

УДК: 564.38.591.471.24

К. В. Земоглядчук

Республиканское унитарное предприятие «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию», ул. Тимирязева 1, 222160 Жодино, Республика Беларусь, konstantinz@bk.ru

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИН НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ (PULMONATA, STYLOMMATOPHORA): НАИБОЛЕЕ РАСПРОСТРАНЕННЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ И ПОДГРУППЫ

Работа основана на анализе морфологических признаков раковин у 511 видов наземных моллюсков из 149 родов и 50 семейств. Наибольшее число изученных видов принадлежит семействам Hygromiidae и Enidae. На основе таких морфологических признаков раковины, как её форма, размер и скульптура поверхности, а также форма устья и форма пупка, среди наземных моллюсков (Pulmonata, Stylommatophora) определены 6 наиболее часто встречающихся морфологических групп, каждая из которых дополнительно разделена на подгруппы. Наибольшим количеством подгрупп характеризуются группы наземных моллюсков, имеющие раковину дисковидной (6 подгрупп) и низкокониической формы (5 подгрупп).

Для каждой из морфологических групп раковин выделены статистически значимые варианты сочетаний признаков. Установлено, что форма раковины достаточно слабо зависит от её размера: каждый из рассмотренных типов раковины включает в себя мелкие, средние и крупные формы. Между тем с формой раковины достаточно сильно связаны форма её пупка и форма устья.

Установлено, что раковины низкокониической формы обладают наиболее пластичным комплексом признаков. Это становится возможным за счёт того, что геометрия низкокониической раковины может изменяться за счёт степени вертикального или горизонтального переноса оборота. Выявлено, что между различными элементами раковины внутри этой группы существует связь умеренной силы. При этом сильнее всего между собой связаны такие элементы, как тип скульптуры, форма устья и форма пупка. Самыми консервативными в плане вариации морфологических признаков являются раковины веретеновидной и цилиндрической форм.

Ключевые слова: наземные моллюски; мировая фауна; морфология; раковина; жизненные формы.

Рис. 37. Табл. 4. Библиогр.: 21 назв.

K. V. Zemoglyadchuk

The Republican Unitary Enterprise "Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Agriculture, 1 Timiryazev str., Zhodino, the Republic of Belarus, konstantinz@bk.ru

MORPHOLOGY OF TERRESTRIAL MOLLUSKS SHELLS (PULMONATA, STYLOMMATOPHORA): THE MOST COMMON MORPHOLOGICAL GROUPS AND MORPHOLOGICAL SUBGROUPS

The work is based on the analysis of morphological features of the shell of 511 species of terrestrial mollusks from 149 genera and 50 families. The largest number of the examined species belong to the families Hygromiidae and Enidae. Based on such morphological characteristics of the shell as its shape, size and surface sculpture, as well as the shape of the aperture and umbilicus, 6 main morphological groups of the shell were identified among terrestrial mollusks (Pulmonata, Stylommatophora). Each group was further divided into subgroups. The largest number of subgroups is characteristic of the groups of shells of discoid (6 subgroups) and low conical (5 subgroups) shapes.

Statistically significant combinations of features were established for each of the identified groups. It was found that the shape of the shell hardly depends on its size: each of the considered types of shell can include small, medium and large forms. Meanwhile, the shape of the umbilicus and mouth is quite strongly associated with the shape of the shell.

It is established that shells of a low-conical form have the most plastic complex of features. This becomes possible due to the fact that the geometry of a low-conical shell can change due to both the degree of the vertical transfer of the whorl and the degree of the horizontal one. It is revealed that there is a moderately strong connection between various elements of the shell within this group. At the same time, elements such as the type of sculpture, the shape of the aperture and the umbilicus are most closely connected with each other. The most conservative in terms of variation of morphological parameters are shells of spindle-shaped and cylindrical forms.

Key words: terrestrial mollusks; world fauna; morphology; shell; life-forms.

Fig. 37. Table 4. Ref.: 21 titles.

Введение. Раковины наземных моллюсков отличаются широким разнообразием форм, размеров, скульптуры поверхности и других морфологических особенностей. Внешние признаки раковины могут быть сильно изменчивыми даже среди представителей одного вида. Так, сильную степень внутривидовой изменчивости можно наблюдать у некоторых представителей семейства Bradybaenidae, например, *Ainohelix editha* (A. Adams, 1868) и *Fruticicola plectotropis* (Tzvetkov, 1941) [1; 2].

В настоящее время существует несколько классификаций раковин наземных моллюсков по их форме. В русскоязычной научной литературе это прежде всего классификация И. М. Лихарева и А. А. Шилейко, согласно которой выделяется 28 вариантов формы раковин [3; 4]. Классификация раковин моллюсков Н. Н. Акримовского включает 26 вариантов [5]. Некоторые авторы выделяют только 4—8 таких вариантов [6; 7].

Очевидно, что кроме непосредственного разбиения раковин на группы по особенностям их морфологических признаков нужно ещё определить, насколько часто встречается та или иная группа в мировой фауне. Это имеет важное значение для исследований, направленных на анализ их жизненных форм. Однако до настоящего времени такая работа не проводилась.

Цель данной работы — на основании анализа более чем 500 видов наземных моллюсков установить их преобладающие морфологические группы, выделенные по форме раковин, и на основании связанных с ними устойчивых комплексов признаков выделить соответствующие морфологические подгруппы. Достижение поставленной цели в дальнейшем позволит установить жизненные формы наземных моллюсков, входящих в состав данной выборки.

Материалы и методы исследования. Работа основана на анализе морфологических признаков раковины наземных моллюсков в выборке, включающей 511 видов из 149 родов и 50 семейств. Были рассмотрены представители следующих семейств: Acavidae, Achatinellidae, Achatinidae, Acrididae, Alycaeidae, Amastridae, Argnidae, Ariophantidae, Bothriembryontidae, Bradybaenidae, Camaenidae, Caryodidae, Cerastidae, Charopidae, Chondrinidae, Chronidae, Clausiliidae, Cochlicopidae, Cyclophoridae, Diapheridae, Diplommatinidae, Dyakiidae, Ellobiidae, Endodontidae, Enidae, Ferussaciidae, Gastrocoptidae, Geomitridae, Haplotrematidae, Helicidae, Helicodontidae, Hygromiidae, Lauriidae, Orthalicidae, Partulidae, Pleurodontidae, Polygyridae, Pupillinidae, Pupinidae, Rhytididae, Spelaodiscidae, Streptaxidae, Strobilopsidae, Succineidae, Thysanophoridae, Urocoptidae, Valloniidae, Vertiginidae, Vitrinidae, Zonitidae.

Проанализированы как собственные сборы, проведённые на территории Беларуси, так и специализированные литературные источники, включающие характеристики наземных моллюсков из различных регионов планеты [3—13]. Рисунки, приведённые в данной публикации, были сделаны нами на основе рисунков и фотографий из перечисленных выше источников: рисунки 2—7 [3], 12—37 [3—13].

Критерием включения видов в состав анализируемой выборки служило наличие данных об их биотопической и стациальной приуроченности, что фактически определило её случайный состав с точки зрения морфологических особенностей раковин моллюсков.

При определении формы раковины использована классификация И. М. Лихарева [3].

По своему наибольшему размеру рассмотренные нами раковины были условно разделены на четыре категории: очень мелкие, мелкие, средние и крупные (таблица 1). Для раковин, чья высота равна ширине или превышает её, за наибольший размер принималась высота раковины. У раковин, чья высота была меньше ширины, — ширина раковины.

Т а б л и ц а 1. — Шкала оценки размера раковины

T a b l e 1. — Scale for assessing the shell size

Размер раковины, мм	1—3	4—6	7—12	> 12
Группа	Очень мелкая	Мелкая	Средняя	Крупная

Степень сопряженности определена между такими признаками раковины, как ее форма и размер, форма устья раковины, форма пупка и тип скульптуры раковины.

