

УДК 594.38

С.С. Крамаренко, Н.В. Сверлова

ДО ВИВЧЕННЯ ВНУТРІШНЬОВИДОВОЇ МІНЛИВОСТІ *CHONDRULA TRIDENS* (GASTROPODA, PULMONATA, BULIMINIDAE) НА ЗАХОДІ УКРАЇНИ ТА З'ЯСУВАННЯ ТАКСОНОМІЧНОГО СТАТУСУ ОКРЕМИХ ФОРМ

Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. К изучению внутривидовой изменчивости *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) на западе Украины и выяснению таксономического статуса отдельных форм // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2003. – 18. – С. 93-110.

Методами многомерной статистики исследованы две формы вида *Ch. tridens*, встречающиеся на западе Украины. Показаны и проанализированы отличия в размерах и пропорциях раковины, в степени развития устьевых зубов. Формы *albolimbata* и *galiensis* являются, возможно, таксонами подвидового ранга. Для окончательного выяснения их таксономического статуса необходимо провести аналогичные морфометрические исследования раковин *Ch. tridens* из других частей видовой ареала.

Kramarenko, S., Sverlova N. To the study of *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) intraspecies variability in Western Ukraine and determination of the taxonomical status some forms // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – L'viv, 2003. – 18. – P. 93-110.

Two forms of species *Ch. tridens*, living in Western Ukraine, were studied with the method of multivariate statistics. The differences in the shell dimensions and proportions and development degree of the apertural teeth were demonstrated and analysed. Presentable the forms *albolimbata* and *galiensis* are subspecies. It is necessary to conduct similar morphometric studies of the shells of *Ch. tridens* from other parts of species area for the complete determination of their taxonomical status.

Chondrula tridens (Müller, 1774) – надзвичайно варіабельний вид наземних молюсків, розповсюджений переважно в Середній і Північно-Східній Європі [13] та характерний для відкритих, сухих біотопів, багатих на кальцій. Мінливість черепашки цього виду здавна привертала до себе увагу малакологів. Ця мінливість стосується не лише розмірів і форми черепашки. Ступінь озброєності устя, тобто наявність і розвиненість устевих зубів, також коливається значною мірою на внутрішньо- та міжпопуляційному рівні [4, 7 та ін.]. Це призвело до виділення багатьох форм, підвидів і навіть самостійних видів, надалі зведених до єдиного виду – *Ch. tridens* [7].

Для заходу України згадувались, зокрема, два таких види – *Ch. albolimbata* (L.Pfeiffer, 1848) і *Ch. galiensis* (Clessin, 1879) [10]. У подальших роботах С. Клесіна [11] останній вид було зведено до різновидності *Ch. tridens*; *Ch. albolimbata* згадувався і надалі як самостійний вид. Поділ західноукраїнських *Chondrula* на *Ch. tridens* var. *galiensis* і *Ch. albolimbata* зберігався також у матеріалах з фондової колекції наземних молюсків Державного природознавчого музею НАН України, зібраних наприкінці XIX ст. Й. Бонковським [9].

Метою даної роботи було з'ясування таксономічного статусу згаданих форм, особливо форми *galiensis*, шляхом морфометричного (конхOMETричного) аналізу фондових матеріалів із застосуванням методів багатовимірної статистики. До

остаточного з'ясування їх статусу ми називаємо *Ch. tridens var. galiciensis* і *Ch. albolimbata* "формами" або "групами вибірок" *galiciensis* і *albolimbata*.

Для диференціації *Ch. tridens* (разом з *var. galiciensis*) і *Ch. albolimbata* раніше використовували ступінь розвитку устєвої арматури та губи, а також відношення висоти останнього оберту до висоти черепашки [9, 11]. До *Ch. albolimbata* відносили черепашки з добре розвиненими губою і зубами та відносно високим останнім обертом (і, відповідно, з відносно низьким завитком).

За описами С. Клесіна [11], використаними також в роботі Й. Бонковського [9], останній оберт у *Ch. albolimbata* займає близько 2/5 висоти черепашки а у *Ch. tridens* – лише близько 1/3 її висоти. *Ch. albolimbata* має в усті 5 добре розвинених зубів; *Ch. tridens* – 3 основні зуби та невеликий ангулярний зубчик. *Ch. tridens var. galiciensis* відрізняється від *Ch. tridens* меншими розмірами черепашки та відсутнім [10] або зачатковим [11] ангулярним зубом.

На заході України молюски з груп *galiciensis* і *albolimbata* населяють однакові біотопи та території (рис. 1), часом трапляються разом в межах одного біотопу. Згідно з даними Й. Бонковського [8], форма *albolimbata* є більш типовою і масовою для Західного Поділля (Тернопільська обл.), а в межах Розточчя та Опілля частіше трапляється, навпаки, *galiciensis*. Матеріали з південно-східної частини Польщі у фондах ДПМ НАНУ представлені лише формою *galiciensis* [9].

Хоча згадані ознаки дозволяють досить чітко відрізнити черепашки молюсків *Ch. tridens* з груп "*galiciensis*" і "*albolimbata*", навіть якщо обидві форми населяють один біотоп, для з'ясування їх таксономічного статусу необхідно було провести комплексний морфометричний аналіз з урахуванням максимальної кількості ознак черепашки. Виконана робота є частиною більш масштабних досліджень внутрішньовидової мінливості черепашки *Ch. tridens* у межах України.

Матеріал і методика досліджень

Для морфометричного аналізу були використані 20 виборок *Ch. tridens* з фондів Державного природознавчого музею НАН України (Львів), зібраних у другій половині XIX ст. на території Польщі та трьох західних областей України (Львівської, Тернопільської та Івано-Франківської в таблиці 1).

Для аналізу використовували лише неушкоджені черепашки статевозрілих особин, тобто з повністю сформованою губою в усті. Вибірки, що містили не більше 25 таких черепашок, вимірювали повністю. З більших виборок брали 25 випадкових черепашок. Загалом було виміряно 260 черепашок з 20 виборок. З них 12 виборок (123 черепашки) належали до групи "*galiciensis*", а 8 виборок (137 черепашок) – до групи "*albolimbata*".

На кожній черепашці під бінокулярним мікроскопом МБС-1 було виміряно 14 ознак: ширину апікальної частини черепашки (ШАп), ширину третього оберту (ШЗО), ширину четвертого оберту (Ш4О), ширину п'ятого оберту (Ш5О), висоту апікальної частини (ВАп), висоту перших трьох обертів (ВЗО), висоту перших чотирьох обертів (В4О), висоту перших п'яти обертів (В5О), кількість обертів (КО), висоту черепашки (ВЧ), максимальну ширину черепашки (ШЧ), висоту завитка (ВЗ), висоту устя (ВУ) та ширину устя (ШУ). КО вимірювали з точністю до 0,1 оберта, ВЧ,

