

УДК 594.382

ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ КОНХИОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *BREPHULOPSIS BIDENS* (GASTROPODA, PULMONATA, BULIMINIDAE)

С. С. Крамаренко

*Николаевский государственный аграрный университет,
ул. Парижской коммуны, 9, Николаев, 54021 Украина
E-mail: KSSNAIL@rambler.ru*

Принято 26 сентября 2005

Особенности внутривидовой конхиометрической изменчивости наземного моллюска *Brephulopsis bidens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae). Крамаренко С. С. — Используя метод главных компонент (МГК), проанализирована изменчивость 11 морфометрических признаков раковины моллюсков *Brephulopsis bidens* (Krynicky, 1883) из одной локальной популяции окрестностей г. Симферополя в течение 1989—1991 гг. Показано, что структура изменчивости по первым трем главным компонентам за период исследования практически не различалась, тогда как по четвертой главной компоненте более сходными оказываются выборки, собранные в осенние месяцы. Обсуждается возможная селективная роль адаптаций, способствующих нормальному переживанию моллюсками периода эстивации.

Ключевые слова: наземные моллюски, *Brephulopsis bidens*, конхиометрическая изменчивость, метод главных компонент, эстивация, Крым, Украина.

The Peculiarities of the Intrapopulation Conchiometry Variability of the Land Snail *Brephulopsis bidens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae). Kramarenko S. S. — The shell variability of 11 morphometric traits of the land snail *Brephulopsis bidens* (Krynicky, 1883) was examined, using PCA. Studies were carried out on 175 individuals from the Simferopol (Crimea) suburb (one local population) during 1989—1991. It was shown, that a variation structure of the first three PC's was not differentiated practically during the study period. The PC 4 is the result of the environmental influence and it is always similar to all individuals survived during the aestivation period.

Key words: land snail, *Brephulopsis bidens*, shell variation, PCA, aestivation period, Crimea, Ukraine.

Введение

Наземные моллюски являются удобным модельным объектом для проведения исследований процессов микроэволюции. Они характеризуются высоким уровнем внутри- и межпопуляционной изменчивости, относительно низким уровнем миграционной активности; их легко собирать в природных местах обитания. Кроме того, раковины моллюсков могут храниться продолжительное время в коллекциях. Отражая влияние самых разнообразных экологических факторов (температурного режима, уровня инсоляции, увлажненности биотопа и т. п.), размеры и форма раковины наземных моллюсков, в то же время, имеют достаточно высокий уровень наследуемости (как правило, около 50—70%) (см. обзор Goodfriend, 1986). Более того, рост турбоспиральной раковины гастропод (в том числе наземных форм) в онтогенезе может быть описан простой логарифмической спиралью (Thompson 1942; цит. по: Cameron, 1981), а возможность точного и однозначного измерения многочисленных конхиологических параметров позволяет использовать обширный математико-статистический аппарат для описания их изменчивости как в пространстве, так и во времени.

Исследование изменчивости размеров и формы раковины наземных моллюсков из одной отдельно взятой популяции в течение нескольких лет позволяет, с одной стороны, вычленить особенности морфотипа, обусловленные прежде всего наследственностью организма, а с другой — обусловленные воздействием экологических факторов в различные периоды существования популяции. Кроме того, на уровень хронологической внутривидовой изменчивости может

оказывать влияние и межпопуляционная изменчивость, особенно у видов с незначительным перекрытием поколений. Нельзя также не учитывать роль индивидуальной генетической изменчивости особей.

При изучении наземных моллюсков *Brephulopsis bidens* (Krynicky, 1883) большое внимание уделялось прежде всего межпопуляционной изменчивости по размерам и форме раковины, высокое разнообразие которых даже дало повод для выделения (не всегда оправданного) многочисленных инфравидовых таксонов. Однако особенности внутривидовой изменчивости конхиологических признаков данного вида оставались без должного внимания.

В связи с вышеизложенным, основной целью настоящей работы был анализ морфометрической изменчивости признаков раковины моллюсков *B. bidens* в течение различных сезонов 1989–1991 гг. из одной локальной популяции.

