

DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2021-30-5
УДК 594(477.7)

Вичалковська Н.В. Олексюк Т.М.

**ВНУТРІШНЬО- ТА МІЖПОПУЛЯЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ ДЕЯКИХ
ВІДДІЛІВ СТАТЕВОГО АПАРАТУ НАЗЕМНОГО МОЛЮСКА
BREPHULOPSIS CYLINDRICA ПІВНІЧНОГО ПРИЧОРНОМОР'Я**

Миколаївський національний університет імені В.О.Сухомлинського,
м. Миколаїв, Україна, e-mail: vychalkovskay@gmail.com

Під час дослідження вперше виявленої локальної популяції *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) на прилеглий території озера Солонець-Тузли, яке розташоване в Березанському районі Миколаївської області, були виявлені морфологічні особливості структури статевого апарату. Проаналізовано характер розподілу ознак, їхню варіативність. Найменше варіюють за лінійними показниками елементи статевого апарату, найбільш значущі при здійсненні копуляції. Придатки статевого апарату мають тенденцію до редукції. Доведено специфічність показників статевого апарату особин популяції, що є суттєвим доповненням до комплексного підходу при ідентифікації виду наземних молюсків *B. cylindrica*.

Середні показники елементів статевого апарату особин виду із популяції прилеглої території озера Солонець-Тузли виявилися меншими, ніж в інших досліджених популяціях. У більшості випадків ці відмінності статистично достовірні ($p < 0,05$). Значно відрізняються між собою показники довжини та товщини епіфалуса між майже всіма популяціями Північного Причорномор'я, як специфічна ознака, яка в межах популяції набуває певної стабільності у зв'язку із виконанням функції формування сперматофора.

Мікроеволюційні процеси в популяції *B. cylindrica* із прилеглої території озера Солонець-Тузли активні, специфічні та залежать від фактору локалізації. Наявність повноцінної локальної популяції на засоленому ґрунті підтверджує високий рівень екологічної пластичності дослідженого виду молюсків. Меристичні та пластичні показники флагелума знаходяться під значним рівнем генетичного контролю. Найменше варіюють елементи статевого апарату, найбільш – значущі при здійсненні копуляції. Придатки статевого апарату мають тенденцію до редукції.

Ключові слова: Північне Причорномор'я, *Brephulopsis cylindrica*, локальна популяція, внутрішньопопуляційна мінливість, міжпопуляційна мінливість, статевий апарат.

Vychalkovska N.V, Oleksyuk T.M.

**INTRA- AND INTERPOPULATION VARIABILITY OF SOME PARTS OF THE
COPULATIVE APPARATUS OF TERRESTRIAL MOLLUSC *BREPHULOPSIS
CYLINDRICA* FROM THE NORTHERN BLACK SEA COAST REGION**

During the study of the first detected local population of *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) on the adjacent territory of Lake Solonets-Tuzla, which is located in the Berezansky district of the Mykolaiv region, morphological features of the copulative apparatus structure were revealed. The nature of the distribution of features and their variability were analyzed. The elements of the copulative apparatus, the most significant in copulation, vary the least in linear terms. The appendages of the copulative apparatus tend to reduce. The specificity of the indicators of the copulative apparatus of individuals of the population is proved, which is a significant addition to the complex approach in the identification of the species of terrestrial mollusks *B. cylindrica*.

The average values of the elements of the copulative apparatus of individuals of the species from the population of the adjacent territory of Lake Solonets-Tuzla were lower than in other studied populations. In most cases, these differences are statistically reliable ($p < 0.05$). The length and thickness of the epiphallus differ significantly from almost all populations of the Northern Black Sea Coast, as a specific feature that within the population acquires certain stability due to the function of spermatophore formation.

Microevolutionary processes in the population of *B. cylindrica* from the adjacent territory of Lake Solonets-Tuzla are active, specific and depend on the localization factor. The presence of a full-fledged local population on saline soil confirms the high level of ecological plasticity of the studied species of mollusks. Meristic and plastic indicators of flagellum are under a significant level of genetic control. The elements of the reproductive system vary the least, the most important in the implementation of copulation. The appendages of the genitals tend to reduce.

Key words: Northern Black Sea coast, *Brephulopsis cylindrica*, local population, intrapopulation variability, interpopulation variability, copulative apparatus.