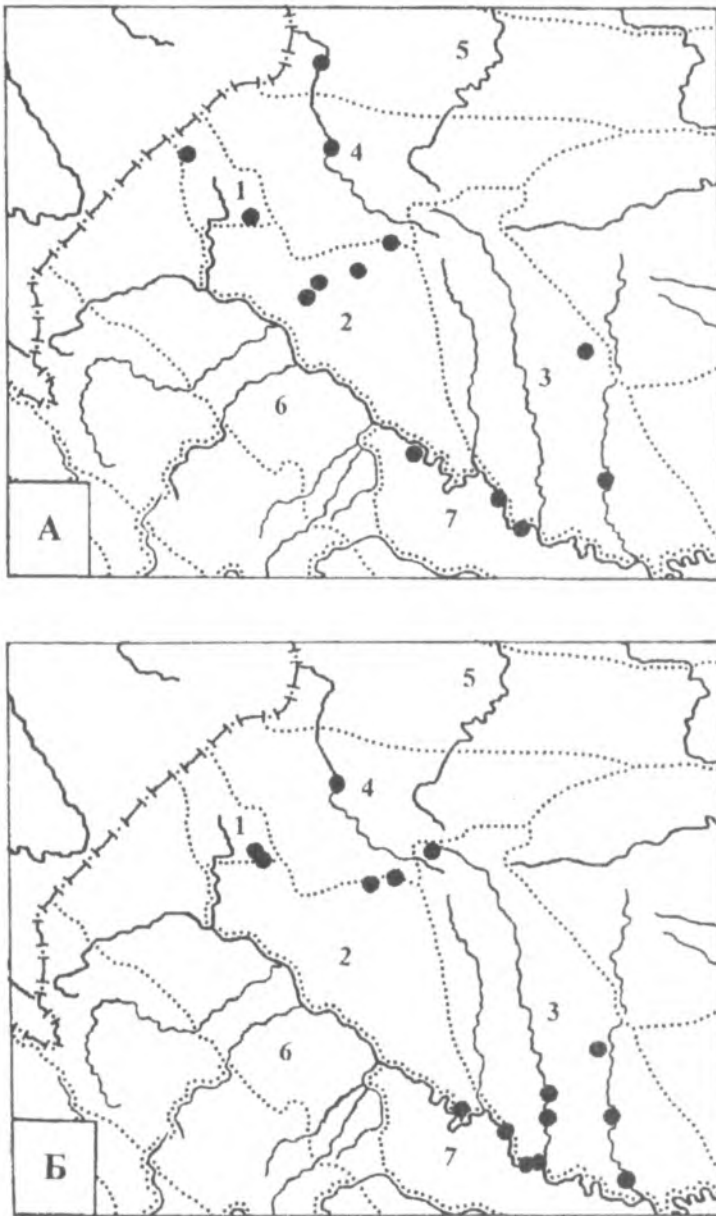


Рис. 1. Місця збору *Ch. tridens* на заході України: А – форма "*galiciensis*", Б – форма "*albolimbata*", 1 – Розточчя, 2 – Опілля, 3 – Західне Поділля, 4 – Мале Полісся, 5 – Волинська височина, 6 – Передкарпаття, 7 – Прут-Дністровське межиріччя. За фондовими матеріалами ДПМ НАНУ [9] та власними зборами.

Таблиця 1.

Місця зборів молюсків *Ch.tridens*

№ п/п	Місце збору	Кількість промірних черепашок	Код	Інвентарний номер*
Польща				
1.	Познанське воєводство, м. Познань	7	g1	458
2.	Краківське воєводство, м. Краків	19	g2	455
3.	Жешувське воєводство, м. Жешув	10	g3	454
4.	Жешувське воєводство, м. Перемишль	12	g4	457
Україна, Львівська обл.				
5.	м. Львів	25	a1	461
6.	с. Підгірці, Бродівський район	11	a2	470
7.	с. Руда, Кам'янсько-Бузький район	12	g5	445
8.	м. Перемишляни, Перемишлянський район	9	g6	448
9.	м. Бібрка, Перемишлянський район	5	g7	447
10.	смт Немирів, Яворівський район	6	g8	450
Україна, Тернопільська обл.				
11.	с. Кудринці, Борщівський район	13	a3	464
12.	смт Скала-Подільська, Борщівський район	20	a4	467
13.	смт Скала-Подільська, Борщівський район	12	g9	453
14.	с. Городниця, Гусятинський район	25	a5	466
15.	м. Заліщики, Заліщицький район	11	a6	469
16.	с. Устечко, Заліщицький район	25	a7	471
17.	с. Устечко, Заліщицький район	12	g10	451
18.	с. Городок, Заліщицький район	7	a8	468
19.	м. Скалат, Підволочиський район	8	g11	452
Україна, Івано-Франківська обл.				
20.	с. Нижнів, Тлумацький район	11	g12	444

Примітка. * – інвентарний номер у колекції наземних молюсків Державного природознавчого музею НАН України.

ШЧ і ВЗ – до 0,1 мм, інші ознаки – з точністю до 0,05 мм. Для зниження похибки під час вимірювання перших восьми показників, що характеризують пропорції завитка, кожна черепашка була орієнтована під окуляром мікроскопа таким чином, що її вісь симетрії проходила точно через початок кожного нового оберта. Це положення переважно правило, не збігається зі стандартним положенням черепашки – догори устям [6, 13]. Решту показників (крім ВЗ) вимірювали за загальнозживаною методикою (рис. 2).

Для *Ch. tridens* є характерною наявність устєвої арматури. В своєму найповнішому складі вона представлена п'ятьма зубами: ангулярним, палатальним, супралатальним, колумеллярним і парістальним. Парістальний і палатальний зуби

демонструють слабку міжпопуляційну мінливість за ступенем їх розвитку. Три інші зуби можуть зазнавати більш або менш значної редукції (до повного зникнення) [7].

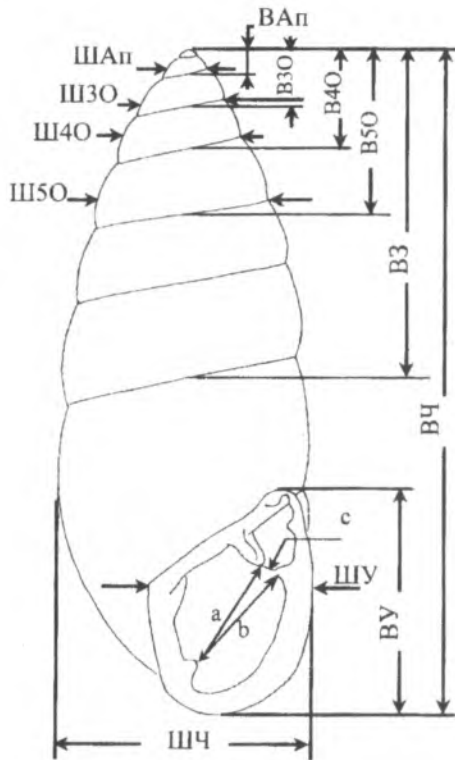


Рис. 2. Схема вимірів черепашки *Ch. tridens*.

Ступінь розвитку зубів оцінювали як якісно, так і кількісно. Під час якісної оцінки ступінь розвитку зуба відображалась у балах: 0 – зуб повністю відсутній; 1 – зуб розвинений слабо; 2 – зуб розвинений нормально. Для кількісної оцінки розвитку устевей арматури в усті кожної черепашки з точністю до 0,05 мм вимірювали наступні показники: відстань між верхівками колумелярного і паріетального зубів (а); відстань між верхівками колумелярного і палатального зубів (b); відстань між верхівками паріетального і палатального зубів (с) (рис. 2).