Материал и методы

Материал для исследования собран в течение трех лет (1989–1991 гг.) из одной локальной популяции *B. bidens*, расположенной у Петровских скал (внутренняя гряда Крымских гор) на окраине г. Симферополя. Опытный участок (100–120 м – длина, 20–25 м – ширина) был расположен на склоне с юго-восточной экспозицией и наклоном 40–45° и ограничен со всех сторон грунтовой дорогой, асфальтовой пешеходной дорожкой и жилыми одноэтажными домами (частный сектор). Растительный покров участка – низкорослый с преобладанием злаков и мозаичным проективным покрытием. Большая часть опытного участка практически лишена гумусового слоя и усыпана известковой крошкой.

Сбор материала проводился дважды в год – в июне и октябре, т. е. выборки моллюсков были разделены периодами зимней (гибернация) и летней (эстивация) спячки. В процессе сбора изымались все живые моллюски в пределах 10 пробных площадок (размером 0,25 x 0,25 м²), случайным образом выбранных на исследованной территории как с поверхности, так и из 10-сантиметрового слоя грунта. Более детальное описание данного участка приведено в работе С. С. Крамаренко (1993).

Из каждой выборки случайным образом отбиралось по 30 половозрелых особей с полностью сформированной губой в устье (за исключением октября 1989 г., когда выборка содержала только 25 особей). На раковине каждого моллюска с помощью бинокулярного микроскопа МБС–1 было измерено 11 морфометрических параметров (с точностью до 0,1 мм): высота раковины (ВР), высота завитка (ВЗ), высота первых четырех оборотов (В4О), высота первых шести оборотов (В6О), высота раковины от конца четвертого оборота до конца шестого оборота (В46О), высота последнего оборота (ВПО), высота устья (ВУ), максимальная ширина раковины (ШР), ширина четвертого оборота (Ш4О), ширина шестого оборота (Ш6О) и ширина устья (ШУ). Более подробно методика измерения параметров раковины приведена в работе С. С. Крамаренко и В. Н. Попова (1993).

На основе 11 измеренных морфометрических параметров раковины проведен R-анализ главных компонент (Tissot, 1988 b), причем как для каждой выборки в отдельности, так и для обобщенных данных (мультигрупповой АГК). Для первых четырех главных компонент определялись собственные значения (доля изменчивости вариационно-ковариационной матрицы, описанная каждой компонентой) и нагрузки собственных векторов (коэффициенты корреляции между осями компоненты и исходными переменными).

Для сравнения характера изменчивости морфометрических признаков в разные сезоны периода исследования главные компоненты, полученные для каждой выборки в отдельности, сравнивались с соответствующими компонентами, полученными при проведении АГК объединенных данных (мультигрупповой анализ). При оценке сходства структуры изменчивости (на основе главных компонент) рассчитывались углы между соответствующими главными компонентами:

$$\alpha = \arccos \left(\frac{\sum F_{ki} \cdot F_{kj}}{\sqrt{\sum F_{ki}^2 \cdot \sum F_{kj}^2}} \right),$$

где F_{ki} – факторная нагрузка по k -й главной компоненте для i -й выборки, F_{kj} – факторная нагрузка по k -й главной компоненте для j -й выборки (Tissot, 1988 a; c).

При оценке сходства значений факторных нагрузок вариационно-ковариационных матриц 11 морфометрических признаков раковины моллюсков *B. bidens* в различные сезоны периода исследования использовали коэффициент конкордации Кендалла (R_K).

Вся статистическая обработка данных была проведена на основе стандартных методик с использованием пакета прикладных программ STATISTICA (Компьютерная..., 1990).

Результаты и обсуждение

Значения средних арифметических 11 проанализированных морфометрических признаков раковины моллюсков *B. bidens* как в различные сезоны периода исследования, так и для обобщенной выборки приведены в таблице 1. Наряду с проявлением межсезонной изменчивости для большинства признаков (за исклю-

Таблица 1. Показатели изменчивости ($\bar{x} \pm SE_{\bar{x}}$) и результаты однофакторного дисперсионного анализа морфометрических признаков раковины моллюсков *B. bidens* в разные сезоны 1989—1991 гг.

