

УДК 594.38

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ СТЕНОБИОНТНОСТИ CLAUSILIIDAE (GASTROPODA, PULMONATA)

А. А. Байдашников

*Институт зоологии НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина*

Получено 25 июля 2002

Морфологические предпосылки стенобионтности Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata). Байдашников А. А. — Проанализирована зависимость между параметрами оборотов (междушовным промежутком и шириной, перекрыванием и междушовным промежутком, площадью перекрываемой и внешней поверхности и др.) у видов нескольких семейств с высокой раковиной. Площадь внешней поверхности оборотов возрастает в следующих случаях: при изменении верхней части завитка от выпуклой до слегка вогнутой; при изменении формы всей раковины от более широкой до узкой; при развитии внутреннего армирования оборотов. Высокая раковина с развитым внутренним армированием на ранних и последующих стадиях постэмбриогенеза характеризуется большей внешней поверхностью по сравнению с подобной раковиной, у которой внутреннее армирование развивается только на поздних стадиях постэмбриогенеза либо частично и полностью редуцируется. Увеличение внешней поверхности раковины может лишь усиливать влияние колебаний микроклимата. Раковина Clausiliidae с большей внешней поверхностью оборотов является сильнее адаптированной к перемещению по вертикальным субстратам, но слабее приспособленной к условиям нестабильного микроклимата, чем высокая раковина других семейств с иной формой и частичной либо полной редукцией внутреннего армирования последнего оборота, как и с меньшей внешней поверхностью. Изменение верхней части завитка от правильно конической до куполообразной и редукция внутреннего армирования последнего оборота рассматриваются как адаптации высокой раковины к ксеротермным местообитаниям, независимые от наличия у нее альбилической внешней поверхности.

Ключевые слова: Clausiliidae, стенобионтность, веретеновидная форма раковины, внешняя поверхность оборотов, внутреннее армирование оборотов.

The Morphological Reason for the Stenobionticity of Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata). Baidashnikov A. A. — Relationships between the whorl parameters (the inter-sutural interval, width, whorl overlap, the outer surface and the surface overlapped by adjacent whorl, etc.) were analyzed in species of Clausiliidae and several other pulmonate families with high shell. The present analysis shows that the outer whorl surface increasing in the following cases: by transformation of the upper part of the spire from convex to slightly concave; by the change of the shell shape from low and wide to high and narrow; by the development of the inner whorl armature. The high shell with inner whorl armature developing at the early stages of post-embryogenesis is characterised by the larger outer surface, than similar shells with the inner armature of the whorl present only at the late stages of post-embryogenesis, or reduced. The microclimate fluctuations in mollusc habitats may affect more significantly the species with larger shell surface. Thus, the shell of Clausiliidae that have relatively larger outer surface is more adapted to the moving on the upright substrates but more sensitive to the microclimate instability, in comparison with the representatives of other families with high shell, but smaller outer surface. Transformation of the upper part of the spire from conical to dome-shaped and reduction of the inner armature are treated as adaptations of a higher shell for xerothermic habitats, in addition to the albinic and subalbinic surface.

Key words: Clausiliidae, stenobiont, spindle-like shape of shell, the outer whorl surface, the inner whorl armature.

Введение

Виды Clausiliidae имеют комплекс признаков, аналоги которых отсутствуют (замыкательный аппарат) или встречаются редко (особенная форма высокой раковины) в других семействах наземных моллюсков (Nordsieck, 1982, 1986). Раковина у подавляющего большинства клаузилиид отличается веретеновидной формой, хорошо выраженной за счет не только сужающегося последнего оборота, но и узкоконического завитка со слегка вогнутым к оси раковины контуром в верхней части (вогнутый контур образуют верхние обороты с примерно одинаковой шириной). Эта форма связана

с наличием замыкательного аппарата, что подтверждено корреляцией между параметрами лопасти клаузилия и оборотов, а также между этими параметрами и числом оборотов раковины (Байдашников, 2003). Представители разных семейств с веретеновидной формой считаются более специализированными к перемещению по вертикальным субстратам, чем наземные моллюски с иной формой высокой раковины (Лихарев, 1962; Шилейко, 1979, 1984). Поэтому Clausiliidae, судя по форме раковины, является самым специализированным семейством в данном направлении. При этом максимальное таксономическое разнообразие клаузилиид наблюдается, главным образом, в горных лесах прибрежных регионов (Лихарев, 1962; Nordsieck, 1979). Территория Южной Аравии и Восточной Африки, где обитают отдельные клаузилииды (Neubert, 2002), имеет сложную горную зональность растительного покрова, включающего и лесной (Вальтер, 1968). Немногие клаузилииды являются общими для лесов горной и равнинной местности (Лихарев, 1962). Ограниченное распространение Clausiliidae можно объяснить тем, что вертикальные субстраты чаще встречаются и более разнообразны в лесах, чем на безлесьях, и в горах по сравнению с равнинами. В свою очередь, передвижение по вертикальному субстрату оптимизируется в условиях более стабильного микроклимата (Лихарев, 1962), наблюдаемого в лесу по сравнению с безлесьем и на побережье по сравнению с внутриматериковой территорией (Вальтер, 1968, 1974). Действительно, среди лесных клаузилиид, известных на Восточно-Европейской равнине, многие встречаются только в западных и северо-западных ее областях и лишь единицы проникают до Волги (Лихарев, 1962). Кроме того, небольшая часть видов Clausiliidae, населяющая безлесье (Nordsieck, 1979), обитает только в условиях скального рельефа (т. е. там, где есть вертикальные субстраты) и прибрежной территории. Представители других семейств с высокой раковиной распространены в более широком спектре местообитаний и ландшафтов, по сравнению с Clausiliidae тех же биогеографических областей (Nordsieck, 1986). Так, например, виды Buliminidae населяют лес и безлесье в горах и на равнине как побережья, так и внутриматериковой территории (Шилейко, 1984). Вместе с тем отдельные представители некоторых семейств (например, Spiraxidae, Subulinidae, Urocoptidae), обладающие раковиной с хорошо выраженной веретеновидной формой, распространены в Центральной Америке и на Антильских островах (Wenz et al., 1959–1960), где горные массивы покрыты дождевыми лесами со стабильным микроклиматом (Вальтер, 1968). Однако обусловленность стенобионтности видов Clausiliidae и других названных выше семейств формой их раковины до сих пор не имеет убедительного подтверждения. Данная работа представляет собой попытку решения этой проблемы на основании морфометрического анализа оборотов раковины и является продолжением предыдущей работы, посвященной Clausiliidae (Байдашников, 2003).

Материал и методы

Материал (всего свыше 500 особей) собран автором в заповеднике Кодры (Молдова), Горном Крыму и некоторых других областях Украины по видам разных семейств: Orculidae — *Sphyradolum doliolum* (Bruguiere, 1792) (N = 14);¹ Chondrinidae — *Chondrina clienta* (Wesrelund, 1883) (N = 26); Buliminidae — *Peristoma merduenianum* Krynicki, 1833 (N = 25), *Brephulopsis bidens* (Krynicki, 1833) (N = 25); Clausiliidae — *Serrulina serrulata* (L. Pfeiffer, 1847) (N = 60), *Cochlodina orthostoma* (Menke, 1830) (N = 117), *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803) (N = 60), *Ruthenica filograna* (Rossmidssler, 1836) (N = 112), *Laciniaria plicata* (Draparnaud, 1801) (N = 60), *Mentissa gracilicosta* (Rossmidssler, 1836) (N = 36). Промеры раковины (число оборотов и высота раковины) являются общепринятыми (Лихарев, 1962; Шилейко, 1984). Промеры оборотов (рис. 1, А) не относятся к числу традиционно применяемых.

Часть каждого предыдущего оборота, перекрываемая последующим ниже уровня шва, образует сферический и асимметричный относительно оси раковины сегмент, видимый лишь при вскрытой внешней стенке последующего оборота (рис. 1, А). Вследствие асимметрии этого сегмента перекрывание предыдущего оборота последующим составляет его величина ниже уровня шва вдоль столбика (i), являющаяся как бы продолжением междушного промежутка (т. е. величины a — рис. 1, А). Перекрывание измерялось на всех оборотах раковины (как и другие промеры) после вскрытия их внешней стенки, что показано на примере одного оборота (рис. 1, А). Перекрывание оборотов ранее рассматривалось у некоторых наземных моллюсков, но анализировалось на модели, образующей геометрическую окружность в поперечном сечении оборотов (Heath, 1985). Обсуждаемый промер i (рис. 1, А) является реальной величиной перекрывания оборотов и лишь частично соответствует их перекрыванию, рассматриваемому в модели (Heath, 1985).

