

УДК 594.382

В. Н. Попов, С. С. Крамаренко

**О МЕЖВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЯХ ХАРАКТЕРА РОСТА РАКОВИН  
НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ РОДА  
BREPULOPSIS (GASTROPODA, BULIMINIDAE) КРЫМА**

Про міжвидові відмінності характеру росту скойок наземних молюсків роду *Brepulopsis* (Gastropoda, Buliminidae). Попов В. Н., Крамаренко С. С.— Досліджено вибірки *B. cylindrica* та *B. bidens* відповідно з трьох та двох локальних популяцій з різних районів Криму. З кожної вибірки проаналізовано 10 статевозрілих особин за 12—14 ознаками, що характеризують ширину та висоту скойки на різних етапах онтогенезу. На етапі формування завитка залежність росту ширини від висоти скойки описується ступеневою функцією. Стадія росту висоти скойки, на якій її ширина досягає максимального значення, є видоспецифічною.

Ключові слова: Gastropoda, Buliminidae, ріст, популяції, Крим, Україна.

On Interspecific Differences Shell Growth in Terrestrial Snail Genus *Brepulopsis* (Gastropoda, Buliminidae). Popov V. N., Kramarenko S. S.— Samples of *B. cylindrica* and *B. bidens* were examined from three and two local populations of the Crimea respectively. 10 adult snails were measured for 12—14 characters from each sample in order to characterize shell width and height at different development stages. The relation between width growth and shell height at the coil formation is described by exponential function. The stage of shell height growth at which its width reaches maximal value is found to be species specific.

Key words: Gastropoda, Buliminidae, growth, populations, Crimea, Ukraine.

**Матеріал и методика.** Для изучения пропорциональности роста раковины были исследованы выборки из трех локальных популяций *B. cylindrica*, в том числе две из равнинного Крыма (пгт. Нижнегорское и с. Николаевка Симферопольского р-на) и одна — из горного (окр. Красных пещер), и из двух локальных популяций *B. bidens* — из зоны предгорий (г. Симферополь) и из горного района (гора Кош-Кая). Указанные места сборов моллюсков расположены в различных экологических условиях и удалены друг от друга не менее чем на 10 км.

Из каждой выборки анализировали по 10 половозрелых особей, имеющих полностью сформированную губу. У них измеряли следующие параметры: высота и ширина первых трех оборотов (считая протокохн за два первых оборота), высота и ширина первых четырех оборотов и, по такому принципу, высота и ширина каждого последующего оборота вплоть до последнего (рис. 1). При этом общее число оборотов у половозрелых моллюсков варьировало от 8 до 10. Так как дефинитивная раковина полностью отражает все этапы роста, то можно считать, что снятые нами промеры соответствуют размерам раковины на разных этапах онтогенеза.

Аналитически процесс аллометрического роста раковины чаще всего выражается уравнением степенной функции, вида  $y = ax^b$  (Huxley, 1932), хотя на отдельных этапах онтогенеза форма зависимости может меняться. Для анализа роста раковин моллюсков в популяциях разных видов, независимо от их размеров, они были нормализованы, для чего конкретные значения высоты и ширины на разных стадиях завивания