Table 1. The descriptive statistics ($\bar{x} \pm SE_{\bar{x}}$) and ANOVA results of the shell's morphometric traits of the land snail *B. bidens* during 1989—1991

Признак раковины*	Выборка							F
	июнь 1989 (n = 30)	октябрь 1989 (n = 25)	июнь 1990 (n = 30)	октябрь 1990 (n = 30)	июнь 1991 (n = 30)	октябрь 1991 (n = 30)	общая (n = 175)	
ВР	14,20 ± 0,09	13,75 ± 0,16	13,68 ± 0,10	13,93 ± 0,08	13,60 ± 0,11	13,47 ± 0,08	13,77 ± 0,05	6,75**
ВЗ	7,70 ± 0,07	7,49 ± 0,10	7,40 ± 0,08	7,50 ± 0,06	7,40 ± 0,08	7,32 ± 0,06	7,47 ± 0,03	3,42
В4О	2,49 ± 0,04	2,44 ± 0,04	2,37 ± 0,04	2,48 ± 0,04	2,47 ± 0,08	2,40 ± 0,04	2,44 ± 0,02	1,63
В6О	5,42 ± 0,06	5,30 ± 0,08	5,18 ± 0,06	5,31 ± 0,05	5,25 ± 0,07	5,17 ± 0,06	5,27 ± 0,03	2,25
В46О	2,93 ± 0,03	2,85 ± 0,04	2,81 ± 0,03	2,82 ± 0,03	2,78 ± 0,04	2,76 ± 0,03	2,85 ± 0,01	3,62
ВПО	6,50 ± 0,05	6,26 ± 0,07	6,29 ± 0,04	6,42 ± 0,04	6,20 ± 0,04	6,16 ± 0,03	6,30 ± 0,02	7,95
ВУ	4,45 ± 0,04	4,15 ± 0,06	4,21 ± 0,04	4,31 ± 0,03	4,19 ± 0,03	4,17 ± 0,03	4,25 ± 0,02	8,70
ШР	4,28 ± 0,03	4,14 ± 0,04	4,12 ± 0,04	4,14 ± 0,03	4,07 ± 0,03	4,08 ± 0,02	4,14 ± 0,01	5,75
Ш4О	2,91 ± 0,02	2,83 ± 0,04	2,83 ± 0,02	2,82 ± 0,02	2,76 ± 0,02	2,73 ± 0,03	2,81 ± 0,01	5,94
Ш6О	4,07 ± 0,03	3,94 ± 0,04	3,93 ± 0,03	3,90 ± 0,03	3,83 ± 0,02	3,83 ± 0,02	3,92 ± 0,01	11,55
ШУ	3,15 ± 0,02	2,98 ± 0,05	2,95 ± 0,04	3,03 ± 0,03	3,03 ± 0,03	2,99 ± 0,03	3,02 ± 0,01	4,94

* Обозначение признаков см. в тексте (все промеры даны в миллиметрах).

** Жирным курсивом выделены достоверные значения критерия Фишера ($p < 0,05$).

чением высот начальных оборотов раковины — В4О и В6О) выявлены достоверные направленные изменения средних значений с июня 1989 г. по октябрь 1991 г. (табл. 1).

Наличие клинальной хронологической изменчивости в отношении размеров и формы раковины различных видов наземных моллюсков отмечалось и ранее, причем как при краткосрочных обзорах в течение одного сезона наблюдения (Cook, O'Donald, 1971), так и при более продолжительных исследованиях. Например, для моллюска *Discula turricula* в 1900 г. было отмечено постепенное уменьшение высоты завитка с 1900 г. до нового стабильного состояния. Это снижение было вызвано, по-видимому, изменениями микроклиматических условий, связанных с хозяйственной деятельностью человека (Pettitt, 1977). При изучении моллюсков *Cerpea nemoralis* А. Кэйн и Л. Кук (Cain, Cook, 1989) отмечали, что за период их исследования (18 лет) среднегодовые значения большого диаметра раковины колебались около общей средней; при этом имели место как периоды клинального повышения, так и клинального снижения размеров раковины.