Площадь внешней поверхности каждого промеренного оборота (S_1) и его перекрываемой (т. е. внутренней) части (S_2) базируется на полученных промерах (рис. 1, А) и рассчитывается как для геометрического тела вращения: $S_1 = 2\pi a(r_1 + y_1)$; $S_2 = 2\pi i(r_2 + y_2)$, где r_1 и r_2 — радиусы кривизны поверхности оборотов (см. ниже) в плоскости, проходящей через ось симметрии; y_1 и y_2 представляют расстояния от центра кривизны до оси вращения тела (со знаком + или -):

$$y_1 = [(d_p + d_d)/4] - a\sqrt{\{4r_1^2/[4a^2 + (d_d - d_p)^2]\} - 0,25};$$

$$y_2 = [(d_p + d_d)/4] - i\sqrt{\{4r_2^2/[4i^2 + (d_d - d_p)^2]\} - 0,25}.$$

Выпуклость внешней поверхности оборота (рис. 1, В) соответствует дуге АС в секторе ОАМ (рис. 1, С), где отрезок ОА (= ОК; = ОМ) представляет искомый радиус (r_1). Часть последнего образует другой отрезок — DK. Его величина соответствует $(l - d_p)/2$ (рис. 1, В, С). Поскольку обороты

¹ N — число промеренных особей по каждому виду.

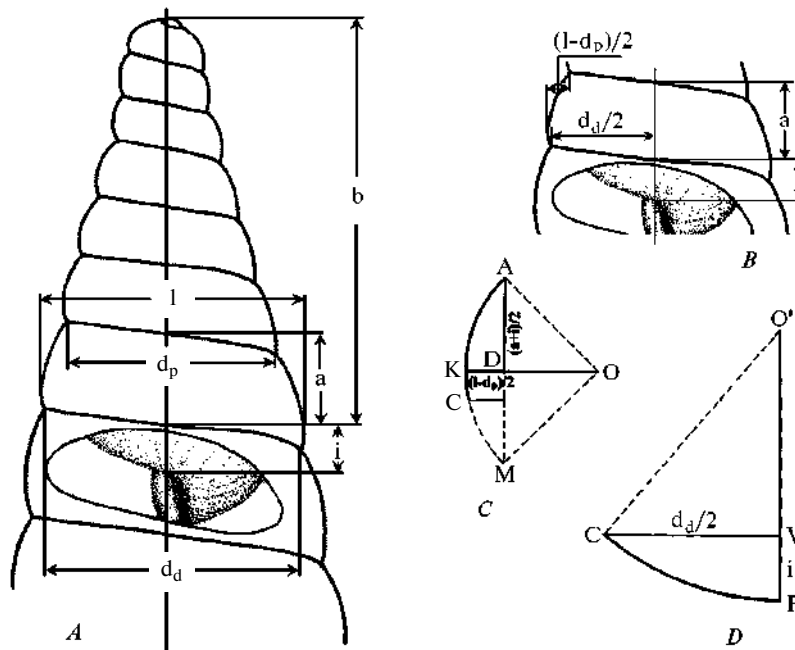


Рис. 1. *A* — промеры одного оборота: *a* — междушовный промежуток; *b* — расстояние от вершины раковины (до шва между измеряемым и последующим оборотами); *d_p* — ширина по шву с предыдущим оборотом; *d_d* — ширина по шву с последующим оборотом; *i* — перекрывание измеряемого оборота последующим; *l* — ширина (в выпуклой части измеряемого оборота). *B–D* — рисунки к расчету площади поверхности оборотов (см. материал и методы).

Fig. 1. *A* — Measurements of the shell whorl: *a* — inter-sutural interval; *b* — distance from the shell apex; *d_p* — whorl width along the suture between the previous and the current whorls; *d_d* — whorl width the suture between the current and the posterior whorls; *i* — overlap of current whorl with the posterior whorl; *l* — whorl width of the convex part. *B–D* — figures for the estimation of the whorl surface (see material and methods in the text).

являются максимально широкими посередине величины $a+i$, то половина хорды AM составляет $AD=(a+i)/2$. Вследствие $AD \perp OK$, $r_1^2 = AD^2 + (r_1 - DK)^2$ и $r_1 = (AD^2 + DK^2)/2DK = [(a+i)^2 + (1-d_p)^2]/4(1-d_p)$. Радиус кривизны поверхности у перекрываемой части оборота (r_2) (рис. 1, *D*) рассчитывается из аналогичного уравнения $r_2^2 (= O'C^2 = O'F^2) = CV^2 + (r_2 - VF)^2$, где отрезок CV соответствует величине $d_d/2$, а VF — величине перекрывания предыдущего оборота последующим (i). Из последнего уравнения следует $r_2 = (CV^2 + VF^2)/2VF = (d_d^2 + 4i^2)/8i$.

Величины S_1 и S_2 , которые рассчитываются в отдельности для каждого из промеренных оборотов, позволяют анализировать отличие площади их поверхности не только на раковине разной формы, но и на отдельных участках ее завитка. Другая методика, предлагающая расчет площади поверхности всей раковины (Raup et al., 1972), затрудняет ее применение для многих наземных моллюсков, особенно с малым размером раковины.

Все промеры обработаны с помощью компьютерной программы Statistica (регрессионный и корреляционный анализ, описательная статистика). Поскольку рассматриваемые виды отличаются по размеру раковины, некоторые параметры приведены в относительных величинах (по отношению к высоте раковины каждой особи — рисунки 8, *A*; 9, *A*; 11). Коэффициент корреляции рассчитан на основании абсолютных промеров — ранговой корреляции Кэндалла (ϕ) (рис. 2–4, 6, 9) при нелинейной зависимости между параметрами и частной корреляции r^2 (R) при линейной, наблюдаемой при пообортном анализе параметров (рис. 8, *B, C*; 9, *B*). Схема, демонстрирующая изменение параметрической корреляции вдоль раковины, базируется на величине b/BP (ось абсцисс) того оборота, для которого приводится коэффициент корреляции между его параметрами (ось ординат) (рис. 8, *B, C*; 9, *B, C*). Данная схема упрощается за счет применения средней величины b/BP .

Результаты

Для сравнения морфометрических параметров отобраны булавовидные раковины *S. doliolum*, конические *C. clienta* и *P. merduenianum*, раковины *B. bidens* со слабовыраженной веретеновидной формой, а также *M. gracilicosta* и некото-

² Коэффициент частной корреляции отличается от обычного коэффициента корреляции (Пирсона) тем, что устанавливает связь между двумя параметрами при постоянной величине третьего параметра (Лакин, 1990).

рых других видов Clausiliidae с хорошо выраженной веретеновидной формой. Проведенный морфометрический анализ показывает, что изменение формы раковины от конической до веретеновидной сопровождается увеличением междушовного промежутка при уменьшении ширины и перекрытия оборотов (рис. 2, 3). При этом сокращается площадь перекрываемой поверхности оборотов относительно площади их внешней поверхности (рис. 4, 6). Максимальная внешняя поверхность у раковины *M. gracilicosta* и иных видов Clausiliidae по сравнению с представителями других семейств связана с более узким завитком (рис. 5, 7), аппроксимированная проекция которого выражена зависимостью между радиусом оборотов и их расстоянием от вершины раковины (рис. 5, А, В; 7, А). Отмечено также увеличение внешней поверхности верхней части завитка (относительно площади поверхности всего оборота), обусловленное не только уменьшением ширины верхних оборотов, но также изменением формы контура от выпуклой до слегка вогнутой к оси раковины (рис. 5, 7). У клаузилиид этот вогнутый контур образуют верхние обороты с минимальной и примерно одинаковой шириной (рис. 2, 5–7).

Сравнение изученных морфометрических параметров с внутренним армированием последнего оборота показывает, что раковина с развитыми элементами этого армирования (*S. doliolum*, *C. clienta*, *M. gracilicosta*) характеризуется большим междушовным промежутком относительно ширины оборотов и меньшим их перекрытием (рис. 2, 3) по сравнению с раковинкой, у которой внутреннее армирование значительно редуцируется или полностью отсутствует (*B. bidens*, *P. merduenianum*). Следовательно, развитие внутреннее армирование обуславливает сокращение площади перекрываемой поверхности оборотов (рис. 4) и соответствующее увеличение площади их внешней поверхности (рис. 5). Эта зависимость объясняется тем, что элементы армирования могут разместиться внутри последнего оборота только при увеличении высоты его просвета³ за счет уменьшения перекрытия и увеличения междушовного промежутка нижних оборотов. У видов с наиболее развитыми элементами армирования, занимающими в совокупности⁴ весь последний оборот (*S. doliolum* и *M. gracilicosta*), наблюдается сужение раковины в нижней части. При меньшем развитии армирования, например у *C. clienta* (элементы армирования занимают около трети высоты последнего оборота), такое сужение отсутствует. Вся раковина становится более узкой и длинной при развитии особенно сложных элементов (как в замыкательном аппарате *M. gracilicosta*) по сравнению с внутренним армированием *S. doliolum*. Примечательно, что у *B. bidens* при значительной редукции внутреннего армирования величина перекрытия оборотов по отношению к междушовному промежутку больше (рис. 3), а площадь их внешней поверхности меньше (рис. 5), чем у *S. doliolum* и *M. gracilicosta*, особенно в нижней части раковины.

