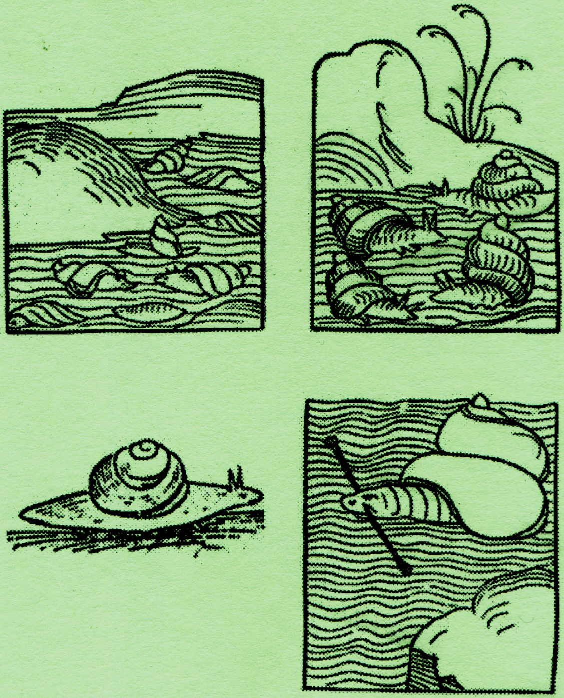
М. В. Винарский

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

(ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АСПЕКТ)



Министерство образования и науки Российской Федерации
Омский государственный педагогический университет

М. В. Винарский

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

(ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АСПЕКТ)

МОНОГРАФИЯ

Омск
Издательство ОмГПУ
2013

УДК 594
ББК 28.691
В48

Печатается по решению редакционно-издательского совета Омского государственного педагогического университета

Рецензенты:
д-р биол. наук С. И. Андреева (Омская государственная медицинская академия);
д-р биол. наук В. В. Анистратенко (Институт зоологии Национальной академии наук Украины, Киев)

Винарский, М. В.

В48 Изменчивость пресноводных легочных моллюсков (таксономический аспект) : монография / М. В. Винарский. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2013. – 268 с.

ISBN 978-5-8268-1796-4

Монография посвящена комплексному анализу изменчивости таксономически значимых признаков пресноводных легочных моллюсков (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata). На основе оригинальных авторских данных и данных литературы рассмотрена изменчивость раковины, половой системы, генетических и хромосомных признаков пресноводных Pulmonata в различных аспектах – онтогенетическом, экофенотипическом, географическом, тератологическом. Обсуждаются методологические вопросы использования данных об изменчивости моллюсков в практической систематике. Дается краткий исторический очерк развития представлений об изменчивости в зоологической систематике, а также описана история изучения изменчивости пресноводных моллюсков.

Для специалистов-зоологов, гидробиологов, систематиков, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

Библиография – 652 названия, 65 рисунков и 39 таблиц в тексте, три приложения.

УДК 594
ББК 28.691

Книга печатается в авторской редакции

На обложке: ранние изображения континентальных моллюсков
из книги J. Meydenbach “Hortus sanitatis” (Maintz, 1491)

ISBN 978-5-8268-1796-4

Ministry of Education and Science of the Russian Federation
Omsk State Pedagogical University

M. V. Vinarski

VARIABILITY IN FRESHWATER PULMONATE MOLLUSKS

(A TAXONOMIC PERSPECTIVE)

A MONOGRAPH

Omsk
OmSPU Press
2013

UDC 594
V69

It is confirmed for printing by the editorial board of the Omsk State Pedagogical University

Reviewers:
S. I. Andreyeva, DrSci in biology (Omsk State Medical Academy);
V. V. Anistratenko, DrSci in biology (Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine)

Vinarski, M. V.

V69 Variability in freshwater pulmonate mollusks (a taxonomic perspective) : a monograph / M. V. Vinarski. – Omsk : Omsk State Pedagogical University Press, 2013. – 268 p.

ISBN 978-5-8268-1796-4

The book is devoted to the complex analysis of variability in taxonomically significant characters of freshwater pulmonate snails (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata). Variability of shell, genital organs, genetic and chromosome characters is discussed on the original author's data accompanied by an extensive review of the malacological literature. The variability of freshwater Pulmonata is studied in different aspects relevant to taxonomy: ontogenic, ecophenotypic, geographic, and teratologic. Some metodological problems of using of data on variability in the practical molluscan taxonomy are discussed. A brief historical outline of development of the concept of variability in the zoological systematics is given alongside with an essay on the history of studies of variability in freshwater molluscs.

The monograph is addressed to zoologists, hydrobiologists, taxonomists, university lecturers, undergraduate and post-graduate students.

Bibliography – 652 entries, 65 figures and 39 tables in text.