Анализ главных компонент позволил представить вариабельность исходных данных в форме трансформированных главных компонент, которые являются независимыми (принцип ортогональности). Кроме того, каждая главная компонента описывает собственную долю изменчивости вариационно-ковариационной матрицы исходных признаков. Таким образом, каждая последующая компонента будет описывать те особенности размеров и формы раковины, которые обуславливаются различными источниками варьирования. Например, на первом этапе будет вычленена наиболее значимая часть внутривидовой изменчивости, обусловленная межиндивидуальными отличиями особей (именно она имеет свое отражение в уровне вариабельности признаков при классическом одномерном анализе в форме оценок коэффициентов вариации). На последующих этапах мы можем попытаться вычленить долю изменчивости, вызванную различиями между отдельными когортами моллюсков, или долю изменчивости, вызванную особенностями сезона и/или года сбора материала и т. п. Такую возможность дает нам рассмотрение результатов АГК для отдельных (сезонных) выборок и их сравнение как между собой, так и с результатами анализа обобщенной выборки (Tissot, 1988 с).

Первая главная компонента вариационно-ковариационной матрицы для 11 изученных морфометрических признаков раковины моллюсков *B. bidens* описывает

от 48,45% до 70,99% общей изменчивости для различных выборок (табл. 2). Она характеризуется приблизительно равными и положительными нагрузками на исходные признаки (за исключением ширины раковины в июне 1991 г.) и, следовательно, может быть охарактеризована как размерно-аллометрическая ось (Tissot, 1988 b). Таким образом, первая компонента отражает процесс формирования раковин более крупных размеров за счет обычного их нарастания в высоту (Gould, Woodruff, 1990). Данная компонента отражает вариабельность общих размеров раковины, и ее структура практически сходна во всех выборках и в обобщенной выборке (коэффициент конкордации Кендалла: $R_k = 0,831$; $n = 7$; $p < 0,001$). Значения углов между осями первой главной компоненты отдельных сезонных выборок и суммарной выборки *B. bidens* варьируют незначительно – от 3,6° до 15,6°.

Вторая главная компонента описывает от 17,09% до 30,28% суммарной изменчивости (табл. 3). Чаще всего она характеризуется отрицательными нагрузками по высоте начальных оборотов раковины (В4О и В6О) и положительными по признакам, характеризующим размеры и форму последнего оборота (ВПО, ВУ, ШР и ШУ). Таким образом, данная компонента разделяет моллюсков на

Таблица 2. Значения факторных нагрузок на первую главную компоненту морфометрических признаков раковины моллюсков *B. bidens* в разные сезоны 1989–1991 гг.

Table 2. The PC 1's factor loadings of the variation-covariation matrix of the shell's morphometric traits of the land snail *B. bidens* during 1989–1991

Признак раковины	Выборка						
	июнь 1989	октябрь 1989	июнь 1990	октябрь 1990	июнь 1991	октябрь 1991	общая
ВР	0,40	0,35	0,39	0,40	0,40	0,42	0,38
ВЗ	0,38	0,33	0,35	0,37	0,38	0,40	0,35
В4О	0,30	0,26	0,28	0,25	0,32	0,33	0,26
В6О	0,35	0,32	0,33	0,35	0,37	0,39	0,33
В46О	0,28	0,33	0,30	0,36	0,37	0,39	0,33
ВПО	0,20	0,32	0,29	0,21	0,24	0,20	0,28
ВУ	0,24	0,30	0,33	0,22	0,21	0,28	0,29
ШР	0,14	0,24	0,18	0,22	–0,03	0,13	0,20
Ш4О	0,35	0,31	0,29	0,33	0,34	0,24	0,31
Ш6О	0,28	0,31	0,29	0,30	0,23	0,19	0,30
ШУ	0,28	0,25	0,25	0,22	0,25	0,16	0,26

Обозначение признаков см. в тексте.

Таблица 3. Значения факторных нагрузок на вторую главную компоненту морфометрических признаков раковины моллюсков *B. bidens* в разные сезоны 1989–1991 гг.

Table 3. The PC 2's factor loadings of the variation-covariation matrix of the shell's morphometric traits of the land snail *B. bidens* during 1989–1991