Изменение связи между параметрами оборотов под влиянием более развитого внутреннего армирования отражает коэффициент ранговой корреляции Кэндалла (φ). Значения этого коэффициента минимальны у видов с наиболее развитым внутренним армированием, что особенно выражено при изучении зависимости между перекрытием и междушовным промежутком оборотов, а также между площадями их перекрываемой и внешней поверхностями (рис. 2–4). Таким образом, развитие армирования приводит к ослаблению охарактеризованных выше связей между параметрами оборотов.

Внутреннее армирование присутствует на всех стадиях постэмбрионального роста раковины *S. doliolum* и лишь на самой поздней его стадии у *C. clienta* и *M. gracilicosta*. Ювенильная раковина *S. doliolum* имеет колумеллярную и парие-

³ Колумеллярная пластинка вследствие ее расположения над субколумеллярной (у *M. gracilicosta* расположение клаузилия над субколумеллярной пластинкой) находится в непосредственной близости от перекрываемой части предыдущего оборота. Parietalные пластинки протягиваются по потолку последнего оборота, внедряясь в верхнюю часть его просвета (*S. doliolum* имеет одну, но весьма развитую парietальную пластинку). Палатальные складки, выполняющие иную функцию (Nordsieck, 1982; Шилейко, 1984; Суворов, 1991, 1993), развиваются в дополнение к другим элементам армирования при сужении последнего оборота.

⁴ В отдельности они протягиваются лишь вдоль части последнего оборота.

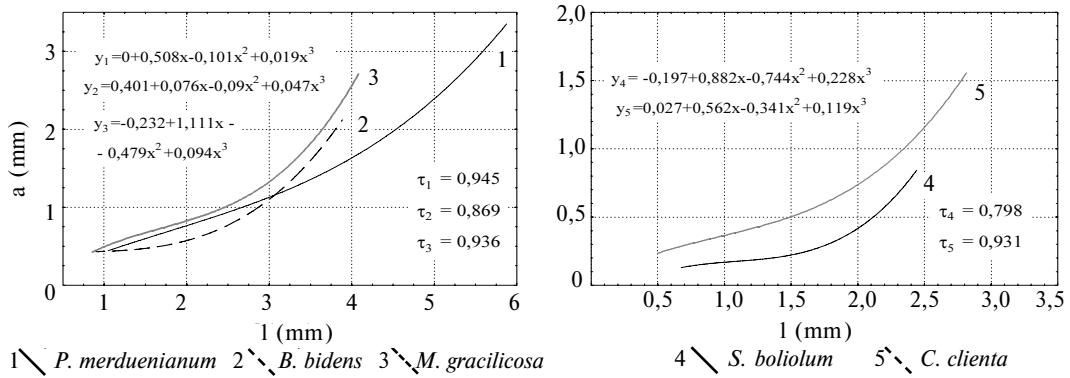


Рис. 2. Зависимость междушовного промежутка (а) от ширины оборотов (l).

Fig. 2. The relationships between the inter-sutural interval (a) and the whorl width (l).

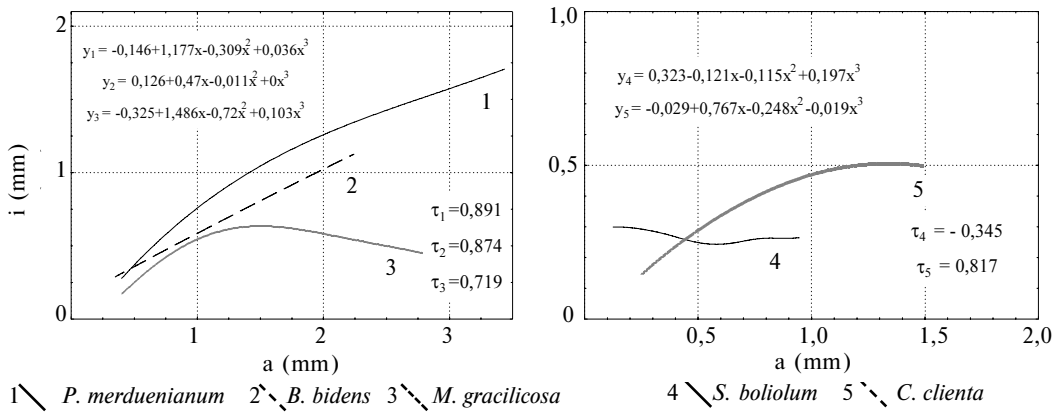


Рис. 3. Зависимость между перекрытием оборотов (i) и их междушовным промежутком (а).

Fig. 3. The relationships between the whorl overlap (i) and the inter-sutural interval (a).

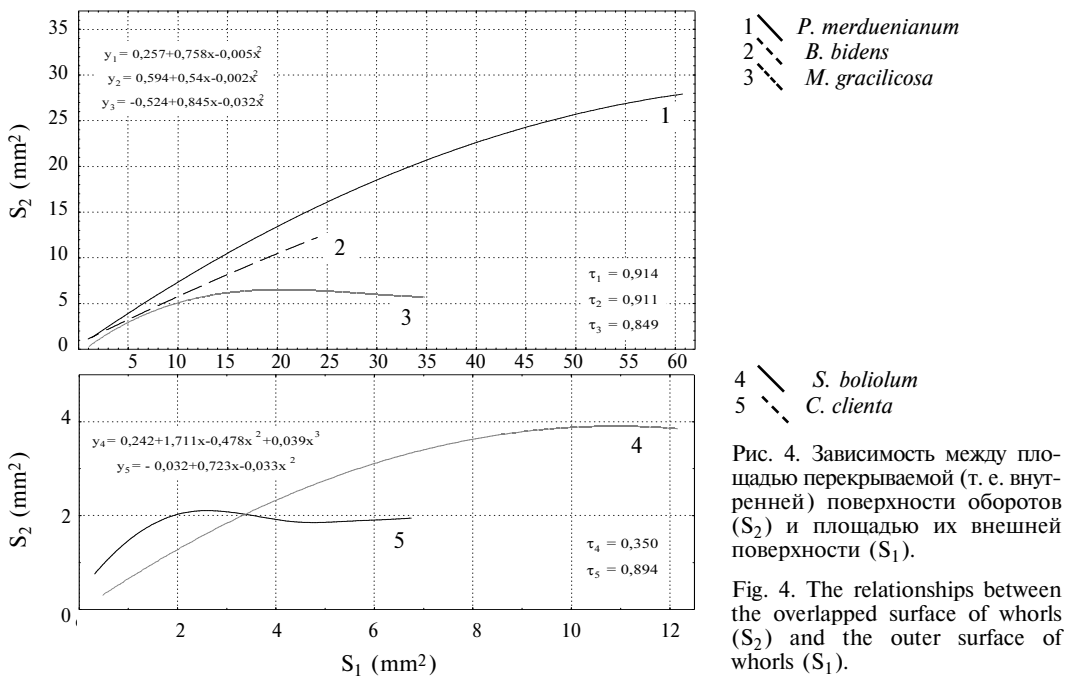


Рис. 4. Зависимость между площадью перекрываемой (т. е. внутренней) поверхности оборотов (S_2) и площадью их внешней поверхности (S_1).

Fig. 4. The relationships between the overlapped surface of whorls (S_2) and the outer surface of whorls (S_1).