Крім того, розраховували два індекси, що комплексно характеризують ступінь озброєння устя:

$$\text{Index 1} = (ВУ + ШУ) / (a + b + c);$$

$$\text{Index 2} = (\text{Angular} + \text{Suprapal} + \text{Colum}) / 3,$$

де Angular, Suprapal, Colum – бальні оцінки ступеня розвитку відповідно ангулярного, супрапалатального і колумелярного зубів.

Ввести спеціальний індекс для оцінки ступеня розвитку устевей арматури *Ch. tridens* запропонував ще П.В. Матекін [4]. Проте, в його роботі відсутній точний

опис цього індексу. Тому в даній роботі ми розробили та використали 2 власних індекси для оцінки стану устевих зубів.

Таким чином, для аналізу використовували загалом 22 показники. Для всіх 20 виборок за всіма показниками розраховані зведені статистичні показники: середнє арифметичне і середнє квадратичне відхилення. Перед проведенням багатовимірнього статистичного аналізу матриця вихідних значень (розмірністю 260 x 22) була трансформована в нову матрицю, яка містила z-мітки за кожною ознакою:

$$z_i = (x_i - M) / SD,$$

де z_i – трансформоване значення для i -тої особини; x_i – її вихідне значення; M – середнє арифметичне для усієї сукупності особин; SD – середнє квадратичне відхилення для усієї сукупності особин.

Таким чином, усі ознаки черепашки були представлені в одному масштабі (з нульовим середнім та одиничною варіансою). Це дозволило провести кластерний аналіз з використанням середніх арифметичних значень стандартизованої матриці для кожної популяції. Для кластерного аналізу використовували 14 морфометричних ознак черепашки. Отже, кластеризацію проводили лише на підставі розмірів і пропорцій черепашки, тобто без врахування особливостей устєвого озброєння. Об'єднання виборок проводили за методом незважених парних групових середніх (UPGMA) на підставі матриці евклідових відстаней між кожною парою виборок, розрахованих для 14 ознак [1].

Решта ознак, що визначають міжпопуляційну мінливість розвитку устєвого озброєння в молосків *Ch. tridens*, використовували для проведення непараметричного багатовимірнього шкалювання. Цей метод найменш вибагливий до нормальності розподілу показників вихідної матриці, що особливо зручно при використанні ознак, які мають суб'єктивну оцінку [3, 5]. Інтерпретацію перших двох розмірностей проводили на підставі величин коефіцієнтів кореляції Пірсона з вихідними даними.

Одним з головних завдань роботи було визначення ознак, які найкраще диференціюють молюсків з групи "*albolimbata*" та групи "*galiciensis*". Для цього був використаний покроковий лінійний дискримінантний аналіз [3, 5]. У першому випадку були розраховані дискримінантні функції для двох груп особин – групи "*galiciensis*" і групи "*albolimbata*". У межах кожної групи розглядали разом особини з різних виборок. У другому варіанті як якісну змінну використовували код належності особини до тої чи іншої виборки, тобто проводили дискримінацію між усіма 20 вибірками одночасно.

В обох варіантах визначались ознаки, які вносять найбільшу частку в міжгрупову дискримінацію. Для цього використовували оцінку скорельованості вихідних ознак з першими двома канонічними осями. Ступінь дискримінації оцінювали на підставі значення λ -критерію Уїлкса [1].

Метод онтогенетичних траєкторій дозволив глибше проаналізувати характер міжпопуляційної і міжгрупової мінливості конхологічних показників черепашки молюсків *Ch. tridens*. Він був застосований на підставі результатів аналізу головних компонент узагальненої для усіх виборок матриці трансформованих значень з використанням інтегрованих параметрів – перших трьох головних компонент (ГК). Для інтерпретації головних компонент були використані факторні навантаження кожної з 22 ознак на кожному компоненту, тобто коефіцієнти кореляції Пірсона з

вихідними даними. Значення факторних навантажень більше, ніж 0,7 свідчать про високу скорельованість між ознакою та даною головною компонентою [3, 5].

Після того, як були розраховані факторні мітки для усіх 260 особин за трьома першими головними компонентами, проводилась оцінка коефіцієнтів кореляції та лінійної регресії, що описують залежність ГК2 від ГК1 для кожної виборки окремо. Більш детально метод онтогенетичних траєкторій описаний в роботі Б. Тіссота [14].

Аналізували також внутрішньопопуляційну мінливість онтогенетичних процесів формування черепашки, а саме розраховували коефіцієнти рівнянь алометрії залежності висоти та ширини черепашки від кількості обертів на різних етапах росту (на стадії п'яти обертів і для повністю сформованої черепашки). Дану процедуру проводили разом для трьох виборок з групи "*galiciensis*" (м. Краків, м. Познань, с. Нижнів) та разом для трьох виборок з групи "*albolimbata*" (м. Львів, с. Кудринці, с. Устечко), а також для кожної з цих виборок окремо. В якості моделі використовували рівняння показової функції: $Y = a \cdot X^b$, де a і b – коефіцієнти, розраховані за допомогою метода найменших квадратів. Точність апроксимації модельним рівнянням алометрії вихідного набору даних оцінювали за допомогою коефіцієнту детермінації (R^2).

Усю статистичну обробку матеріалу проводили з використанням пакету статистичних програм STATISTICA 5.0 [1, 2].

Результати досліджень

Для досліджених популяцій *Ch. tridens* є характерною наявність значної внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості стосовно основних морфометричних показників черепашки (табл. 2). Виключенням є лише середня кількість обертів, яка в цілому є досить стабільною для молюсків з різних популяцій. Черепашки молюсків *Ch. tridens* мали зазвичай 7-8 обертів, лише в популяції біля м. Перемишль вони були приблизно на півоберта меншими.

Що стосується інших досліджених показників, найбільш чітко виявляється наявність двох груп популяцій – з великими (група "*albolimbata*") і дрібними (група "*galiciensis*") черепашками. Молюски з найбільшими черепашками (щодо їх висоти, а також ширини) мешкали біля с. Підгірці, с. Кудринці та м. Заліщики; найдрібніші *Ch. tridens* відмічені в польських популяціях – біля м. Перемишль і Краків. Таким чином, наявний різкий хіатус стосовно основних морфометричних показників черепашки між представниками груп "*albolimbata*" і "*galiciensis*".

Оскільки відмінності за кількістю обертів між різними популяціями є незначними, основною причиною міжгрупової диференціації для молюсків *Ch. tridens* можна вважати швидкість наростання черепашки у висоту та ширину (див. нижче). Висока швидкість наростання призводить до формування більш дрібної та вузької черепашки з маленьким устям (типовою для молюсків групи "*galiciensis*"), низька – до утворення більшої та ширшої черепашки з високим завитком та широким устям (група "*albolimbata*").

На рисунку 3 зображено середні значення бальних оцінок ступеня розвитку трьох устевих зубів (ангулярного, супрапалатального і колумеллярного) для різних

Таблиця 2.