Морфологічна характеристика особин виду є основою для його ідентифікації. Кожна виявлена популяція, як найменша одиниця у складі виду, має специфічні морфологічні особливості, які розширюють уявлення про видові ознаки. Володіючи унікальними особливостями біології та екології, що дозволяють проводити комплексні дослідження мінливості морфологічних і молекулярно-генетичних ознак в локальних умовах середовища, наземні молюски є ідеальною моделлю для розуміння ролі випадкових процесів і природного добору у формуванні різноманітності популяційних фенотипів і генофондів [8]. Для наземних молюсків вагоме значення в цьому аспекті має характеристика статевого апарату. На морфологічні показники впливають екологічні та генетичні фактори. Таким чином, межі мінливості ознак можуть бути значними. На широкий спектр міжпопуляційної мінливості *B. cylindrica* неодноразово вказували автори, які досліджували цей вид наземних молюсків [1-5].

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Для дослідження особливостей будови статевого апарату наземних молюсків *B. cylindrica*, було використано 30 особин, які були зібрані біля оз. Солонець-Тузли поблизу с. Рибаківка Березанського району Миколаївської області (С) (досліджена вперше), 15 особин з о. Березань (Б), 15 особин з м. Одеса (О), 15 особин з міста Бердянськ Запорізької області (З). Збір матеріалу здійснювався випадковим способом. Фіксацію проводили розчином 4% формаліну після добового утримання особин в воді до стану досягнення водяного ступору. Розтин здійснювали в чашках Петрі під шаром води, за методикою Шилейка [1]. Схема будови статевого апарату *B. cylindrica* представлено на рис.1. Загальний вигляд статевого апарату представлений на рис. 2. При дослідженні статевого апарату у кожної особини під бінокулярним мікроскопом МБС-9 з точністю до 0,05 мм вимірювали наступні параметри: довжина пеніса (ДП), товщина пеніса (ТП), довжина епіфалуса (ДЕ), товщина епіфалуса (ТЕ), довжина флагелума (ДФ), висота цекума (ВЦ), довжина ділянки пеніального апендикса А1 (ДА1), довжина ділянки пеніального апендикса А345 (ДА345), висота ніжки резервуара сім'яприймача (ВНР). Статистична обробка даних проводилася за загальноприйнятими методиками параметричної статистики [7], гістограми виконані за допомогою програми PASWStatistics 17,0.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Популяція *B. cylindrica* з околиць оз. Солонець-Тузли була вперше досліджена в 2020 р. Результати аналізу показників статевого апарату порівнювалися із показниками трьох раніше виявлених популяцій. На основі даних вимірювань елементів статевого апарату *B. cylindrica* з популяції околиць оз. Солонець-Тузли визначено межі мінливості ознак (табл. 1).