UDC 594

The book is published in the author's edition

On the cover: early portrayals of continental snails
from: J. Meydenbach "Hortus sanitatis" (Maintz, 1491)

ISBN 978-5-8268-1796-4

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Существование в природе генотипов и фенотипов, то есть индивидуальных генетических программ и возникающих на их основе конкретных организмов, является фундаментальным научным фактом, одной из «аксиом биологии» (Медников, 2005)[1]. Не менее фундаментальным фактом является и то, что на основе сходных или даже идентичных генотипов (вспомним однояйцевых близнецов) формируются не идентичные, а иногда даже весьма различные фенотипы. *Изменчивость*, свойство организмов варьировать как качественно так и количественно, – это универсальное свойство живого. Природные популяции всех живых организмов *разнокачественны*; не существует двух абсолютно одинаковых особей, как не существует и каких-либо «эталонных» особей, в фенотипе которых были бы представлены все признаки данного вида (Яблоков, 1966; Симпсон, 2006).

Явление изменчивости многомерно и проявляется на самых разных уровнях организации биологических систем, от молекулярного до популяционно-видового. Изучать его можно также в разных аспектах – эволюционном (Черепанов, 1986), морфологическом (Яблоков, 1966) и др. В этой книге изменчивость рассматривается с точки зрения малаколога-систематика, занятого изучением конкретной группы животных – пресноводных легочных моллюсков, или пульмонат (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeiformes). Исходный замысел автора был сугубо прагматическим – выявить и описать закономерности изменчивости тех признаков, которые являются таксономически значимыми, то есть используются как при построении системы, так и при рутинной идентификации собранного материала. Очевидно, что без знания таких закономерностей систематик будет постоянно совершать ошибки, вызванные неполнотой информации или недоучетом биологических особенностей изучаемых им объектов (Hubendick, 1954; Круглов, 2007). Начальный, исключительно конхологический, этап в развитии малакологической систематики давно завершен; система ныне живущих моллюсков уже не строится только на признаках раковины, как это было

[1] Б. М. Медников (2005: 281) называет эту аксиому аксиомой Вейсмана – фон Неймана: «Все живые организмы должны быть единством фенотипа и программы для его построения (генотипа), передающейся по наследству из поколения в поколение».

ещё 100–120 лет назад. Сегодня в арсенал практикующего таксономиста входят методы, позволяющие изучать признаки, относящиеся к разным функциональным системам организма животного. Необходимо иметь представление об изменчивости конхологических, анатомических, кариологических, генетических признаков, что позволяет исследователю работать в рамках так называемой интегративной таксономии (Dayrat, 2005), использующей для построения системы максимально возможное число независимо варьирующих признаков.

Многообразие форм и аспектов изменчивости пресноводных Pulmonata определило структуру монографии, в которой обобщены как данные многочисленных литературных источников, посвященных проблеме изменчивости Lymnaeiformes, так и результаты собственных исследований автора, которые частью уже опубликованы (Винарский, Андреев, 2003; Винарский и др., 2007; Vinarski, Karimov, 2008; Vinarski, Vodyanitskaja, 2008; Vinarski, 2009, 2011, 2012; Винарский, 2012; и др.), а частью впервые публикуются здесь. В большинстве случаев материалом для работы послужили выборки легочных моллюсков, взятые автором из природных популяций, населяющих водоемы Урала и Западной Сибири. Использованы также выборки Pulmonata из крупных музейных коллекций, хранящихся в научных учреждениях России и некоторых зарубежных стран.

Первая глава имеет обзорный характер и является расширенным введением в изучаемый вопрос. В ней рассматривается проблема изменчивости животных в контексте истории развития зоологической систематики как особой научной дисциплины, а также дан краткий исторический очерк истории изучения изменчивости пресноводных моллюсков. В заключительном разделе первой главы (1.3) обсуждаются некоторые методологические аспекты практической систематики, связанные с использованием в ней данных об изменчивости животных.

Вторая глава содержит краткую эколого-биологическую характеристику водных Pulmonata, включая обзор таксономически значимых признаков этой группы животных. Рассмотрены важнейшие факторы, определяющие изменчивость признаков раковины и половой системы. Отдельный раздел главы (2.3) посвящен проблеме классификации явлений изменчивости. Предложена оригинальная типология форм, аспектов и уровней изменчивости, разработанная применительно к пресноводным легочным моллюскам и отражающая биологическую специфику этой группы.

В третьей главе содержится характеристика использованных при выполнении работы материалов и методов.

Четвертая глава посвящена изучению конхологической изменчивости Lymnaeiformes в различных аспектах – онтогенетическом, экофенотипическом, географическом, тератологическом. Хотя признаки раковины сами по себе давно уже не служат единственным основанием для классификации моллюсков, их изучение до сих пор остается важной задачей малакологов. Во многих случаях работа с малакологическим материалом и сегодня начинается с изучения признаков раковины, а иногда, например при работе с музейными коллекциями, собранными в XIX – начале XX в., ими же и ограничивается. Признаки раковины по сей день широко используются при создании диагностических ключей и других пособий для определения моллюсков.

