

УДК 594.38

Н.В. Гураль-Сверлова

**МОЖЛИВОСТІ ФОРМАЛІЗОВАНОГО СТАТИСТИЧНОГО АНАЛІЗУ
ФЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ НАЗЕМНИХ МОЛЮСКІВ НА
ПРИКЛАДІ РОДУ *CEPAEA***

*Гураль-Сверлова Н.В. Возможности формализованного статистического анализа фенетической структуры популяций наземных моллюсков на примере рода *Cepaea* // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 6178.*

На примере собственных, литературных и архивных данных апробирована разработанная автором методика формализованного статистического анализа фенетической структуры популяций. Показана зависимость фенетической структуры от эволюционной истории видов и особенностей их экологии.

*Gural-Sverlova N.V. Possibilities of formalized statistical analysis of polymorphism structure of land mollusc populations on example of genus *Cepaea* // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 61-78.*

Elaborated by author the methodic of the formalized statistical analysis of the polymorphism structure of populations are approved on example of the one's own, literary and archives data. The dependence of the polymorphism structure from the evolutionary history of the species and the peculiarities of their ecology are shown.

Представники роду *Cepaea* є одними з найвідоміших наземних молюсків. Поліморфізму забарвлення черепашок лісової цепей *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) і садової цепей *Cepaea hortensis* (O.F. Müller, 1774) присвячено сотні публікацій. Оцінити кількість проведених у різних країнах робіт дозволяють публікації оглядового характеру [9, 11, 12, 14, 25]. Показовими є також монографічні праці відомих німецьких дослідників цепей Ф.А. Шильдера і М. Шильдер [22, 24]. У забарвленні черепашок цепей можна виділити значну кількість альтернативних якісних ознак (фенів), більшість з яких має спадковий характер. Це дозволяє вивчати генетико-популяційні процеси методами фенетики, без значних матеріальних затрат, на великому статистичному матеріалі, без обов'язкового вилучення тварин з популяцій.

Кількісне співвідношення фенів або їх комбінацій, які називають фенотипами або морфами, може суттєво відрізнятися не лише в різних частинах видового ареалу, в різних типах заселених молюсками біотопів, але й навіть у межах однієї популяції або великої колонії цепей. На сьогодні можна вважати доведеним, що на фенетичну структуру популяцій молюсків з роду *Cepaea* впливає сукупність селективних чинників (передусім кліматична селекція і візуальна селекція хижаками) і стохастичних популяційно-генетичних процесів [7, 9, 11, 12, 14, 22, 24, 25 та ін.].

Внаслідок присутності в досліджуваних популяціях *Cepaea* і, особливо, у *C. nemoralis* значної кількості фенотипів, часто рідкісних, дослідники бувають змушені розглядати частоти не окремих фенотипів, а їх груп. Проте при цьому до однієї групи часто потрапляють черепашки з різною інтенсивністю забарвлення, з різним співвідношенням інтенсивності забарвлення верхньої та нижньої частини черепашки, що має суттєве значення для кліматичної селекції [25]. Наприклад, до

групи "ефективно несмугастих" (effectively unbanded) потрапляють фенотипи 00000 (повна відсутність смуг), 00300 (одна центральна смуга), 00345, 003(45), 00(345) (три нижні смуги, дискретні або злиті в одну широку темну стрічку) тощо. Такий характерний для відкритих біотопів з високим рівнем інсоляції процес, як освітлення верхньої частини черепашки порівняно з нижньою [25], може відбуватися різними шляхами: 1) збільшенням сумарної частки фенотипів 00345, 003(45), 00(345); 2) збільшенням відносної частоти трапляння серед черепашок з 5 смугами морфи 123(45); 3) звуженням двох верхніх смуг тощо.

Тому для адекватної оцінки особливостей фенетичної структури популяцій цих видів з точки зору кліматичної селекції, на нашу думку, необхідно розробити систему формалізованих показників для визначення усередненої інтенсивності забарвлення черепашки та її окремих частин у популяціях. До цього часу єдиною спробою введення такого формального показника був запропонований Ф.А. Шильдером [21] "ступінь темноти" (Dunkelheitsgrad). Зовсім не врахованим статистично залишився рівень гомогенності забарвлення черепашки. Проте черепашки з відносно гомогенним забарвленням, до яких можна віднести фенотипи 00000, 00300, (123)(45), (12345) тощо, і черепашки з відносно великою кількістю дискретних смуг, зокрема фенотип 12345, можуть мати різні адаптивні властивості не лише з точки зору візуальної селекції хижаками [9, 11, 12 та ін.], але й з точки зору кліматичної селекції [25].

Метою цієї роботи стала розробка приблизної методики формалізованого статистичного аналізу фенетичної структури популяцій наземних молюсків з роду *Cerpea*, яка дозволяла би оцінювати та порівнювати інтенсивність і гомогенність забарвлення черепашок у популяціях, інтенсивність забарвлення різних ділянок черепашки, а також апробація розробленої методики на конкретних матеріалах. Крім згаданих вище *C. nemoralis* і *C. hortensis*, до аналізу залучені також дані щодо фенетичної структури популяцій менш поліморфного і гірше дослідженого виду – австрійської цепеї *Cerpea vindobonensis* (Férussac, 1821). Цей вид є єдиним автохтонним представником роду *Cerpea* на території України [4]. Останнім часом він став об'єктом фенетичних досліджень у різних регіонах країни [1-5]. Це зумовлює необхідність порівняння та екологічної інтерпретації отриманих даних [4], зокрема, шляхом їх формалізованого статистичного аналізу.

Матеріал і методика досліджень

У роботі проаналізовані дані щодо фенетичної структури популяцій молюсків роду *Cerpea* у Німеччині (континентальна частина, о-ви Рюген і Хідензее), Ісландії, Чехії (Богемія), Україні. Крім власних матеріалів, використані літературні відомості [2, 15, 19, 22], а також модифіковані дані з архіву проф. Ф.А. Шильдера у Природознавчому музеї Берлінського університету [26], який був опрацьований автором статті в 2001-02 рр. завдяки стипендії Німецької служби академічного обміну (DAAD). Аналогічно до попередньої роботи [26], в якості контролю для *C. hortensis* і *C. nemoralis* були використані дані з континентальної частини Німеччини: Східного Мекленбургу, Марка, Борде ("контроль-1" у *C. nemoralis*); Саксонії, Тюрингії ("контроль-2"). В узагальнюючій монографії Ф.А. Шильдера і

М. Шильдер [24] згадані території позначені як "внутрішнє коло, низовина" і "внутрішнє коло, височина".

Загалом до проведеного формалізованого статистичного аналізу залучено матеріали, які репрезентують особливості фенетичної структури популяцій 3 видів роду *Sepaea*, зібрані на 443 ділянках у 4 європейських країнах: Ісландії, Німеччині, Чехії, Україні (табл. 1). Загальна кількість зібраних (zareєстрованих) молюсків або їх порожніх черепашок перевищує 165 тис. Зібрано або опрацьовано особисто автором статті понад 20 тис. екземплярів.