Степень сопряженности между этими признаками рассчитывалась при помощи показателя Пирсона:

$$K_p = \sqrt{1 - \frac{1}{\sum \sum \frac{n_{ij}^2}{n_{xi}n_{yj}}}},$$

где K_p — коэффициент взаимной сопряженности Пирсона;

n_{ij} — частота появления пары случайных величин (x, y) в (i, j) -й клетке корреляционной таблицы. То есть количество видов, обладающих одновременно i -м вариантом признака y и j -м вариантом признака x [14];

n_{xi} — частота появления случайной величины x в i -й группе. В нашем случае — это количество видов моллюсков, обладающих любым из вариантов признака y и i -м вариантом признака x : $n_{xi} = \sum_{j=0}^{m_y} n_{ij}$, где m_y — число групп случайной величины y . Эта величина соответствует количеству вариантов второго из анализируемых элементов раковины;

n_{yj} — частота появления случайной величины y в j -й группе. Это количество видов моллюсков, обладающих любым из вариантов признака x и j -м вариантом признака y , $n_{yj} = \sum_{i=0}^{m_x} n_{ij}$, где m_x — число групп случайной величины x . В данной публикации эта величина соответствует количеству вариантов первого из двух элементов раковины, между которыми нужно определить степень сопряженности.

Статистическая значимость коэффициента взаимной сопряженности Пирсона на основе t -критерия Стьюдента рассчитывалась по формуле

$$t = \frac{r\sqrt{n-2}}{\sqrt{1-r^2}},$$

где t — расчётный t -критерий Стьюдента;

r — коэффициент взаимной сопряженности Пирсона;

n — количество проанализированных видов моллюсков.

Чтобы автоматизировать расчёт значений индекса Пирсона, нами был создан скрипт на языке программирования Python [15]. Для оценки степени сопряженности между различными элементами раковины использовалась шкала Чеддока [16]. Градации классов шкалы Чеддока приведены в таблице 2.

Т а б л и ц а 2. — Шкала оценки степени сопряженности (согласно Чеддоку)

T a b l e 2. — Scale for assessing the degree of correlation according to Chaddock

Индекс Пирсона	0,1—0,3	0,3—0,5	0,5—0,7	0,7—0,9
Связь	Слабая	Умеренная	Заметная	Высокая

Результаты исследования и их обсуждение. Среди использованных для анализа видов моллюсков наибольшее количество принадлежит 16 семействам. Наибольшее число их видов относится к семействам Hygromiidae и Enidae. Суммарно на эти семейства приходится 103 вида (рисунок 1). Остальные семейства представлены менее чем 10 видами каждое.

Большинство из этих семейств характеризуются обширными ареалами, их представители распространены во многих регионах земного шара. С другой стороны, ряд видов наземных моллюсков входят в семейства, которые приурочены лишь к отдельным регионам Земли: Северной Америке — Polygiriidae [17], Юго-Восточной Азии — Cyclophoridae [18], Camaenidae, Ariophantidae [19] или Южной Африке — Rhytididae [20].

Анализ показал, что среди 28 вариантов форм раковин, выделенных И. М. Лихаревым, наибольшее количество видов наземных моллюсков обладает раковиной низкоконической формы (рисунок 2). Доля этих видов составила 26,4 % (рисунок 8). Кроме видов с низкоконической раковиной также выделяются виды, обладающие раковиной дисковидной, веретеновидной, высококонической и низкокубареvidной формы (рисунки 3—7). Однако их доля составляет лишь 5,7—8,9 % (см. рисунок 8).

Всего в вышеперечисленные группы вошли 307 видов наземных моллюсков. Остальные виды, доля которых в выборке не превышает 5 %, были включены нами в категорию «иные». Суммарная доля этих видов составила 39,4 %.

Расчёт степени взаимной сопряженности между признаками раковины показал, что из всех признаков с её формой сильнее всего связаны такие, как форма устья и форма пупка (таблица 3). Согласно шкале Чеддока, степень связи между этими признаками можно охарактеризовать как высокую (см. таблицу 2).

Степень связи между формой раковины и остальными её признаками достаточно умеренная (см. таблицу 3).

Таким образом, для каждого варианта формы раковины существует свой набор характерных вариантов формы её пупка и формы устья.

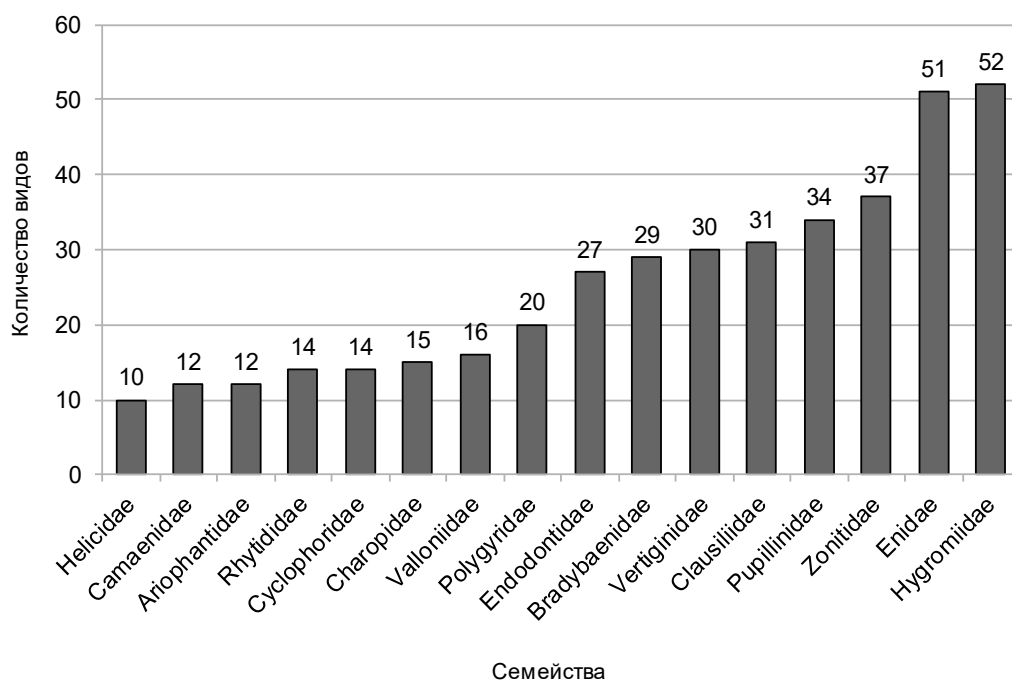
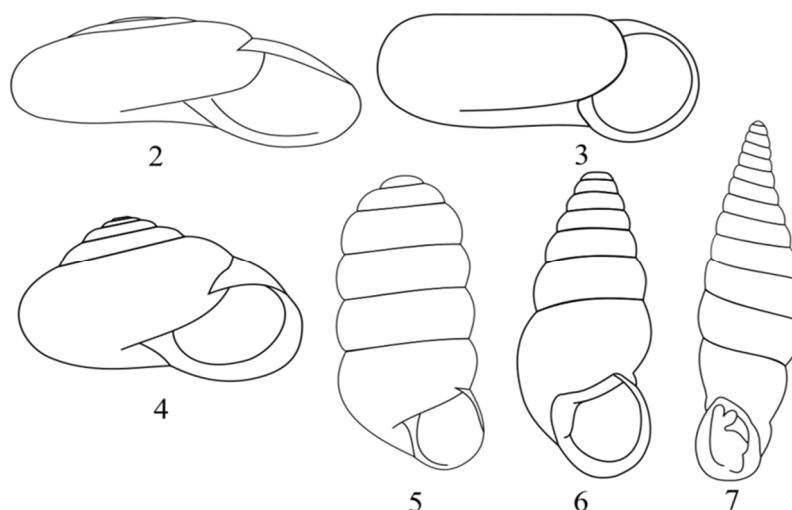


Рисунок 1. — Количество видов наземных моллюсков в некоторых исследованных семействах