В пятой главе рассмотрена изменчивость признаков мягкого тела моллюсков. С таксономической точки зрения далеко не все анатомические признаки равноценны. Наибольший вес придается строению некоторых частей репродуктивной системы, таких как копулятивный орган, семяприемник, простата. Большая часть информации этой главы относится к изменчивости пропорций копулятивного органа, поскольку связанные с ним признаки наиболее широко используются в таксономических и диагностических целях. Меньшее внимание уделено изменчивости радулярного аппарата. Значимость его признаков для классификации Pulmonata существенно ниже, чем в случае с жаберными гастроподами, радула которых нередко имеет видоспецифичное строение.

Шестая глава содержит информацию о генетической и хромосомной изменчивости Pulmonata. Генетическая изменчивость изучалась в кооперации с немецкими коллегами на материале палеарктических представителей семейства Lymnaeidae. Раздел о хромосомной изменчивости (6.2) целиком построен на анализе литературных данных.

В приложения к монографии вынесены таблицы, в которых содержится детальная информация о местообитаниях, откуда были взяты выборки моллюсков, использованные в исследовании, а также данные о внутрипопуляционной изменчивости индекса копулятивного аппарата и хромосомных числах 125 видов пресноводных Pulmonata, известных на текущий момент.

* * *

Появление этой книги было бы невозможно без многолетнего дружеского содействия многих коллег из разных городов и стран, которые принимали участие в совместных полевых работах, обсуждении полученных результатов и более общих теоретических и методологических вопросов. Автор выражает большую благодарность за многолетнюю поддержку его исследований и конструктивную критику многих положений этой монографии профессорам С. И. Андреевой и Н. И. Андрееву (Омск). Важным было обсуждение многих частных вопросов, затронутых в книге, с д-ром биол. наук Т. Я. Ситниковой и канд. биол. наук А. А. Широкой (Иркутск), д-ром биол. наук И. М. Хохуткиным и М. Е. Гребенниковым (Екатеринбург), д-ром биол. наук В. В. Анистратенко (Киев), канд. биол. наук С. С. Крамаренко (Николаев), канд. биол. наук Е. В. Солдатенко (Смоленск), канд. биол. наук А. А. Федотовой (Санкт-Петербург), И. О. Нехаевым (Мурманск), П. Глоэром (Хетлинген, Германия), К. Шнибс (Дрезден, Германия). Консультации по вопросам молекулярной филогенетики и систематики оказывала д-р А. Хундсдёрфер (Дрезден, Германия). Неоценимую помощь при полевых сборах малакологического материала в различных районах Западной и Восточной Сибири, Европейской России, Монголии оказали д-р биол. наук А. Н. Пельгунов (Москва), канд. биол. наук Д. В. Матафонов (Улан-Удэ), канд. биол. наук А. А. Соколов, канд. биол. наук Н. А. Соколова (Лабытнанги), канд. геол.-минерал. наук М. А. Зуйков (Санкт-Петербург), Д. М. Палатов и В. В. Марьинский (Москва), Е. В. Бабушкин (пос. Угут Тюменской области). В сборах легочных моллюсков, помимо автора, участвовали канд. биол. наук Н. П. Винарская, канд. биол. наук Е. В. Голованова, канд. биол. наук А. В. Каримов, канд. биол. наук Е. А. Лазуткина, канд. биол. наук А. В. Свердлова, за что автор очень им признателен. Также необходимо поблагодарить д-ра биол. наук В. Н. Долгина и канд. биол. наук А. В. Удалого (Томск), О. С. Шишкоедову (Челябинск), Д. В. Кузменкина (Барнаул), предоставивших автору для изучения собранные ими материалы по пресноводным моллюскам из водоемов Сибири. Работа в отечественных и зарубежных музеях стала возможной благодаря содействию кураторов и хранителей музейных коллекций: канд. биол. наук П. В. Кияшко и Л. Л. Ярохнович (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), Н. Г. Ерохина и М. Е. Гребенникова (Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург), К. Шнибс (Senckenberg Naturhistorische Sammlungen, Dresden), д-ра Т. фон Прошвица (Naturhistoriska Muséet Göteborg, Sweden), д-ра А. Варена (Naturhistoriska Riksmuséet, Stockholm, Sweden).

Финансовая поддержка для выполнения исследования получена от Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 12-04-98056-р_Сибирь_а; 12-04-31654), Министерства образования и науки Российской Федерации (проект 4.2326.2011), правительства Омской области, а также от руководства Омского государственного педагогического университета.