Признак раковины	Выборка						
	июнь 1989	октябрь 1989	июнь 1990	октябрь 1990	июнь 1991	октябрь 1991	общая
ВР	0,01	–0,08	–0,04	0,01	–0,02	0,03	–0,04
ВЗ	–0,27	–0,27	–0,26	–0,26	–0,21	–0,21	–0,28
В4О	–0,32	–0,45	–0,37	–0,37	–0,31	–0,31	–0,41
В6О	–0,34	–0,33	–0,34	–0,32	–0,24	–0,27	–0,35
В46О	–0,22	–0,16	–0,21	–0,15	–0,12	–0,16	–0,19
ВПО	0,43	0,20	0,35	0,38	0,35	0,46	0,32
ВУ	0,39	0,29	0,27	0,38	0,41	0,39	0,32
ШР	0,39	0,38	0,44	0,34	0,52	0,42	0,42
Ш4О	–0,07	–0,15	–0,19	–0,17	0,02	–0,09	–0,12
Ш6О	0,29	0,26	0,29	0,30	0,25	0,23	0,27
ШУ	0,29	0,47	0,35	0,37	0,40	0,40	0,35

Обозначение признаков см. в тексте. Жирным курсивом выделены значения нагрузок признаков, вносящих наибольший вклад в интерпретацию главной компоненты.

2 морфотипа — с низким завитком, но относительно широкой раковиной и с высоким завитком, но относительно узкой раковиной, т. е. характеризует прежде всего форму раковины.

Значения нагрузок исходных морфометрических признаков на вторую главную компоненту во всех исследованных выборках и в обобщенной выборке достаточно близки (коэффициент конкордации Кендалла: $R_k = 0,942$; $n = 7$; $p < 0,001$). Значения углов между осями вторых главных компонент в сезонных выборках и обобщенной выборке также варьируют незначительно — от $6,3^\circ$ до $15,6^\circ$.

Согласно логарифмической модели Раупа (Raup, 1966; цит. по: Galler, Gould, 1979), форма турбоспиральной раковины брюхоногих моллюсков может быть описана четырьмя основными параметрами: формой образующей кривой, местоположением кривой по отношению к оси завивания, скоростью расширения оборота и скоростью перемещения оборота вдоль оси завивания. Отдельные (даже незначительные) изменения данных параметров и/или времени их максимального проявления могут приводить к заметному изменению общего морфотипа, как это было показано на примере наземных моллюсков рода *Cerion* Кубы (Galler, Gould, 1979).

В случае *B. bidens* можно предположить, что различная скорость нарастания начальных оборотов раковины будет приводить к формированию двух различных морфотипов — с более высоким и более низким завитком. Узкие пределы варьирования дефинитивных размеров раковины свидетельствуют о том, что основным фактором, вызывающим изменчивость по форме раковины моллюсков *B. bidens*, является скорость нарастания начальных оборотов (завитка) в высоту. Так как при этом ширина завитка находится под жестким контролем, то этот процесс может происходить только за счет различной степени перекрывания оборотов. Размеры и форма последнего оборота (в том числе размеры и форма устья) являются менее изменчивыми, что может быть связано с высокой значимостью данных показателей для поддержания водного баланса улиток в относительно ксерофильных условиях обитания, при перемещении моллюсков или выборе ими мест отдыха (Cameron, 1981; Goodfriend, 1986).

Третья главная компонента описывает от 5,72% до 12,90% суммарной изменчивости в различных выборках (табл. 4). В целом структура изменчивости по третьей главной компоненте среди различных выборок хотя и более разнообразна, чем по двум предыдущим, но все же чаще оказывается близкой и сходна с таковой для обобщенной выборки (коэффициент конкордации Кендал-

Таблица 4. Значения факторных нагрузок на третью главную компоненту морфометрических признаков раковины моллюсков *B. bidens* в разные сезоны 1989—1991 гг.

Table 4. The PC 3's factor loadings of the variation-covariation matrix of the shell's morphometric traits of the land snail *B. bidens* during 1989—1991

Признак раковины	Выборка						
	июнь 1989	октябрь 1989	июнь 1990	октябрь 1990	июнь 1991	октябрь 1991	общая
ВР	-0,26	-0,23	-0,18	-0,32	-0,14	-0,19	-0,23
ВЗ	-0,01	-0,06	-0,12	-0,07	0,04	-0,15	-0,04
В40	-0,01	0,23	-0,16	0,33	0,20	-0,21	0,08
В60	-0,01	0,08	-0,02	0,05	0,02	-0,06	0,01
В460	-0,02	-0,08	0,17	-0,35	-0,18	0,15	-0,08
ВПО	-0,49	-0,43	-0,20	-0,47	-0,43	-0,15	-0,43
ВУ	-0,41	-0,45	-0,29	-0,14	-0,38	-0,11	-0,37
ШР	0,54	0,60	0,40	0,47	0,44	0,04	0,50
Ш40	0,20	0,22	0,55	0,24	0,37	0,61	0,40
Ш60	0,41	0,27	0,43	0,23	0,49	0,65	0,44
ШУ	0,15	0,07	-0,35	0,31	-0,01	-0,22	-0,07

Обозначения, как в таблице 3.

