

*АКАДЕМИЯ НАУК СССР*

# **ЭКОЛОГИЯ**

**№ 5**



*ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА“*

*1971*

УДК 591.152 : 594.3

## ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ РОДА *BRADYBAENA* (*GASTROPODA*, *BRADYBAENIDAE*)

И. М. Хохуткин

В 1965—1969 гг. изучались выборки из популяций четырех видов и коллекционный материал: *Br. fruticum* (Müll.) — 6528 экз., *Br. schrencki* (Midd.) — 637 экз., *Br. lantzi* (Lindh.) — 987 экз. и *Br. almaatini* (Skv.) — 623 экз. В отношении изменения размеров раковины для *Br. fruticum* выделяются три зоны на территории ареала: оптимума, переходная зона и пессимума. Раковина постепенно уменьшается в размерах от первой зоны к последней. Процесс роста продолжается в течение всей жизни моллюска. Изменения темпа роста при прохождении различных стадий в онтогенезе хорошо описываются в числовом выражении «характеристикой роста», которая показывает, что после наступления половозрелости рост среднеазиатских видов идет более быстрыми темпами.

Некоторые аспекты биологии *Br. fruticum* были подробно освещены в литературе (Müller, 1774; Middendorff, 1851; Schrenck, 1867; Westerlund, 1889; Bakowski, 1892; Ulicny, 1893; Taylor, 1909; Steenberg, 1911; Ellis, 1926; Künkel, 1928; Menmod, 1930; Germain, 1930; Ehrmann, 1933; Frömming, 1939, 1954; Sóos, 1959; Mandahl-Barth, 1949; Grossu, 1955; Lozek, 1956; Urbański, 1960; Berger, 1961). Для других видов этого рода таких данных меньше (Middendorff, 1851; Gersfeldt, 1859; Schrenck, 1867; Westerlund, 1889; Dybowski, 1901; Lindholm, 1927; Цветков, 1938, 1941; Скворцов, 1940; Увалиева, 1963). Детальная морфологическая характеристика этих видов приведена И. М. Лихаревым и Е. С. Раммельмейер (1952).

Однако до сих пор в литературе отсутствуют сведения по географической изменчивости и закономерностям роста раковины этих видов, что и явилось целью настоящего исследования.

В 1965, 1967—1969 гг. сделаны выборки *Br. fruticum* в следующих районах: северные склоны Большого Кавказа, правобережье р. Терек (г. Орджоникидзе — 244 экз.); левобережье р. Невы (ст. Поповка — 101 экз., д. Красный Бор — 29 экз.); правобережье р. Камы (г. Елабуга — 122 экз., г. Сарапул — 20 экз.), левобережье р. Камы (г. Сарапул — 3428 экз.); горы Южного Урала: правобережье р. Белой (г. Ишимбай — 126 экз., пос. Красноуфимский — 1097 экз.), правобережье р. Катава (г. Катав-Ивановск — 107 экз.), излучина р. Миасс (пос. Миассово — 101 экз.); восточные склоны Среднего Урала (г. Свердловск — 132 экз.). Кроме того, использованы материалы коллекций Зоологического института АН СССР и ряд наших фрагментарных сборов за прошлые годы — всего 1021 экз.

По остальным трем видам материал был собран в 1969 г. Сборы *Br. schrencki* производили на западных склонах Алтая, правобережье р. Иртыша: берега р. Горной Ульбинки (пос. Горная Ульбинка — 39 экз.), берега р. Бобровки (с. Бобровка — 101 экз.), гора Черная, близ пос. Ленинки — 297 экз. *Br. almaatini* собирались в районах северных склонов Заилийского Алатау (г. Алма-Ата — 386 экз., пос. Иссык — 137 экз.). В том же районе был собран материал по *Br. lantzi* (г. Алма-Ата — 784 экз., оз. Иссык — 103 экз.). При исследовании этих видов также привлекался коллекционный материал — около 100 экз. каждого вида.

Раковины моллюсков измеряли штангенциркулем по общепринятой схеме (Лихарев и Раммельмейер, 1952), затем вычисляли средние значения высоты и ширины их с ошибками. В необходимых случаях под бинокулярном МБС-1 производилось вскрытие моллюсков.

**Географическая изменчивость размеров раковин.** При выяснении зависимости размеров раковин от географических факторов мы ограничились лишь одним показателем — высотой раковин, так как ширина их, что установлено предварительно, изменяется аналогично.