Основні морфометричні показники черепашки *Chiridens* та відношення ВЗ/ВЧ

Код виборки	N	КО M ± SD	ВЧ M ± SD	ШЧ M ± SD	ВУ M ± SD	ШУ M ± SD	ВЗ/ВЧ M ± SD
Група <i>galiciensis</i>							
g1	7	7,33 ± 0,17	10,14 ± 0,41	4,20 ± 0,15	3,64 ± 0,11	3,03 ± 0,19	0,464+0,017
g2	19	7,18 ± 0,23	8,92 ± 0,44	3,95 ± 0,11	3,16 ± 0,15	2,81 ± 0,11	0,473+0,021
g3	10	7,38 ± 0,36	9,91 ± 0,78	4,20 ± 0,15	3,38 ± 0,18	2,83 ± 0,14	0,481+0,028
g4	12	6,75 ± 0,16	8,21 ± 0,35	3,77 ± 0,17	3,04 ± 0,19	2,61 ± 0,13	0,435+0,015
g5	12	7,49 ± 0,17	9,83 ± 0,47	4,11 ± 0,18	3,45 ± 0,23	2,82 ± 0,17	0,467+0,013
g6	9	7,20 ± 0,29	9,61 ± 0,61	4,19 ± 0,15	3,43 ± 0,26	3,05 ± 0,13	0,451-0,009
g7	5	7,34 ± 0,34	9,92 ± 0,68	4,32 ± 0,13	3,51 ± 0,19	3,07 ± 0,05	0,455-0,012
g8	6	7,17 ± 0,16	9,20 ± 0,32	4,07 ± 0,15	3,42 ± 0,14	2,87 ± 0,14	0,436-0,013
g9	12	7,32 ± 0,50	9,24 ± 0,93	4,03 ± 0,24	3,26 ± 0,22	2,81 ± 0,19	0,455-0,035
g10	12	7,38 ± 0,26	9,86 ± 0,87	4,23 ± 0,22	3,43 ± 0,25	2,92 ± 0,17	0,459-0,021
g11	8	7,21 ± 0,23	9,21 ± 0,62	4,00 ± 0,11	3,27 ± 0,20	2,88 ± 0,09	0,450-0,021
g12	11	7,10 ± 0,30	9,19 ± 0,81	4,09 ± 0,31	3,34 ± 0,27	2,94 ± 0,27	0,429-0,019
Група <i>albolimbata</i>							
a1	25	7,53 ± 0,37	11,39 ± 0,79	4,97 ± 0,21	4,26 ± 0,27	3,45 ± 0,20	0,421-0,023
a2	11	7,39 ± 0,30	11,45 ± 0,82	5,19 ± 0,24	4,23 ± 0,33	3,68 ± 0,21	0,434-0,029
a3	13	7,25 ± 0,35	11,55 ± 0,66	5,27 ± 0,32	4,52 ± 0,25	3,80 ± 0,18	0,402-0,033
a4	20	7,41 ± 0,21	11,55 ± 0,89	5,07 ± 0,30	4,35 ± 0,35	3,64 ± 0,23	0,426-0,021
a5	25	7,38 ± 0,30	11,26 ± 0,72	5,06 ± 0,24	4,26 ± 0,27	3,62 ± 0,20	0,417-0,020
a6	11	7,38 ± 0,14	11,70 ± 0,62	5,20 ± 0,26	4,34 ± 0,18	3,81 ± 0,22	0,426-0,023
a7	25	7,28 ± 0,31	11,06 ± 1,08	5,04 ± 0,28	4,21 ± 0,33	3,59 ± 0,23	0,419-0,025
a8	7	7,23 ± 0,23	11,54 ± 0,53	5,27 ± 0,18	4,56 ± 0,17	3,89 ± 0,16	0,406-0,031

Примітки: М — середнє арифметичне, SD — середнє квадратичне відхилення. Усі показники, крім КО і ВЗ/ВЧ, в мм.

популяцій *Ch. tridens*. Найбільш значуща відмінність між популяціями *Ch. tridens* з двох груп відзначається за ступенем розвитку супрапалатального зуба. У моллюсків групи "*albolimbata*" він присутній і зазвичай добре розвинений, у моллюсків групи "*galiciensis*" – майже завжди відсутній. Серед черепашок з групи "*galiciensis*" ангулярні та колумелярні зуби найбільш виражені у вибірках з Тернопільської та Івано-Франківської областей. Таким чином, надійним критерієм для розділення моллюсків *Ch. tridens* на групи "*albolimbata*" та "*galiciensis*" відносно ступеня розвитку устевої арматури є наявність або відсутність у правому верхньому куті устя супрапалатального зуба.

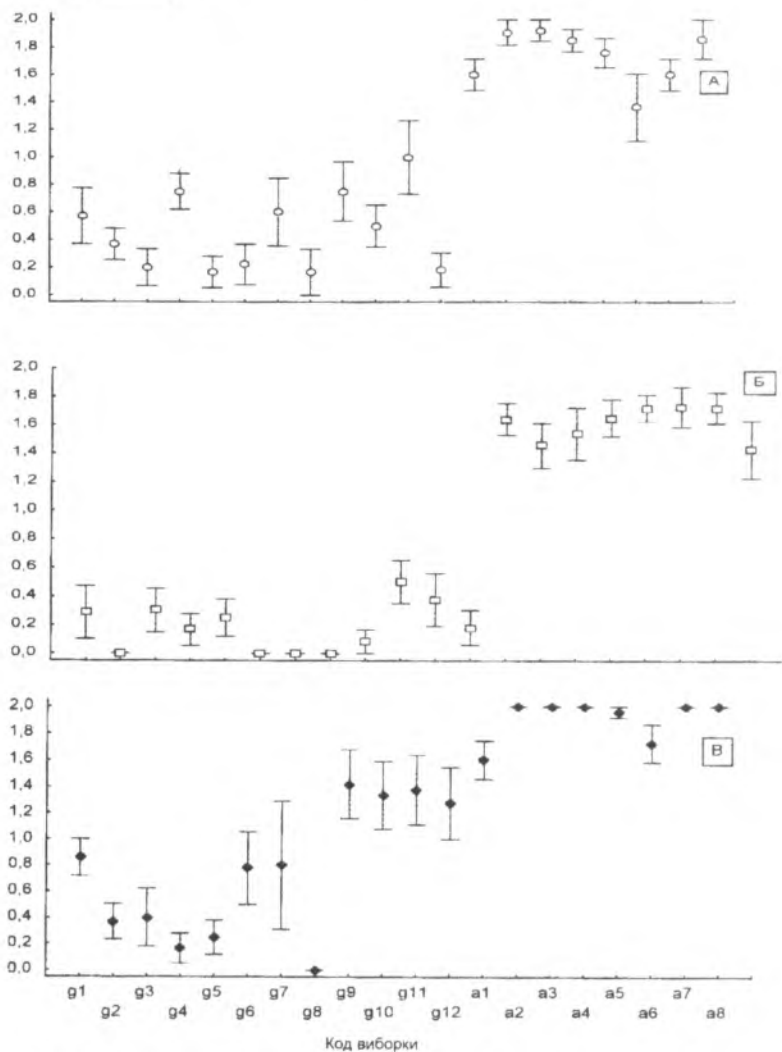


Рис. 3. Ступінь розвитку зубів ($M \pm ISE$): А – ангулярного, Б – супрапалатального, В – колумелярного.