ла: $R_k = 0,731$; $n = 7$; $p < 0,001$). Значения углов между осями третьих главных компонент в сезонных выборках и обобщенной выборке варьируют значительно шире – от $12,8^\circ$ до $46,4^\circ$.

Несмотря на имеющийся разброс в отношении нагрузок исходных признаков на третью главную компоненту в различные сезоны периода исследования, можно отметить, что наиболее значимыми признаками при ее интерпретации оказываются, с одной стороны, высота последнего оборота и размеры устья (с отрицательными нагрузками) и ширина раковины на различных стадиях онтогенеза (Ш4О, Ш6О и ШР) – с другой. Таким образом, данная компонента распределяет всех моллюсков на 2 группы – с широкой раковинной, но маленьким устьем и с узкой раковинной, но крупным устьем. Так как размеры устья можно (в первом приближении) принять за диаметр турбоспирали раковины (Goodfriend, 1986), то тогда первый морфотип может быть сформирован за счет превышения скорости нарастания раковины в ширину над скоростью нарастания диаметра оборота раковины, и наоборот.

Наконец, четвертая главная компонента описывает от 2,76% до 7,22% общей вариативности размеров и формы раковины в различные сезоны периода исследования данной популяции *B. bidens* (табл. 5). Данная компонента оказывается уже совершенно отличной в отношении величин факторных нагрузок на исходные признаки раковины, причем как между отдельными сезонными выборками, так и при сравнении их с результатами АГК обобщенной выборки. Значения углов между осями четвертых главных компонент в отдельных сезонных выборках и обобщенной выборке варьируют в очень широких пределах – от $49,2^\circ$ до $136,1^\circ$. Это свидетельствует о том, что данная компонента в большей степени описывает случайную составляющую в общей изменчивости морфометрических признаков раковины моллюсков *B. bidens*, связанную, вероятно, с изменчивостью факторов внешней среды.

Более сходной оказывается структура изменчивости по четвертой главной компоненте в осенних выборках *B. bidens* (табл. 5). В этих случаях наиболее высокие значения нагрузок имеют, с одной стороны, ширина раковины (с отрицательным знаком), а с другой – ширина 4-го оборота и ширина устья (с положительным). Охарактеризовать данную компоненту однозначно довольно сложно, но сам факт сходства структуры изменчивости для моллюсков *B. bidens* при выходе популяции из летней спячки может свидетельствовать о существовании

Таблица 5. Значения факторных нагрузок на четвертую главную компоненту морфометрических признаков раковины моллюсков *B. bidens* в разные сезоны 1989–1991 гг.

Table 5. The PC 4's factor loadings of the variation-covariation matrix of the shell's morphometric traits of the land snail *B. bidens* during 1989–1991

Признак раковины	Выборка						
	июнь 1989	октябрь 1989	июнь 1990	октябрь 1990	июнь 1991	октябрь 1991	общая
ВР	0,08	-0,13	0,26	-0,14	-0,05	-0,05	-0,08
ВЗ	0,10	-0,13	0,12	-0,14	0,07	-0,05	0,06
В4О	-0,50	-0,40	-0,03	-0,28	-0,01	-0,06	0,47
В6О	0,07	-0,12	-0,27	-0,12	0,11	-0,07	0,14
В46О	0,71	0,18	-0,51	0,14	0,21	-0,08	-0,28
ВПО	0,01	-0,11	0,39	-0,05	-0,25	-0,02	-0,25
ВУ	-0,11	-0,01	0,14	0,01	-0,28	0,16	-0,01
ШР	0,21	-0,35	-0,28	-0,41	0,24	-0,61	0,24
Ш4О	-0,40	0,71	0,38	0,67	-0,12	0,46	-0,38
Ш6О	-0,14	0,31	0,01	-0,17	-0,51	-0,21	-0,25
ШУ	0,10	-0,10	-0,44	0,45	0,68	0,58	0,58

Обозначения, как в таблице 3.