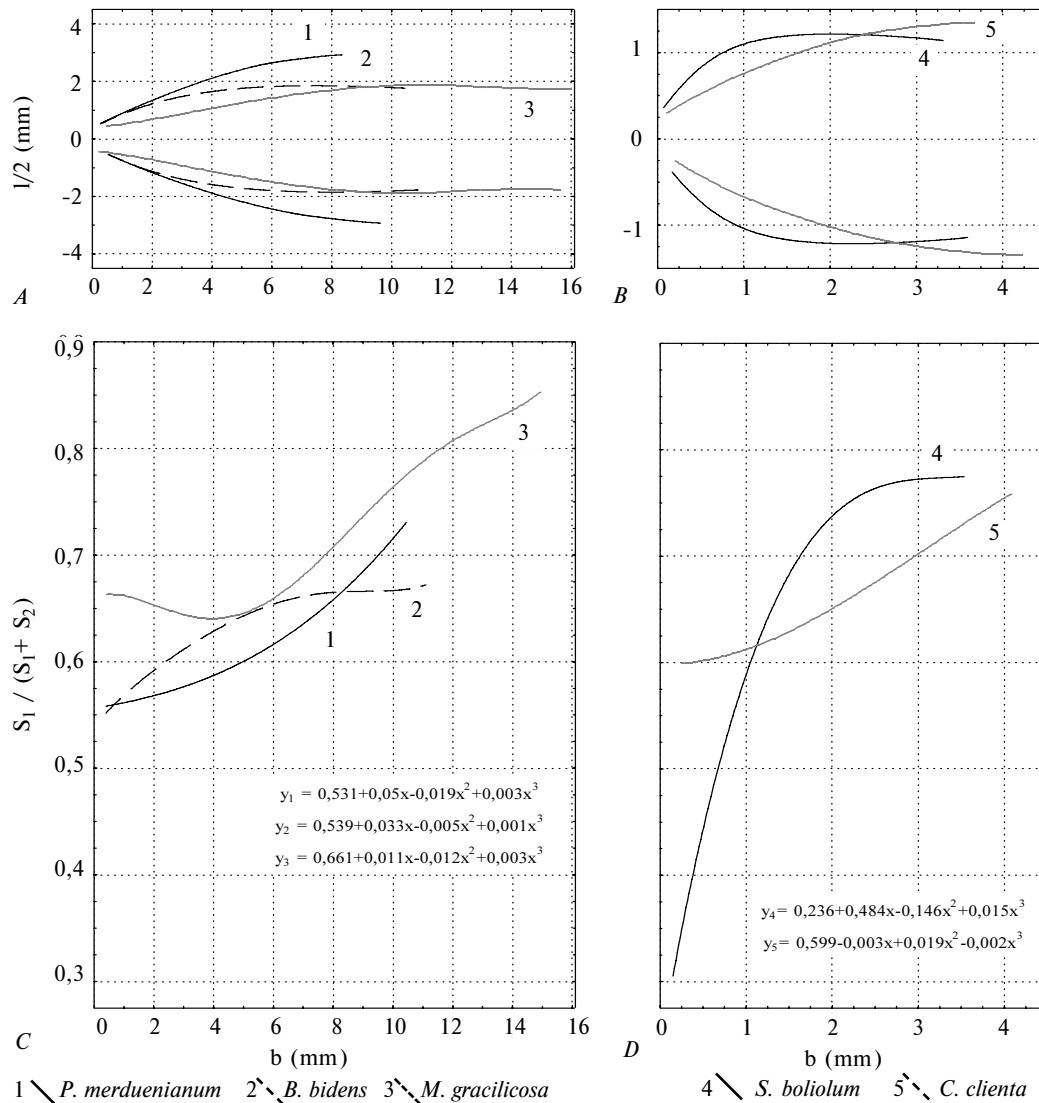


Рис. 5. $A-B$ — зависимость между радиусом оборотов ($l/2$) и их расстоянием от вершины раковины (b), $C-D$ — изменение площади внешней поверхности оборотов (S_1) относительно полной площади оборотов ($S_1 + S_2$).

Fig. 5. $A-B$ — the relationships between the whorl radius ($l/2$) and the distance from the shell apex (b). $C-D$ — the change of the outer surface of whorls (S_1) in relation to the full surface of whorls ($S_1 + S_2$).

тальную пластинку, которые резорбируются в своей верхней части и нарастают в нижней (по мере роста раковины). При этом парietальная пластинка сильнее развита у ювенильной раковины *S. doliolum*, чем у взрослых особей этого вида (Шилейко, 1984). Неравномерное развитие внутреннего армирования в постэмбриогенезе отражает зависимость между параметрами оборотов *S. doliolum*, которая образует кривую регрессии с выраженным минимумом (рис. 3, 4), соответствующим максимально развитой парietальной пластинке у ювенильной раковины. Кроме того, относительная площадь внешней поверхности оборотов у этого вида стремительно возрастает от вершины к средней части завитка (рис. 5), которая формируется при максимально развитой парietальной пластинке. Таким образом, зависимость между параметрами оборотов отражает влияние внутреннего армирования, присутствующего на разных стадиях постэмбриогенеза.

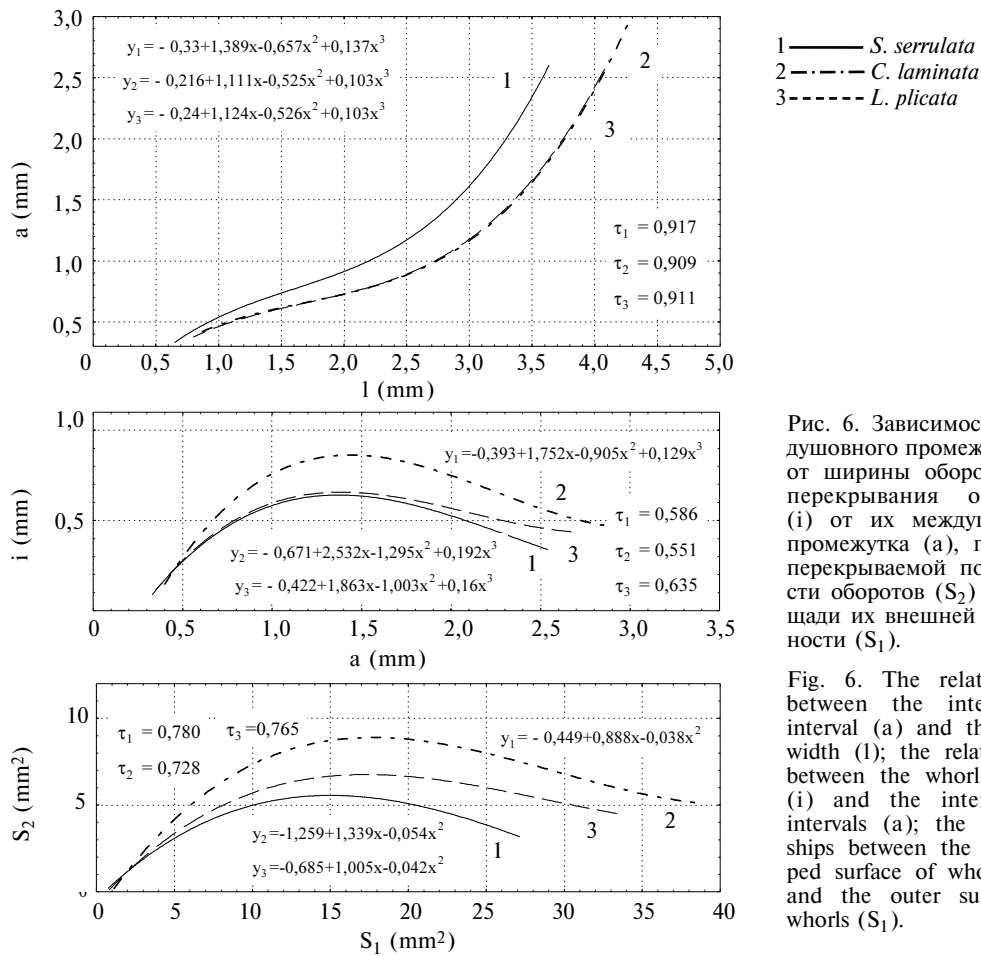
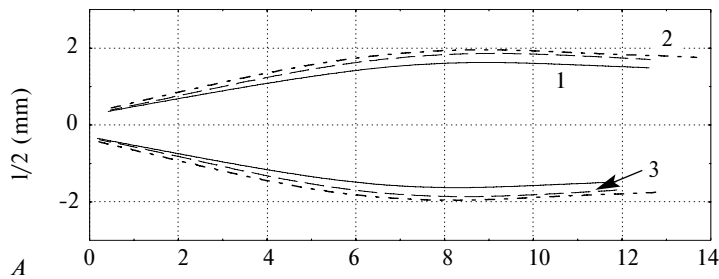


Рис. 6. Зависимость междушовного промежутка (a) от ширины оборотов (l), перекрытия оборотов (i) от их междушовного промежутка (a), площади перекрываемой поверхности оборотов (S_2) от площади их внешней поверхности (S_1).

Fig. 6. The relationships between the inter-sutural interval (a) and the whorl width (l); the relationships between the whorl overlap (i) and the inter-sutural intervals (a); the relationships between the overlapped surface of whorls (S_2) and the outer surface of whorls (S_1).