В каждой популяции *Br. fruticum* была взята максимальная высота раковины моллюсков. Для сравнения использованы результаты всех приведенных выше работ в отношении этого признака, а также привлечены наши промеры коллекционного материала. Таким образом, не считая собственного материала, использованы данные практически по всему ареалу вида: Свердловская обл., Челябинская обл.; Башкирская АССР; Удмуртская АССР; Архангельск, Ленинград, Москва, Владимир, Брянск, Львов, Карпаты, Румыния, Болгария, Швеция, Чехословакия, Швейцария, Франция, Дания, Голландия, Англия (рис. 1).

С целью корректировки полученных данных, материалы наших сборов обработаны следующим образом. Для каждой возрастной группы вычислялась средняя высота раковин всех популяций, принятая за 100%, и процент отклонения каждой средней высоты для всех популяций по возрастным группам. После этого отклонения были усреднены для каждой популяции, а затем для группы прибалтийских, кавказских и камско-уральских популяций.

Из рис. 1 видно, что наиболее крупные моллюски встречаются на юге ареала, от Кавказа до Франции. Этому же соответствует и отклонение в большую сторону на 10,1% для высоты раковины кавказских популяций. Далее, от Англии до Швеции, а затем через Ленинград до Свердловска и на юге через Москву—Брянск на Прагу тянется зона ареала, где раковины в среднем на 3 мм меньше, чем в южной его части. Незначительное отклонение по средней высоте (+1,4%) для камско-уральских популяций свидетельствует о том, что несмотря на определенные колебания размеров раковин в различных популяциях, в целом они не выходят за средние пределы величин, характерных для этой зоны. И, наконец, часть ареала севернее линии Ленинград—Свердловск включает наиболее мелких моллюсков; в среднем высота их раковин также на 3 мм меньше, чем в предыдущей зоне. Отклонение по средней высоте здесь составляет — 15,6%.

Таким образом, для *Br. fruticum* мы можем выделить 3 зоны в пределах ареала, где с юга на север происходит уменьшение размеров моллюсков; для каждой зоны средняя высота раковины составляет 19, 17 и 14 мм соответственно.

Эти зоны отличаются условиями температуры и влажности и соответствуют природным зонам: тайги (пессимальная), смешанных и северной части широколиственных лесов (переходная) и большей части широколиственных лесов, лесостепной зоне и горным лесам (оптимальная).

Зона оптимума расположена на юге ареала, так как вертикальная зональность, свойственная горным районам «стусшеывает» закономерности в изменении размеров раковин от центра ареала к периферии, а распространение вида прерывается горными хребтами.

Наибольшие по высоте раковин моллюски внутри каждой зоны встречаются в районах с повышенной влажностью воздуха. Так, в зоне оптимума наибольшие по высоте раковины (20—21,5 мм) встречаются в районе Карпат и влажность там на 8—10% выше, чем в других точках этой зоны. В средней зоне, в излучине р. Белой и в Прикамье, встречаются моллюски, имеющие наиболее крупные раковины (17,9 мм); влажность здесь на 5—10% выше, чем на прилегающих территориях. Вероятно, фактор влажности в этом случае играет первостепенную роль.