Таблиця 1

Матеріали, залучені до формалізованого статистичного аналізу

Країна, регіон	Джерело інформації	Кількість	
		ділянок	екземплярів
<i>Sepaea nemoralis</i>			
Німеччина (контроль-1)	дані з архіву Ф.А. Шильдера, опрацьовані автором статті [26]	23	8.438
Німеччина (контроль-2)	дані з архіву Ф.А. Шильдера, опрацьовані автором статті [26]	37	14.255
Німеччина (о-в Рюген)	дані з архіву Ф.А. Шильдера, опрацьовані автором статті [26]	31	9.799
Німеччина (о-в Хідензее)	літературні дані [22]	52	26.379
Чехія (Богемія)	літературні дані [15]	56	8.109
<i>Sepaea hortensis</i>			
Німеччина (контроль)	дані з архіву Ф.А. Шильдера, опрацьовані автором статті [26]	66	35.569
Німеччина (о-в Рюген)	дані з архіву Ф.А. Шильдера, опрацьовані автором статті [26]	25	6.016
Німеччина (о-в Хідензее)	літературні дані [22]	51	27.816
Ісландія	літературні дані [19]	11	2.427
Чехія (Богемія)	літературні дані [15]	28	4.027
Україна (Львів)	власні дослідження 1999-2003 рр.	22	15.148
<i>Sepaea vindobonensis</i>			
Україна, захід*	власні дані [3, 5]	9	3.486
Україна, південний захід**	літературні дані [2]	20	2.766
Україна, південний схід***	власні дані [1]	12	1.445

Примітки: *Львівська і частково Івано-Франківська обл.; **Миколаївська обл.; ***Донецька обл.

Якщо протягом декількох років (до 4 років для опрацьованих автором даних з архіву Ф.А. Шильдера [26] і до 5 років для матеріалів зі Львова) на одній чітко зафіксованій ділянці було зібрано декілька вибірок одного виду, дані щодо фенетичного складу таких вибірок були підсумовані. Аналогічно були підсумовані дані для різних частин однієї ділянки [3, 5]. Це було особливо важливим для коректного статистичного аналізу фенетичної структури у львівських колоніях *S. hortensis*, який є зазвичай ускладненим нетипово великою часткою молюсків з черепашкою без смуг [4, 26]. Мінімальний обсяг залучених для аналізу вибірок становив 150 екз. для матеріалів з Німеччини [26], 100 екз. для літературних даних з

Ісландії [19] та Чехії [15], а також для досліджених автором львівських колоній *C. hortensis*. Для *C. vindobonensis* внаслідок обмеженості наявних власних і літературних даних мінімальний обсяг врахованих вибірок був знижений до 40 екз. Для Миколаївської області кількісний розподіл морф проаналізований лише для черепашок *C. vindobonensis* з нормально пігментованими смугами [2].

Для кожної ділянки були вираховані наступні формальні показники, які характеризують середню інтенсивність забарвлення цілої черепашки, окремих її ділянок, а також ступінь гомогенності забарвлення черепашки:

- DG – інтенсивність забарвлення черепашки;
- DGo – інтенсивність забарвлення верхньої частини черепашки;
- DGu – інтенсивність забарвлення нижньої частини черепашки;
- DG12 – інтенсивність забарвлення підшовної ділянки;
- DG23 – інтенсивність забарвлення надпериферійної ділянки;
- DG34 – інтенсивність забарвлення підпериферійної ділянки;
- DG45 – інтенсивність забарвлення надпупкової ділянки;
- Hom – гомогенність забарвлення черепашки.

Індекс DG є аналогічним "ступеню темноти" (Dunkelheitsgrad), запропонованому Ф.А. Шильдером [21]. При цьому наявність кожної смуги на черепашці або злиття між собою кожної пари смуг оцінюється 1 балом, потім отримані бали сумуються. Значення цього показника для окремих черепашок коливається від 0 для фенотипу 00000 (черепашка без смуг) до 9 для фенотипу (12345) (п'ять злитих між собою смуг).

При вирахованні DGo враховується наявність двох верхніх смуг, злиття 1-ої та 2-ої, 2-ої та 3-ої смуг; а при вирахованні DGu – наявність двох нижніх смуг, злиття 3-ої та 4-ої, 4-ої та 5-ої смуг. Значення даних показників коливаються від 0 до 4. При вирахованні DG12, DG23, DG34, DG45 враховується наявність двох відповідних смуг та їх злиття між собою, а отримані значення коливаються від 0 до 3.

У молюсків роду *Seraea* забарвлення черепашок може ставати більш гомогенним (менш смугастим) двома шляхами: завдяки зникненню окремих або усіх смуг або завдяки злиттю окремих смуг між собою. Тому при формальній оцінці ступеня гомогенності забарвлення черепашки (Hom) 1 балом оцінюється відсутність будь-якої смуги або злиття будь-якої пари смуг. Значення цього показника коливається від 0 до 5. Деякі приклади вираховання запропонованих індексів для конкретних черепашок *Seraea* показано у таблиці 2.

Таблиця 2

Значення використаних у роботі формальних показників для деяких фенотипів

Показники	Фенотипи					
	00000	003(45)	12345	(12)0(45)	(123)(45)	(12345)
DG	0	4	5	6	8	9
DGo	0	0	2	3	4	4
DGu	0	3	2	3	3	4
DG12	0	0	2	3	3	3
DG23	0	1	2	1	3	3
DG34	0	2	2	1	2	3
DG45	0	3	2	3	3	3
Hom	5	3	0	3	3	4

Крім того, при обговоренні результатів проведеного формалізованого аналізу мінливості забарвлення черепашок у популяціях молюсків з роду *Serpea* та побудові графіків, зображених на рисунках 1 і 2, були використані дані щодо кількісного розподілу фенотипів серед черепашок *C. nemoralis* і *C. hortensis* з 5 смугами (табл. 3). Загалом до цього додаткового аналізу було залучено власні та літературні дані щодо майже 69 тис. черепашок, зібраних на території 5 європейських країн, а також США (інтродуковані популяції *C. nemoralis*). На рисунках 1 і 2 зображено не середні частоти морф у вибірках [26], а їхню частку від загальної кількості черепашок з 5 смугами, зібраних на певній території.

Таблиця 3

Матеріали, залучені до аналізу кількісного розподілу фенотипів серед черепашок з 5 смугами

Країна, регіон	Джерело інформації	Кількість екземплярів
<i>Serpea nemoralis</i>		
Німеччина (контроль-1)	дані з архіву Ф.А. Шильдера [26]	1.987
Німеччина (контроль-2)	дані з архіву Ф.А. Шильдера [26]	3.461
Німеччина (о-в Рюген)	дані з архіву Ф.А. Шильдера [26]	3.646
Німеччина (о-в Хідензее)	літературні дані [22]	8.641
Чехія (Богемія)	літературні дані [15]	3.277
Росія (Нахабіно, Московська обл.)	власні збори, червень 2006 р. [6]	28
США (Нью-Йорк)	літературні дані [18]	452
США (Маріон, шт. Масачусетс)	літературні дані [13, 16]	305
<i>Serpea hortensis</i>		
Німеччина (контроль)	дані з архіву Ф.А. Шильдера [26]	16.647
Німеччина (о-в Рюген)	дані з архіву Ф.А. Шильдера [26]	3.369
Німеччина (о-в Хідензее)	літературні дані [22]	19.119
Ісландія	літературні дані [19]	2.085
Чехія (Богемія)	літературні дані [15]	2.125
Україна (Львів)	власні збори, 1999-2003 рр.	3.722

Фенотипи (морфи) позначені згідно загальноприйнятої методики [4]. Спіральні темні смуги на черепащі пронумеровані арабськими цифрами в напрямку від шва між передостаннім і останнім обертом до пупка. Відсутність кожної смуги позначена "0" замість відповідної цифри, злиття двох або більшої кількості смуг – круглими дужками.