Зависимость между параметрами оборотов у *M. gracilicosta* (рис. 2–5) и иных рассматриваемых здесь видов Clausiliidae (рис. 6, 7) отличается гораздо меньше, чем у представителей разных семейств (рис. 2–5), что можно объяснить однообразной формой раковины клаузилиид, обусловленной особенностями замыкательного аппарата (Байдашников, 2003). Поэтому можно предположить, что остальные виды семейства тоже имеют подобную зависимость между параметрами оборотов, если отсутствует редукция элементов замыкательного аппарата. Отдельного обсуждения заслуживает *S. serrulata*. Этот вид отличается от *C. laminata*, *M. gracilicosta* и *L. plicata* наличием двух хорошо развитых колумеллярных пластинок у ювенильной раковины — узкой нижней вдоль одного оборота и широкой верхней вдоль двух оборотов. Эти колумеллярные пластинки, известные также у иных представителей рода *Serrulina* (Лихарев, 1962), резорбируются в своей верхней части и нарастают в нижней по мере роста ювенильной раковины до стадии формирования ее 8-го оборота, что отчасти аналогично развитию армирования у рассматриваемого выше *S. doliolum*. Поскольку развитие внутреннего армирования непременно влечет за собой увеличение междушовного промежутка и уменьшение перекрытия оборотов, а также увеличение площади их внешней поверхности, верхняя часть завитка раковины *S. serrulata* должна отличаться от таковой других рассматриваемых здесь видов Clausiliidae именно данными параметрами. Однако ожидаемое отличие *S. serrulata* проявляется достаточно четко лишь по двум из перечисленных параметров (величине междушовного промежутка и площади внешней поверхности). Перекрытие оборотов у *S. serrulata* практически не отличается от такового у *L. plicata* (рис. 6). Это противоречие можно объяснить, приняв во внимание меньшее число оборотов рако-



- 1 — *S. serrulata*
- 2 — *C. laminata*
- 3 — *L. plicata*

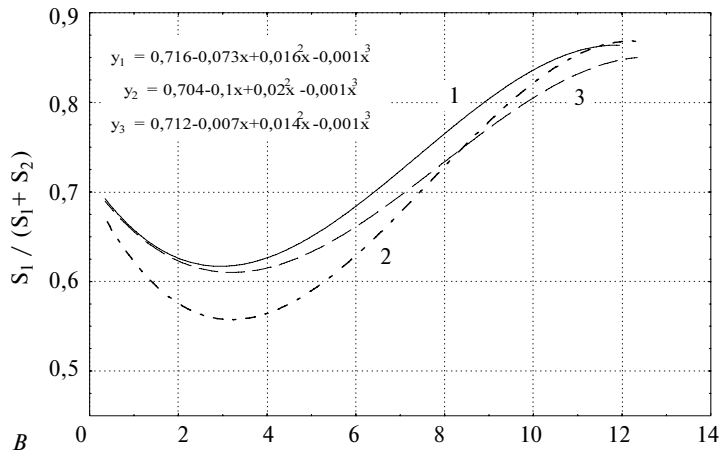
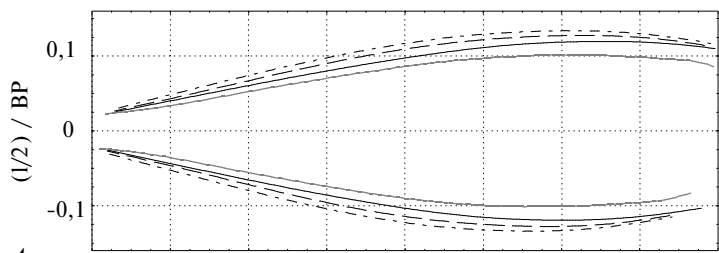


Рис. 7. А — зависимость между радиусом оборотов ($l/2$) и их расстоянием от вершины раковины (b); В — изменение (вдоль раковины) площади внешней поверхности оборотов (S_1) по отношению к полной их площади ($S_1 + S_2$).

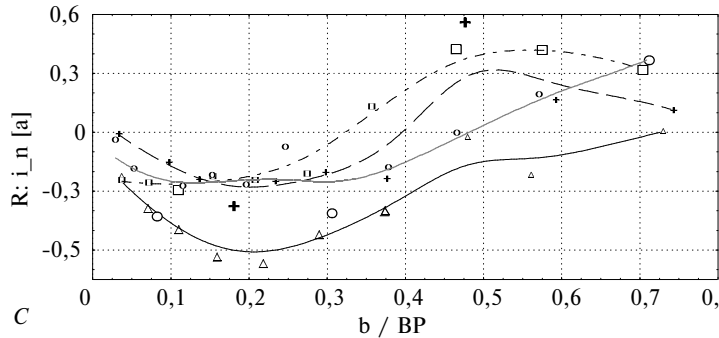
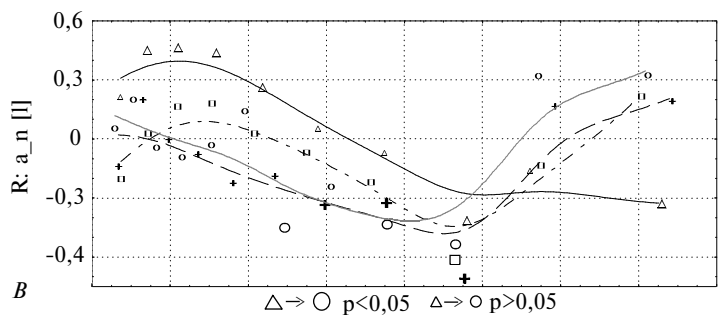
Fig. 7. А — the relationships between the whorl radius ($l/2$) and the distance from the shell apex (b); В — the change of the outer surface of whorls (S_1) in relation to the full surface of whorl ($S_1 + S_2$).



- △ — *S. serrulata*
- — *C. laminata*
- + — *L. plicata*
- — *M. gracilicosa*

Рис. 8. А — зависимость между относительной величиной радиуса оборотов — $(l/2)/BP$ — и их расстоянием от вершины раковины (b/BP , по отношению к высоте раковины — BP); В-С — изменение коэффициента частной корреляции (вдоль раковины) между числом оборотов раковины (n) и междушовным промежутком (a) при постоянной ширине оборотов (l); между числом оборотов (n) и перекрытием оборотов (i) при постоянной величине междушовного промежутка (a).

Fig. 8. А — the relationships between the relative radius of whorls $(l/2)/BP$ and the relative distance from the shell apex (b/BP , in relation to the shell height BP); В — the partial correlation (R) between the inter-sutural interval (a) and the number of the shell whorls (n), by the constant whorl width (l); С — the partial correlation between the whorl overlap (i) and the number of the shell whorls (n), by the constant inter-sutural interval (a).



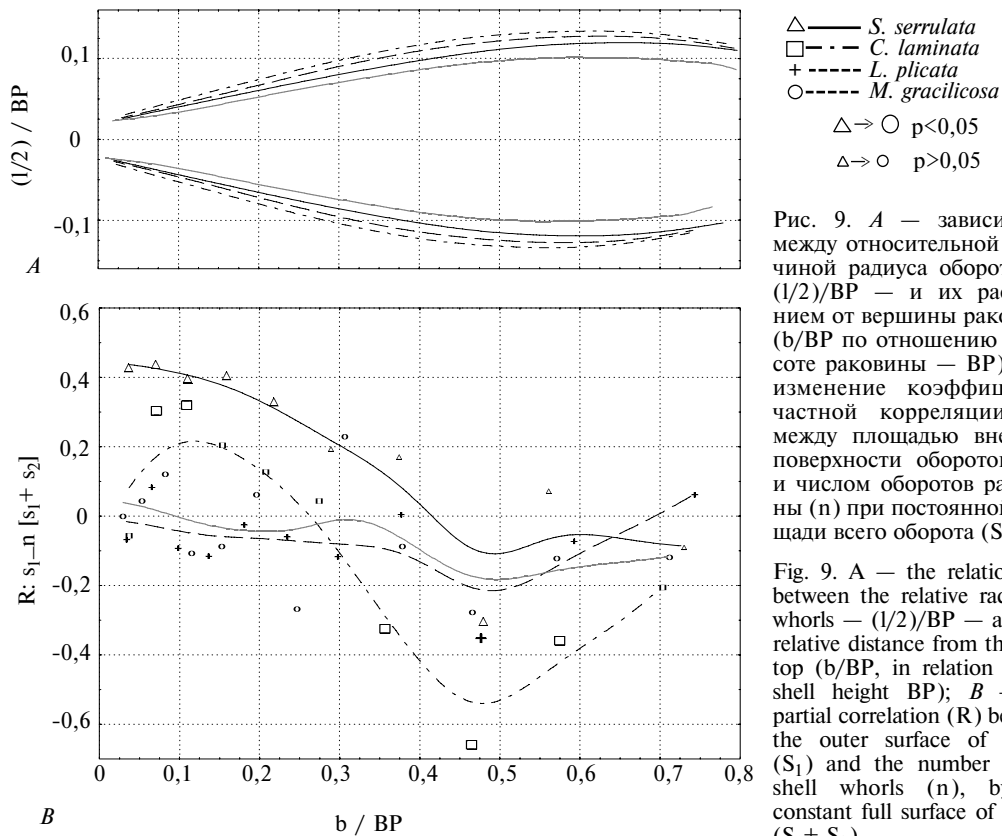


Рис. 9. А — зависимость между относительной величиной радиуса оборотов — $(1/2)/BP$ — и их расстоянием от вершины раковины (b/BP) по отношению к высоте раковины — BP). В — изменение коэффициента частной корреляции (R) между площадью внешней поверхности оборотов (S_1) и числом оборотов раковины (n) при постоянной площади всего оборота ($S_1 + S_2$).