Кластерний аналіз на підставі 14 морфометричних ознак черепашки виявив, що вся сукупність досліджених виборок *Ch. tridens* розпадається на два чітких кластера: один містить виключно вибірки з групи "*albolimbata*", інший – з групи "*galiciensis*" (рис. 4). Для останнього характерним є те, що польські вибірки (за винятком виборки з околиць м. Познань) виявились найбільш віддаленими від українських, мабуть, завдяки своїм надзвичайно дрібним розмірам (табл. 2).

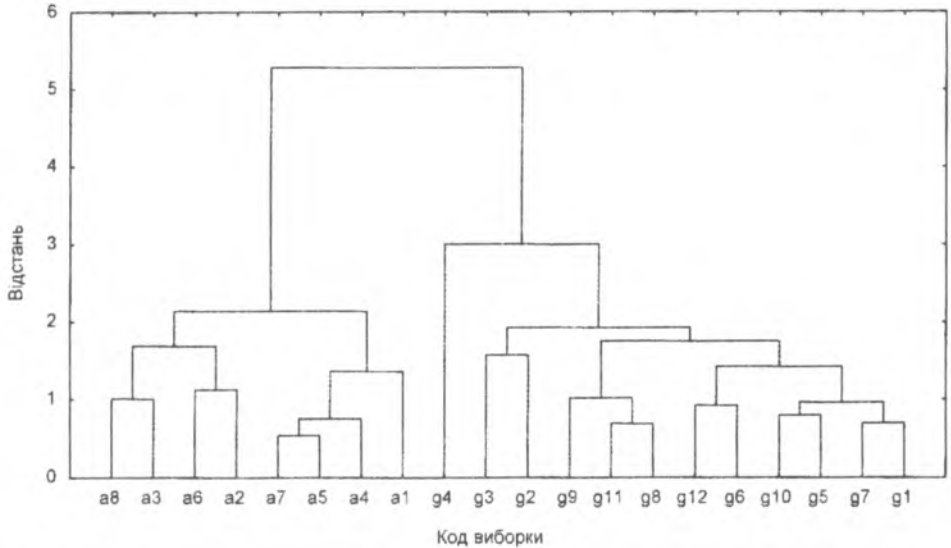


Рис. 4. Дендрограма подібності 20 виборок *Ch. tridens* на підставі морфометричних ознак черепашки.

Результати багатовимірного шкалювання на підставі матриці евклідових відстаней між 20 виборками *Ch. tridens*, розрахованих для середніх вибірових значень стандартизованої вихідної матриці, показано на рисунку 5. Під час шкалювання було використано 6 показників, що кількісно та якісно характеризують ступінь розвитку устєвої арматури, і два індекси (див. Матеріал і методика досліджень). Процедура багатовимірного шкалювання не вимагає точної кількісної оцінки застосованих показників, оскільки близькість розташування об'єктів визначається не відстанями між ними, а на підставі ранжування ряду цих відстаней [3, 5].

Як наслідок, ми отримали розподіл центрів 20 використаних виборок *Ch. tridens* у просторі перших двох розмірностей, проєкція на які вихідного 8-вимірного простору найбільш чітко характеризує взаємне розташування виборок. Під час інтерпретації перших двох розмірностей нами були розраховані коефіцієнти кореляції Пірсона між координатами точок за першою та другою розмірностями, отриманими після ординації, і значеннями вихідної матриці середніх значень. Перша розмірність є високо скорельована з якісними оцінками ступеня розвитку трьох устєвих зубів (для ангулярного зуба: $r = 0,97$; для супрапалатального: $r = 0,95$; для колумелярного: $r = 0,94$), а також з Index 2: $r = 0,997$.

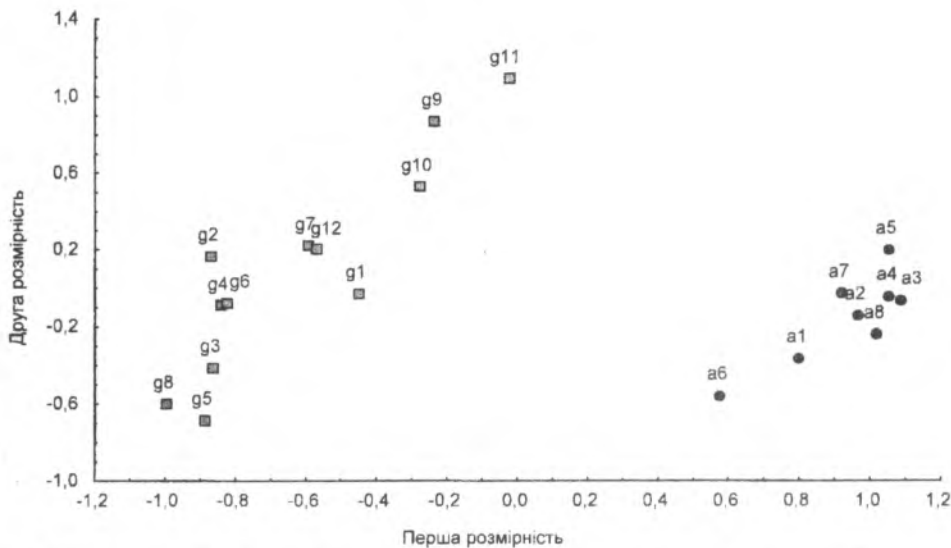


Рис. 5. Розподіл 20 вибірок *Ch. tridens* у площині перших двох розмірностей.

Друга розмірність визначалась відстанню між колумелярним і палатальним, а також між колумелярним і паріетальним зубами. Значення r становило відповідно $-0,94$ та $-0,96$ (в обох випадках $p < 0,05$). За першою розмірністю усі вибірки були досить чітко розділені на дві групи: до першої належали 8 виборок з групи "*albolimbata*", до другої – 12 виборок з групи "*galiciensis*". За другою розмірністю усі популяції були практично неподільні. Характерним є те, що група виборок "*albolimbata*" утворює досить компактне ядро як за першою, так і за другою розмірностями, а "хмарка" групи виборок "*galiciensis*" витягнута відносно обох розмірностей. Таким чином, серед останньої групи яскраво виявляється міжпопуляційна алометрична тенденція взаємної зміни двох більш або менш незалежних показників ступеня розвитку устєвої арматури (рис. 5).

Розглянемо перші дві розмірності більш детально. Перша має високі позитивні коефіцієнти кореляції з якісними оцінками трьох устєвих зубів (ангулярного, супралатального і колумелярного), а також з їх усередненою оцінкою. Таким чином, перша розмірність оцінює ступінь розвитку цих трьох устєвих елементів. Розподіл вибірок вздовж цієї розмірності характеризує явну диференціацію груп "*galiciensis*" і "*albolimbata*" відносно рівня розвитку устєвої арматури. Перша група має слабо виражені устєві зуби, а друга – сильно виражені.

Друга розмірність має негативний зв'язок з відстанню як між колумелярним і палатальним, так і між колумелярним і паріетальним зубами. Тому позитивні значення за другою розмірністю відображають маленькі відстані між цими елементами та, відповідно, сильний розвиток колумелярного зуба (оскільки два інших зуба відзначаються великою сталістю та низькою міжпопуляційною мінливістю). Отже, три виборки (g9-g11) з максимальними значеннями за другою розмірністю мають своєрідний фенотип відносно устєвої арматури – проміжний

розвиток ангулярного і супрапалатального зубів (що добре помітно на рис. 3) та маленькі відстані між колумелярним і палатальним, а також колумелярним і паріетальним зубами. Характерно, що ці три виборки розташовані в східній частині району досліджень (Тернопільська обл.).