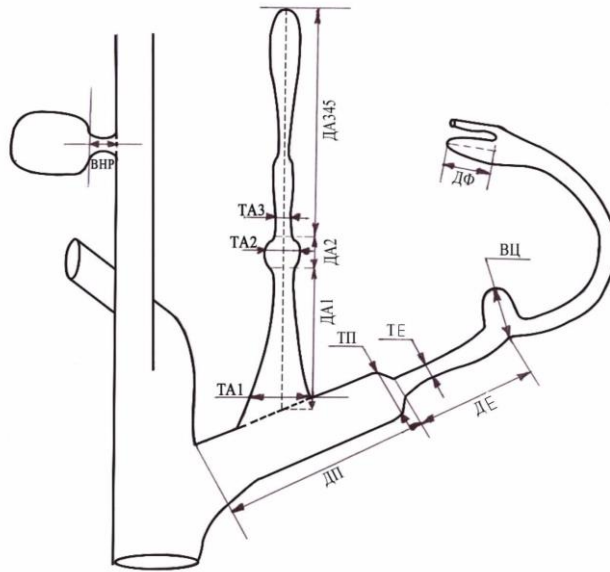


Рис.1. Схема будови статевого апарату *Brepulopsis cylindrica*

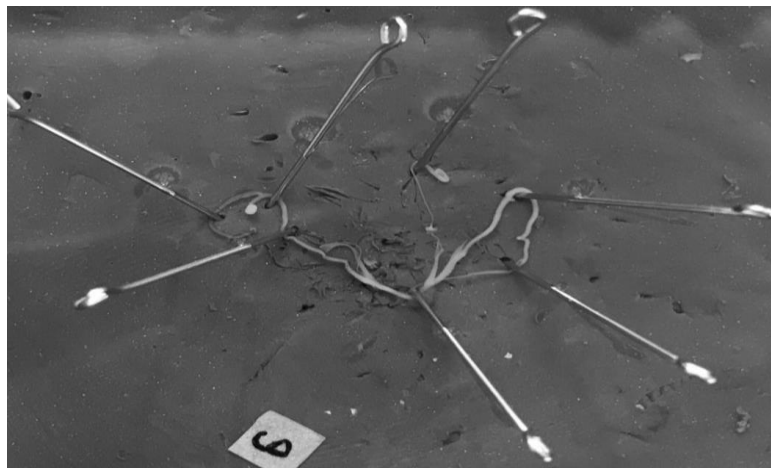


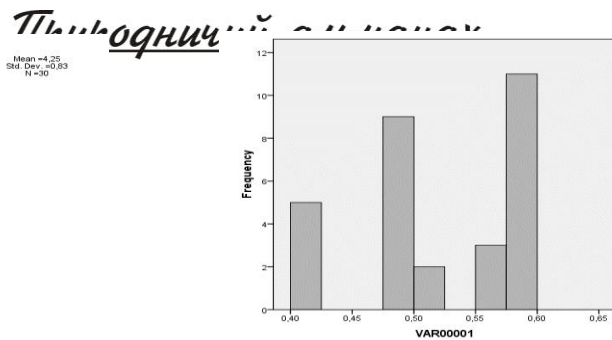
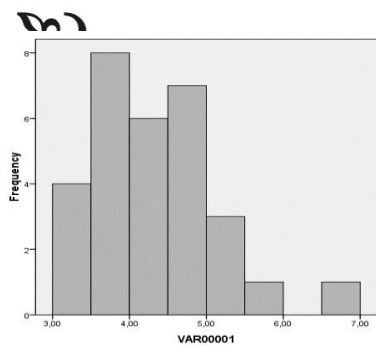
Рис. 2. Статевий апарат *Brepulopsis cylindrica* (особина під номером 6)

Таблиця 1

Межі мінливості ознак елементів статевого апарату *B. cylindrica* із популяції Солонець-Тузли

Ознака	lim (мм)	Ознака	lim (мм)	Ознака	lim (мм)
ДП	3,0-6,8	ТЕ	0,2-0,4	ДА1	0,75-4,7
ТП	0,4-0,6	ДФ	0,3-1,0	ДА345	10,0-20,0
ДЕ	4,5-8,0	ВЦ	0,55-1,1	ВНР	0,11-1,9

Найбільш стабільними є показники лінійних розмірів товщини епіфалуса та товщини пеніса статевого апарату. Довжина епіфалуса також має незначні розбіжності мінімальних та максимальних показників. Епіфалус виконує функцію формування сперматофора. У разі значних змін його розмірів в межах популяції можливі ускладнення забезпечення панміксії, що є невід'ємною умовою існування популяції як цілісної системи. У той же час значні розбіжності спостерігаються щодо розмірів ділянок А1 та А345 пеніального апендикса. Раніше було акцентовано на тому, що в деяких популяціях відділ А1 в пеніальному апендиксі відсутній зовсім, що є ознакою спрощення статевого апарату, яке полягає в редукції тих чи інших органів, які є придатками [5]. Характер варіювання ознак статевого апарату популяції околиць оз. Солонець-Тузли представлений у на рис. 3 та у таблиці 2.