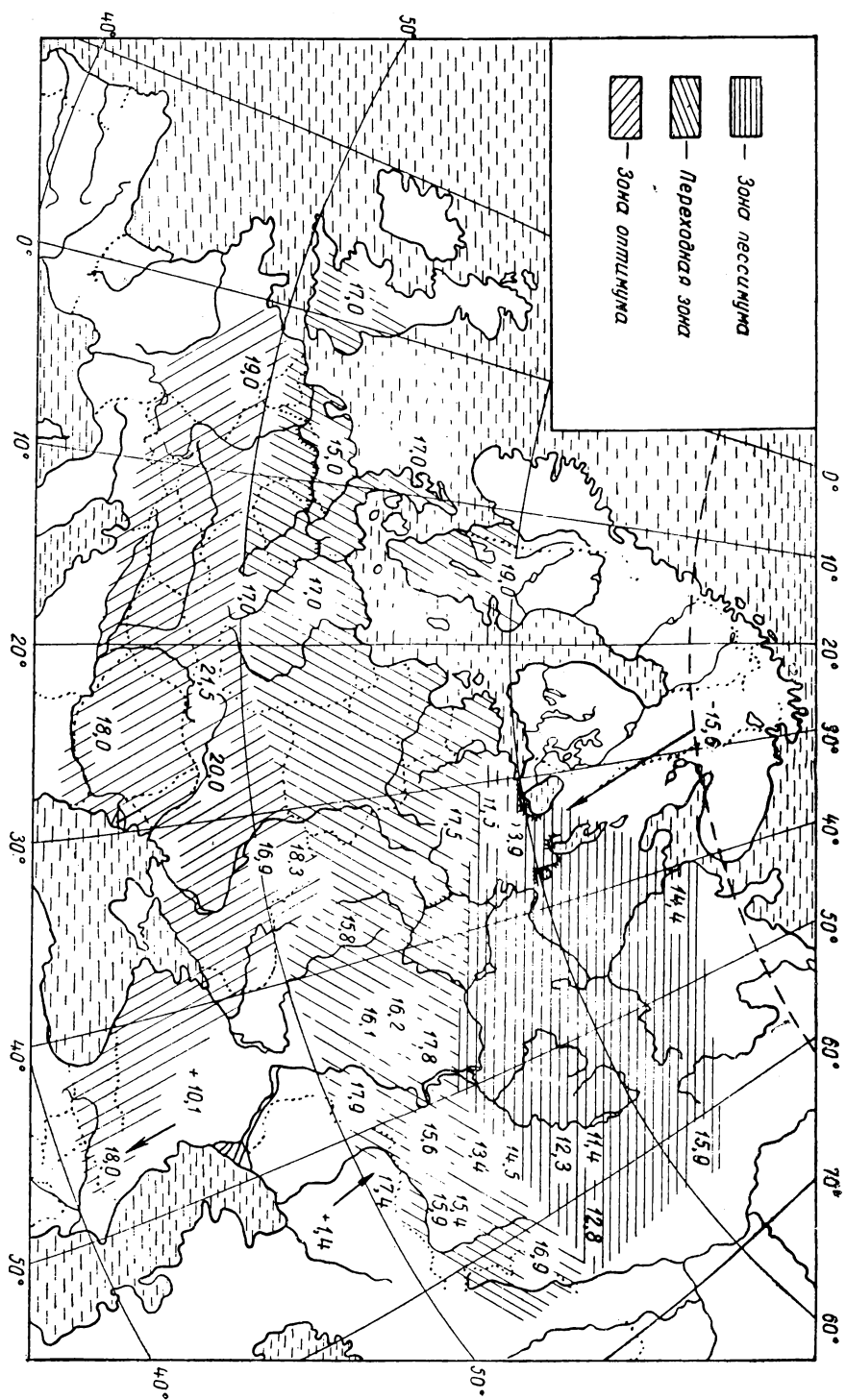


Рис. 1. Ареал *Br. fruitum*. Цифры — высота раковин (мм) и отклонения (%).

Для *Br. schrencki* мы использовали результаты исследований в районах Дальнего Востока, Забайкалья, Абакана, Томска, Енисея, Алтая, Архангельска и собранный нами материал на Алтае. Самые крупные раковины встречаются в Архангельской области и на Дальнем Востоке; в вымершей популяции на Алтае также встречена крупная раковина. Таким образом, зона оптимума подковообразно охватывает Восточную Сибирь, где раковины *Br. schrencki* на 2—3 мм меньше — 14,0 и 10,9 мм соответственно.

Что касается двух среднеазиатских видов, то самая крупная раковина *Br. lantzi* встречена в горной популяции, а *Br. almaatini*, наоборот, у подножья гор. Проследить какую-либо изменчивость в географическом плане по незначительному числу точек мы не могли. Вероятно, как уже отмечалось, первостепенную роль играют условия влажности.