Аналогічно до попередніх робіт [1, 3-5], до форми *pallescens* відносили черепашки *C. vindobonensis* з відносно світлими (іноді – не зовсім чіткими) смугами на відносно темному (жовтуватому, коричнюватому) тлі, які зазвичай досить чітко відрізняються від черепашок з нормально-пігментованими (темно-коричневими або майже чорними) смугами на білуватому тлі.

Результати досліджень

Результати проведеного формалізованого статистичного аналізу фенетичної структури популяцій (табл. 4, 5) не можна розглядати відокремлено від еволюційної

Таблиця 4
Основні формалізовані показники мінливості забарвлення черепашок у популяціях *Seraea*

Регіон	Інтенсивність забарвлення										Гомогенність забарвлення (Ном)		
	черепашки (DG)					верхньої частини(DGo)					нижньої частини (DGn)		
	М	m	Сv, %	М	m	Сv, %	М	m	Сv, %	М	m	Сv, %	
<i>Seraea nemoralis</i>													
Хідензее	2,60	0,190	52,6	1,16	0,086	53,4	1,03	0,076	53,3	4,07	0,071	12,6	
Рюген	3,37	0,357	59,0	1,27	0,167	73,1	1,30	0,170	72,3	3,30	0,122	20,6	
Контроль-1	2,72	0,220	38,8	0,63	0,095	71,9	1,28	0,143	53,7	3,00	0,157	25,2	
Контроль-2	2,70	0,234	52,8	0,68	0,096	85,7	1,21	0,135	67,5	2,95	0,172	35,6	
Богемія	3,16	0,206	48,9	1,06	0,107	75,3	1,20	0,098	61,0	2,74	0,133	36,3	
Між регіонами													
	2,91	0,150	11,5	0,96	0,129	30,0	1,20	0,048	8,8	3,21	0,232	16,2	
<i>Seraea hortensis</i>													
Ісландія	5,35	0,421	26,1	2,43	0,217	29,6	2,04	0,165	26,7	1,65	0,209	42,2	
Хідензее	3,42	0,156	32,5	1,39	0,062	32,0	1,36	0,062	32,6	1,75	0,151	61,6	
Рюген	2,99	0,360	60,2	1,21	0,146	60,4	1,19	0,146	61,4	2,27	0,320	70,5	
Контроль	2,79	0,207	60,3	1,21	0,092	61,9	1,09	0,081	60,5	2,92	0,158	43,9	
Богемія	2,99	0,382	67,7	1,24	0,159	68,1	1,19	0,153	67,8	2,38	0,352	78,3	
Львів	1,07	0,201	88,0	0,46	0,088	90,8	0,41	0,076	86,4	4,06	0,171	19,7	
Між регіонами													
	3,10	0,560	44,2	1,32	0,260	48,1	1,21	0,213	43,0	2,50	0,363	35,5	
<i>Seraea vindobonensis</i>													
Україна-3	5,18	0,081	4,7	2,19	0,081	11,1	2,00	0,001	0,1	0,33	0,068	60,9	
Україна-ПЗ	4,95	0,031	2,8	1,95	0,031	7,2	2,00	0,001	0,2	0,14	0,019	61,2	
Україна-ПС	4,75	0,084	6,1	1,75	0,084	16,6	2,00	0,001	0,1	0,29	0,077	90,8	
Між регіонами													
	4,96	0,124	4,3	1,96	0,127	11,2	2,00	0	0	0,25	0,058	39,5	

Примітки: З – захід; ПЗ – південний захід; ПС – південний схід; М – середнє арифметичне; m – похибка середнього арифметичного; Сv – коефіцієнт варіації.

Таблиця 5
Мінливість забарвлення окремих ділянок черепашки в популяціях *Seraea*

Регіон	Інтенсивність забарвлення ділянок											
	підшовної (DG12)			надпериферійної (DG23)			підпериферійної (DG34)			надпулочної (DG45)		
	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %	M	m	Cv, %
<i>Seraea petrogalis</i>												
Хідензее	0,98	0,073	53,3	0,92	0,067	52,2	0,80	0,058	52,2	0,98	0,073	53,3
Рюген	1,10	0,143	72,0	1,39	0,100	39,8	1,32	0,090	37,9	1,24	0,159	71,4
Контроль-1	0,59	0,086	70,6	1,09	0,064	28,2	1,35	0,095	33,9	1,26	0,142	54,0
Контроль-2	0,64	0,089	84,8	1,13	0,066	35,5	1,34	0,087	39,5	1,20	0,133	67,4
Богемія	1,00	0,100	74,6	1,38	0,056	30,4	1,39	0,047	25,2	1,19	0,097	61,2
Між регіонами												
	0,86	0,104	27,1	1,18	0,091	17,1	1,24	0,111	20,0	1,17	0,049	9,4
<i>Seraea hortensis</i>												
Ісландія	1,94	0,128	21,9	2,23	0,180	26,9	1,95	0,152	25,9	1,84	0,106	19,2
Хідензее	1,38	0,062	32,0	1,33	0,061	32,6	1,34	0,061	32,6	1,36	0,062	32,6
Рюген	1,18	0,143	60,7	1,15	0,137	59,7	1,15	0,137	59,5	1,19	0,146	61,4
Контроль	1,12	0,084	60,8	1,06	0,077	59,0	1,01	0,073	58,5	1,06	0,079	60,3
Богемія	1,16	0,149	67,6	1,19	0,154	68,4	1,13	0,145	67,9	1,18	0,152	68,2
Львів	0,44	0,084	90,3	0,42	0,078	87,1	0,40	0,074	86,0	0,41	0,076	86,5
Між регіонами												
	1,20	0,198	40,3	1,23	0,238	47,4	1,16	0,204	42,8	1,17	0,189	39,4
<i>Seraea vindobonensis</i>												
Україна-3	1,95	0,023	3,5	2,16	0,073	10,1	2,00	0,001	0,2	2,00	0,001	0,1
Україна-ПЗ	1,92	0,025	5,9	1,93	0,027	6,3	2,00	<0,001	0,1	2,00	0,001	0,2
Україна-ПС	1,73	0,080	16,1	1,75	0,082	16,3	2,00	0,001	0,1	2,00	0,001	0,1
Між регіонами												
	1,87	0,069	6,4	1,95	0,119	10,6	2,00	0	0	2,00	0	0

Примітки: аналогічно до таблиці 4.

історії та особливостей екології окремих видів роду *Ceraea* [25]. Хоча сучасні ареали *C. nemoralis* і *C. hortensis* значною мірою співпадають, теплолюбніший вид *C. nemoralis* має, очевидно, західно-європейське, а *C. hortensis* – середньо-європейське походження [8, 23, 27]. Відповідно до цього *C. hortensis* може просуватися далі на північ, його маргінальні популяції зареєстровані в Ісландії [7, 19], Фінляндії [28], Норвегії [20]. Крім того, *C. hortensis*, очевидно, можна вважати краще пристосованим до континентального клімату: не враховуючи відокремлених інтродукованих популяцій [6], його сучасний ареал простягається далі на схід, ніж у *C. nemoralis* [17].