Fig. 9. A — the relationships between the relative radius of whorls — $(1/2)/BP$ — and the relative distance from the shell top (b/BP) , in relation to the shell height BP ; B — the partial correlation (R) between the outer surface of whorls (S_1) and the number of the shell whorls (n), by the constant full surface of whorls ($S_1 + S_2$).

вины *S. serrulata*, по сравнению с другими видами. Так, среднее число оборотов ($\bar{x} \pm \sigma$) составляет: *S. serrulata* — $11,48 \pm 0,61$; *C. laminata* — $10,95 \pm 0,44$; *M. gracilicosa* — $13,85 \pm 0,63$; *L. plicata* — $12,34 \pm 0,53$. Чем меньше число оборотов при близких размерах раковины перечисленных видов, тем больше абсолютные значения измеряемых параметров, в т. ч. междушовного промежутка и перекрытия. Таким образом, увеличение высоты просвета оборота у *S. serrulata*, необходимое для размещения элементов армирования, может быть достигнуто и за счет уменьшения числа оборотов.

О влиянии внутреннего армирования ранних стадий постэмбриогенеза *S. serrulata* на указанные выше параметры верхних оборотов (до 8-го) можно судить по величине коэффициента частной корреляции между числом оборотов и этими параметрами. Учитывая достоверную величину и знак

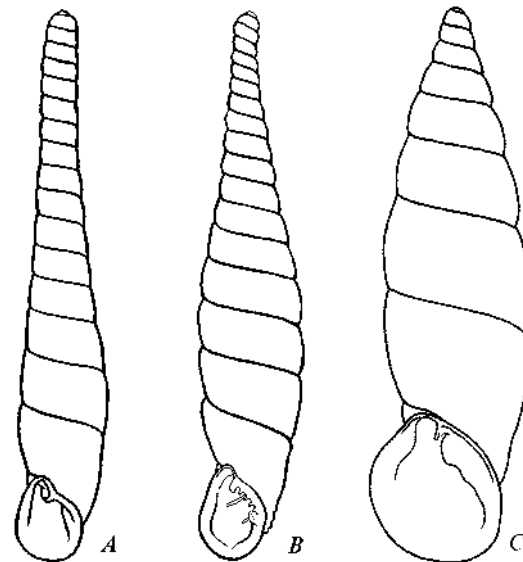


Рис. 10. А — раковина *Acrophaedusa fruhstorferi* (по Loosjes, 1953); В — раковина *Quadriplicata dipolauchen* (по Лихарев, 1962 с изменениями); С — раковина *Medora almissana*.

Fig. 10. A — the shell of *Acrophaedusa fruhstorferi* (after Loosjes, 1953); B — the shell of *Quadriplicata dipolauchen* (after Лихарев, 1962 with changes); C — the shell of *Medora almissana*.

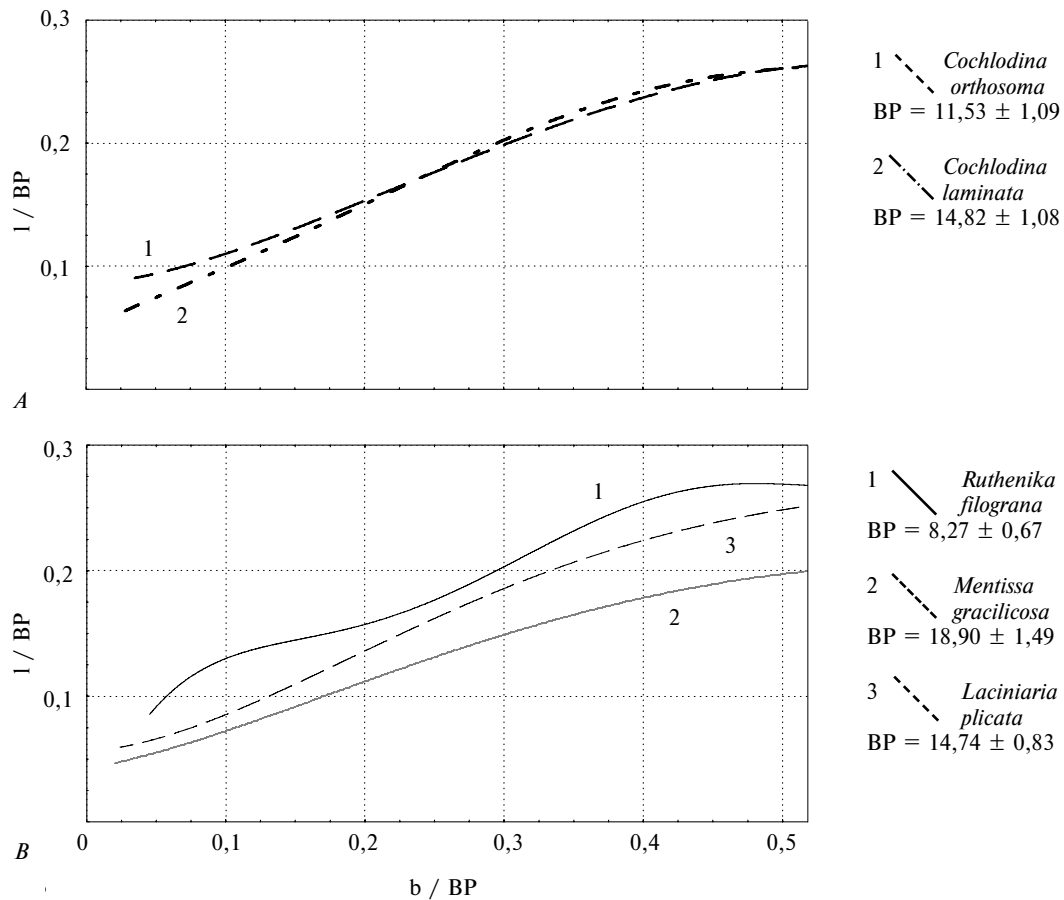


Рис. 11. Зависимость между относительной шириной оборотов (l/BP) и их расстоянием от вершины раковины (b/BP , относительно высоты раковины — BP).

Fig. 11. The relationships between the relative width of whorls (l/BP) and the relative distance from the shell apex (b/BP , in relation to the shell height BP).

этого коэффициента (рис. 8, 9), можно сделать вывод, что возрастание числа оборотов у *S. serrulata* сопровождается уменьшением перекрытия верхних оборотов и увеличением их междушовного промежутка и площади внешней поверхности. У других видов связь между числом оборотов и названными выше параметрами менее выражена. Следовательно, большая внешняя поверхность раковины Clausiliidae обусловлена влиянием замыкательного аппарата на форму завитка, а у некоторых видов этого семейства — также независимым влиянием внутреннего армирования верхних оборотов на ранних стадиях постэмбриогенеза.

Обсуждение

Регрессионный и корреляционный анализы параметров оборотов у видов разных семейств показывают, что площадь внешней поверхности оборотов увеличивается при изменении верхней части завитка от выпуклой до слегка вогнутой, при изменении формы всего завитка от более широкой до узкой, по мере развития и усложнения внутреннего армирования последнего оборота на поздних стадиях постэмбриогенеза и, особенно, при наличии подобного армирования других оборотов на более ранних стадиях. Поэтому виды Clausiliidae характеризуются раковиной с относительно большей внешней поверхностью, чем у представителей других семейств. Очевидно, что наземные моллюски, отличающи-

еся раковиной с большой внешней поверхностью, более «чувствительны» к колебаниям микроклимата местообитаний. Это тем более справедливо в отношении Clausiliidae вследствие высокой специализации к перемещению по вертикальному субстрату. Известно, что любой организм над почвой подвергается воздействию микроклиматических факторов в большей мере, чем на поверхности почвы среди подстилки. Заслуживает внимания также то обстоятельство, что признаки какой-либо редукции раковины, как одного из направлений прогрессивной эволюции у наземных моллюсков (Шилейко, 2003), отсутствуют у таксономических групп, приспособленных к передвижению по вертикальным субстратам. Бесспорно, что отсутствие подобных признаков редукции у этих таксономических групп связано с необходимостью защиты тела от неблагоприятных условий. Однако защитная роль раковины ослабевает по мере увеличения внешней поверхности. Таким образом, стенобионтность видов Clausiliidae можно объяснить морфометрическими особенностями их раковины.