Figure 1. — The number of species in some examined terrestrial snail families



Рисунки 2—7. — Наиболее распространённые формы раковин изученных наземных моллюсков: 2 — низкокони́ческая; 3 — дискови́дная; 4 — низкокуба́реви́дная; 5 — цилиндри́ческая; 6 — высококони́ческая; 7 — веретенови́дная

Figures 2—7. — The most distributed terrestrial snail shell shapes: 2 — depressed; 3 — discoidal; 4 — subglobose; 5 — cylindrical; 6 — high-conical; 7 — spindle-shaped

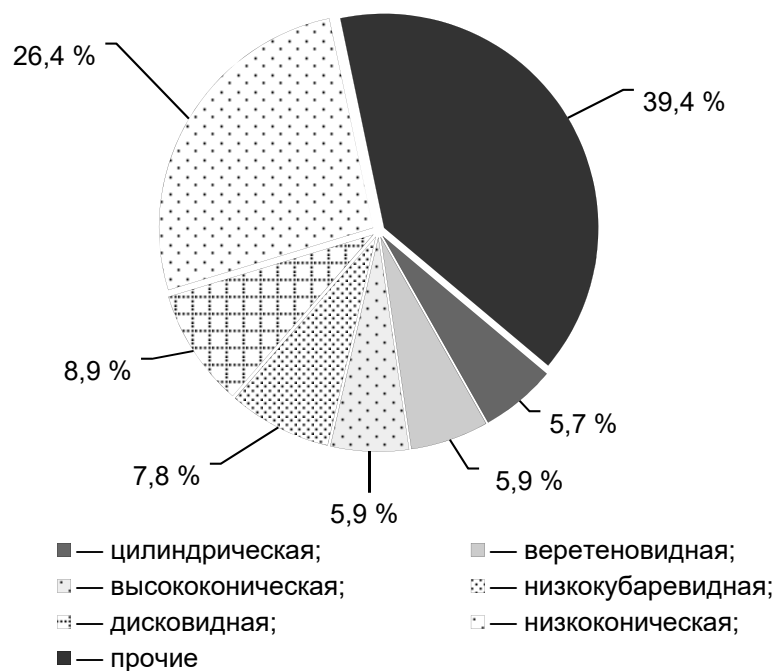


Рисунок 8. — Доля видов наземных моллюсков с раковиной определённой формы

Figure 8. — The part of terrestrial snail species with shells of a certain shape

Т а б л и ц а 3. — Степень связи между различными элементами раковины

T a b l e 3. — The connection degree between different shell elements

Признак*	Размер раковины	Тип скульптуры поверхности раковины	Форма устья	Форма пупка
Форма раковины	0,53	0,60	0,77	0,70
Размер раковины	—	0,51	0,46	0,43
Тип скульптуры поверхности раковины	—	—	0,57	0,59
Форма устья	—	—	—	0,64

Примечание — здесь и далее в таблицах * — степень связи между признаками у раковины низкокубареvidной формы не приводится, так как слишком малое разнообразие признаков у таких раковин в выборке не позволило вычислить её значение.

На основе рассчитанной нами степени связи между отдельными элементами раковины можно описать те устойчивые комплексы признаков, которые присутствуют у представителей шести выделенных нами морфологических групп (из числа 28 групп, обозначенных ранее И. М. Лихаревым в его классификации).

Раковины низкокониической формы — это, как говорилось выше, самый распространённый тип (см. рисунок 2).

Установлено, что между различными элементами раковины внутри этой группы существует связь умеренной силы. При этом сильнее всего между собой связаны такие элементы, как тип скульптуры, форма устья и форма пупка (таблица 4).

Т а б л и ц а 4. — Степень связи между элементами раковины наиболее распространённых форм

T a b l e 4. — The connection degree between the elements of the most common forms of shells

Форма раковины*	Признак	Тип скульптуры поверхности раковины	Форма устья	Форма пупка
Низкокониическая	Форма раковины	0,51	0,42	0,52
	Тип скульптуры поверхности раковины	—	0,69	0,67
	Форма устья	—	—	0,67
Дисковидная	Размер раковины	0,61	0,76	0,35
	Тип скульптуры поверхности раковины	—	0,46	—
	Форма устья	—	—	0,35
Высококониическая	Размер раковины	0,82	0,50	0,78
	Тип скульптуры поверхности раковины	—	0,44	0,78
	Форма устья	—	—	0,75
Веретеновидная	Размер раковины	0,60	0,49	—
	Тип скульптуры поверхности раковины	—	0,82	—
Цилиндрическая	Размер раковины	0,73	0,75	—
	Тип скульптуры поверхности раковины	—	0,73	—

Опираясь на связь между этими тремя элементами, можно описать внешний вид раковин из этой группы следующим образом. Устье у таких раковин чаще всего круглое или овальное (рисунок 9), причём раковины с круглым устьем имеют скульптуру в виде грубых рёбер, а раковины с овальным — в виде тонкой или равномерной исчерченности. Раковины же с полулунным устьем либо гладкие, либо покрыты тонкой ребристостью.

Пупок у низкокониических раковин может быть различной формы, но в большинстве случаев перспективный или воронковидный, четко выражен и лишь иногда узкий или отсутствует вовсе (рисунок 10).

Отсутствие пупка связано либо с формированием устья полулунной формы, как, например, в семействе Ariophantidae, либо с резким опущением последнего оборота у взрослой особи, как у некоторых Bradybaenidae. Точковидный или воронковидный пупок образуется, если у моллюска развивается большое горизонтально-вытянутое устье овальной формы. Это может происходить у Zonitidae либо Vitrinidae.

Среди представителей этой группы крупные виды встречаются очень редко: практически половина (48 %) всех видов — это мелкие формы из 10 семейств, главным образом Zonitidae, Endodontidae, Hygromiidae, Ariophantidae, Cyclophoridae (рисунок 11).

Кроме того, среди моллюсков с низкокониической раковиной есть очень мелкие виды и виды среднего размера. Так, виды очень мелкого размера из этой морфологической группы входят в состав 4 семейств: Endodontidae, Gastrodontidae, Valloniidae, Zonitidae, а раковины среднего размера имеют виды из 12 семейств, главным образом Hygromiidae и Bradybaenidae.

Таким образом, среди наземных моллюсков с низкокониической раковиной можно выделить следующие морфологические подгруппы:

1) виды среднего размера с круглым или овальным устьем и скульптурой в виде исчерченности (рисунок 12);

2) виды среднего размера с круглым или овальным устьем и скульптурой в виде ребристости (рисунок 13);