Аналогічно, хоча обидва види можуть заселяти широкий спектр біотопів (від букових лісів до піщаних дюн), *C. nemoralis* надає перевагу відкритим (лучним, пасовищним) біотопам, а *C. hortensis* – чагарниковим заростям [10]. Відповідно в популяціях *C. hortensis* значну частку становлять черепашки з незлитими між собою смугами (фенотип 12345), а у *C. nemoralis* досить часто трапляються черепашки, верхня частина яких забарвлена значно світліше, ніж нижня: морфа 00345 та похідні від неї фенотипи – 003(45), 00(345) тощо.

Найчіткіше тенденція до освітлення верхньої частини черепашки виявляється у контрольних німецьких популяціях *C. nemoralis*: відношення DGu/DGo становить у середньому 1,8-2,0 (табл. 4). З просуненням на північ (о-ви Рюген і Хідензее) і на південний схід (Богемія) забарвлення нижньої частини черепашки (DGu) майже не змінюється, проте забарвлення її верхньої частини (DGo) стає темнішим у 1,5-2,0 рази. При цьому найсильніше змінюється середня інтенсивність забарвлення підшовної ділянки (табл. 5). Наслідком таких змін стає формування відносно рівномірно забарвленої черепашки, більш властивої для *C. hortensis* (табл. 4, 5). На о-ві Хідензее середнє значення DGo навіть дещо перевищує DGu, що є характерним також для популяцій *C. hortensis* з усіх досліджених регіонів (табл. 4).

Раніше при порівнянні фенетичної структури популяцій *C. nemoralis* і *C. hortensis* з Середньої (Німеччина) і Західної (Франція) Європи було відмічено, що просування середньо-європейського виду *C. hortensis* на захід призвело до збільшення подібності кількісної структури його поліморфізму з первинно західно-європейським видом *C. nemoralis* [25]. Це знайшло своє відображення у збільшенні відносної кількості черепашок з темнішим (рожевим, коричневим) фоновим забарвленням, черепашок з відсутністю окремих смуг, особливо 1-ої, 4-ої та 5-ої. У цьому випадку спостерігається аналогічна тенденція: *C. nemoralis*, краще пристосований до відносно м'якого і теплого клімату Західної Європи, з просуненням у прохолодніші частини свого сучасного ареалу або в регіони з більшою континентальністю клімату демонструє деякі особливості поліморфізму, більш властиві *C. hortensis*.

Серед основних формалізованих показників, розрахованих для аналізу мінливості забарвлення черепашки в популяціях *C. nemoralis* (табл. 4), лише один демонструє чітку залежність від ступеня континентальності клімату. Це гомогенність забарвлення черепашки (Hom), середнє значення якої не лише зменшується в напрямку від північного заходу (о-ви Хідензее і Рюген) до південного сходу (Богемія), але й досягає максимального значення на невеликому острові Хідензее, де вплив Балтійського моря на мікрокліматичні особливості заселених цепеями біотопів повинен бути більшим, ніж на великому о-ві Рюген.

Характерно, що збільшення у порівнянні з контролем гомогенності забарвлення черепашок на о-ві Хідензее супроводжується зниженням середньої інтенсивності їх забарвлення (DG), а на о-ві Рюген – зростанням того самого показника (табл. 4). У першому випадку це пояснюється не типово високою для *C. nemoralis* часткою морфи 00000 – у середньому близько 59% [26]. У другому випадку при практично незмінній порівняно з контролем частоті трапляння фенотипу 00000 суттєво зростає кількість черепашок з 5 смугами, а серед останніх – кількість черепашок зі злитими між собою смугами, особливо фенотипів (12)3(45), (123)(45) і (12345) [26]. Як було показано у попередній роботі [26], остання тенденція характерна загалом для популяцій *C. nemoralis*, розташованих вздовж узбережжя Балтійського моря, та пов'язана, очевидно, саме з кліматичними особливостями морського узбережжя. Відомо, що відносно темні морфи різних видів роду *Serapea*, а також інших поліморфних видів наземних молюсків набувають селективної переваги в тих частинах свого ареалу, де клімат є помірно прохолодним, зі згладженими температурними коливаннями. Це стосується також окремих типів біотопів з відповідним мікрокліматом – лісів, ярів, північних схилів тощо [25].

Відсутність смуг на черепашці *C. nemoralis* і *C. hortensis* – домінантна ознака, отже, на черепашках морфи 00000 не виявляється фенотипічно більшість інших поліморфних спадкових ознак: відсутність окремих смуг, їх колір, злиття тощо. Тому висока (близько 50% та вище) частка морфи 00000 ускладнює аналіз реального кількісного розподілу цих ознак у популяціях. У таких випадках часто буває доцільним аналізувати кількісний розподіл окремих морф або груп морф не серед усіх особин, а лише серед особин із смугастими черепашками [26]. При такому методичному підході згадана вище тенденція до збільшення частоти трапляння відносно темних фенотипів для о-ва Хідензее є вираженою навіть сильніше, ніж для Рюгена. Так, сумарна частка фенотипів (12)3(45), (123)(45) і (12345) серед смугастих черепашок становить 28% для Рюгена, 39 і 51% для розташованих на узбережжі Балтійського моря міст Вісмар і Штральзунд, а на о-ві Хідензее досягає 70% [26].

Отже, на о-ві Хідензее спостерігаються 2 чітко виражені тенденції, одна з яких сприяє відбору особин з відносно світлими черепашками (фенотип 00000), друга – збільшенню кількості найтемніших фенотипів серед молюсків із смугастими черепашками. Якщо розглядати ці тенденції з точки зору їх впливу на інтенсивність забарвлення черепашок у популяціях, виражену в таблиці 4 середніми значеннями показників DG, DG₀ і DG_u, вони є протилежно спрямованими. Проте обидва процеси сприяють зменшенню кількості відокремлених (дискретних) смуг на черепашці, максимальної у вихідного для роду *Serapea* фенотипу 12345 [27]. Отже, забарвлення черепашок стає більш гомогенним або, іншими словами, "менш смугастим". Для о-ва Рюгена перша тенденція (збільшення кількості відносно світлих і гомогенно забарвлених черепашок) виражена досить слабо і виявляється не у збільшенні частки морфи 00000, як на о-ві Хідензее (див. вище), а в деякому зростанні відносно частоти трапляння морфи 00300. Так, у контрольних популяціях частка морфи 00300 серед молюсків із смугастими черепашками становить у середньому 36-39%, а на о-ві Рюген досягає 47% [26]. Таким чином, кліматичні особливості острівних біотопів можуть впливати не лише на середню інтенсивність забарвлення черепашок у популяціях, але й на середній рівень гомогенності їх забарвлення.

Додатково сприяє збільшенню гомогенності забарвлення черепашок у проаналізованих острівних популяціях *C. nemoralis* зростання частки особин з темнішим фоновим забарвленням черепашки (рожевим і особливо коричневим), що призводить до зменшення контрасту між фоном черепашки та кольором смуг. Так, в контрольних популяціях *C. nemoralis* частка жовтих черепашок становить у середньому 50-58%, на о-ві Рюген знижується до 30%, а на о-ві Хідензее – до 3%.