Судя по полученным результатам, стенобионтность видов Clausiliidae связана не только с параметрами нижней части раковины, где обороты имеют максимальную внешнюю поверхность, но и с особенностями верхней части завитка. Именно сужение верхней части обуславливает хорошо выраженную веретеновидную форму раковины клаузилиид. При этом верхняя часть завитка клаузилиид характеризуется относительно большей площадью внешней поверхности оборотов, чем у высоких раковин видов других семейств (рис. 5, 7). Показательно также, что раковина с особенно выраженным сужением верхней части завитка (рис. 10, *A, B*), известна у клаузилиид из дождевых горных лесов (Loosjes, 1953; Wenz et al., 1959–1960; Лихарев, 1962), микроклимат которых весьма стабильный (Вальтер, 1968, 1974). Петробионтные виды Clausiliidae (например, виды *Medora*, *Herilla*, *Albinaria*), обитающие в условиях нестабильного микроклимата скального безлесья, напротив, имеют раковину с быстро расширяющимися верхними оборотами (рис. 10, *C*).

Известно, что площадь поверхности (S) возрастает по отношению к объему (V) при уменьшении массы физического тела, поскольку S приближается по величине к $V^{2/3}$. Кроме того, физическое тело с меньшей массой вследствие меньшей его теплоемкости нагревается и остывает быстрее, чем тело с большей массой (если оба тела состоят из одного материала). Следовательно, малый объем оборотов узкой верхней части раковины Clausiliidae и соответственно небольшая масса этой части (вместе с телом моллюска) обуславливает еще большее влияние колебаний микроклимата.

Объем оборотов зависит не только от особенностей верхней части завитка, но также и от размера раковины в целом (о размере можно судить по высоте раковины — BP). Поэтому мелкая раковина с хорошо выраженной веретеновидной формой приобретает соотношение внешней поверхности и объема верхних оборотов, которое понижает устойчивость к действию микроклиматических колебаний. Это обстоятельство может объяснить отсутствие современных или вымерших видов Clausiliidae, раковина которых имела бы выраженную веретеновидную форму при $BP < 7-8$ мм (Wenz et al., 1959–1960). Наиболее мелкие представители клаузилиид ($BP = 6$ мм) характеризуются башневидной формой раковины. При этом всегда редуцируется замыкательный аппарат, например, у видов рода *Macroptychia* (Wenz et al., 1959–1960; Neubert, 2002). Другие виды Clausiliidae с мелкой раковиной, например, *C. orthostoma* и *R. filograna* характеризуются относительно широкими верхними оборотами по сравнению с более крупными видами (рис. 11)⁵. Показательно также, что мелкие виды Clausiliidae (например, *C. orthostoma* и *R. filograna*) обитают в лесах, а наиболее крупные представители семейства (в частности, петробионты южноевропейских родов *Medora* и *Herilla* с

⁵ Ширина самых верхних оборотов не изменяется по мере увеличения высоты раковины (коэффициент корреляции между ними низкий и недостоверный), отчего эти обороты оказываются шире (относительно высоты раковины) среди особей одного вида с меньшей раковиной, чем среди особей с большей.

BP > 30 мм) населяют скальное безлесье (Nordsieck, 1970, 1971) ⁶. Таким образом, особенности верхней части завитка связаны с размером раковины Clausiliidae, а увеличение ее размера повышает устойчивость к колебаниям микроклимата и может обеспечить освоение открытых ландшафтов.

Наличие внутреннего армирования на ранних стадиях постэмбриогенеза, когда формируется узкая верхняя часть завитка, сопровождается увеличением внешней поверхности верхних оборотов и соответственно повышает уязвимость по отношению к колебаниям микроклимата. Примером может послужить *S. serrulata*. Данный вид преимущественно обитает под пологом букового леса, в то время как другие рассматриваемые здесь виды Clausiliidae населяют разные типы широколиственных лесов и даже скальное редколесье и безлесье. Бук нередко образует монодоминантный древостой с самой густой кроной (Вальтер, 1974). Очевидно, микроклимат под пологом букового древостоя является более пригодным для обитания *S. serrulata*, чем в других лесах ⁷. Кроме того, *S. serrulata* обычно встречается внутри гниющей древесины, а другие виды — на поверхности древесных стволов либо скальных стенок. Большая стенобионтность *S. serrulata* сочетается с узким и дизъюнктивным ареалом, в то время как экологически более пластичные *C. laminata* и *L. plicata* являются одними из самых широко распространенных видов Clausiliidae Западной Палеарктики (Лихарев, 1962; Nordsieck, 1979).

Виды других семейств с высокой раковиной отличаются от клаузилиид выпуклой и более широкой верхней частью завитка. Нередко слегка выпуклые черты имеет весь завиток, например, у раковин *C. clienta* и *P. merduenianum* (рис. 5). Пресноводные виды Pulmonata (например, из рода *Lymnaea* — Lymnaeidae), обитающие в более стабильной среде по сравнению с наземными моллюсками, обладают раковинами правильной конической формы и иногда даже со слегка вогнутым контуром завитка.

Некоторые исследователи связывают выпуклые черты завитка раковины, проявляющиеся у многих наземных моллюсков, с широкой пупочной полостью (Hutchinson, 1989: цит. по Stone, 1996). Это мнение справедливо по отношению к низкой раковине и не приемлемо к высокой, вследствие очень узкой пупочной полости у последней. Другие исследователи объясняют выпуклые черты завитка (именуя их обтекаемой формой раковины) как приспособление к обитанию внутри подстилки (Суворов, 2003). Однако многие виды разных семейств с выпуклыми чертами завитка не обнаруживают строгой приуроченности к подстилке, часто встречаясь на ее поверхности или даже над ней ⁸. Как показано в данной работе, внешняя поверхность верхних оборотов уменьшается при изменении формы, образуемой этими оборотами, от слегка вогнутой и правильно конической до куполообразной. Очевидно, выпуклые черты завитка, особенно в его наиболее узкой части, повышают устойчивость к колебаниям микроклимата. Увеличение внешней поверхности от узких верхних оборотов к широким нижним (рис. 5) компенсируется возрастающим их объемом. Таким образом, куполообразная форма верхней части высокой раковины может служить адаптацией к ксеротермным местообитаниям. Адаптивная роль такой формы подтверждается тем, что она выражена у некоторых форм, обитающих в условиях полупустынного ландшафта и не имеющих при этом альбинойческой поверхности (например, у видов рода *Ljudmilena*, Buliminidae) (Шилейко, 1984). Здесь не исключена также параллельная защита репродуктивной способности наземных моллюсков в

⁶ Верхний порог размера раковины Clausiliidae (BP = 36–38 мм) вероятно лимитируется большой вероятностью падения особей с вертикальных субстратов. Крупная и, следовательно, массивная раковина может сильнее травмироваться, отчего самые крупные особи могут элиминироваться быстрее

⁷ Преимущественная приуроченность к буковому лесу наблюдается не только в Молдове (заповедник Кодры), где собраны промеренные раковины *S. serrulata*, но также на черноморском побережье Кавказа и в Закарпатье.

⁸ Подстилка для многих наземных моллюсков служит не основным их местопребыванием, а убежищем. Критерием строгой приуроченности к внутренним слоям подстилки является бесцветная или желтоватая раковина (например, как у видов рода *Vitrea* и *Carychium*), не выполняющая функции маскировки, как роговая раковина других видов, передвигающихся по поверхности подстилки и иных субстратов.

ксеротермных местообитаниях, поскольку гермафродитная железа находится вблизи вершины внутренностного мешка⁹.

Значительная или полная редукция внутреннего армирования последнего оборота может быть рассмотрена как дополнительная адаптация к ксеротермным местообитаниям вследствие уменьшающейся при этом внешней поверхности нижней части раковины. Значительная редукция внутреннего армирования также известна у видов, населяющих полупустынный ландшафт. Вместе с тем виды с высокой раковиной и развитым внутренним армированием последнего оборота (Chondrinidae), несмотря на широкую и выпуклую верхнюю часть завитка (от овалноконической до куполообразной), более распространены в условиях безлесья в горах Европы, чем в таких же ландшафтах внутриматериковой территории Средней Азии (Шилейко, 1984). Высокая раковина, сочетающая редукцию внутреннего армирования последнего оборота с широкой и выпуклой верхней частью завитка (от овалноконической до куполообразной), характерна для многих широкоареальных эврибионтов (например, Cochlicopidae, Pupillidae и Vertiginidae). Напротив, *S. doliolum* с развитым на всех стадиях постэмбриогенеза внутренним армированием приурочен к лесам и распространен менее широко (Шилейко, 1984).