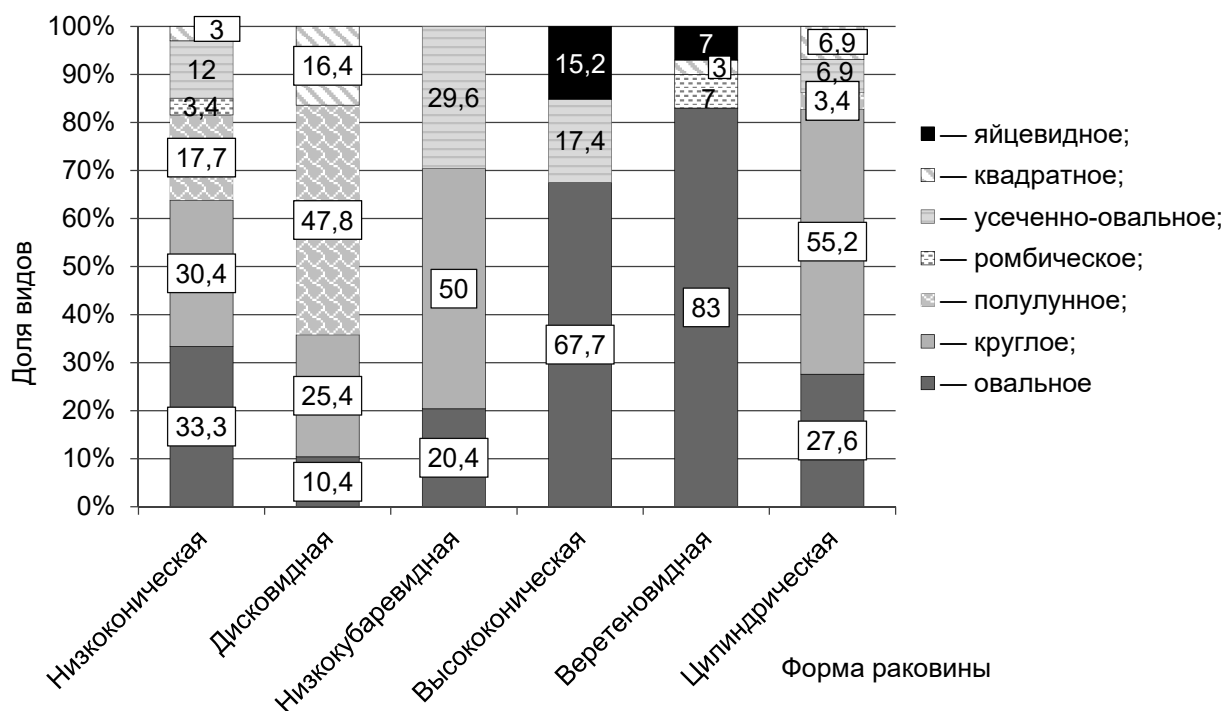


Рисунок 9. — Соотношение раковин с разной формой устья среди видов наземных моллюсков, обладающих раковинами различной формы

Figure 9. — The ratio of shells with different aperture shapes among species of terrestrial mollusks with shells of different shapes

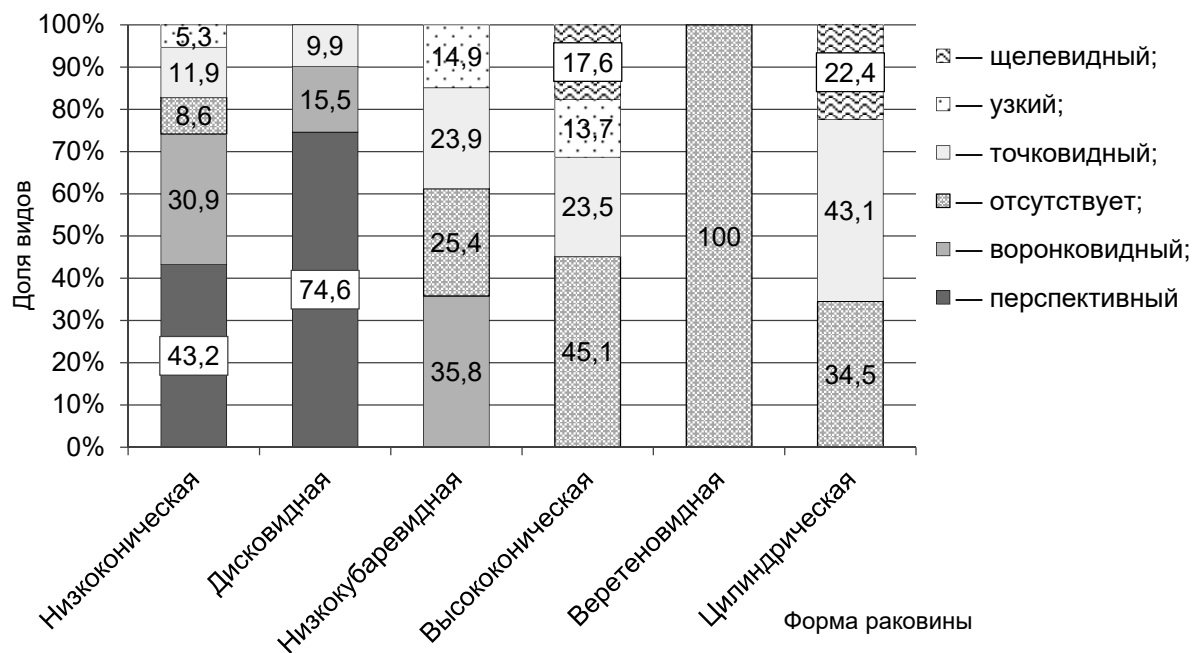


Рисунок 10. — Соотношение раковин с разной формой пупка среди видов наземных моллюсков, обладающих раковиной различной формы

Figure 10. — The ratio of shells with different umbiculus shapes among species of terrestrial mollusks with a shell of different shapes

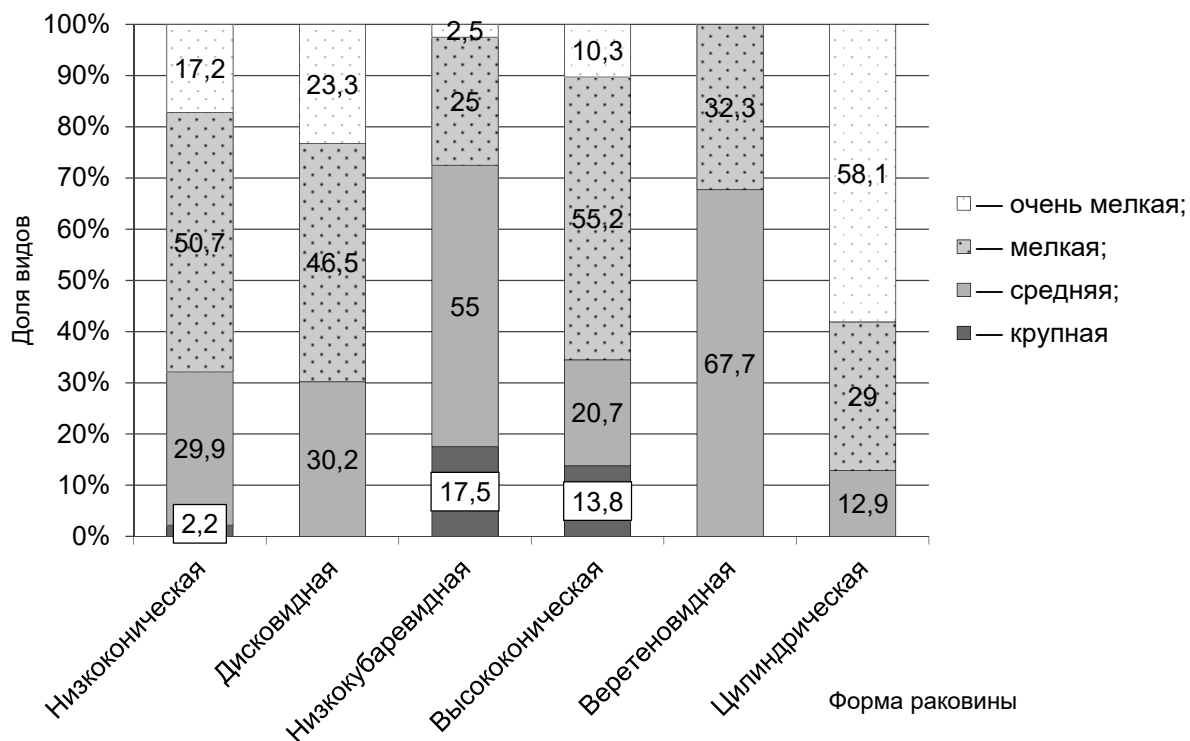
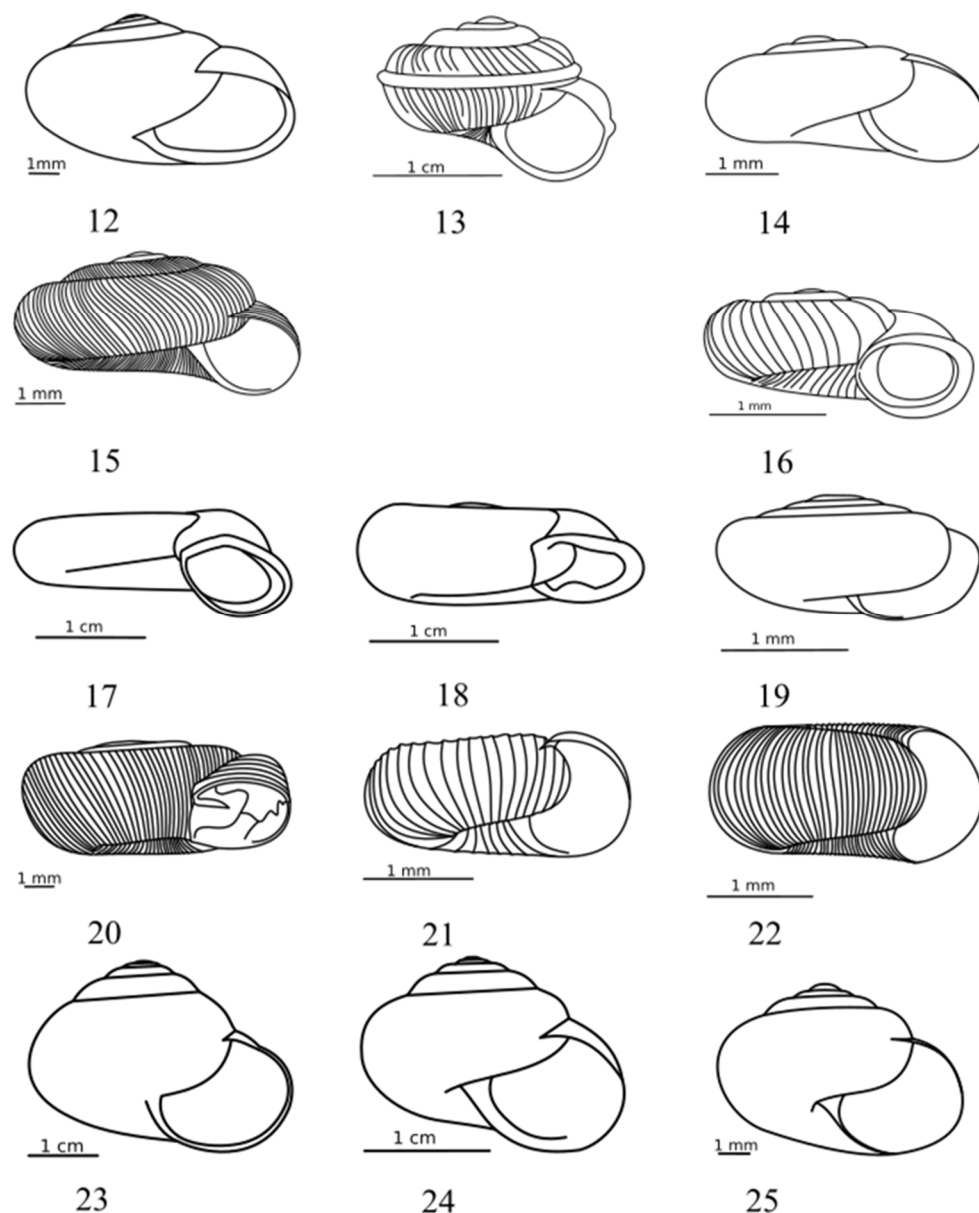