В

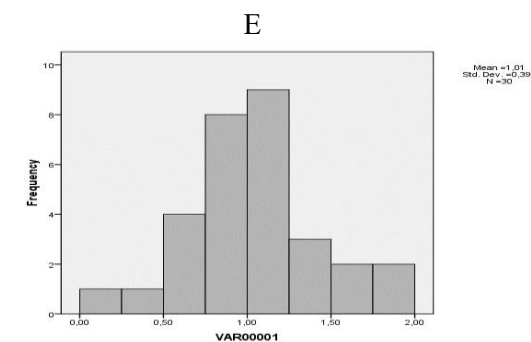
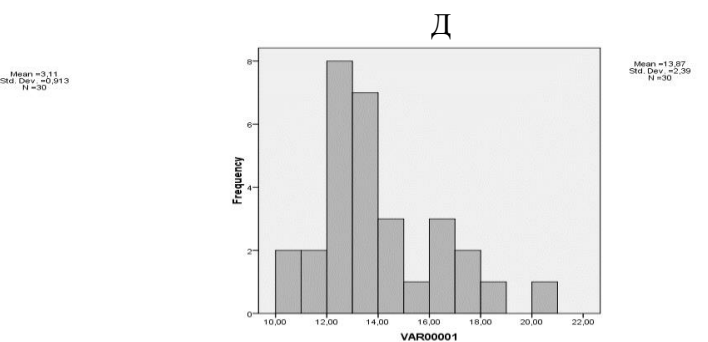
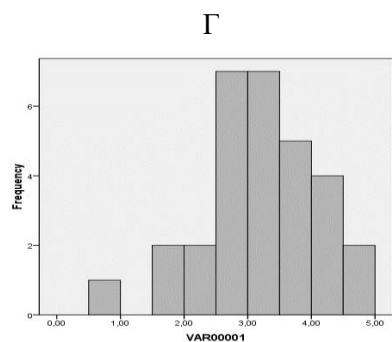
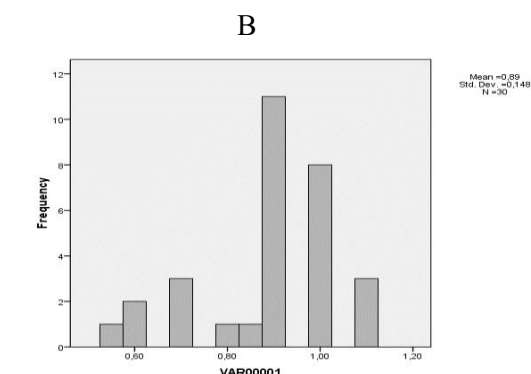
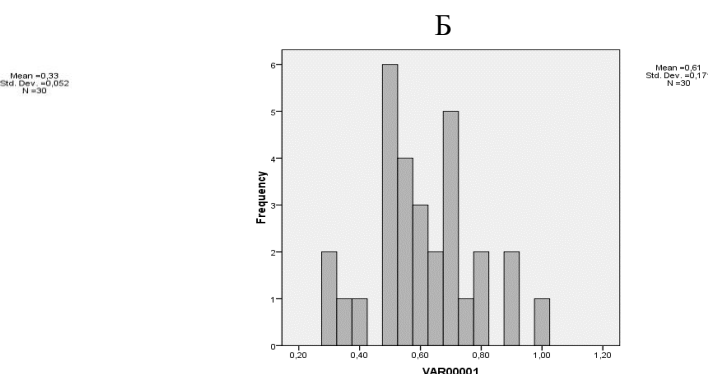
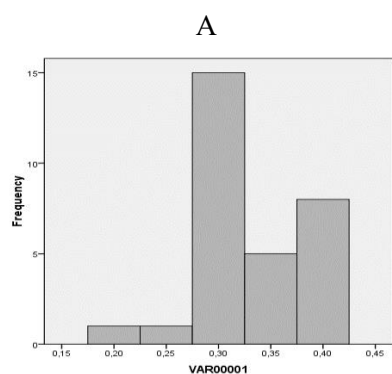
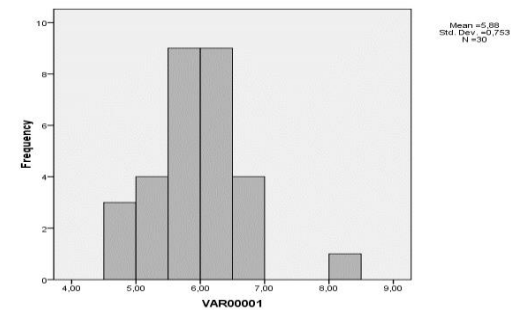


Рис. 3. Гістограма розподілу частот показників елементів статевого апарату особин із популяції Солонець-Тузли: А – ДП, Б - ТП, В - ДЕ, Г - ТЕ, Д - ДФ, Е – ВЦ, Є – ДА1, Ж – ВНР, З – ДА345 (У кожному випадку на осі x представлені автоматично розраховані інтервали показника (мм), на осі y – кількість особин у вибірці, показники яких відповідають визначеному інтервалу)