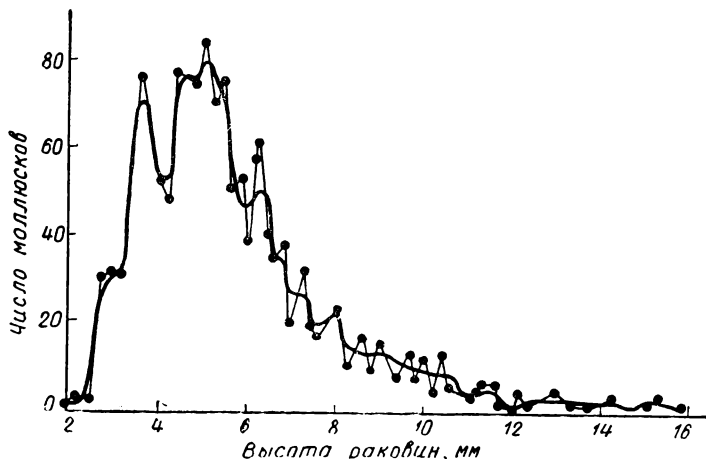


Рис. 2. Размерный состав моллюсков в сарапульской популяции. Измерения сгруппированы в классы по 0,2 мм. Жирная линия выполнена методом скользящей средней.

Этот же фактор подчеркивался и в публикациях предыдущих исследователей. Следовательно, изученные виды моллюсков в отношении размеров подчиняются правилу оптимума (Johnston, 1853; Rensch, 1932; Терентьев, 1970).

**Рост и прирост раковины.** Основополагающие данные по методике исследования роста содержатся в работе И. И. Шмальгаузена (1935). Сведения о росте моллюсков обобщены в работе К. М. Вилбура и Г. Овена (Wilbur, Owen, 1964), а краткие данные о росте двух дальневосточных видов *Bradybaena* приводит И. М. Лихарев (1948).

Определение возраста большинства животных представляет известные трудности. Однако для сравнения роста животных в естественных популяциях важно знать не абсолютный возраст, а возрастную структуру популяций, которую можно определить с достаточным приближением различными косвенными методами.

Одним из таких методов является распределение животных по размерам; каждая возрастная группа различается (статистически) по длине тела животных. Вследствие этого на кривой любого размерного показателя получается несколько вершин, каждая из которых соответствует определенной возрастной группе. Рис. 2 иллюстрирует распределение моллюсков в зависимости от высоты раковины в самой крупной

выборке одной из сарапульских популяций. Действительно, образуется несколько «крупных» вершин, а при изменении масштаба отчетливо проявляются «впадины». Таким образом, мы вправе считать, что имеется четыре, возможно, и пять возрастных групп в этой популяции. Если возрастную структуру популяции определять исходя из количества дефинитивных оборотов раковины, то получается аналогичная картина. Средние высоты раковин в каждой возрастной группе, определяемые такими способами, вполне сопоставимы между собой, и расхождения могут быть лишь в самой последней группе за счет очень малого числа моллюсков в ней. Кроме того, отличия молодых и старых животных выявляются по характеру устья, толщина раковины, а также по состоянию половой системы.

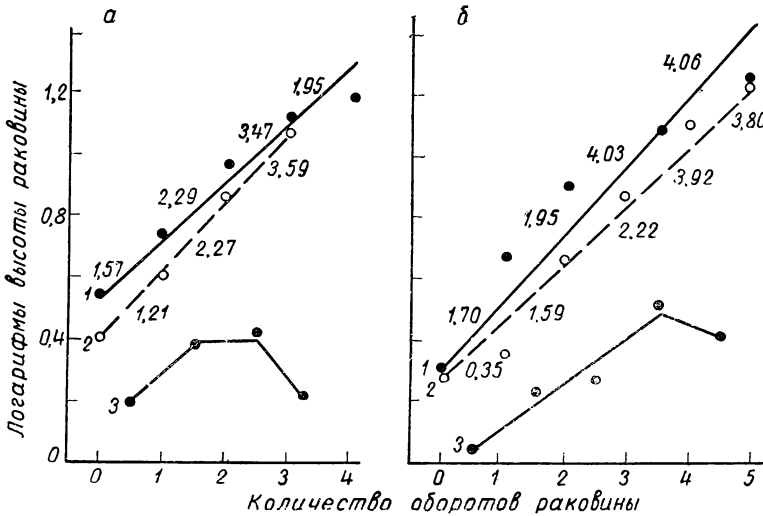


Рис. 3. Темп роста раковины моллюсков в высоту:

а. 1 — *Br. fruticum*; 2 — *Br. schrencki*; 3 — абс прирост *Br. fruticum*;  
б. 1 — *Br. almatini*; 2 — *Br. lantzi*; 3 — абс прирост *Br. lantzi*.  
Значение цифры абс. прироста — мм; цифры на графике — характеристика роста.

Чтобы проследить, как меняется рост раковины в среднем по виду от одной возрастной группы к другой, мы вычислили абсолютный и относительный прирост раковины в высоту<sup>1</sup> (рис. 3).