Рисунок 11. — Соотношение размерных групп среди видов наземных моллюсков, обладающих раковиной различной формы

Figure 11. — The ratio of size groups among species of terrestrial mollusks with a shell of various shapes



Рисунки 12—25. — Морфологические группы моллюсков на примере некоторых видов I: 12 — *Monacha carthusiana* (Müller, 1774); 13 — *Kalitinaia crenimargo* (Pfeiffer, 1847); 14 — *Nesovitrea hammonis* (Strom, 1765); 15 — *Discus ruderatus* (Hartmann, 1821); 16 — *Vallonia costata* (Müller, 1774); 17 — *Pterocyclos tenuilabiatus* (Metcalf, 1851); 18 — *Corilla gudei* Sykes, 1897; 19 — *Vitrea contracta* (Westerlund, 1871); 20 — *Daedalochila troostiana* (I. Lea, 1838); 21 — *Allocharopa kershawi* (Petters, 1879); 22 — *Cavellioropa huttoni* (Suter, 1890); 23 — *Karadachia bocageana* (Crosse, 1864); 24 — *Leucozonella rubens* (E. von Martens, 1874); 25 — *Plicasteria lubomirski* (Ślósarski, 1881)

Figures 12—25. — Morphological groups of terrestrial mollusks on the example of some species I: 12 — *Monacha carthusiana* (Müller, 1774); 13 — *Kalitinaia crenimargo* (Pfeiffer, 1847); 14 — *Nesovitrea hammonis* (Strom, 1765); 15 — *Discus ruderatus* (Hartmann, 1821); 16 — *Vallonia costata* (Müller, 1774); 17 — *Pterocyclos tenuilabiatus* (Metcalf, 1851); 18 — *Corilla gudei* Sykes, 1897; 19 — *Vitrea contracta* (Westerlund, 1871); 20 — *Daedalochila troostiana* (I. Lea, 1838); 21 — *Allocharopa kershawi* (Petters, 1879); 22 — *Cavellioropa huttoni* (Suter, 1890); 23 — *Karadachia bocageana* (Crosse, 1864); 24 — *Leucozonella rubens* (E. von Martens, 1874); 25 — *Plicasteria lubomirski* (Ślósarski, 1881)

3) мелкие виды с овальным устьем и скульптурой в виде исчерченности (рисунок 14);

4) мелкие виды с круглым или овальным устьем и скульптурой в виде ребристости (рисунок 15);

5) виды очень мелкого размера с круглым устьем и скульптурой в виде тонкой исчерченности, тонкой ребристости или ребристости (рисунок 16).

Среди этих подгрупп преобладают мелкие виды, раковина которых имеет овальное устье и покрыта скульптурой в виде исчерченности.

В целом раковина представителей этой группы обладает высокой пластичностью в отношении размера и пропорций своих элементов. Это позволяет ожидать, что виды моллюсков с низкокониической раковиной могут относиться к нескольким жизненным формам, выделение которых планируется нами в последующей работе.

Среди наземных моллюсков раковины дисковидной и низкокубареvidной формы распространены не так широко, как низкокониические: суммарная доля видов, имеющих раковины этого типа, составляет 16,7 % (см. рисунок 8) от общего количества рассмотренных видов.

У раковин дисковидной формы наблюдается высокая степень связи между их размером и формой устья (см. таблицу 4), из чего можно заключить, что эти элементы образуют для дисковидных раковин устойчивый комплекс признаков.

Среди моллюсков с дисковидной раковиной нет крупных форм, а очень мелкие виды, виды мелкого и среднего размеров встречаются примерно в равной степени (см. рисунок 11). Так, по 4—5 мелких и 1—2 очень мелких вида входят в состав семейств *Zonitidae* и *Helicodiscidae*. Мелкие виды есть также в семействах *Charopidae* и *Polygyridae*, а очень мелкие — в семействе *Valloniidae*. Наконец, виды с дисковидной раковиной среднего размера являются представителями семейств *Rhytididae*, *Cyclophoridae*, *Naplotrematidae* и *Hygromiidae*.

Внутри данной морфологической группы можно выделить шесть подгрупп:

1) виды с раковиной среднего размера с круглым устьем, перспективным пупком и скульптурой в виде тонкой исчерченности (рисунок 17);

2) виды с раковиной среднего размера с квадратным устьем, перспективным пупком и скульптурой в виде ребристости (рисунок 18);

3) виды с раковиной мелкого размера с полулунным устьем, перспективным пупком и скульптурой в виде тонкой исчерченности (рисунок 19);

4) раковины мелкого размера с полулунным устьем, перспективным пупком и скульптурой в виде ребристости (рисунок 20);

5) очень мелкие виды с круглым устьем, перспективным пупком и скульптурой в виде ребристости (рисунок 21);

6) очень мелкие виды с полулунным устьем, перспективным пупком и скульптурой в виде ребристости (рисунок 22).