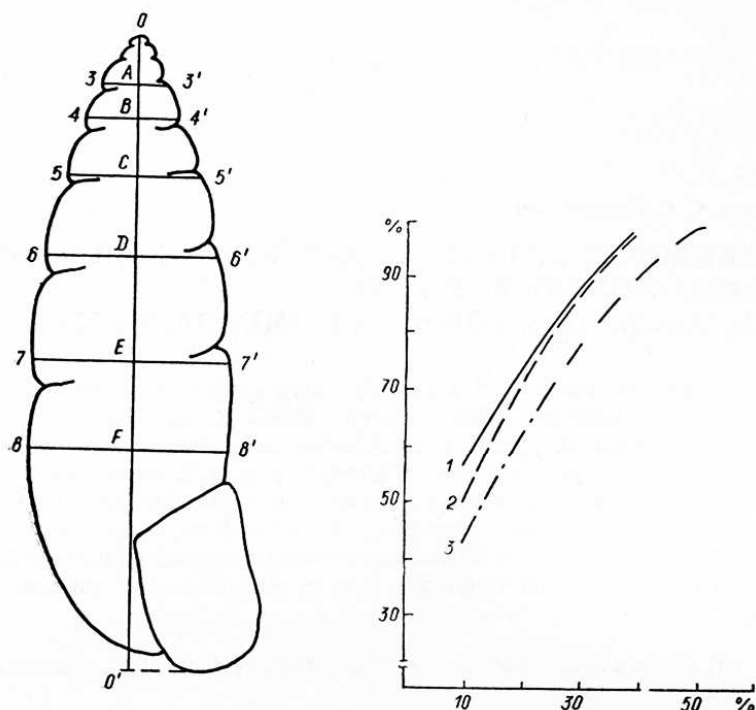


Рис. 1. Схема промеров раковины *Brephulopsis*: *OA* — высота трех, *OB* — четырех, *OC* — пяти, *OD* — шести, *OE* — семи оборотов раковины; *OF* — высота части раковины, на который она достигает максимальной ширины; *OO'* — общая высота раковины; *33'* — ширина третьего, *44'* — четвертого, *55'* — пятого, *66'* — шестого, *77'* — седьмого оборотов; *88'* — максимальная ширина раковины.

Fig. 1. *Brephulopsis* snail shell measurements: *OA* — height of three, *OB* — four, *OC* — five; *OD* — six, *OE* — seven shell coils; *OF* — height at the maximal shell width; *OO'* — total shell height; *33'* — width at third, *44'* — fourth, *55'* — fifth, *66'* — sixth coil; *88'* — maximal shell width.

Рис. 2. Кривые зависимости роста ширины от высоты раковины, построенные на основе уравнений регрессии для *Brephulopsis bidens* кошканинской (1) и симферопольской (2) популяций и объединенного уравнения для *B. cylindrica* из нижнегорской, николаевской и краснопещерской популяций (3). По оси абсцисс — значения высоты раковины в процентах от максимальной, по оси ординат — значения ширины раковины в процентах от максимальной.

Fig. 2. Width-height shell growth curve based on regression equation for *Brephulopsis bidens* of Koshkainsk (1) and Simferopol (2) populations and for joint equation for *B. cylindrica* of Nizhnegorsk, Nikolayevsk and Krasnaya Peshchera populations (3). X-axis — shell height values in % of maximal, Y-axis — shell width values in % of maximal.

определялись как доли от максимальных значений ширины и высоты конкретной раковины, выраженные в процентах. Такой подход дал возможность использовать сравнительно небольшое число улиток, так как у каждой особи при таком методе измеряется одновременно 6—7 пар значений переменных.

По высоте и ширине раковины для каждой выборки установлены значения средних арифметической ( $\bar{x}$ ) и ее статистической ошибки ( $S_x$ ). Достоверность различий оценивалась с помощью *t*-критерия. Коэффициенты уравнений аллометрического роста рассчитаны методом наименьших квадратов (Плохинский, 1970).

**Результаты и их обсуждение.** Характер формообразования раковины брюхоногих моллюсков основывается на модели завивания раковины, описываемой логарифмической турбоспиралью. Установлено (Diver, 1939), что конструкция завивания регулируется группой факторов,

Таблица 1. Средние значения высоты и ширины раковины у наземных моллюсков рода *Brephulopsis* из разных районов Крыма, ммTable 1. Height and width mean values in terrestrial *Brephulopsis* snails of different parts of the Crimea, mm

Популяции	Исследовано особей	Высота раковины $\bar{x} \pm S\bar{x}$	Ширина раковины, $\bar{x} \pm S\bar{x}$
<i>B. cylindrica</i>			
Нижнегорская	10	14,6 $\pm$ 0,21	5,28 $\pm$ 0,047
Николаевская	10	18,2 $\pm$ 0,25	6,66 $\pm$ 0,105
Краснопещерская	10	23,5 $\pm$ 0,30	7,58 $\pm$ 0,098
<i>B. bidens</i>			
Кошканинская	10	13,3 $\pm$ 0,32	3,96 $\pm$ 0,065
Симферопольская	10	15,3 $\pm$ 0,09	4,96 $\pm$ 0,129

и изменения относительной доли этих факторов могут приводить к незначительным изменениям, реально проявляющимся на видовом уровне. Различия между видами одного рода могут быть результатом изменения коэффициентов «а» и в уравнениях регрессии, описывающих аллометрический рост раковины (Рэфф, Кофмен, 1986).