Абсолютный прирост вычислялся по формуле

$$\frac{B_2 - B_1}{t_2 - t_1},$$

где  $B_1$  и  $B_2$  — средняя высота раковины для каждой возрастной группы;  $t_1$  и  $t_2$  — возраст в начале и конце периода; в нашем случае  $t_2 - t_1$  всегда равно одному году. Относительный прирост определялся по формуле

$$\frac{B_2 \cdot 100\%}{B_1}.$$

В некоторых исследованиях идентифицируется относительный и процентуальный прирост, который вычисляется по формуле

$$\frac{B_2 - B_1}{B_1} \cdot 100\%.$$

<sup>1</sup> Все наши вычисления дают принципиально те же самые результаты и при анализе роста раковины в ширину.

Принципиальной разницы в закономерностях, получаемых по этим формулам, нет, так как

$$\frac{B_2}{B_1} \cdot 100\% - 100\% = \frac{B_2 - B_1}{B_1} \cdot 100\%.$$

Как видно из рис. 3, для *Br. fruticum* вначале абсолютный прирост очень высок (стадия 0—2 оборотов). Затем происходит его стабилизация (2—3 оборота); а под конец (3—4 оборота) — падение. У других видов проявляются такие же закономерности. Относительный прирост неуклонно снижается с возрастом. Объяснение такому темпу роста можно дать следующее. Раковина моллюсков до наступления половозрелости растет по принципу увеличения витков логарифмической спирали — в геометрической прогрессии. Это означает, что каждый последующий оборот<sup>2</sup> равен предыдущему, умноженному на какую-то постоянную величину, влияющую на прирост. На следующем этапе стабилизации прироста, то есть по достижении моллюсками половозрелости, каждый последующий оборот будет равен предыдущему плюс постоянная величина; рост идет в арифметической прогрессии. Наконец, в третий период (старения) происходит замедление постоянной величины прироста; каждый последующий оборот также увеличивается в арифметической прогрессии, но с учетом этого замедления. В целом рост раковины продолжается в течение всей жизни моллюска; если использовать логарифмический показатель, то по большей части точек его можно аппроксимировать прямой линией.

Воспользовавшись формулой «характеристики роста» (Чугунова, 1959), мы можем охарактеризовать как различные периоды, так и всю прямую роста в количественном отношении. Формула, преобразованная для нашего случая, имеет вид:

$$\frac{\lg B_2 - \lg B_1}{0,4343(t_2 - t_1)} B_1,$$

где 0,4343 — модуль перехода от натуральных к десятичным логарифмам; пояснение остальных величин было дано выше. Как видно из рис. 3, характеристика роста в период до половозрелости составляет для *Br. fruticum* незначительную величину (1,57), затем резко возрастает и в период половозрелости колеблется около 3,24; после этого она снова уменьшается почти до исходной величины (1,95). Таким образом, в течение жизни моллюска она непрерывно меняется, и эти изменения роста соответствуют определенным стадиям онтогенеза<sup>3</sup>.

При сравнении различных видов таким способом рекомендуется принимать во внимание только характеристику роста половозрелых животных. Поэтому проведем сравнение моллюсков всех видов в конце этой стадии. Наибольшее значение эта величина имеет у двух среднеазиатских видов (около 4,00). У двух других видов она меньше (около 3,50). В период до половой зрелости эта величина для всех видов меньше, чем в период половозрелости; затем происходит ее падение. У двух среднеазиатских видов период стабилизации роста происходит годом позже; по-видимому, и половозрелыми они становятся позже на год, чем два других вида. В целом можно заключить, что после наступления половозрелости рост среднеазиатских видов идет более быстрыми темпами и они достигают более крупных максимальных размеров (17,0—17,4 мм), чем два других вида (15,6 мм *Br. fruticum*).

<sup>2</sup> Вместе с эмбриональными раковина *Br. fruticum* и *Br. schrencki* будет иметь 5—6 оборотов, у других видов несколько больше.

<sup>3</sup> Определение характеристики роста производится только по средним величинам.

В заключение автор выражает благодарность И. М. Лихареву, В. С. Смирнову, А. И. Лазаревой, А. В. Покровскому за консультации.