Отже, 20 досліджених виборок *Ch. tridens* чітко діляться на дві групи (дрібні зі слабо розвиненою устевою арматурою "*galiciensis*" та великі з добре озброєним устям "*albolimbata*"). Наступним етапом аналізу було виявлення морфометричних ознак, які роблять найбільший внесок до їх дискримінації. Такі ознаки можна використовувати в подальшому для диференціації (можливо, навіть підвидової) у межах поліморфного виду *Ch. tridens*. Для цього був проведений покроковий дискримінантний аналіз.

Для розділення вихідного стандартизованого набору даних за усіма 22 показниками на дві групи (що відповідають групам "*galiciensis*" і "*albolimbata*") нами була використана процедура "последовного виключення" (Backward stepwise) [1]. Рівень точності дискримінації був при цьому досить високим – значення критерію Уїлкса складає $\lambda = 0,092$. Це ж підтверджує й рівень коректності віднесення об'єктів до належної групи: для групи "*galiciensis*" ця величина дорівнює 99,2% (лише одна особина була а ргіогі віднесена до цієї групи невірно), а для групи "*albolimbata*" – 100%.

Для двох використаних груп була отримана лише одна канонічна вісь [3]. Найбільші факторні навантаження на цю вісь мали ШЧ (-0,64) та Index 2 (-0,56). Гістограми розподілу канонічних міток для особин, що належать до обох груп, наведено на рисунку 6. Добре помітно, що в обох випадках розподіл є досить близьким до нормального. Як вже було згадано вище, лише одна особина з групи "*galiciensis*" потрапила до групи "*albolimbata*" (рис. 6).

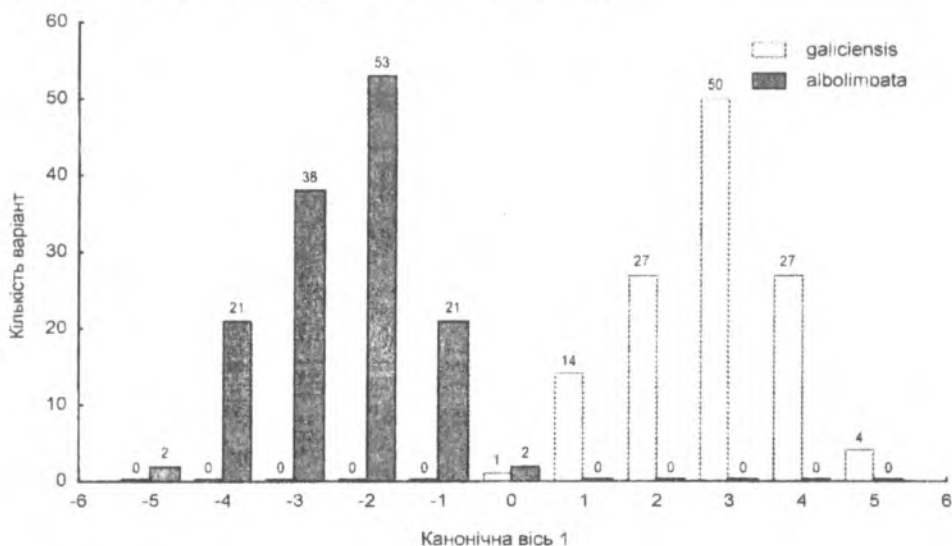


Рис. 6. Гістограма розподілу канонічних міток черепашок *Ch. tridens* за першою канонічною віссю.

Оскільки максимальні факторні навантаження вихідних ознак на канонічну вісь мали негативні значення, канонічна вісь ділить усю сукупність особин на дві групи – з вузькими черепашками та слабко розвинуеною устествою арматурою (група "*galiciensis*"), з широкими черепашками та озброєним устям (група "*albolimbata*").

При проведенні стандартної процедури (коли одночасно було використано усі 22 ознаки для дискримінації) точність дискримінації зросла незначним чином – значення критерію Уїлкса становило в цьому випадку $\lambda = 0,087$. Одна особина залишилась віднесеною не до своєї групи. До ознак, найбільш вагомих для інтерпретації канонічної осі, додалися ще два показники – ВУ і ШУ.

Другий варіант дискримінантного аналізу було проведено для всіх 20 виборок. На рисунку 7 показаний розподіл міток усіх 260 особин в просторі двох перших канонічних осей, а також центроїди усіх 20 виборок. Найбільші факторні навантаження на першу вісь мали: ШЧ (0,59), ШУ (0,55), Index 2 (0,52) і ВУ (0,51); на другу канонічну вісь — Ш50 (0,48) і Ш40 (0,40). Таким чином, перша канонічна вісь має таке ж саме смислове навантаження, що й при використанні лише 2 груп, тобто вона розділяє вибірки з ознаками "*albolimbata*" та "*galiciensis*". Центроїди виборок розташовані досить компактно в межах "хмарок" розподілу канонічних міток кожної з груп (рис. 7).

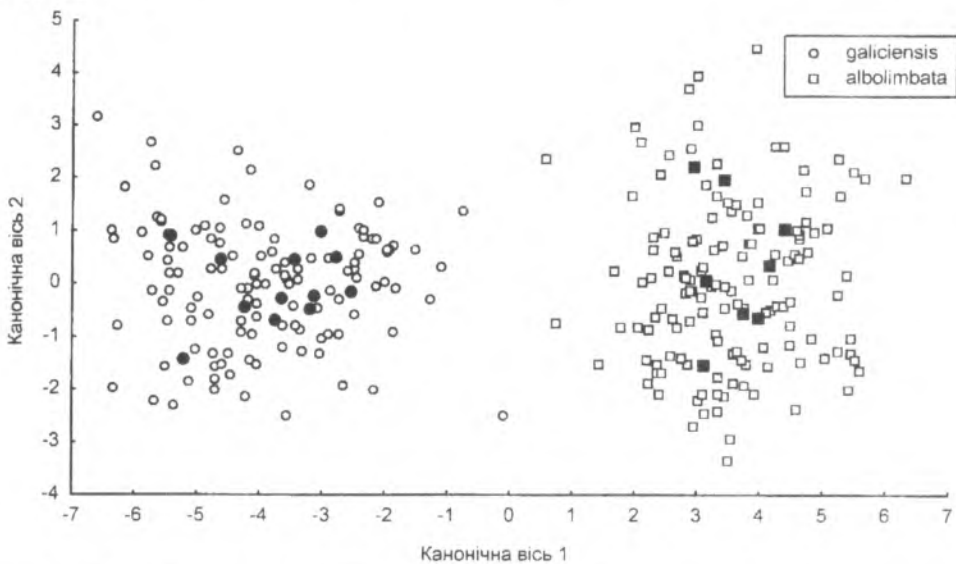


Рис. 7. Розподіл черепашок *Ch. tridens* у площині перших двох канонічних осей (чорними значками позначені центроїди виборок).

Друга канонічна вісь розділяє молюсків за шириною завитка на ранніх стадіях онтогенезу. За цією віссю обидві групи молюсків *Ch. tridens* відрізняються дуже слабо, хоча спостерігається деяка тенденція до підвищення міжпопуляційної мінливості стосовно цієї характеристики.