У богемських популяціях *C. nemoralis* спостерігається збільшення середньої інтенсивності забарвлення черепашок у вибірках порівняно з контролем і одночасно зниження гомогенності забарвлення (табл. 4). Якщо ці зміни мають адаптивний характер, збільшення континентальності клімату сприяє відбору тих особин *C. nemoralis*, черепашка яких має більшу кількість не злитих між собою смуг. Якщо розглянути кількісний розподіл морф лише серед моллюсків з 5 смугами на черепашці (рис. 1), на о-вах Рюген і Хідензее переважають найтемніші фенотипи зі злиттям 3-5 смуг. Їх частка у 1,6-8,0 разів перевищує сумарну частку світліших і одночасно "більш смугастих" (тобто з більшою кількістю дискретних смуг) морф. А частка фенотипу 12345 коливається від 4% (Хідензее) до 18% (Рюген). У контрольних німецьких і богемських популяціях *C. nemoralis* частка морфи 12345 зростає до 46-51%, а сумарна частка найтемніших фенотипів знижується до 29-34%. Це чіткіше ця тенденція виявляється в досліджених інтродукованих популяціях *C. nemoralis* з Північної Америки [13, 16, 18] та з околиць Москви [6], які змогли адаптуватися до значно більшої континентальності клімату порівняно з природним ареалом цього виду [6].

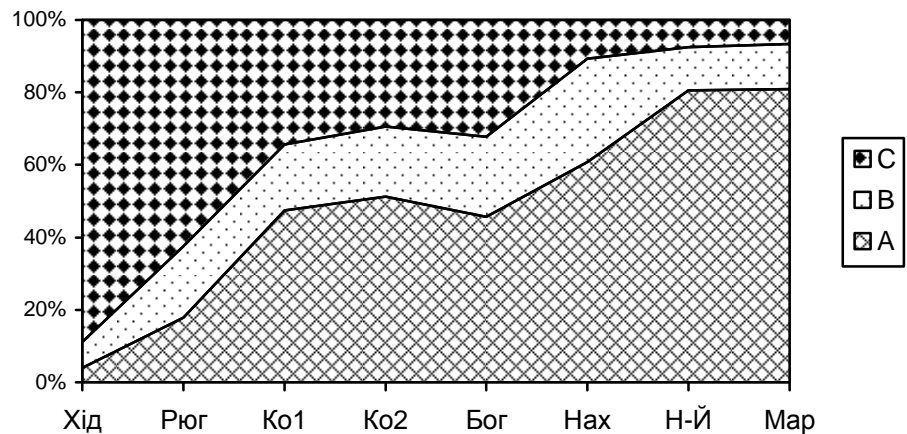


Рис. 1. Розподіл груп фенотипів серед черепашок *C. nemoralis* з 5 смугами: А – усі смуги не злиті між собою (фенотип 12345); В – одна пара злитих між собою смуг; С – більша кількість злитих смуг; Бог – Богемія, Ко – контроль, Мар – Маріон, Нах – Нахабіно, Н-Й – Нью-Йорк, Рюг – Рюген, Хід – Хідензее.

Таким чином, кліматичні особливості регіону, заселеного популяціями *C. nemoralis*, можуть впливати не лише на середню інтенсивність забарвлення черепашок, але й на гомогенність їх забарвлення. Загалом за ступенем

приспосованості до континентального клімату представників роду *Cepaea* можна розташувати наступним чином: найменш пристосований західно-європейський вид *C. nemoralis* – середньо-європейський *C. hortensis* – південно-східно-європейський степовий вид *C. vindobonensis*. У цьому ж напрямку зростає й середня частота трапляння в популяціях фенотипу 12345 [4, 15, 24, 26 та ін.].

Характерно, що у популяціях *C. vindobonensis* загалом рідко трапляються черепашки з відсутністю більше, ніж однієї смуги, або зі злиттям більше, ніж однієї пари смуг [1-4, 24 та ін.]. Це позначається на значно нижчому рівні гомогенності забарвлення черепашок (Hom) порівняно з двома іншими видами роду *Cepaea* (табл. 4). Повна відсутність смуг на черепашці, досить характерна для *C. nemoralis* і особливо для *C. hortensis* [24, 26 та ін.], загалом не є властивою для *C. vindobonensis*. Винятком є крайні варіанти форми *pallescens*, коли відносно світлі смуги майже повністю зливаються з темнішим, ніж звичайно, фоновим забарвленням черепашки [4], що може навіть ускладнювати точне визначення її фенотипу [2].

Наявність чітко виражених темних смуг на загальному світлому тлі черепашки часто спостерігається в тих представників надроду *Helicoidea*, які заселяють відкриті та (або) ксеротермні біотопи. Крім *C. vindobonensis*, серед представників наземної малакофауни України можна згадати степові види з родів *Helicella*, *Helicopsis*, *Xeropicta*; занесений до Криму вид середземноморського походження *Eobania vermiculata* (O.F. Müller, 1774). Серед видів роду *Helix* чіткі темні смуги на світлому тлі характерні для *Helix albescens* Rossmässler, 1839 – циркумпонтичного виду, ареал якого охоплює південну частину України з Кримським півостровом. У розповсюдженого на заході та менше на південному заході країни *Helix lutescens* Rossmässler, 1837 черепашка переважно світла без смуг або лише з їх невиразними слідами. Проте у південніших (тепліших) частинах ареалу можуть спостерігатися особини з чітко вираженими темними смугами. Наприклад, у деяких досліджених популяціях *H. lutescens* з Чернівецької області частка таких особин сягала 20-50% [4]. У малакологічному фонді Державного природознавчого музею НАН України зберігаються окремі черепашки *H. lutescens* з чіткими темними смугами, зібрані в Чортківському р-ні Тернопільської обл. (інв. № 603), в Новоселицькому р-ні Чернівецької обл. (інв. № 1945). Також автор статті спостерігав подібні особини в 1999 р. у дельті Дністра на території Одеської області.

Слід згадати, що до надроду *Helicoidea* належать наземні молюски відносно великого розміру, які часто відкрито мешкають на поверхні ґрунту або на рослинах (на відміну від дрібніших форм, часто пов'язаних з підстилкою, верхніми шарами ґрунту або гнилою деревиною). Отже, для таких видів теоретично можна було б очікувати освітлення забарвлення черепашки в умовах більшої інсоляції, кінцевою стадією якого мало б бути формування білуватої черепашки без смуг. До цього часу наявність смуг на черепашці, зокрема у степових видів, розглядалася майже виключно як приклад криптичного забарвлення. А потенційна роль темних смуг у терморегуляції наземних молюсків зводилася лише до збільшення інтенсивності забарвлення черепашки та, як наслідок цього – до збільшення кількості поглинутого черепашкою сонячного випромінювання [9, 12 та ін.]. Але формування темніших черепашок у цепей і деяких інших поліморфних видів наземних молюсків може відбуватися двома шляхами: збільшенням інтенсивності фонового забарвлення черепашки або появою на ній темних смуг, збільшенням їх кількості, ширини,

злиттям окремих смуг між собою тощо. Аналіз накопиченого різними дослідниками фактичного матеріалу дозволяє припустити, що ці шляхи не є рівнозначними з екологічної точки зору, зокрема, в онтогенезі [25]. Тому не виключено, що темні смуги на світлому тлі можуть мати особливе терморегуляційне значення, механізм якого до цього часу майже не досліджений і теоретично не обґрунтований.

У проаналізованих популяціях *C. vindobonensis* середня інтенсивність забарвлення черепашки (DG) знижується в напрямку від західного регіону України до її південно-східної частини (табл. 4). При цьому відповідно знижується частка черепашок зі злитими між собою смугами (переважно фенотип 1(23)45) і зростає відносна кількість черепашок з відсутністю окремих смуг (майже виключно фенотип 10345) [1-5]. Проте навіть на південному сході України фенотип 12345 залишається домінуючим у популяціях *C. vindobonensis*, а його частка коливається в середньому від 83% на півдні Донецької області до 59% на її півночі [1].