Институт экологии растений и животных  
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию  
15 июня 1970 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Лихарев И. М. Моллюски Приморского края. Автореф. канд. дисс., Л., Зоологический ин-т АН СССР, 1948.
- Лихарев И. М. и Раммельмейер Е. С. Наземные моллюски фауны СССР. Определители, М.—Л., Изд. АН СССР, 1952, 43.
- Скворцов А. А. К фауне моллюсков Южного Казахстана. Тр. Казахского НИИ вет. ин-та, Алма-Ата, Казгосиздат, 1940, 3.
- Терентьев П. В. Влияние климатической температуры на размеры раковин наземных моллюсков. Зоол. журн., 1970, 49, 1.
- Увалиева Г. Фауна наземных моллюсков Южного Алтая. Тр. Ин-та зоологии АН Каз. ССР, Алма-Ата, 1963, 19.
- Цветков Б. Н. Правые и левые формы моллюска *Fruticicola lantzi* и их географическое распространение. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1938, 47, вып. 5—6.
- Цветков Б. Н. Изменчивость *Fruticicola lantzi* Lindh. (*Mollusca, Pulmonata*). Сб. трудов гос. зоологического музея МГУ, М., 1941, 6.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб, М., Изд. АН СССР, 1959.
- Шмальнаяузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. Сб. Рост животных, М.—Л., Госиздат биол. и мед. лит-ры, 1935.
- Vakowski J. Mieczaki. Lwów., 1892.
- Berger L. Mieczaki pogranicza Wielkopolski Slaska i jury Krakowsko—Wielunskiej. Poznań. tow. prz. nauk, wydział mat.—prz. prac. Kom. biol., 1961, 25, 1.
- Dybowski W. Studien über die Binnenmollusken des Amur-Gebietes. Nachrbl. d. deutsch. Malak. Ges., 1901, 33, 9—10.
- Ehrmann P. Weichtiere. Die Tierwelt Mitteleuropas, Leipzig, 1933, 2, 1.
- Ellis A. E. British snails. Oxford, 1926.
- Frömming E. Untersuchungen über die Nahrungstoffe von *Eulota fruticum* (Müll.). Arch. Moll., 1939, 71, 2—3.
- Frömming E. Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. Berlin, 1954.
- Germain L. Mollusques terrestres et fluviatiles. Faune de France, 1930, 21, 1.
- Gerstfeldt G. Ueber Land-und Süswasser Mollusken Sibiriens und des Amur-Gebietes. Mém. Sav. étrang. St.-Petersburg, 1859, 9.
- Grossu A. V. Mollusca. Fauna Rep. Popul. Romine. Ed. Acad. R. P. R., 1955, 3, 1.
- Jonston G. Einleitung in die Konchyliologie. Stuttgart, 1853.
- Künkel K. Zur Biologie von *Eulota fruticum* (Müll.). Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere, 1928, 45.
- Lindholm W. A. Neue Landschnecken aus dem Russischen Zentralasien. Arch. Naturg., 1927, 92.
- Lozek V. Klic Českosloveských Mekkýsu. Bratislava, 1956.
- Mandahl-Barth G. Ferskvands blöddyr. Danmarks fauna. Kobenhavn, 1949, 54, 3.
- Mermod G. Gastropodes. Cat. Invertebres de la Suiss. Geneve, 1930, 18.
- Middendorff A. Th. Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens. St.-Petersburg, 1851, 2, 1.
- Müller O. F. Vermium terrestrium et fluviatilium. Succincta Historia. Haunia et Lipsiae, 1774.
- Rensch B. Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere, Berlin, 1932, 25.
- Schrenck L. Mollusken des Amurlandes und des Nordjapanischen Meeres, 1867, 2.
- Sóos L. Csigak. Fauna Hung., Budapest, 1959, 41, 2.
- Steenberg C. M. Blöddyr Danmarks Fauna. Kobenhavn, 1911.
- Taylor J. W. Monograph of the Land a Freshwater Mollusca of the British Isles., 1909, 16, 6—7.
- Ulicny I. Mekkýsu Cesti Gastr. Praze, 1893, 2.
- Urbański I. Beiträge zur Molluskenfauna Bulgariens. Bull. Soc. Amis. Sci. let. Poznań, 1960, Ser. D, 1.
- Westerlund C. A. Fauna der in der paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. Lund, 1889.
- Wilbur K. M., Owen G. Growth. Physiol. Mollusca. N. Y.—Ld., 1964, 1.