неких селективных механизмов, которые приводят к дифференциальной выживаемости моллюсков в период эстивации.

В наиболее сухие и жаркие месяцы года (июль—сентябрь) смертность в популяциях моллюсков *B. bidens*, особенно среди половозрелых особей, достаточно высока, как и в зимние месяцы — в период зимней спячки (Крамаренко, 1993; Livshits, 1983). При этом в период эстивации наиболее важным фактором, обуславливающим выживание моллюсков, является регуляция водного баланса, что может выражаться в отношении количества запасаемой влаги (в первом приближении — объем раковины) к площади поверхности испарения, т. е. размерам устья (Goodfriend, 1986). Кроме того, важную роль может играть способность моллюсков к зарыванию во избежание перегрева и связанного с ним иссушения. Следовательно, можно ожидать, что в период летней спячки селективное преимущество будут иметь моллюски с узкой раковиной и широким устьем (для втягивания более массивной ноги), что даст им возможность активнее зарываться в грунт.

Заключение

Таким образом, используя метод главных компонент (МГК), нами была проанализирована изменчивость 11 морфометрических признаков раковины моллюсков *B. bidens* из одной локальной популяции. В ходе анализа было установлено, что структура изменчивости вариационно-ковариационной матрицы конхиометрических признаков по первым трем главным компонентам за период исследования практически не различалась, тогда как по четвертой главной компоненте более сходными оказываются выборки, собранные в осенние месяцы. Повидимому, это связано с возможной селективной ролью морфометрических адаптаций, способствующих активному зарыванию наземных моллюсков *B. bidens* в грунт и, следовательно, нормальному переживанию ими периода эстивации.

- Компьютерная биометрика* / Под ред. В. Н. Носова. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 232 с.
- Крамаренко С. С. Сезонная изменчивость размерно-возрастной структуры популяции *Brephulopsis bidens* из окрестностей г. Симферополя // Актуальные вопросы экологии Азово-Черноморского региона и Средиземноморья. — Симферополь, 1993. — С. 195—199.
- Крамаренко С. С., Попов В. Н. Изменчивость морфологических признаков наземных моллюсков рода *Brephulopsis* Lindholm, 1925 (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) в зоне интрогрессивной гибридизации // Журн. общ. биол. — 1993. — 54. — С. 682—690.
- Cain A. J., Cook L. M. Persistence and extinction in some *Cepaea* populations // Biol. J. Linn. Soc. — 1989. — 38. — P. 183—190.
- Cameron R. A. D. Functional aspects of shell geometry in British land snails // Biol. J. Linn. Soc. — 1981. — 16. — P. 157—167.
- Cook L. M., O'Donald P. Shell size and natural selection in *Cepaea nemoralis* // Ecological genetics and evolution / Ed. R. Creed. — Oxford; Edinburgh: Blackwell scientific publications, 1971. — P. 93—108.
- 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. — 33. — P. 714—727.
- Goodfriend G. A. Variation in land-snail form and size and its causes: a review // Syst. Zool. — 1986. — 35. — P. 204—223.
- Gould S. J., Woodruff D. S. History as a cause of area effects: An illustration from *Cerion* on Great Inagua, Bahamas // Biol. J. Linn. Soc. — 1990. — 40. — P. 67—98.
- Livshits G. M. Ecology of terrestrial snail (*Brephulopsis bidens*): age composition, population density and spatial distribution of individuals // J. Zool. — 1983. — 199. — P. 433—446.
- Pettitt C. An investigation of variation in shell form in *Discula* (*Hystricella*) *turricula* (Love, 1831) (Pulmonata; Helicacea) // J. Conchol. — 1977. — 29. — P. 147—150.
- Tissot B. N. Geographic variation and heterochrony in two species of cowries (genus *Cyprea*) // Evolution. — 1988 a. — 42. — P. 103—117.
- Tissot B. N. Multivariate analysis // Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach / Ed. M. L. McKinney. — New York: Plenum Press, 1988 b. — P. 35—51.
- Tissot B. N. Morphological variation along gradients in a population of black abalone *Haliotis cracherodii* Leach, 1814 // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1988 c. — 117. — P. 71—90.