Вирахувана середня гомогенність забарвлення черепашок (Hom) виявилася нижчою для південного заходу, а не для південного сходу України: відповідно 0,14 і 0,29 (табл. 4). Проте для південного заходу є характерною досить висока частка у популяціях *C. vindobonensis* форми *pallescens* [2, 4], що також можна розглядати як один із шляхів збільшення гомогенності забарвлення черепашок. Характерно, що частка форми *pallescens* у проаналізованих вибірках з Миколаївської області [2] позитивно скорельована з середньою гомогенністю забарвлення (Hom) черепашок з нормально пігментованими смугами: коефіцієнт лінійної кореляції Пірсона дорівнює 0,516 ($\alpha < 0,05$). Зв'язок частоти трапляння форми *pallescens* з середньою інтенсивністю забарвлення (DG) черепашок з нормально пігментованими смугами є значно слабшим (-0,309) і не досягає статистично значущого рівня ($\alpha > 0,18$). Отже, збільшення частки форми *pallescens* у популяціях *C. vindobonensis* є більш пов'язаним не із загальним освітленням черепашок [4], а із збільшенням гомогенності їх забарвлення.

На південному сході форма *pallescens* майже повністю відсутня: серед 12 досліджених популяцій вона була присутня лише в одному біотопі зі специфічним мікрокліматом, а саме в очеретяних заростях на березі озера [1]. На заході України форма *pallescens* трапляється досить регулярно, проте вона була повністю відсутня або представлена невеликою кількістю особин на досліджених відкритих схилах з вапняковими відслоненнями [3, 4], тобто знову в біотопах зі специфічними мікрокліматичними умовами. На нашу думку, виявлені закономірності підтверджують потенційну роль смугастого забарвлення черепашок у терморегуляції наземних моллюсків.

Обидва розглянуті вище види роду *Cerpea* еволюціонували в умовах відносно теплого клімату Західної (*C. nemoralis*) або Південно-Східної (*C. vindobonensis*) Європи, при досить високому рівні інсоляції. Для обох видів можна вважати нехарактерним утворення світлих (білих або майже білих) черепашок без смуг. У популяціях *C. nemoralis* фенотип 00000 представлений переважно черепашками з рожевим або коричневим фоновим забарвленням [6, 25 та ін.]. На черепашках *C. vindobonensis* відсутньою буває переважно одна смуга [1-5, 24]; часто освітлення верхньої частини черепашки відбувається не шляхом зникнення двох верхніх смуг, а шляхом їх звузнення [1, 2, 4]. А у випадку крайніх проявів форми *pallescens*, які можуть призводити до утворення відносно однорідно забарвлених черепашок (див.

вище), загальне тло черепашки стає відносно темним (жовтуватим або навіть коричнюватим).

На відміну від згаданих вище видів, типовим біотопом *C. hortensis* можна вважати чагарникові зарості. З усіх видів роду *C. hortensis* найкраще пристосований до холодного клімату; його сучасний ареал простягається значно далі на північ порівняно з *C. nemoralis* і особливо зі степовим видом *C. vindobonensis*. Відповідно у популяціях *C. hortensis* одним з домінуючих фенотипів є жовті черепашки без смуг. Очевидно, такі фенотипи є стійкішими не лише до екстремально високих або низьких температур, але й до різких змін зовнішньої температури [7, 25].

Якщо розглянути зміни забарвлення черепашок у проаналізованих популяціях *C. hortensis* у напрямку від Ісландії, де мешкають маргінальні північні популяції цього виду, до заходу України (інтродуковані львівські колонії, адаптовані до більш континентального клімату порівняно з природним ареалом виду), можна виявити декілька загальних тенденцій, пов'язаних між собою: 1) зростання частки черепашок без смуг (морфа 00000) – в середньому від 13% в Ісландії до 80% у Львові; 2) зниження середньої інтенсивності забарвлення черепашок (DG) – від 5,35 до 1,07 (табл. 4); 3) зростання середнього рівня гомогенності забарвлення черепашок (Ном) – від 1,65 до 4,06. При цьому частка фенотипу 12345 серед черепашок з 5 смугами (рис. 2) завжди залишається високою, сягаючи мінімального значення (49%) в Ісландії та максимального значення (89%) на о-ві Хідензее. Таким чином, для *C. hortensis* не вдалося виявити тенденції до зростання відносної частоти трапляння морфи 12345 зі збільшенням континентальності клімату, характерної для *C. nemoralis* (див. вище).

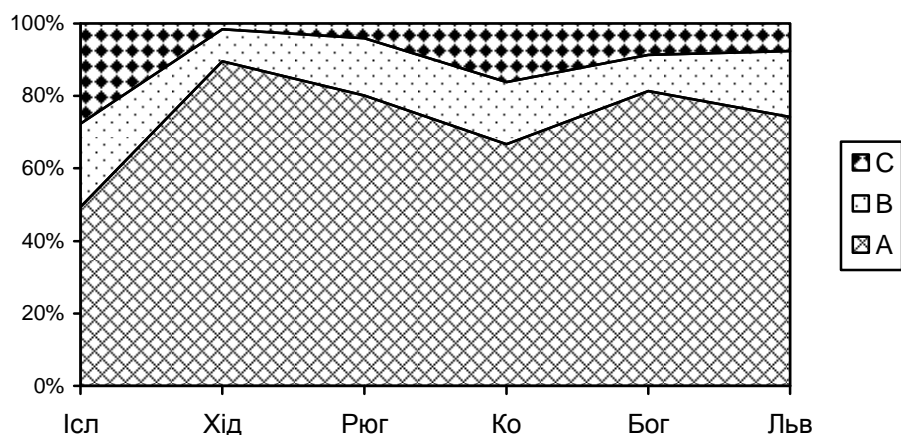


Рис. 2. Розподіл груп фенотипів серед черепашок *C. hortensis* з 5 смугами: А – усі смуги не злиті між собою (фенотип 12345); В – одна пара злитих між собою смуг; С – більша кількість злитих смуг; Бог – Богемія, Ісл – Ісландія, Ко – контроль, Льв – Львів, Рюг – Рюген, Хід – Хідензее.

Розглянемо скорельованість окремих показників у популяціях різних видів *Seraea* та в різних регіонах (табл. 6). Середня інтенсивність забарвлення верхньої