Доля представителей каждой из этих подгрупп в совокупности рассмотренных нами видов с дисковидной раковиной составила 10,0—38,2 %. Наиболее же распространёнными являются мелкие виды с полулунным устьем и скульптурой в виде исчерченности.

Таким образом, характерными чертами раковин дисковидной формы являются перспективный пупок и устье, чаще всего полулунной формы.

Среди наземных моллюсков с низкокубареvidной раковиной половина всех видов имеют средние размеры (55 %), четвертая часть (25 %) — это крупные виды, а вот виды очень мелкого размера достаточно редки (см. рисунок 11). Что касается формы устья раковины, то большинство видов с низкокубареvidной раковиной обладают круглым (50 %) или усеченно-овальным (29,6 %) устьем (см. рисунок 9).

Внутри данной группы можно выделить три морфологические подгруппы:

1) виды крупных размеров с круглым устьем и скульптурой в виде неравномерной исчерченности или морщинистости (рисунок 23);

2) виды средних размеров с круглым или овальным устьем и скульптурой в виде неравномерной исчерченности или морщинистости (рисунок 24);

3) мелкие виды с круглым устьем и скульптурой в виде морщинистости или неравномерной исчерченности (рисунок 25).

Таким образом, раковины представителей этих трёх подгрупп отличаются только размерами, а по всем остальным чертам они сходны, наиболее же многочисленная подгруппа — это виды средних размеров с круглым устьем и скульптурой в виде исчерченности. Однообразие морфологических признаков внутри данной группы не позволило нам вычислить значения индексов приуроченности между ними.

По особенностям своей морфологии группа раковин высококонической формы распадается на несколько чётких морфологических подгрупп. Об этом говорит то, что различные элементы раковины её представителей имеют высокую степень связи друг с другом (см. таблицу 4).

Большинство наземных моллюсков с высококонической раковиной — это мелкие виды, на втором месте по распространённости стоят виды среднего размера. Крупных или очень мелких видов немного (см. рисунок 11).

Основу этой группы моллюсков составляют представители семейства Enidae. Большинство из них (43 %) имеют средние размеры. Однако среди Enidae есть как крупные, так и мелкие виды. Например, средние размеры имеет *Ena montana* (Draparnaud, 1801), крупные — *Napaeopsis hohenackeri* (Pfeiffer, 1848), а мелкие — *Peristoma merduenianum* (Krynicky, 1833). Крупными и средними размерами раковины характеризуются и представители семейства Bulimulidae, например, *Liguus fasciatus* (Müller, 1774). Среди моллюсков с высококонической раковиной мелкого размера наибольшее количество видов (50 %) — это представители семейства Pupillinidae.

Что касается формы устья и пупка, то раковины из этой морфологической группы достаточно однообразны по этим признакам. В большинстве случаев высококонические раковины имеют овальное устье, иногда усеченно-овальное или яйцевидное, однако два последних типа устья можно рассматривать как результат некоторого отклонения от устья овальной формы (см. рисунок 9). Пупок у раковин высококонической формы либо отсутствует вовсе, либо очень узкий — щелевидный или точковидный (см. рисунок 10).

Таким образом, внутри данной группы видов выделяются следующие морфологические подгруппы:

1) виды крупного размера с яйцевидным устьем и скульптурой в виде слабой исчерченности (рисунок 26);

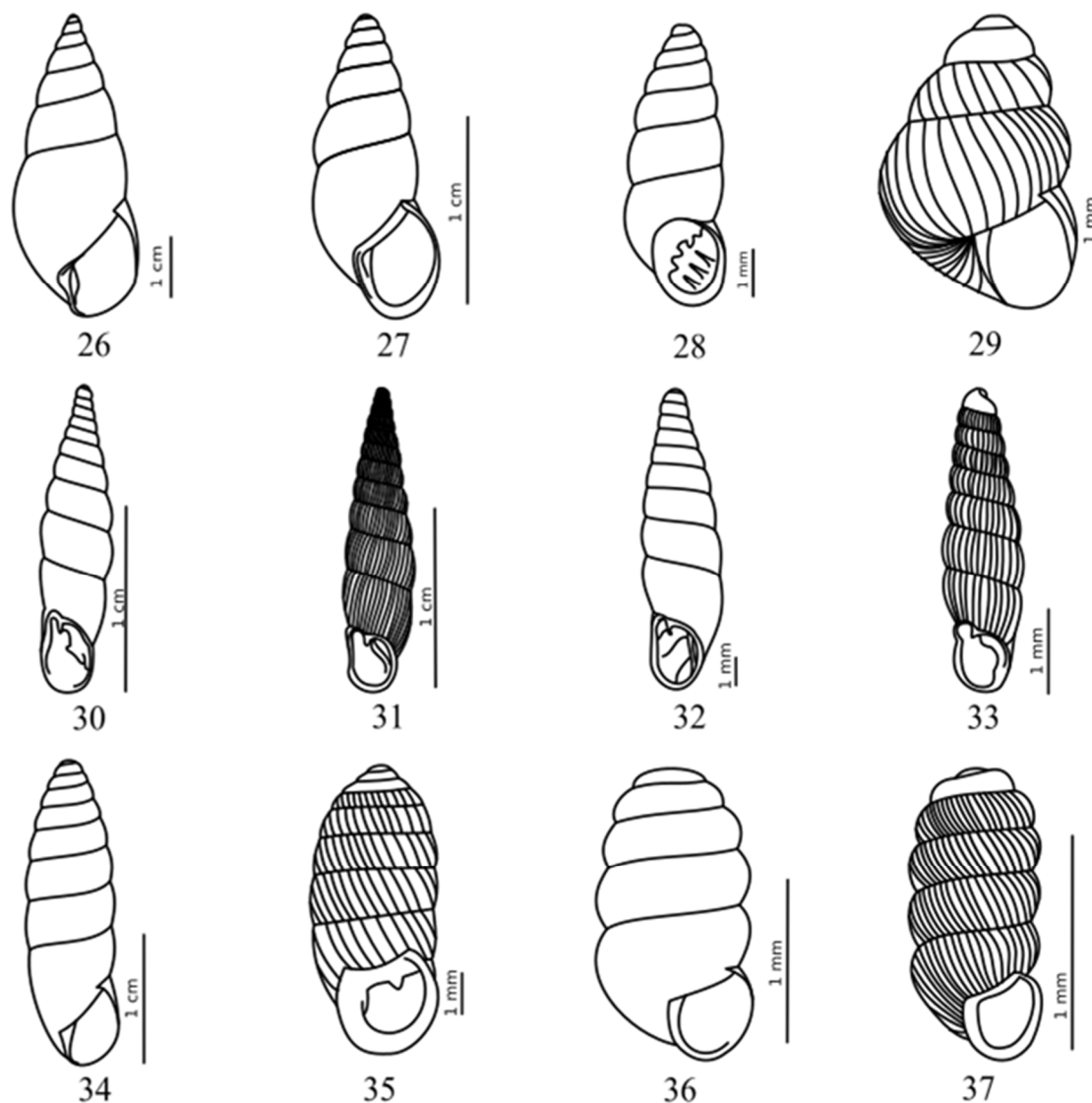
2) виды среднего размера с овальным или усеченно-овальным устьем и щелевидным пупком и скульптурой в виде неравномерной исчерченности (рисунок 27);

3) мелкие виды с овальным устьем, точковидным пупком и скульптурой в виде тонкой исчерченности (рисунок 28);

4) виды очень мелкого размера с овальным устьем и скульптурой в виде ребристости (рисунок 29).

На первом месте по распространённости среди этих подгрупп находится подгруппа, куда входят мелкие виды с овальным устьем, маленьким точковидным пупком и покрытые скульптурой в виде исчерченности.

