінки "середньої темноти забарвлення черепашок" у вибірках (колоніях, популяціях) вираховували середнє значення індексу DG. При цьому для кожної черепашки сумували наявність кожної окремої смуги та кожного окремого злиття сусідньої пари смуг [7]:

фенотип 10345 – 4 смуги; DG = 4;

фенотип 1(23)45 – 5 смуг + 1 злиття; DG = 6;

фенотип (123)45 – 5 смуг + 2 злиття; DG = 7 тощо.

Аналогічно до попередньої роботи [3], для конхіометричних досліджень використовували лише ті черепашки, які не зазнавали механічних ушкоджень (деформацій) в процесі свого утворення, що могло вплинути на їх кінцеві розміри та форму. При аналізі фенетичної структури, навпаки, могли бути враховані деформовані або частково поламані черепашки, якщо ушкодження давали змогу визначити фенотип, і не враховані цілі, але знебарвлені черепашки. Тому кількість виміряних черепашок у кожній вибірці не співпадає з кількістю черепашок, використаних для аналізу фенетичної структури [4].

Для кожної черепашки штангенциркулем вимірювали її висоту (ВЧ) і великий діаметр (ВД) з точністю до 0,1 мм. На відміну від загальноживаної методики, згадані параметри вимірювали без врахування відгорнутих країв устя, що дозволяє точніше відобразити реальні розміри (об'єм) черепашки [5]. Для характеристики форми черепашки використовували відношення ВЧ/ВД. Для оцінки загальних розмірів черепашки незалежно від її форми використовували умовний об'єм черепашки, розрахований за формулою:

$$V_{ч} = \frac{1}{2} ВЧ \cdot ВД^2$$

Для кожної вибірки і кожного з виміряних або обчислених параметрів обраховані середнє арифметичне (M), похибка середнього арифметичного (m), коефіцієнт варіації (Cv). Для вибірок V_{L1} , V_{L2} , E_L , 11 аналогічні розрахунки проведені також для окремих груп фенотипів. У вибірках V_{L1} і V_{L2} виділено 3 групи фенотипів: 1) усі черепашки форми "*pallescens*"; 2) черепашки з 4-5 не злитими між собою

нормально пігментованими смугами; 3) черепашки зі злиттям 2-х або більшої кількості сусідніх нормально пігментованих смуг. У наступних вибірках черепашки поділені на групи виключно за кольором смуг: гіалозонатні, "*pallescens*" і нормально пігментовані у вибірці П1; "*pallescens*" і нормально пігментовані у вибірці Е_L.

Результати досліджень

Середньовибіркові значення виміряних і обчислених параметрів коливалися у досліджених західноукраїнських популяціях *C. vindobonensis* у таких межах: висота черепашки (ВЧ) – від 16,36 до 18,15 мм; великий діаметр (ВД) – від 19,48 до 21,34 мм; відношення ВЧ/ВД – від 0,817 до 0,854; розрахований умовний об'єм черепашки (Vч) – від 3 128 до 4 144 мм³ (табл. 2). При цьому максимальні значення завжди спостерігалися у міських вибірках, зібраних на ділянці А, а мінімальні – в позаміських біотопах.

Ще чіткіше тенденція до збільшення розмірів черепашок *C. vindobonensis* в урбанізованому середовищі простежується, якщо вирахувати середні значення досліджуваних параметрів для кожної ділянки, а потім об'єднати ділянки у 3 групи, аналогічно до попередньої роботи [5]: 1) "міські" – розташовані ближче до центральної частини Львова; 2) "передміські" – розташовані ближче до околиці міста, у його передмісті; 3) "позаміські" – розташовані поза межами урбанізованих територій, в околицях менших за розмірами населених пунктів (табл. 3). У передміських і позаміських популяціях модельного виду ВЧ зменшується у середньому на 3,2% і 5,4% порівняно з міськими; ВД – на 1,3 і 4,0%; Vч – на 5,8% і 12,8%. Навпаки, відношення ВЧ/ВД зменшується у середньому на 1,9% у передміських і лише на 1,4% у позаміських популяціях.

При порівнянні 4 міських і 2 позаміських вибірок *C. vindobonensis* з південної частини України [5] лише в одному випадку спостерігалось збільшення середніх розмірів черепашок в урбанізованому середовищі порівняно з контролем. А загалом ВЧ зменшувалася у міських популяціях у середньому на 3,0%, ВД – на 1,8%, відношення ВЧ/ВД – на 1,2%, Vч – на 6,3%. Таким чином, тенденції, встановлені різними дослідниками на заході та півдні України, виявилися діаметрально протилежними. Можливо, причина цього полягає в кліматичних відмінностях досліджених регіонів. У Львівській області, де степовий вид *C. vindobonensis* заселяє переважно відкриті ксеротермні ділянки, тепліший і стабільніший мікроклімат великого міста може виявитися сприятливішим або для росту моллюсків, або для відбору особин з генетично детермінованими більшими розмірами черепашок. Крім того, не виключений вплив фенетичної структури популяцій *C. vindobonensis*, яка суттєво відрізняється на заході та півдні України [5].