Таблиця 2

Варіювання ознак статевого апарату *B. cylindrica* із популяції Солонець-Тузли

Показник	ДП	ТП	ДЕ	ТЕ	ДФ	ВЦ	ДА1	ДА345	ВНР
CV%	19,5	13,46	12,75	15,15	27,86	16,85	29,26	17,23	38,61

Таблиця 3

Порівняльний аналіз елементів статевого апарату чотирьох популяцій *B. cylindrica*

Популяція	ДП	t-критерій	ТП	t-критерій	ДЕ	t-критерій
С	4,25±0,15 n=30	tCB=3,38 (tCO=6,26)	0,52±0,013 n=30	tCB=0,84 tCO=1,84	5,88±0,14 n=30	(tCB=4,77) (tCO=6,41)
Б	4,92±0,13 n=15	(tC3=6,6) tBO=3,11	0,54±0,02 n=15	(tC3=7,11) tBO=1,1	7,17±0,24 n=15	tC3=3,28 tBO=1,71
О	5,49±0,13 n=15	(tB3=4,37) tO3=2,26	0,58±0,03 n=15	(tB3=5,32) tO3=3,05	7,77±0,26 n=15	tB3=0,83 tO3=0,2
З	6,10±0,24 n=15		0,69±0,02 n=15		7,65±0,53 n=15	
Популяція	ТЕ	t-критерій	ДФ	t-критерій	ВЦ	t-критерій
С	0,33±0,009 n=30	(tCB=4,62) (tCO=5,38)	0,61±0,31 n=30	tCB=0,48 tCO=0,48	0,89±0,02 n=30	tCB=2,5 tCO=2,00
Б	0,39±0,01 n=15	tC3=3,50 (tBO=5,00)	0,76±0,04 n=15	tC3=0,57 tBO=0	0,96±0,02 n=15	(tC3=4,00) tBO=0,25
О	0,40±0,01 n=15	(tB3=4,55) tO3=0	0,76±0,06 n=15	tB3=0,43 tO3=0,36	0,97±0,04 n=15	(tB3=6,00) (tO3=4,49)
З	0,40±0,02 n=15		0,79±0,06 n=15		0,75±0,029 n=15	
Популяція	ДА1	t-критерій	ДА345	t-критерій	ВНР	t-критерій
С	3,11±0,17 n=30	(tCB=3,95) (tCO=6,95)	13,87±0,44 n=30	tCB=0,78 tCO=2,80	1,01±0,07 n=30	tCB=3,04 tCO=0,53
Б	3,98±0,14 n=15	tC3=1,80 (tBO=3,94)	13,47±0,36 n=15	(tC3=5,28) tBO=3,46	1,29±0,06 n=15	tC3=0,40 tBO=3,58
О	4,91±0,19 n=15	tB3=0,15 tO3=1,59	16,16±0,69 n=15	(tB3=5,80) tO3=2,95	1,05±0,03 n=15	tB3=2,40 tO3=0
З	4,06±0,50 n=7		19,79±1,03 n=15		1,05±0,08 n=15	

Примітка: жирним шрифтом позначені вірогідні значення t-критерія ($p < 0,05$), підкреслено – ($p < 0,01$), у дужках - ($p < 0,001$). С – популяція з прилеглої території оз. Солонець-Тузли, Б – популяція з о. Березань, О – популяція з м. Одеса, З – популяція з м. Бердянськ Запорізької області.

Показники варіації тих органів, які не є визначальними при здійсненні спарювання молюсків, перевищують значення у 20%. До таких належать ДА1, ВНР, ДФ. Більш стабільними за показниками виявляються ДЕ, ТЕ, ТП. Такі органи перебувають під значним рівнем генетичного контролю в межах окремої популяції. Аналогічні висновки були зроблені щодо трьох інших популяцій, розглянутих в роботі [11]. Коефіцієнт варіації ДА1 наближається до 30% в дослідженій популяції.

Однак, є показники, які вплинули на загальні межі ознак, зустрічаючись в популяції у поодиноких випадках. При розтині особин були виявлені дискретні (на наш погляд) ознаки, які значно відрізнялися від середнього значення даного показника, а саме - довжина епіфалуса особини під номером 15 становить 8 мм, при середньому значенні – 5,88 мм та довжина флагелума особини під номером 23 – 0,3 мм, при середньому значенні – 0,61 мм. Можливо, при розтині більшої кількості екземплярів вірогідність зустрічальності таких значень була би більшою.