Полученные нами результаты согласуются с этими выводами, так как у двух видов рода *Brephulopsis* значения коэффициентов «а» и «b» в уравнениях, описывающих зависимость роста ширины от высоты раковины, достоверно отличаются между собой. Это тем более важно, что по абсолютным значениям высоты и ширины раковины достоверные отличия установлены не только между этими двумя видами, но и между отдельными, географически удаленными популяциями как *B. bidens*, так и *B. cylindrica* (табл. 1).

Представленные в табл. 2 значения коэффициентов уравнений регрессии зависимости роста ширины раковины от ее высоты, рассчитанные по модели  $y = ax^b$ , показывают, что для *B. cylindrica* значения коэффициента «b» варьируют от 0,517 до 0,531, а для *B. bidens* — от 0,389 до 0,485, причем различия этих коэффициентов между отдельными популяциями *B. cylindrica* статистически недостоверны между собой, а между двумя изолированными популяциями *B. bidens*, так же, как и между средними коэффициентами двух видов, достоверно различаются с вероятностью выше 0,999. Аналогичные зависимости установлены при сравнении моллюсков и по значениям коэффициента «а». Заметим при этом, что для обоих коэффициентов уровень достоверности межпопуляционных различий оказался ниже, чем видовых.

Близкие значения коэффициентов «b», показывающие однотипность ростовых процессов, свидетельствуют о том, что раковины моллюсков *B. cylindrica* из николаевской и нижнегорской популяций являются как бы уменьшенными копиями раковин краснопещерской популяции. Такое же соотношение значений коэффициентов «b» характерно и для двух локальных популяций *B. bidens*, из которых раковины кошканинской популяции могут рассматриваться как уменьшенные копии раковин симферопольской группировки этих моллюсков.

Кроме того, различия между двумя видами подтверждаются характерными особенностями формы кривых аллометрического роста, построенных в относительных координатах (рис. 2). Для *B. bidens* ширина раковины достигает своих максимальных значений при высоте раковины около 42 % максимальной, а для *B. cylindrica* — около 50 % ее конечной высоты.

Таким образом, для разных представителей рода *Brephulopsis* в процессе онтогенеза наблюдается однотипный характер смены пропорций раковины. На первом этапе постнатального развития рост ширины при росте высоты раковины описывается уравнением степенной функ-

Таблица 2. Значения коэффициентов в уравнениях регрессии  $y=ax^b$  зависимости роста ширины от высоты раковины у наземных моллюсков рода *Brephulopsis* из различных районов Крыма

Table 2. Coefficient values in shell width-height regression equations  $y=ax^b$  in terrestrial *Brephulopsis* snails of different parts of the Crimea

Популяции	$b \pm S_b$	$a \pm S_a$	Достоверность различий коэф- фициентов	
			b	a
<i>B. cylindrica</i>				
Нижнегорская	0,517±0,016	13,18±1,054	$t_{12} = -0,64$	$t_{12} = 0,36$
Николаевская	0,531±0,016	12,64±1,053	$t_{18} = -0,14$	$t_{13} = 0,11$
Краснопещер- ская	0,520±0,015	13,01±1,048	$t_{23} = 0,50$	$t_{23} = -0,25$
В среднем по виду	0,522±0,009	12,95±1,029		
<i>B. bidens</i>				
Кошкаинская	0,389±0,017	23,15±1,055	$t_{56} = -3,80$	$t_{56} = 4,54$
Симферополь- ская	0,485±0,018	16,38±1,057	$t_{47} = 5,18$	$t_{47} = -5,61$
В среднем по виду	0,434±0,015	19,68±1,048		

ции, а после достижения максимальной ширины, что может происходить у разных популяций и видов при достижении раковиной 40—50 % ее конечной высоты, рост в ширину прекращается. Более того, ширина предустьевой части всегда оказывается меньше максимальной ширины раковины.

О смене характера ростовых процессов при формировании раковины моллюсков рода *Cerion* указывали Галлер и Голд (Galler, Gould, 1979). Они выделяли две фазы роста, первая из которых формирует коническую апикальную часть раковины, а вторая — ее цилиндрическую дистальную часть. Из данных этих авторов следует, что в течение первой фазы увеличение ширины раковины происходит благодаря тому, что латеральное нарастание от оси завивания превышает скорость увеличения раковины в высоту. В течение второй фазы увеличение высоты раковины осуществляется при незначительном или даже без дальнейшего увеличения раковины в ширину. Как правило, максимальные значения ширины проявляются уже на четвертом обороте. Как рассчитано по данным указанных авторов, это происходит при достижении раковиной 20—25 % ее конечной высоты.