Таблиця 6

Скорельованість вирахованих показників у популяціях *Seraea*

Регіон	Значення коефіцієнту Пірсона для пари показників							
	DG0/DGu	DG12/DG23	DG12/DG34	DG12/DG45	DG23/DG34	DG23/DG45	DG34/DG45	DG-Hom
<i>Seraea nemoralis</i>								
Хідензее	0,998**	0,980**	0,977**	0,999**	0,997**	0,982**	0,979**	-0,920**
Рюген	0,978**	0,963**	0,944**	<u>0,987**</u>	0,981**	0,946**	0,954**	-0,874**
Контроль-1	0,269	0,796**	0,227	0,262	0,681**	0,576*	0,941**	-0,854**
Контроль-2	0,655**	0,879**	0,614**	0,659**	0,858**	0,796**	0,951**	-0,924**
Богемія	0,964**	0,921**	0,884**	<u>0,968**</u>	0,965**	0,884**	0,898**	-0,897**
<i>Seraea hortensis</i>								
Ісландія	0,982**	0,981**	<u>0,993**</u>	0,972**	0,985**	0,960**	0,969**	-0,127
Хідензее	0,995**	0,997**	0,994**	0,996**	0,999**	0,998**	0,999**	-0,994**
Рюген	0,984**	0,993**	0,992**	0,988**	0,995**	0,990**	<u>0,997**</u>	-0,997**
Контроль	0,989**	0,995**	0,990**	0,994**	0,994**	0,996**	0,995**	-0,875**
Богемія	0,991**	0,991**	0,997**	0,998**	0,989**	0,992**	0,995**	-0,956**
Львів	0,998**	0,997**	0,998**	0,998**	0,999**	>0,999**	>0,999**	-0,996**
<i>Seraea vindobonensis</i>								
Україна-3	0,127	<u>0,818*</u>	0,266	0,150	0,661	0,144	0,121	0,871*
Україна-ПЗ	0,365	<u>0,965**</u>	-0,287	0,413	-0,217	0,311	-0,305	-0,402
Україна-ПС	0,013	0,994**	0,262	0,005	0,263	0,010	0,924**	-0,968**

Примітки: З – захід; ПЗ – південний захід; ПС – південний схід; * – достовірно при $\alpha < 0,01$; ** – достовірно при $\alpha < 0,001$; решту умовних позначень див. у методичі. Жирним шрифтом виділено максимальні значення для кожної пари ділянок; підкреслено максимальні значення для кожного регіону.

(DGo) та нижньої (DGu) частини черепашки є найбільш скорельованою у *C. hortensis*. У всіх проаналізованих регіонах коефіцієнт лінійної кореляції Пірсона для цієї пари ознак є дуже високим і перевищує 0,98 (табл. 6). У контрольних німецьких популяціях *C. nemoralis* коефіцієнт кореляції знижується до 0,27-0,65; у решті проаналізованих регіонів є не меншим 0,96, отже, наближається, а для Хідензее навіть перевищує аналогічні показники у *C. hortensis* (табл. 6). У *C. vindobonensis* середня інтенсивність забарвлення нижньої частини черепашки (DGu) залишається майже незмінною в межах окремих популяцій, регіонів і навіть між регіонами (табл. 4). Тому відсутня статистично достовірна залежність між інтенсивністю забарвлення верхньої (відносно мало змінною у порівнянні з іншими видами роду *Cerpea*) та нижньої (практично незмінною) частини черепашки. У *C. nemoralis* середня інтенсивність забарвлення черепашки (табл. 4) або її окремих фрагментів (табл. 4, 5) у популяціях є значно мінливішою ознакою, ніж у *C. vindobonensis*. Проте мінливість забарвлення верхньої частини черепашки в більшості випадків дещо перевищує мінливість забарвлення її нижньої частини. Це також можна вважати пристосуванням до існування у відкритих біотопах з високим рівнем інсоляції, де адаптація до конкретних мікрокліматичних умов відбувається переважно за рахунок інтенсивності забарвлення верхньої частини черепашки.

Якщо розглядати інтенсивність забарвлення кожної з 4 виділених ділянок черепашки (табл. 5), у контрольних німецьких популяціях *C. nemoralis* найтісніше скорельованим є забарвлення підпериферійної (DG34) та надпупкової (DG45) ділянок, коефіцієнт лінійної кореляції Пірсона для яких становить 0,94-0,95 (табл. 6). Дещо нижчою є скорельованість забарвлення двох верхніх ділянок черепашки (DG12 і DG23), коефіцієнт Пірсона для яких дорівнює 0,80-0,88. Між верхніми (DG12, DG23) та нижніми (DG34, DG45) ділянками черепашки рівень кореляції значно нижчий та не завжди сягає статистично значущого рівня (табл. 6). Так, на першій контрольній ділянці інтенсивність забарвлення підшовної ділянки черепашки (DG12) змінюється майже незалежно від інтенсивності забарвлення її нижньої частини. Це призводить до збільшення контрасту між забарвленням верхньої та нижньої частини черепашки в частині популяцій (рис. 3), що можна розглядати як адаптацію до існування у відкритих біотопах з високим рівнем інсоляції [25].

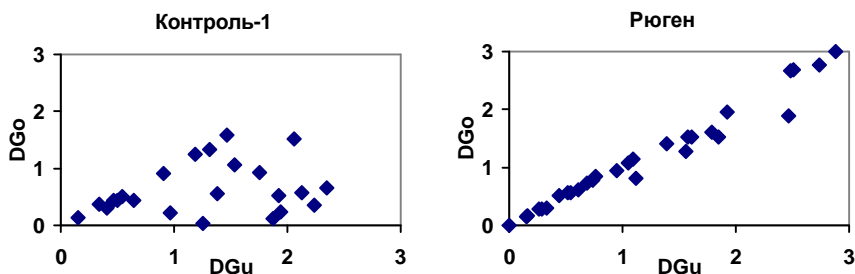


Рис. 3. Співвідношення середньої інтенсивності забарвлення верхньої (DGo) та нижньої (DGu) частини черепашки в популяціях *C. nemoralis* з різних регіонів. У правій нижній частині графіків – популяції з відносно світлим верхом і темним низом черепашок.

Як вже згадувалося вище, з просуненням на північ (о-ви Рюген і Хідензее) та південний схід (Богемія) середня інтенсивність забарвлення верхньої частини черепашки в популяціях *C. nemoralis* зростає (табл. 4). При цьому найбільш скорельованою стає інтенсивність забарвлення підшовної та надпупкової, над- і підпериферійної ділянок. У першому випадку коефіцієнт кореляції Пірсона є не меншим 0,97, у другому – 0,96 (табл. 6). Зростає порівняно з контролем й рівень кореляції для інших пар ділянок, за винятком DG34 і DG45. Скорельованість середньої інтенсивності забарвлення цієї пари ділянок, по-перше, змінюється не так сильно, по-друге, рівень кореляції дещо знижується в напрямку від північного заходу до південного сходу, тобто, зі зростанням континентальності клімату.

Загалом скорельованість інтенсивності забарвлення різних ділянок черепашки є найвищою для острівних популяцій *C. nemoralis*, особливо для популяцій з невеликого о-ва Хідензее. Для *C. hortensis* скорельованість середньої інтенсивності забарвлення різних ділянок черепашки в популяціях є загалом вищою, ніж у *C. nemoralis* (табл. 6). При цьому вона досягає максимального рівня в інтродукованих львівських колоніях *C. hortensis* (не нижче 0,997 для усіх пар ділянок), дещо меншою є на о-ві Хідензее (не нижче 0,994). В усіх випадках йдеться про відносно невеликі та ізольовані території, заселені целєями [26].

У проаналізованих популяціях *C. vindobonensis* скорельовано змінюється переважно лише забарвлення верхньої частини черепашки (табл. 6). При цьому рівень кореляції між середньою інтенсивністю забарвлення підшовної та надпериферійної ділянок дещо зростає у напрямку від заходу (0,82) до південного сходу (0,99) України.