Таким чином, важливими диференційними ознаками для віднесення молюсків *Ch. tridens* до тої чи іншої групи є ширина черепашки та ступінь розвитку уствої

арматури. Більш глибоко особливості процесів формоутворення черепашки в різних групах і виборках *Ch. tridens* було розглянуто з використанням результатів аналізу головних компонент та проведеного на їх базі аналізу онтогенетичних траєкторій.

На першому етапі матрицю стандартизованих значень для всіх 260 особин за всіма 22 ознаками було використано для проведення аналізу головних компонент. Отримані внаслідок аналізу головні компоненти є лінійними комбінаціями вихідних ознак і описують більшу частину дисперсії вихідної матриці. Таким чином, відбувається значне зниження розмірності вихідного набору даних (у даному випадку від 22-мірного до тримірного) разом з незначною втратою вихідної інформації [3, 5]. Крім того, характерною особливістю головних компонент є їх ортогональність, тобто взаємна некорельованість. Кожна наступна компонента описує деяку залишкову частку мінливості, що не була описана попередніми.

Результати аналізу головних компонент представлено в таблиці 3. Перші три головні компоненти описують разом близько 80% вихідної інформації.

Таблиця 3.

Результати аналізу головних компонент для 260 молюсків *Ch. tridens* з 20 популяцій

Ознаки черепашки	Факторні навантаження		
	ГК 1	ГК 2	ГК 3
ШАп	0,80	—	—
ШЗО	0,82	—	—
Ш4О	0,86	—	—
Ш5О	0,90	—	—
ВАп	—	—	—
В3О	—	- 0,60	—
В4О	—	- 0,67	—
В5О	—	- 0,69	—
КО	—	0,68	—
ВЧ	0,82	—	—
ШЧ	0,91	—	—
ВЗ	—	—	—
ВУ	0,89	—	—
ШУ	0,90	—	—
a	—	—	- 0,82
b	—	—	- 0,85
c	—	—	—
Index 1	0,63	—	—
Angul	0,73	—	—
Suprapal	0,77	—	—
Colum	0,67	—	—
Index 2	0,83	—	—
Частка описаної мінливості, %	47,8	16,5	13,4

Примітка: Наведено лише значущі факторні навантаження.

Перша головна компонента описує 47,8% сумарної дисперсії і має високі додатні факторні навантаження практично за усіма ознаками черепашки. Таким

чином, дана головна компонента описує мінливість молюсків *Ch. tridens* за загальними розмірами черепашки. Оскільки більшість дефінітивних промірів є тісно скорельованими з загальними розмірами черепашки, цю компоненту можна охарактеризувати як "розмірно-алометричну вісь" [14]. Великі і також додатні навантаження за цією компонентою для ознак, що характеризують ступінь розвитку устевої арматури, надають цій осі її диференційну властивість.

Друга головна компонента описує 16,5% сумарної дисперсії та має високі факторні навантаження на конхологічні показники, що характеризують висоту завитка на ранніх стадіях наростання (зі знаком "плюс") і кількість обертів черепашки (зі знаком "мінус"). Таким чином, дана вісь описує мінливість молюсків *Ch. tridens* за швидкістю наростання завитка черепашки у висоту.

Третя компонента описує 13,4 % сумарної дисперсії та має високі факторні навантаження на ознаки, що характеризують взаємне розташування колумелярного, парієтального і палатального зубів в усті черепашки (зі знаком "мінус").

Таким чином, усі проміряні черепашки *Ch. tridens* розділяються першою головною компонентою на дві сукупності, що відрізняються за загальними розмірами черепашки та рівнем розвитку устевої арматури (ці сукупності відповідають групам "*galiciensis*" і "*albolimbata*"). В межах цих груп також чітко виявляється мінливість як за швидкістю наростання завитка черепашки в висоту, так і за співвідносним розвитком трьох основних устевих зубів. Характерно, що друга і третя компоненти мають близькі власні значення (eigenvalues), тобто описують приблизно однакову частку мінливості.

Із використанням факторних міток для особин кожної виборки окремо було проаналізовано наявність функціонального зв'язку між другою та першою головними компонентами. З 20 виборок такий зв'язок було виявлено лише в 7 – у 2 виборках "*galiciensis*" з Польщі та в 5 виборках "*albolimbata*" (табл. 4).

Таблиця 4.

Коефіцієнти лінійної регресії ($Y = a + b \cdot X$) між ГК 2 і ГК 1 для різних виборок *Ch. tridens*

Код виборки	a ± SEa	b ± SEb
g2	-2,36 ± 0,53	-1,56 ± 0,48
g4	-2,85 ± 0,55	-1,32 ± 0,44
a1	1,25 ± 0,35	-1,49 ± 0,55
a3	2,60 ± 0,57	-2,07 ± 0,38
a4	1,04 ± 0,35	-0,77 ± 0,35
a5	1,42 ± 0,37	-1,16 ± 0,42
a8	2,09 ± 0,39	-1,80 ± 0,30

Примітка: SE – похибка коефіцієнту регресії.

Характерно, що для виборок *galiciensis* отримано від'ємні значення коефіцієнта "а" (точка перетину з віссю ОУ). Цим вони достовірно відрізняються від виборок групи "*albolimbata*" (табл. 4). Оскільки для аналізу було використано стандартизовані значення, це свідчить про те, що при середніх розмірах черепашки молюски групи "*galiciensis*" відзначаються низькою швидкістю наростання обертів, а групи "*albolimbata*" – високою. Ця залежність була отримана нами раніше під час аналізу

міжпопуляційної алометричної залежності між кількістю обертів і розмірами черепашки. Таким чином, має місце певний збіг направленості внутрішньо- та міжпопуляційних алометричних закономірностей формоутворення черепашки. Така онтогенетична закономірність може робити певний внесок до формування морфометричного фенотипу молюсків *Ch. tridens*, що належать до двох груп – "*galiciensis*" та "*albolimbata*".

Аналіз процесу формоутворення черепашки молюсків *Ch. tridens* (а саме інтенсивності наростання черепашки в ширину та висоту) для різних популяцій виявив наступне (табл. 5):

1. Під час формування перших п'яти обертів у групах "*galiciensis*" та "*albolimbata*" швидкість наростання висоти черепашки в залежності від кількості обертів достовірно не відрізняється (в цілому для групи "*galiciensis*": $b = 2,07 \pm 0,03$; для "*albolimbata*": $b = 2,17 \pm 0,05$; $t = -1,72$; $p > 0,05$). Таким чином, висота черепашки на стадії п'яти обертів є досить близькою для усіх досліджених популяцій.

2. Для повністю сформованих черепашок *Ch. tridens* швидкість наростання черепашки у висоту в залежності від кількості обертів достовірно відрізняється в двох групах (в цілому для групи "*galiciensis*": $b = 2,37 \pm 0,04$; для "*albolimbata*": $b = 2,55 \pm 0,06$; $t = -2,5$; $p < 0,05$). Тому при однаковій кількості обертів висота черепашки достовірно вище у молюсків з групи "*albolimbata*", ніж з групи "*galiciensis*". Це призводить також до того, що відношення ВЗ/ВЧ є нижчим в "*albolimbata*" (табл. 2). Черепашки з відносно низьким завитком мають, відповідно, відносно високий останній оберт. А відносна висота останнього оберту одна з ознак, які використовували раніше для диференціації *Ch. tridens* і *Ch. albolimbata* [9, 11].