В отличие от моллюсков рода *Cerion*, у представителей рода *Brephulopsis* практически отсутствует фаза формирования цилиндрической части. После достижения раковиной максимальной ширины 7—8 оборотов, ее устьевая часть суживается, и происходит формирование типично булимниоидной формы раковины.

Полученные данные о различиях характера роста раковины могут использоваться для таксономических целей как на видовом, так и на внутривидовом уровне. Основным параметром в таких исследованиях является значение коэффициента «b» в уравнении регрессии зависимости роста ширины раковины от ее высоты. Особенно это важно в тех случаях, когда моллюски различных видов, в силу каких-либо экологических особенностей своего биотопа, не различаются по абсолютным значениям параметров раковины. Например, по средним размерам высота раковины симферопольской популяции *B. bidens* оказалась значительно выше, чем у нижегородской популяции *B. cylindrica*, хотя в целом последний вид является более крупным (табл. 1). В то же время значение коэффициента «b» у *B. bidens* в среднем составляет 0,434, а у *B. cylindrica* — 0,522 (табл. 2).

Из приведенных в таблице 2 данных видно, что достоверные раз-

личия значений коэффициентов «а» и «b» уравнений регрессии зависимости роста ширины от высоты раковины наблюдаются и между двумя популяциями *B. bidens*. Как указывал И. И. Пузанов (1927), из двух видов рода *Brephulopsis*, обитающих в Крыму, *B. bidens* является эволюционно более «молодым» и, очевидно, находится в стадии активного видообразования. В связи с этим морфофизиологические процессы в изолированных популяциях этого вида меняются более активно. В частности, в кошкаринской популяции *B. bidens* значение коэффициента «b» достоверно выше, чем в симферопольской (табл. 2), но, тем не менее, рост раковины в ширину в обеих популяциях прекращается при 40—42 % конечной высоты, то есть приблизительно на одной и той же стадии онтогенеза (рис. 2).

**Выводы. 1.** Все изученные, географически удаленные популяции *B. bidens* и *B. cylindrica*, обитающие в разнообразных экологических условиях, достоверно отличаются между собой по высоте и ширине раковины.

2. Характер зависимости роста ширины от высоты раковины у обоих видов оказался сходным и на этапе формирования завитка описывается уравнением степенной функции:  $y = ax^b$ .

3. Оба вида статистически достоверно различаются между собой по значениям коэффициентов «а» и «b» уравнений регрессии, описывающих рост ширины раковины в зависимости от роста ее высоты. В то же время межпопуляционные различия этих коэффициентов для *B. cylindrica* оказались недостоверными.

4. Несмотря на достоверность различий показателей «а» и «b» между локальными популяциями *B. bidens* относительная высота раковины, при которой ее ширина достигает максимальных значений, оказалась приблизительно одинаковой.

5. Стадия роста высоты раковины, при которой ее ширина достигает максимальных значений, для моллюсков рода *Brephulopsis* является видоспецифической.

Плохинский Н. А. Биометрия.— М.: Изд-во МГУ, 1970.— 367 с.

Пузанов И. И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма: ч. 3. Состав, распределение и генезис крымской малакофауны // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол.— 1927.— 36.— С. 221—282.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция.— М.: Мир, 1986.— 404 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса.— М.: Наука, 1983.— 360 с.

Яблоков А. В. Популяционная биология.— М.: Высш. шк., 1987.— 303 с.

Adegboye D. The length-weight relationship of the African giant snail, *Archachatina marginata* Swainson (Pulmonata; Archatini) // Rev. zool. afr.— 1982.— 96.— P. 803—808.

Diver C. Aspects of the study of variation in snails // J. Conch.— 1939.— 21.— P. 91—141.

Galler L., Gould S. J. The morphology of a «hybrid zone» in *Cerion*: Variation, clines and an ontogenetic relationship between two «species» in Cuba // Evolution.— 1979.— 33.— P. 714—727.

Huxley J. S. Problems of Relative Growth.— L.: Methuen and Company, 1932.— 276 p.

Stepczak K. Correlation between measurable features of *Helix pomatia* L. (Gastropoda), useful in the investigation of the snail // Bull. Soc. amis sci. et lett.— 1988.— 26.— P. 115—124.

Симферопольский университет  
(333000 Симферополь)

Получено 04.03.92