Что касается моллюсков с раковиной веретеновидной формы, то все проанализированные нами виды принадлежат к одному семейству — Clausiliidae (см. рисунок 7). Clausiliidae — одно из наиболее богатых видами семейств среди наземных моллюсков, которое включает около 1 300 видов, имеющих раковину довольно характерной формы и ведущих сходный образ жизни [21]. Благодаря морфологическому однообразию раковины и большому количеству видов, семейство Clausiliidae можно рассматривать как отдельную морфологическую группу, а в перспективе будущих исследований — как отдельную жизненную форму.



Рисунки 26—37. — Морфологические группы моллюсков на примере некоторых видов II: 26 — *Liguus fasciatus* (Müller, 1774); 27 — *Ena montana* (Draparnaud, 1801); 28 — *Chondrina avenacea* (Bruguiere, 1792); 29 — *Zoogenetes harpa* (Say, 1824); 30 — *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803); 31 — *Macrogastra ventricosa* (Draparnaud, 1801); 32 — *Laciniaria tschetschenica* (Pfeiffer, 1866); 33 — *Ruthenica filograna* (Rossmässler, 1836); 34 — *Brephulopsis bidens* (Krynicky, 1833); 35 — *Orculella bulgarica* (Hesse, 1915); 36 — *Collumella collumela* (G. von Martens, 1830); 37 — *Truncatellina cylindrica* (Ferussac, 1807)

Figures 26—37. — Morphological groups of terrestrial mollusks on the example of some species II: 26 — *Liguus fasciatus* (Müller, 1774); 27 — *Ena montana* (Draparnaud, 1801); 28 — *Chondrina avenacea* (Bruguiere, 1792); 29 — *Zoogenetes harpa* (Say, 1824); 30 — *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803); 31 — *Macrogastra ventricosa* (Draparnaud, 1801); 32 — *Laciniaria tschetschenica* (Pfeiffer, 1866); 33 — *Ruthenica filograna* (Rossmässler, 1836); 34 — *Brephulopsis bidens* (Krynicky, 1833); 35 — *Orculella bulgarica* (Hesse, 1915); 36 — *Collumella collumela* (G. von Martens, 1830); 37 — *Truncatellina cylindrica* (Ferussac, 1807)

В рассматриваемую нами морфологическую группу вошёл 31 вид моллюсков семейства Clausiliidae. Относительная морфологическая однородность данной группы позволила нам вычислить степень сопряженности только между тремя признаками раковины — её размером, скульптурой и формой устья (см. таблицу 4).

Главные отличия между этими видами заключаются, прежде всего, в размере раковины и в характере её рельефа. Так, внутри обсуждаемой группы есть мелкие виды и виды среднего размера, виды с морщинистой поверхностью раковины или с раковиной, покрытой рёбрами (см. рисунок 11).

Форма устья у представителей этой группы колеблется от овальной до яйцевидной, ромбической или квадратной, при этом большинство видов (83 %) имеют устье овальной формы (см. рисунок 9). Кроме того, у всех представителей данной группы отсутствует пупок (см. рисунок 10).

По совокупности рассмотренных признаков виды моллюсков с раковиной веретеновидной формы можно разделить на следующие морфологические подгруппы:

- 1) виды среднего размера с яйцевидным устьем и рельефом в виде тонкой исчерченности (рисунок 30);
- 2) виды среднего размера с овальным устьем и рельефом в виде ребристости (рисунок 31);
- 3) мелкие виды с овальным устьем и рельефом в виде исчерченности (рисунок 32);
- 4) мелкие виды с овальным устьем и ребристой поверхностью (рисунок 33).

Примерно половина этих видов — это виды среднего размера с овальным устьем и рельефом в виде ребристости.

Доля видов с цилиндрической раковиной в рассмотренной нами выборке составляет 5,7 % (см. рисунок 8). Как и в предыдущем случае, малое количество видов в выборке позволило вычислить степень сопряженности только между такими признаками, как размер раковины, форма её устья и характер скульптуры. Заметная степень связи между всеми этими признаками говорит о существовании хорошо различимых морфологических подгрупп внутри данной группы (см. таблицу 4).

Среди моллюсков с раковиной цилиндрической формы преобладают, прежде всего, очень мелкие виды и виды мелкого размера. Вместе эти две размерные группы составляют более 80 % от всех проанализированных видов с такой раковиной (см. рисунок 4). Прежде всего к ним относятся представители семейств Pupillinidae и Vertiginidae. Кроме того, в эту размерную группу вошли некоторые представители семейства Enidae, например *Pseudonapaeus entoptyx* (Lindholm, 1925).

Устье у цилиндрических раковин может быть разной формы, но в большинстве случаев наблюдается круглое или овальное. Пупок у данных видов либо отсутствует вовсе, либо от него остаётся лишь щель (см. рисунок 10).

Внутри данной морфологической группы моллюсков можно выделить следующие подгруппы:

- 1) виды средних размеров с овальным устьем, щелевидным пупком и скульптурой в виде исчерченности (рисунок 34);
- 2) мелкие виды с устьем усеченно-овальной или косоовальной формы, точковидным пупком и рельефом в виде ребристости (рисунок 35);
- 3) очень мелкие виды со скульптурой в виде исчерченности, круглым устьем и точковидным пупком (рисунок 36);
- 4) очень мелкие виды со скульптурой в виде ребристости, круглым устьем и точковидным пупком (рисунок 37).

Среди выделенных морфологических подгрупп наиболее богата видами подгруппа, куда входят моллюски очень мелких размеров с круглым устьем и скульптурой в виде исчерченности.

Заключение. Среди выделенных И. М. Лихаревым 28 типов форм раковин нами были выделены 6 наиболее распространённых, которые были разделены на 26 подгрупп. Наиболее часто встречающийся тип раковины в изученной нами выборке — низкокониическая.

Группы раковин, обладающие дисковидной и низкокониической формой, характеризуются наибольшим количеством входящих в них морфологических подгрупп — 5 и 6 соответственно.

Форма раковины достаточно слабо зависит от её размера: каждый из рассмотренных типов раковин может включать в себя мелкие, средние и крупные формы. Между тем с формой раковины достаточно сильно связаны форма её пупка и форма устья.

Раковины низкокониической формы обладают наиболее пластичным комплексом признаков, так как геометрия раковины может изменяться за счёт изменения вертикальной и горизонтальной величины переноса оборота.

Наиболее консервативными в плане вариации морфологических параметров являются раковины веретенновидной и цилиндрической форм.

Большая степень распространения моллюсков с раковиной низкокониической формы объясняется тем, что их адаптация к изменениям окружающей среды может осуществляться, кроме всего прочего, путём изменения величины горизонтального переноса оборота. У остальных морфологических групп раковин этот показатель всегда близок к нулю, поэтому они обладают меньшей пластичностью.

Полученные данные необходимы для определения жизненных форм наземных моллюсков, которые будут являться предметом исследований в последующей нашей работе.