Дані порівняльного аналізу чотирьох популяцій за параметрами статевого апарату представлені у таблиці 3. У популяції С середні показники елементів статевого апарату виявилися меншими, ніж в інших досліджених популяціях. У більшості випадків ці розбіжності статистично достовірні (виділені жирним шрифтом, пояснення в примітках до таблиці). Значно відрізняються між собою показники довжини та товщини епіфалуса між майже всіма популяціями, як специфічна ознака, яка в межах популяції набуває певної стабільності у зв'язку із виконанням функції формування сперматофора. Відомі механізми обрання партнера для спарювання серед наземних молюсків за допомогою хеморецепції [12, 13]. Оцінка розмірів партнера здійснюється шляхом численних контактів тіла [14]. Але розміри сперматофора мають відповідати розмірам та пропорціям статевого апарату в межах популяції молюсків, що у свою чергу гарантує успішність спарювання.

Нами не виявлено вірогідних розбіжностей у розмірах довжини флагелума (ДФ) між всіма розглянутими популяціями. Цей факт наводить на думку про те, що значущість флагелума при спарюванні полягає у забезпеченні виведення сперматофора із статевих шляхів під час інтрамісії. А відтак його структура має мати досконалі пропорції та розміри для забезпечення сталої опорної функції, тобто його положення та структура за фізико-механічними характеристиками має бути надійною, та не підлягає значним змінам навіть при високих специфічних показниках в межах кожної окремої популяції. Раніше було показано, що на рівні флагелума відбувається постачання сперматозоїдів в сперматофор, що формується в епіфалусі, також в основі епіфалуса знаходиться протока сім'япроводу, через яку надходить сперма особини до сперматофора, сім'япровід завжди розташований під кутом 90° до епіфалуса [10].

Низькі показники коефіцієнтів варіації більшості лінійних показників пеніса та епіфалуса всередині окремої популяції поряд із наявністю вірогідних розбіжностей між цими показниками на міжпопуляційному рівні свідчить про специфічність кожної окремої популяції. Залежність від висоти черепашки лінійних показників елементів статевого апарату при попередніх дослідженнях виду мала низький рівень тісноти зв'язку пар ознак (лінійний показник елемента статевого апарату – висота черепашки) [9].

Між показниками популяцій оз. Солонець-Тузли, о. Березань та м. Бердянськ виявлені вірогідні відмінності за більшістю показників. Найближчими за всіма показниками виявилися популяції з м. Одеси та м. Бердянськ.

ВИСНОВКИ

Мікроеволюційні процеси в популяції *B. cylindrica* із прилеглої території озера Солонець-Тузли активні, специфічні та залежать від фактору локалізації. Наявність повноцінної локальної популяції на засоленому ґрунті підтверджує високий рівень екологічної пластичності дослідженого виду молюсків. Меристичні та пластичні показники флагелума знаходяться під значним рівнем генетичного контролю. Найменше варіюють елементи статевого апарату, найбільш значущі при здійсненні копуляції. Придатки статевого апарату мають тенденцію до редукції.

ЛІТЕРАТУРА

1. Вычалковская НВ. Распространение и внутривидовая изменчивость Крымского эндемичного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) за пределами нативного ареала. Вестник зоологии. 2008;42(3):229–235.
2. Крамаренко СС. Фенотипическая изменчивость крымских моллюсков рода *Brephulopsis Lindholm* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) [диссертация]. К.; 1995. 125 с.
3. Пузанов ИИ. Моллюски степного Крыма. Бюллетень МОИП: Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. Отд. биол. 1926;35(II):84-101.
4. Лихарев ИМ. Наземные моллюски [горного Крыма] М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958;5. 656 с.
5. Шилейко АА. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Л.: Наука, 1984;3(3) №35. 399 с.
6. Крамаренко СС, Сверлова НВ. До вивчення внутрішньовидової мінливості *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) на заході України та з'ясування таксономічного статусу окремих форм. Наук. зап. держ. природ. музею. 2003;18:93-110.
7. Лакин ГФ. Биометрия. М.:Высш. шк., 1980. 293 с.
8. Хохуткин ИМ. Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. 176 с.
9. Вычалковская НВ. Внутри- и межпопуляционная изменчивость полового аппарата наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae). Вісник проблем біології та медицини: Український науково-практичний журнал. Полтава: ВДНЗУ «УМСА»; 2011. Вип. 3, Т 1(87): 28-31.
10. Вычалковская НВ. Полиморфизм в строении полового аппарата наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica*. Науковий вісник Миколаївського державного університету імені В.О. Сухомлинського. Серія «Біологічні науки». Миколаїв: МНУ імені В.О. Сухомлинського; 2014. Вип. 6.2(107): 111-115.
11. Вычалковская НВ. Наземные моллюски *Brephulopsis cylindrica* (Menke,1828) в Северном Причерноморье (распространение, морфологическая изменчивость и аутоэкология): дис. ...канд. биол. наук: 03.00.08 - К.; 2009. 156 с.
12. Croll RP. Gastropod chemoreception. Biological Reviews. 1983;58:293-319.
13. Chase R. Lessons from snail tentacles. Chemical Senses. 1986;11:411-426.
14. Baur V. Random mating by size in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*: experiments and an explanation. Animal Behaviour. 1992;43:511-518.