Розміри та форма черепашок у всіх досліджених вибірках були досить стабільними, про що свідчать низькі значення C_v , які не перевищували 5,6% для ВЧ, 4,2% для ВД, 4,1% для ВЧ/ВД. Лише для Vч максимальне значення C_v досягало 12,8%. Середні значення C_v у досліджених вибірках *C. vindobonensis* становили: 4,3% для ВЧ, 3,5% для ВД, 3,4% для ВЧ/ВД, 10,4% для Vч.

У досліджених раніше львівських популяціях інтродукованого виду *Cerpea hortensis* (Müll.) [3] середні значення C_v дорівнювали: 5,0% для ВЧ, 4,1% для ВД, 3,1% для ВЧ/ВД. При дещо відмінній методиці вимірювання ВЧ і ВД [5] середні

значення S_v становили у південноукраїнських вибірках *C. vindobonensis* 5,0% для ВЧ, 4,4% для ВД, 4,4% для ВЧ/ВД, 12,3% для Vч [5]; у Чернівцях – 5,9% для ВЧ, 5,1% для ВД, 4,1% для ВЧ/ВД, 15,1% для Vч [6]. Таким чином, для різних частин ареалу і навіть для різних видів роду *Ceræa* найстабільнішою є форма черепашки, виражена відношенням ВЧ/ВД, та її великий діаметр.

Цікаво, що варіабельність ВЧ і відношення ВЧ/ВД дещо збільшується у передміських львівських популяціях: у середньому відповідно до 4,7% і 4,0%. При цьому рівень мінливості ВД практично не відрізняється в усіх групах вибірок (3,4-3,6%).

Серед досліджених львівських вибірок *C. vindobonensis* (ділянки А–Е) найбільші середні розміри черепашок, а також найбільші значення відношення ВЧ/ВД (тобто, найвищі черепашки) спостерігалися на ділянці А (табл. 2, 3). Для цієї ділянки також властиве найтемніше "середнє" забарвлення черепашок, яке може бути вираженим найвищою часткою черепашок зі злитими смугами [4, 5] або найвищим середнім значенням індексу DG (табл. 3). У ряді ділянок А–С–В спостерігається поступове зменшення розмірів черепашок, сплюснення їх форми паралельно до зменшення середніх значень DG (табл. 3). Разом з тим середній об'єм (отже, загальні розміри) черепашок однієї з відносно "світлих" ($DG < 5$) передміських колоній (ділянка D) дещо перевищує аналогічні показники у значно "темніших" міських колоніях на ділянках В і С. Серед досліджених неміських популяцій найбільші розміри та найбільш сплюснена форма черепашок властива "найсвітлішій" популяції на ділянці Н. Отже, досліджені "темніші" популяції (колонії) *C. vindobonensis* в урбанізованому середовищі виявили тенденцію до збільшення розмірів і підвищення форми черепашок, поза межами населених пунктів – до зменшення розмірів, але також до підвищення форми черепашок.

Можна висунути кілька можливих інтерпретацій виявлених тенденцій:

1. Міські умови сприяють кращому росту молюсків з темними черепашками, а в неурбанізованому середовищі такі особини досягають менших дорослих розмірів порівняно зі світлішими фенотипами. Тому збільшення частки особин з темнішими черепашками (нормально пігментовані смуги порівняно з формою "*pallescens*" або гіалозонатними смугами; злиття смуг порівняно з незлитими смугами або відсутністю окремих смуг) може призводити до збільшення середніх розмірів черепашок у міських та їх зменшення в неміських популяціях. Проте дане припущення не підтверджується експериментальними даними (табл. 4). Навпаки, на ділянці В найтемніші черепашки зі злитими нормально пігментованими смугами мали найменші середні розміри, а на ділянках Е та І менші розміри мали черепашки з відносно світлими смугами.

Загалом, у 4-х проаналізованих вибірках спостерігається така тенденція: найменші середні розміри мають черепашки тієї групи фенотипів, частка яких у цій вибірці (колонії, популяції) є найменшою (табл. 1, 4). Хоча різниця середніх арифметичних у більшості випадків не досягає статистично значущого рівня (табл. 4), це може свідчити про дещо менш сприятливі умови існування відповідних фенотипів у конкретних біотопах.

2. Розміри черепашок у популяціях (колоніях) не залежать або залежать незначною мірою від їхніх фенотипів; у заселених цепеями біотопах відбувається поступовий відбір таких фенотипів, розмірів і форми черепашок, які найкраще відповідають

місцевим умовам. Тоді зв'язок між різними конхологічними ознаками, які обумовлюють фізичні властивості черепашки, можна виявити та проаналізувати лише на рівні популяцій (колоній), а не окремих особин *C. vindobonensis*. Це припущення підтверджують також попередні результати конхіометричних досліджень міських популяцій близького виду *C. hortensis* [3].