Слід також відзначити, що швидкість наростання черепашки у висоту вища для дефінітивної, ніж для не повністю сформованої черепашки. Це спостерігається для всіх популяцій (табл. 5). Якби швидкість наростання черепашки у висоту, характерна для стадії п'яти обертів, залишалась би надалі незмінною, дефінітивні черепашки були б дрібнішими. Таким чином, на етапі формування останнього оберту відбувається різке прискорення швидкості наростання черепашки у висоту.

В усіх випадках модель алометричної залежності висоти черепашки від кількості обертів на різних етапах онтогенезу досить адекватно описується показовою функцією (в усіх випадках коефіцієнти детермінації описують більше 97% вихідної інформації).

3. Для швидкості наростання черепашки в ширину картина є повністю протилежною. Швидкість наростання в обох групах словільнюється для дефінітивних черепашок порівняно з більш ранніми стадіями онтогенезу (стадія п'яти обертів). Таким чином, дефінітивні черепашки є значно вужчими, ніж можна було б очікувати за умови збереження початкових темпів наростання черепашки в ширину.

4. Інтенсивність наростання черепашки у ширину на всіх етапах онтогенезу є достовірно вищою для групи "*albolimbata*".

Таким чином, зміна двох показників – швидкості наростання черепашки у висоту та в ширину – призводить до формування двох різних морфотипів: дрібних і вузьких черепашок (морфотип "*galiciensis*") та широких і високих черепашок (морфотип "*albolimbata*"). Те, що окремі та навіть незначні зміни даних параметрів і (або) часу їх максимального прояву можуть призводити до помітної зміни загального морфотипу, було показано раніше на прикладі наземних молюсків роду *Cerion* з Куби [12].

Таблиця 5
Коефіцієнти алометричної залежності висоти та ширини черепашки від кількості обергів на різних стадіях формування черепашки в різних популяціях *Ch. tridens*.

Код вибірки	B50 = a*KO ^b			BЧ = a*KO ^b			Ш50 = a*KO ^b			ШЧ = a*KO ^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 (%)
Група <i>galiciensis</i>												
g1	0,114 ±0,015	2,18 ±0,08	98,8	0,066 ±0,010	2,52 ±0,07	99,0	0,74 ±0,05	0,97 ±0,04	97,2	0,92 ±0,07	0,80 ±0,05	93,6
g2	0,166 ±0,016	1,94 ±0,06	98,5	0,111 ±0,013	2,21 ±0,06	98,6	0,75 ±0,04	0,95 ±0,03	96,6	0,94 ±0,06	0,77 ±0,04	91,4
g12	0,122 ±0,030	2,13 ±0,14	98,7	0,078 ±0,008	2,43 ±0,06	99,0	0,71 ±0,03	1,00 ±0,03	97,3	0,92 ±0,06	0,80 ±0,04	91,7
Разом	0,134 ±0,007	2,07 ±0,03	98,5	0,084 ±0,008	2,37 ±0,04	98,6	0,73 ±0,02	0,97 ±0,02	96,7	0,93 ±0,04	0,79 ±0,02	92,1
Група <i>albolimbata</i>												
a1	0,126 ±0,027	2,10 ±0,12	98,5	0,060 ±0,010	2,56 ±0,08	98,4	0,67 ±0,03	1,09 ±0,03	98,2	0,91 ±0,07	0,87 ±0,05	93,7
a3	0,116 ±0,015	2,22 ±0,08	97,6	0,064 ±0,012	2,60 ±0,09	97,2	0,80 ±0,06	1,05 ±0,05	94,4	1,05 ±0,08	0,85 ±0,04	90,2
a7	0,116 ±0,013	2,20 ±0,06	98,3	0,058 ±0,008	2,64 ±0,08	98,6	0,73 ±0,04	1,07 ±0,03	97,3	0,93 ±0,05	0,89 ±0,03	94,3
Разом	0,120 ±0,009	2,17 ±0,05	97,4	0,066 ±0,008	2,55 ±0,06	97,2	0,74 ±0,03	1,07 ±0,03	94,7	0,97 ±0,04	0,86 ±0,02	90,0

Примітка: SE – похибка коефіцієнту регресії; R² – коефіцієнт детермінації.

Висновки

На підставі проведеного нами аналізу можна зробити попередній висновок, що досліджені форми "*galiciensis*" і "*albolimbata*" є, ймовірно, таксонами підвидового рівня. Про це свідчать не лише відмінності в будові та процесах формоутворення черепашки, а також факти сумісного знаходження цих форм. Проте остаточне з'ясування таксономічного статусу обох форм неможливе без дослідження внутрішньовидової мінливості черепашок *Ch. tridens* з інших регіонів України та, бажано, з інших європейських країн.

Диференціювати особини, що належать до двох досліджених форм *Ch. tridens*, найлегше за загальними розмірами (висота, ширина) черепашки, ступенем розвитку устевої арматури (особливо супрапалатального зуба) та відношенням висоти завитка (або висоти останнього оберту) до висоти черепашки.

1. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. – М.: КомпьютерПресс, 1998. – 267 с.
2. Боровиков В.П., Боровиков И.П. STATISTICA: Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. – М.: Филинь, 1997. – 607 с.
3. Компьютерная биометрика / Под ред. В.Н. Носова. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 232 с.
4. Матекин П.В. Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории современных лесов района // Зоол. журн. – 1950. – Т. 29, вып. 3. – С. 193-205.
5. Справочник по прикладной статистике / Под ред. Э. Ллойда, У. Лидермана. В 2-х т. – М.: Финансы и статистика, 1989.
6. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. – Т. 3, вып. 6. Нов. сер., № 117. – Л.: Наука, 1978. – 384 с.
7. Шилейко А.А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) // Фауна СССР. Моллюски. – Т. 3, вып. 3. Нов. сер., № 130. – Л.: Наука, 1984. – 399 с.
8. Wałowski J. Mięczaki zebrane na Podole w lipcu i sierpniu r.1879 // Spraw. Kom. Fizyograf. Pol. Ak. Um. – 1880. – Т. 14, Cz. 2. – S. 62-76.
9. Wałowski J. Mięczaki (Mollusca) – Lwów: Wyd-wo Muzeum im. Dzieduszyckich, 1891. – 264 s.
10. Clessin S. Aus meiner Novitäten-Mappe // Malakozool. Bl. Neue Folge. – 1879. – B. 1. – S. 3-16.
11. Clessin S. Molluskenfauna Oesterreich-Ungarn und der Schweiz. – Nürnberg, 1887. – 358 S.
12. Galler L., Gould S.J. The morphology of a "hybrid zone" in *Cerion*: Variation, clines and ontogenetic relationship between two 'species' in Cuba // Evolution. – 1979. – V. 33. – P. 714-727.
13. Kerney M.P., Cameron R.A.D., Jungbluth J.H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. – Hamburg; Berlin: Parey, 1983. – 384 s.
14. Tissot B.N. Multivariate analysis / In: Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach (M.L. McKinney, ed.). – N.-Y.: Plenum Press, 1988. – P. 35-51.

Миколаївська аграрна академія

Державний природознавчий музей НАН України, Львів