REFERENCES

1. Vychalkovskaja NV. Rasprostranenie i vnutrividovaja izmenchivost' Krymskogo jendemichnogo molljuska *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) za predelami nativnogo areala. Vestnik zoologii. 2008;42(3):229–235. [in Russian].
2. Kramarenko SS. Fenotipicheskaja izmenchivost' krymskih molljuskov roda *Brephulopsis Lindholm* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) [dissertacija]. K.; 1995. 125 s. [in Russian].
3. Puzanov II. Molljuski stepnogo Kryma. Bjulleten' MOIP: Materialy k poznaniju nazemnyh molljuskov Kryma. Otd. biol. 1926;35(II):84-101. [in Russian].
4. Liharev IM. Nazemnye molljuski [gornogo Kryma] M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1958;5. 656 s. [in Russian].
5. Shilejko AA. Nazemnye molljuski podotrjada Pupillina fauny SSSR (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). L.: Nauka, 1984;3(3) №35. 399 s. [in Russian].
6. Kramarenko S.S., Sverlova N.V. Do vyvchennia vnutrishnovydovoi minlyvosti *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) na zakhodi Ukrainy ta ziasuvannia

- taksonomichnoho statusu okremykh form. Nauk. Zap. Derzh. Pryrod. Muzeiu. 2003;18:93-110. [in Ukrainian].
7. Lakin GF. Biometrija. M.:Vyssh. shk., 1980. 293 s. [in Russian].
 8. Hohutkin IM. Struktura izmenchivosti vidov na primere nazemnyh molljuskov. Ekaterinburg: UrO RAN, 1997. 176 s. [in Russian].
 9. Vychalkovskaja NV.. Vnutri- i mezhpopoljacionnaja izmenchivost' polovogo apparata nazemnogo molljuska *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae). Visnik problem biologii ta medicini: Ukrains'kij naukoivo-praktichnij zhurnal. Poltava: VDNZU «UMSA»; 2011. Vip. 3, T 1(87): 28-31. [in Russian].
 10. Vychalkovskaja NV. Polimorfizm v stroenii polovogo apparata nazemnogo molljuska *Brephulopsis cylindrica*. Naukovij visnik Mikolaivs'kogo derzhavnogo universitetu imeni V.O. Suhomlins'kogo. Serija «Biologichni nauki». Mikolaiv: MNU imeni V.O. Suhomlins'kogo; 2014. Vip. 6.2(107): 111-115. [in Russian].
 11. Vychalkovskaja NV. Nazemnye molljuski *Brephulopsis cylindrica* (Menke,1828) v Severnom Prichernomor'e (rasprostranenie, morfologicheskaja izmenchivost' i autjekologija): dis. ...kand. biol. nauk: 03.00.08 / Vychalkovskaja Natal'ja Valentinovna.- K.; 2009. 156 s. [in Russian].
 12. Croll RP. Gastropod chemoreception. *Biological Reviews*. 1983;58:293-319.
 13. Chase R. Lessons from snail tentacles. *Chemical Senses*. 1986;11:411-426.
 14. Baur B. Random mating by size in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*: experiments and an explanation. *Animal Behaviour*. 1992;43:511-518.

Стаття надійшла до редакції 19.02.2021.

The article was received 19 February 2021.