У деяких випадках середні значення досліджених конхологічних параметрів достовірно відрізнялися навіть у вибірках, зібраних у межах однієї ділянки (табл. 5):

1) якщо вибірки були зібрані в різних частинах дослідної ділянки, отже репрезентували різні частини однієї великої колонії *C. vindobonensis* (ділянки А, С, Е, Н, І);

2) якщо вибірки були зібрані з одного місця в різні роки (ділянки В і Е);

3) якщо вибірки, зібрані з одного місця в один рік, склалися з порожніх черепашок або живих особин (ділянки В і Е).

Таблиця 5

Достовірність відмінності середніх значень конхологічних параметрів у межах однієї ділянки

Ділянки	Пари вибірок, які достовірно відрізняються за:			
	ВЧ	ВД	ВЧ/ВД	Вч
А	—	А1–А2	—	—
В	Va–Vb, Vb–V _{L1} *	Va–V _{L1} *, Va–V _{L2} *, Vb–V _{L1} , Vb–V _{L2}	Va–V _{L2} **	Va–V _{L1}
С	С1–С3, С2–С3*	С1–С3*, С2–С3**	—	С1–С3*, С2–С3**
Е	Е1–Е2, Е1–Е _L **, Е2–Е _L	Е1–Е2*, Е1–Е _L *	—	Е1–Е2*, Е1–Е _L **, Е2–Е _L
Н	Н1–Н2**, Н1–Н3, Н2–Н3	Н1–Н2	Н1–Н2	Н1–Н2*
І	—	І1–І2**	І1–І2**	І1–І2**

Примітки: * – різниця достовірна при $\alpha = 0,01$; ** – при $\alpha = 0,001$; у решті випадків – при $\alpha = 0,05$.

Зареєстровані відмінності можуть відбивати дійсно існуючі просторово-часові зміни конхологічних параметрів *C. vindobonensis* на обмежених територіях або бути обумовленими випадковими факторами збору. Наприклад, під час 4-х послідовних зборів на ділянці В максимальна кількість черепашок (живих особин) могла бути зібрана на різних частинах невеликого пустиря (діаметр ділянки до 50-60 м), де могли спостерігатися деякі відмінності в розмірі та формі черепашок. Отже, необхідно дуже обережно ставитися до методики проведення конхіометричних досліджень і наступної інтерпретації отриманих результатів [5].

Висновки

Конхіометричні дослідження популяцій *C. vindobonensis* на заході України виявили збільшення середніх розмірів черепашок модельного виду у міських біотопах Львова. Порівняно з ними в передміських і позаміських популяціях висота черепашки зменшувалася в середньому на 3,2% і 5,4%, її великий діаметр – на 1,3%

і 4,0%. Це відповідає зменшенню середнього розрахованого об'єму черепашки відповідно на 5,8% і 12,8%. Виявлена тенденція не збігається з результатами, отриманими іншими дослідниками для Північно-Західного Причорномор'я; отже, її не можна вважати універсальною навіть для України.

Не виявлено однозначного зв'язку між розмірами та забарвленням черепашок у популяціях (колоніях) *C. vindobonensis*. В урбанізованих біотопах темніші колонії мали відносно більші розміри черепашок. Поза межами населених пунктів спостерігалася протилежна тенденція. В обох випадках це супроводжувалося утворенням черепашок вищої форми. Характерно, що залежність між розмірами, формою і забарвленням черепашок виявлялася переважно на рівні популяцій (колоній), а не на рівні окремих особин.

На підставі проведених досліджень і проаналізованих літературних джерел можна зробити висновок, що на конхологічні параметри *C. vindobonensis* впливає не лише урбанізація, а також кліматичні особливості регіону досліджень і фенетична структура популяцій. Тому для детальнішої характеристики внутрішньопопуляційного зв'язку різних конхологічних ознак (розміри, форма, забарвлення черепашки) та його адаптаційного значення необхідним є комплексне обстеження вибірок *C. vindobonensis* з біотопів, які відрізняються за своїм географічним розташуванням, мікрокліматичними умовами, рівнем антропогенного навантаження тощо.

1. Крамаренко С.С. Влияние факторов внешней среды на географическую изменчивость конхологических признаков крымских моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) // Журн. общ. биологии. – 1997. – Т. 58, № 1. – С. 94-101.
2. 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.
3. Сверлова Н.В. Изменчивость конхологических параметров в городских колониях *Cepaea 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.
4. Сверлова Н.В., Кирпан С.П. Фенетична структура популяцій *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на заході України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2004. – Т. 19. – С. 107-114.
5. Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. – Львов, 2006. – 226 с.
6. Хлус Л.М., Хлус К.М. Конхологічні особливості буковинських популяцій *Cepaea vindobonensis* Fér. (Geophyla, Helicidae) // Гори і люди (у контексті сталого розвитку). Мат-ли Міжнар. конф. (Рахів, 14-18 жовтня 2002 р.). – Рахів, 2002. – Т. 2. – С. 522-526.
7. Schilder F.A. Über die Bänder-Variationen unserer *Cepaea*-Arten // Arch. f. Mollusk. – 1923. – B. 55. – S. 63-72.
8. Sverlova N. Landschnecken-Farbpolyorphismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malak. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2004. – B. 22. – S. 131-145.

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