Элементы внутреннего армирования на ранних и последующих стадиях постэмбриогенеза, которые резорбируются в своей верхней части и нарастают в нижней по мере роста оборотов, представляют собой варианты плезиоморфного состояния высокой раковины, сохраняющиеся в примитивных таксономических группах, например, в некоторых подсемействах Clausiliidae, одно из которых включает упоминаемый выше род *Serrulina* (Nordsieck, 1979, 1986). Апоморфное состояние высокой раковины отличается отсутствием развитого внутреннего армирования на всех стадиях постэмбриогенеза либо его наличием только на поздней стадии как, например, в продвинутых подсемействах Clausiliidae (Nordsieck, 1979, 1986), представленных остальными рассматриваемыми здесь видами данного семейства. Большая площадь внешней поверхности оборотов при плезиоморфном состоянии раковины по сравнению с апоморфным состоянием связана с высокой стенобионтностью не только у *S. serrulata*, но и у других представителей примитивных подсемейств Clausiliidae, особенности обитания и распространения которых (Nordsieck, 1995) почти не отличаются от наблюдаемых у *S. serrulata*. Таким образом, проведенный морфометрический анализ подтверждает и уточняет связь особенностей строения раковины с распространением и условиями обитания видов. В связи с этим можно предположить, что вымершие представители примитивных таксонов также были стенобионтными, что сыграло, по-видимому, критическую роль в условиях изменения климата и вслед за ним всей биоты. Дело в том, что в тех условиях стенобионтность видов могла препятствовать смещению их ареала в климатически благоприятные регионы.

Замыкательный аппарат Clausiliidae, хотя и обуславливает большую внешнюю поверхность оборотов, но представляет один из весьма немногих известных способов управления самой многооборотной и узкой раковиной наземных моллюсков (Байдашников, 2003). Поэтому стенобионтность клаузилиид, как и их ограниченное распространение, связана со специализацией к передвижению по вертикальному субстрату. Высокая раковина других семейств, обнаруживающая разную степень редукции внутреннего армирования последнего оборота, является более приспособленной к условиям разных регионов (в том числе с нестабильным микроклиматом местообитаний), но при этом менее адаптированной к подъему по субстрату, чем у Clausiliidae. Поэтому виды других семейств с высокой и узкой раковиной обычно отсутствуют в благоприятных местообитаниях, занятых более специализированными клаузилиидами, либо населяют стадии, непригодные для Clausiliidae. Так, например, безлесье Горного Крыма населяет *M. gracilicosta* (Clausiliidae) вместе с представителями рода *Brephulopsis* (Bulimini-

⁹ Гермафродитная железа у *B. bidens* при глубоко втянутом в высокую раковину теле оказывается именно на уровне выпуклой верхней части завитка, а в раковинах Clausiliidae (в частности, *M. gracilicosta*) она находится ниже, где обороты образуют узкий конус.

dae), но первый из них занимает теневые скальные участки, а последние осваивают инсолированные скалы, благодаря не только субальбиносической и альбиносической поверхностям раковины, но также и относительно меньшей площади ее внешней поверхности (рис. 5)¹⁰. Следовательно, высокая раковина Clausiliidae (из продвинутых подсемейств) и подобная раковина других семейств (с полной либо частичной редукцией внутреннего армирования последнего оборота) отражают разные направления адаптации, которые характеризуются большей приспособленностью к одним условиям обитания за счет меньшей к другим.

Замыкательный аппарат Clausiliidae не имеет аналога в строении раковины видов иных семейств (Nordsieck, 1982). Внутреннее армирование на высокой и узкой раковине, например у Urosortidae, занимает несколько нижних оборотов либо один из них, но во втором случае сочетается с разомкнутым и вытянутым вдоль раковины последним оборотом. Многооборотное внутреннее армирование должно быть связано с большей внешней поверхностью раковины, по сравнению с замыкательным аппаратом Clausiliidae, расположенным в пределах лишь одного нижнего оборота (не считая начала рукоятки клаузилия). Размыкание последнего оборота при его вытягивании вдоль раковины также увеличивает внешнюю поверхность. Поэтому виды Urosortidae с высокой и узкой раковиной должны быть более стенобионтными, чем клаузилииды продвинутых подсемейств, что отчасти подтверждается их ограниченным распространением (Wenz et al., 1959–1960). Очевидно, замыкательный аппарат Clausiliidae вследствие его потенциально меньшего влияния на внешнюю поверхность оборотов, может представлять более совершенный вариант внутреннего армирования последнего оборота, необходимого для управления, особенно, многооборотной и узкой раковиной.

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам Института зоологии НАН Украины В. И. Монченко, И. В. Довгалю и А. В. Корнюшину за советы и замечания, высказанные при подготовке данной работы к печати. Особенную благодарность автор выражает Ю. В. Радыш (Национальный технический университет Украины, Киев) за помощь при выведении формул для расчета площадей поверхностей оборотов S_1 и S_2 .

- Байдашников А. А. Морфологическая связь замыкательного аппарата с формой раковины Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) // Вестн. зоологии — 2003. — 37, № 1. — С. 61–78.
- Вальтер Г. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. I. Тропические и субтропические зоны. — М.: Прогресс, 1968. — 551 с.
- Вальтер Г. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. II. Леса умеренной зоны. — М.: Прогресс, 1974. — 423 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
- Лихарев И. М. Клаузилииды (Clausiliidae). — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 318 с. — (Фауна СССР; Т. 3, вып. 4: Моллюски).
- Суворов А. Н. Морфо-функциональный анализ замыкательного аппарата двух видов клаузилиид (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. — 1991. — 70, вып. 7. — С. 21–32.
- Суворов А. Н. Вопросы функциональной морфологии устья пупиллоидных моллюсков (Gastropoda Pulmonata) // Ruthenica. — 1993. — 3, N 2. — С. 141–152.
- Суворов А. Н. Роль положительной обратной связи в формировании макроэволюционных тенденций на примере адаптации наземных Pulmonata (Mollusca, Gastropoda) к обитанию во влажной подстилке // Зоол. журн. — 2003. — 82, вып. 2. — С. 136–143.
- Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). — Л.: Наука, 1984. — 399 с. — (Фауна СССР; Т. 3, вып. 3: Моллюски).
- Шилейко А. А. Направления и способы эволюции наземных легочных моллюсков (Pulmonata, Stylomatophora) // Зоол. журн. — 2003. — 82, вып. 2. — С. 144–162.
- Heath D. J. Whorl overlap and the economical construction of the gastropod shell // Biol. J. Linnean Soc. — 1985. — 24. — P. 165–174.
- Loosjes F. E. Monograph of the Indo-australian Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae, Phaedusinae) // Beaufortia (Zool. Mus., Amsterdam). — 1953. — 31 (3). — P. 1–226.

¹⁰ Исключение в совместном обитании с Clausiliidae составляют также виды других семейств, которые имеют высокую и узкую, но гораздо меньшую по размеру раковину (например, Aciculidae). Этот ее размер тоже позволяет использовать субстраты, непригодные для передвижения клаузилиид.

- Neubert E.* The non-Alopiinae Clausiliidae of Africa, with a note on *Clausilia giraudi* Bourguignat (Mollusca, Stylommatophora: Clausiliidae) // *Collectanea malacologica* / Eds. M. Falkner, R. Groh, M.C.D. Speight. — Hackenheim : ConchBook, 2002. — S. 253–275.
- Nordsieck H.* Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, VIII. Dinarische Clausiliidae, II: Das Genus *Medora* // *Arch. Molluskenk.* — 1970. — **100** (1–2). — P. 23–75.
- Nordsieck H.* Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, IX. Dinarische Clausiliidae, III: Das Genus *Herilla* // *Arch. Molluskenk.* — 1971. — **101** (1–4). — P. 39–88.
- Nordsieck H.* Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XXI. Das System der Clausilien, II: Die rezenten europäischen Clausilien // *Arch. Molluskenk.* — 1979. — **109** (4–6). — P. 249–275.
- Nordsieck H.* Die Evolution des Verschlussapparats der Schliessmundschnecken (Gastropoda: Clausiliidae) // *Arch. Molluskenk.* — 1982. — **117** (1–3). — P. 93–116.
- Nordsieck H.* The system of the Stylommatophora (Gastropoda), with special regard to the systematic position of the Clausiliidae, II. Importance of the shell and distribution // *Arch. Molluskenk.* — 1986. — **117** (1–3). — P. 93–116.
- Nordsieck H.* Iranische Clausiliidae: Die Arten in Gilan und Mazandaran (mit Beschreibung neuer Taxa) (Gastropoda: Stylommatophora) // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde.* — 199.5 — N 527. — S. 1–27.
- Raup D. M., Graus R. R.* General equations for volume and surface area of a logarithmically coiled shell // *Mathematical Geology.* — 1972. — **4**, N 4. — P. 307–316.
- Stone J. R.* The evolution of ideas: a phylogeny of shell models // *The American Naturalist.* — 1996. — **148**, N 5. — P. 904–929.
- Wenz W., Zilch A.* Euthyneura // *Handbuch der Paläozoologie. Gastropoda. Th. 2.* — Berlin, 1959–1960. — P. 1–834.