Якщо порівняти мінливість середньопопуляційних значень вирахованих формальних показників (табл. 4, 5) у кожному з проаналізованих регіонів і мінливість їх середньорегіональних значень, можна зробити наступні висновки:

1) у *C. nemoralis* пристосування до макрокліматичних особливостей окремих регіонів відбувається переважно за рахунок середньої інтенсивності забарвлення верхньої частини черепашки (особливо її підшовної ділянки), а до мезо- і мікрокліматичних особливостей заселених моллюсками біотопів у межах одного регіону – за рахунок середньої інтенсивності забарвлення і верхньої, і нижньої частини;

2) у *C. hortensis* в обох випадках майже однаково змінюється середня інтенсивність забарвлення усіх ділянок черепашки;

3) у *C. vindobonensis* середня інтенсивність забарвлення нижньої частини черепашки залишається майже незмінною в межах окремих регіонів і між регіонами; отже, пристосування до макро- і мікрокліматичних особливостей заселених моллюсками біотопів відбувається виключно за рахунок верхньої частини черепашки.

Таким чином, чим тісніший зв'язок виду з відкритими, а особливо з відкритими ксеротермними біотопами (див. вище), тим більшого адаптивного значення набуває забарвлення верхньої частини черепашки, тим слабшою є залежність середньої інтенсивності забарвлення верхньої та нижньої частини черепашки в популяціях. І, навпаки, для типово чагарникового виду *C. hortensis* характерною є висока скорельованість інтенсивності забарвлення різних ділянок черепашки (табл. 6). Це можна пояснити тим, що при пересуванні по гілках і листю чагарників нижня частина черепашки досить часто виявляється зорієнтованою догори. Отже, різні

ділянки черепашки можуть майже однаково освітлюватися сонцем. За таких умов формування черепашки з відносно світлим верхом і темним низом може виявитися селективно невивідним.

Висновки

Проведена робота показала перспективність використання формалізованого статистичного аналізу для екологічної інтерпретації результатів фенетичних досліджень поліморфних видів наземних моллюсків, зокрема представників роду *Cepaea*. Запропонована методика може бути у подальшому використана для видів, вихідним типом забарвлення яких є відносно світла черепашка з 5 темними смугами, наприклад, для розповсюдженого на півдні України *Helix albescens* [4].

Результати формалізованого статистичного аналізу не лише підтверджують деякі закономірності, отримані шляхом аналізу частот окремих фенотипів або їхніх груп [26], але й доповнюють їх, дозволяють отримати ціліснішу картину змін забарвлення черепашок у популяціях під впливом кліматичних факторів.

Результати проведеного аналізу підтвердили деякі зроблені раніше теоретичні припущення [25], зокрема, щодо зв'язку видоспецифічних особливостей фенетичної структури з еволюційною історією та екологією моллюсків роду *Cepaea*.

Встановлено, що у видів, добре пристосованих до існування у відкритих біотопах з високим рівнем інсоляції, гомогенність забарвлення черепашок у популяціях зменшується зі зростанням континентальності клімату. Чітко відокремлені дискретні смуги на черепашці, можливо, виконують терморегуляційну функцію, не обмежену зростанням середньої інтенсивності забарвлення черепашки.

1. Гураль-Сверлова Н.В., Мартынов В.В. Конхологические особенности популяций *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на территории Донецкой области // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона: Межвед. сб. науч. работ / Отв. ред. С.В. Беспалова. – Донецк: ДонНУ, 2007. – Вып. 7. – С. 85-92.
2. Крамаренко С.С., Хохуткин И.М., Гребенников М.Е. Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Cepaea vindobonensis* (Pulmonata; Helicidae) в урбанизированных и природных популяциях // Экология. – 2007. – № 1. – С. 42-48.
3. 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.
4. 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.
5. Сверлова Н.В. Вплив урбанізації на конхологічні параметри *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на заході України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2007. – Вип. 23. – С. 85-94.
6. Сверлова Н.В. Особенности фенетической структуры интродуцированных популяций *Cepaea nemoralis* // Фальцфейнівські читання: Зб. наук. праць. – Херсон: ПП Вишемирський, 2007. – С. 287-292.
7. Arnason E., Grant P.R. Climatic selection in *Cepaea hortensis* at the northern limit of its range in Iceland // Evolution. – 1976. – Vol. 30. – P. 499-508.
8. Boettger C.R. Die Verbreitung der Landschneckengattung *Cepaea* Held in Deutschland // Arch. Moll. – 1926. – B. 58. – S. 11-24.
9. Cain A.J. Ecology and ecogenetics of terrestrial molluscan populations // The Mollusca Ecology / Ed. W.D. Russel-Hunter. – London: Academ. Press, 1983. – Vol. 6. – P. 597-647.

10. Cameron R.A.D., Carter M.A., Palles-Clark M.A. *Cepaea* on Salisbury Plain: patterns of variation, landscape history and habitat stability // Biol. J. Linn. Soc. – 1980. – Vol. 14, № 3-4. – P. 335-358.
11. Cameron R.A.D. *Cepaea* research 1900-1950; to many problems for a solution? // Arch. Nat. Hist. – 1997. – Vol. 25, № 3. – P. 401-412.
12. Clarke B.C., Arthur W., Horsley D.T., Parkin D.T. Genetic variation and natural selection in pulmonate molluscs // Pulmonates / Eds. V.Fretter, J.F.Peake. – New York: Academ. Press, 1978. – Vol. 2A. – P. 219-270.
13. Clench W.J. Additional notes on the colony of *Helix nemoralis* at Marion, Mass. // Nautilus. – 1930. – Vol. 44. – P. 13-14.
14. Goodhart C.B. Why are some snails visibly polymorphic, and others not? // Biol. J. Linn. Soc. – 1987. – Vol. 31. – P. 35-58.
15. Honěk A. Distribution and shell colour and banding polymorphism of the *Cepaea* species in Bohemia // Acta Soc. Zool. Bohem. – 1995. – Vol. 59. – P. 63-77.
16. Johnson C.W. Further notes on the colony of *Helix nemoralis* in Massachusetts // Nautilus. – 1927. – Vol. 41. – P. 47-49.
17. Kerney M.P., Cameron R.A.D., Jungbluth J.H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. – Hamburg; Berlin: Parey, 1983. – 384 s.
18. Landman M.A. Statistics on a colony of *Cepaea nemoralis* // Nautilus. – 1956. – Vol. 69, № 3. – P. 104-106.
19. Owen D.F., Bengtson S.A. Polymorphism in the land snail *Cepaea hortensis* in Iceland // Oikos. – 1972. – Vol. 23. – P. 218-225.
20. Rost H. Studies on *Cepaea hortensis* (Müll.) in Northern Norway // Astarte. – 1952. – Vol. 2. – P. 1-10.
21. Schilder F.A. Über die Bändervariationen unserer *Cepaea*-Arten // Archiv für Molluskenkunde. – 1923. – B. 55. – S. 63-72.
22. Schilder F.A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. – Jena: G.Fischer-Verlag, 1953. – 92 S.
23. Schilder F.A., Schilder M. Zum Problem des Zusammenlebens nahe verwandter Tierarten // Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. – 1955. – B. 4, H. 5. – S. 941-976.
24. 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.
25. Sverlova N. Landschnecken-Farbpolymorphismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) // Malak. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2004. – B. 22. – S. 131-145.
26. Sverlova N. Zur Auswertung der Diversität und Struktur des Polymorphismus bei den Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Muller, 1774) und *C.nemoralis* (Linné 1758) am Beispiel isolierter Populationen // Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe. – 2004. – B. 80, H. 2. – S. 159-180.
27. Taylor J.W. Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. – Vol. 3. – Leeds, 1914. – 522 p.
28. Valovirta I., Halkka O. Colour polymorphism in northern peripheral populations of *Cepaea hortensis* // Hereditas. – 1976. – Vol. 83. – P. 123-126.