Список цитируемых источников

1. The evolution of extreme shell shape variation in the land snail *Ainohelix editha*: a phylogeny and hybrid zone analysis / H. Teshima, A. Davison, Y. Kuwahara [et al.] // *Molecular Ecology*. — 2003. — Vol. 12. — P. 1869—1878.
2. Матекин, П. В. Итоги исследования пространственной генотипической структуры *Bradybaena plectotropis* (Mart.) / П. В. Матекин // Шестое всесоюзное совещание по изучению моллюсков. — М. : Наука, 1975. — С. 151—152.
3. Лихарев, И. М. Наземные моллюски фауны СССР / И. М. Лихарев. — М.—Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 511 с.
4. Шилейко, А. А. Фауна СССР. Моллюски. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) / А. А. Шилейко ; ред. О. А. Скарлато. — Новгород : Наука, 1984. — Т. III, вып. 3. — 400 с.
5. Акрмовский, Н. Н. Фауна Армянской ССР. Моллюски (Molluska) / Н. Н. Акрмовский ; ред. И. М. Лихарев. — Ереван : Изд-во АН Армян. ССР, 1976. — 272 с.
6. Arruda, J. A. Pocket Guide to Kansas Land Snails / J. Arruda. — Wichita : Friends of the Great Plains Nature Center, 2017. — 72 с.
7. Burch, J. B. Land snails of the University of Michigan biological station area / J. B. Burch, Y. Jung // *Walkerana*. — 1988. — Vol. 3, no. 9. — P. 1—181.
8. Dourson, D. Land snails of the Great Smoky Mountains National Park and southern Appalachians, Tennessee & North Carolina / D. Dourson, J. Dourson, K. Langdon. — Bakersville : Goatslug Publications, 2013. — 60 p.
9. Forsyth, R. G. Terrestrial Gastropods of the Columbia Basin, British Columbia / R. G. Forsyth. — Victoria : Royal British Columbia Museum, 1999. — 26 p.
10. Marzuki, M. Land snails and slugs of bau limestone hills, sarawak (Malaysia, Borneo), with the descriptions of 13 new species / M. Marzuki, T. S Liew, J. Mohd-Azlan // *ZooKeys*. — 2021. — Vol. 1035. — P. 1—113.
11. Fernando, C. H. Ecology and biogeography in Sri Lanka / C. H. Fernando // *Monographiae biologicae*. — 1984. — Vol. 57. — P. 1—510.
12. Annotated checklist of the land snail fauna from southern Cambodia (Molluska, Gastropoda) / Ch. Sutcharit, Ph. Thach, S. Chhuoy [et al.] // *ZooKeys*. — 2020. — Vol. 948. — P. 1—46.
13. Smith, B. J. Field Guide to the Non-Marine Mollusks of South Eastern Australia / B. J. Smith, R. C. Kershaw. — Canberra : Australian National University Press, 1979. — 285 p.
14. Шмойлова, Р. А. Теория статистики : учебник / Р. А. Шмойлова, В. Г. Минашкин, Н. А. Садовникова. — 5-е изд. — М. : Финансы и статистика, 2014. — 656 с.
15. Земоглядчук, К. В. Cross Determination Counter — 2024. — URL: <https://gitflic.ru/project/konstantinz/crossdeterminationcounter> (дата обращения: 20.01.2025).

16. Сысоев, В. В. Парная линейная регрессия : учеб. пособие / В. В. Сысоев. — Воронеж : ВГТА, 2003. — 66 с.
17. Emberton, K. C. Polygyrid relations: a phylogenetic analysis of 17 subfamilies of land snails (Mollusca: Gastropoda: Stylommatophora) / K. C. Emberton // *Zoological Journal of the Linnean Society*. — 1991. — Vol. 103, no. 3. — P. 207—224.
18. Phylogenetic relationships of the operculate land snail genus *Cyclophorus* (Montfort, 1810) in Thailand / N. Nantararat, P. Tongkerd, Ch. Sutcharit [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2014. — Vol. 70. — P. 99—111.
19. Hausdorf, B. Biogeography of the Limacoidea sensu lato (Gastropoda: Stylommatophora): Vicariance Events and Long-Distance Dispersal / B. Hausdorf // *Journal of Biogeography*. — 2000. — Vol. 27, no. 2. — P. 379—390.
20. Powell, A. W. B. New Zealand Mollusca / A. W. B. Powell. — William Collins Publishers Ltd, 1979. — 500 p.
21. Nordsieck, H. Worldwide Door Snails (Clausiliidae), Recent and Fossil / H. Nordsieck. — Hackenheim : ConchBooks, 2007. — 214 p.

References

1. Teshima H., Davison A., Kuwahara Y. et al. The evolution of extreme shell shape variation in the land snail *Ainohelix editha*: a phylogeny and hybrid zone analysis. *Molecular Ecology*, 2003, vol. 12, pp. 1869—1878.
2. Matekin P. V. [Results of the study of the spatial genotypic structure of *Bradybaena plectotropis* (Mart.)]. *Shestoe vsoyuznoe soveshhanie po izucheniyu mollyuskov* — Six all-union meeting on the study of mollusks. Moscow, Nauka, 1975, pp. 151—152. (in Russian)
3. Liharev I. M. [Land mollusks of the fauna of the USSR]. Moscow—Leningrad, Izd-vo AN SSSR, 1952, 511 p. (in Russian)
4. Shilejko A. A. Fauna of the USSR. Mollusks. Land mollusks of the suborder Pupillina of the fauna of the USSR (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Ed. O. A. Skarlato. Novgorod, Nauka, 1984, t. III, vol. 3, 400 p. (in Russian)
5. Akromovskij N. N. [Fauna of the Armenian SSR. Mollusks (Molluska)]. Ed. I. M. Liharev. Erevan, Izd-vo. AN Armyanskoy SSR, 1976, 272 p. (in Russian)
6. Arruda J. A. Pocket Guide to Kansas Land Snails, Wichita, Friends of the Great Plains Nature Center, 2017, 72 p.
7. Burch J. B., Jung Y. Land snails of the University of Michigan biological station area. *Walkerana*, 1988, vol. 3, no. 9, pp. 1—181.
8. Dourson D., Dourson J., Langdon K. Land snails of the Great Smoky Mountains National Park and southern Appalachians, Tennessee & North Carolina. Bakersville, Goatslug Publications, 2013, 60 p.
9. Forsyth R. G. Terrestrial Gastropods of the Columbia Basin, British Columbia. Victoria, Royal British Columbia Museum, 1999, 26 p.
10. Marzuki M., Liew T. S., Mohd-Azlan J. Land snails and slugs of bau limestone hills, sarawak (Malaysia, Borneo), with the descriptions of 13 new species. *ZooKeys*, 2021, vol. 1035, pp. 1—113.
11. Fernando C. H. Ecology and biogeography in Sri Lanka. *Monographiae biologicae*, 1984, vol. 57, pp. 1—510.
12. Sutcharit Ch., Thach Ph., Chhuoy S. et al. Annotated checklist of the land snail fauna from southern Cambodia (Mollusca, Gastropoda). *ZooKeys*, 2020, vol. 948, pp. 1—46.
13. Smith B. J., Kershaw R. C. Field Guide to the Non-Marine Mollusks of South Eastern Australia, Canberra, Australian National University Press, 1979, pp. 285.
14. Shmoilova R. A., Minashkin V. G., Sadovnikova N. A. Theory of statistics: textbook, 5th ed., Moscow, Finansy i statistika, 2014, 656 p. (in Russian)
15. Zemoglyadchuk K. V. Cross Determination Counter — 2023, available at: <https://gitflic.ru/project/konstantinz/crossdeterminationcounter> (accessed 20 January 2025).
16. Sysoev V. V. Paired linear regression: textbook. Voronezh, VSTA, 2003, 66 p. (in Russian)
17. Emberton K. C. Polygyrid relations: a phylogenetic analysis of 17 subfamilies of land snails (Mollusca: Gastropoda: Stylommatophora). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1991, vol. 103, no. 3, pp. 207—224.
18. Nantararat N., Tongkerd P., Sutcharit Ch. et al. Phylogenetic relationships of the operculate land snail genus *Cyclophorus* (Montfort, 1810) in Thailand. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2014, vol. 70, pp. 99—111.
19. Hausdorf B. Biogeography of the Limacoidea sensu lato (Gastropoda: Stylommatophora): Vicariance Events and Long-Distance Dispersal. *Journal of Biogeography*, 2000, vol. 27, no. 2, pp. 379—390.
20. Powell A. W. B. New Zealand Molluska. William Collins Publishers Ltd, 1979, 500 p.
21. Nordsieck H. Worldwide Door Snails (Clausiliidae), Recent and Fossil. Hackenheim, ConchBooks, 2007, 214 p.

Поступила в редакцию 16.12.2024.