Глава 1
ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАК ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА

1.1. Развитие представлений об изменчивости в биологической систематике

Современный этап в изучении изменчивости живых организмов начинается с выходом с свет труда Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» (Дарвин, 2001), в котором проблема вариации признаков была рассмотрена в контексте эволюционной теории. В конце XIX столетия появляются первые обобщающие труды по этому вопросу, из которых выделяется фундаментальный трактат английского естествоиспытателя Уильяма Бэйтсона (Бэтсона) «Материалы к изучению изменчивости» (Bateson, 1894)[2]. Со становлением на рубеже XIX–XX вв. генетики как особого раздела биологии появилась возможность прямого изучения механизмов наследственности и изменчивости, что дополнило дарвиновские представления о движущих силах процесса эволюции. Развитие биометрии в это же самое время сделало изучение изменчивости природных популяций точной наукой.

В таксономии специальный интерес к изучению изменчивости возник довольно поздно. В додарвиновскую эпоху он ещё не был явственно выражен, что, по-видимому, можно объяснить особенностями методологии ранних систематиков. Для Карла Линнея и его последователей проблема изменчивости организмов сводилась к проблеме *разновидностей* (varietates) и их таксономической интерпретации. Но этот вопрос считался второстепенным по отношению к проблеме правильного выделения в природе *естественных* видов и родов.

По мнению многих авторов (Cain, 1958; Mayr, 1982; Шаталкин, 1996, 2007; Любарский, 1996; Ereshefsky, 2001; Stamos, 2005; Симпсон, 2006; Levit, Meister, 2006; Павлинов, Любарский, 2011), научный метод ранних систематиков был основан на *эссенциализме*, то есть философском учении о сущности (от лат. essence – «сущность»). Эссенциализм

---

[2] Заметим, что Бэйтсон не был сторонником дарвиновской модели градуальной эволюции, и П. Баулер характеризует его труд как «главную атаку» Бэйтсона на дарвинизм (Bowler, 1983: 191).

возник ещё в Античную эпоху, в трудах Платона и Аристотеля (Mayr, 1982). Впоследствии логика Аристотеля, хотя и не в полном виде, была усвоена средневековыми теологами-схоластами, такими как Фома Аквинский, который разработал оригинальное учение о сущности, повлиявшее, как полагают (Любарский, 1991, 1996; Захаров, 2005), на образ мыслей Линнея[3]. Эссенциализм в систематике стремится охарактеризовать таксоны путем указания на их сущностные признаки, неизменные во времени и позволяющие надежно отграничить один таксон от другого. Согласно эссенциализму, каждый таксон «имеет сущностный признак, который является типичным для этого [таксона] как такового. Этот признак и есть реальная сущность объекта, которая имеется у всех без исключения объектов данного рода… В качестве модельного объекта эссенциализма часто приводится периодическая таблица Менделеева, в которой все представители данного элемента обладают общей реальной сущностью – их уникальной и идентичной атомной структурой» (Ereshefsky, 2001: 17). Систематики XVII–XVIII вв. включали сущностные признаки в *диагноз* таксона, а до введения биноминальной номенклатуры нередко их перечисляли и в названии вида, так что имя вида и его диагноз могли совпадать. Получалось длинное название-диагноз, или *полиномиал*, которое могло включать до десяти и более слов, причем не только существительные и прилагательные, но и глаголы, от употребления которых впервые отказался Линней в первой половине XVIII в. (Боркин, 2009).

Фактически практика названия-диагноза берет начало в зоологических трудах Аристотеля, который, если исследуемое им животное не имело собственного названия в греческом языке, пользовался в качестве наименования его коротким описанием, иногда включавшим даже особенности жизненного цикла изучаемого организма (Voultsiadou, Vafidis, 2007).

Биноминальная номенклатура требует не названия-диагноза, а названия-метки, которое позволяет отличать данный вид от других видов того же рода путем указания его наиболее характерной особенности, становящейся видовым эпитетом. Недаром сам Линней одним из важнейших итогов своей деятельности как систематика считал то, что ему удалось создать систему относительно простого запоминания множества видовых названий путем редуцирования названия-диагноза к назва-

[3] Некоторые исследователи (Скворцов, 1967; Winsor, 2003, 2006), впрочем, утверждают, что Линней мало чем обязан Аристотелю и схоластической логике и что эссенциализм не играл столь важной роли в таксономии, как ему это обычно приписывается.

нию-метке[4]. Такая же редукция была осуществлена им и по отношению к признакам классифицируемых организмов – число признаков, значимых для построения системы, резко уменьшилось (Павлинов, Любарский, 2011).

До Линнея при составлении диагноза одного и того же вида разные натуралисты порой использовали разные сущностные признаки, и даже переход к биноминальному названию-метке не всегда происходил в соответствии с провозглашаемыми теоретическими установками. Это можно проиллюстрировать историей описания ранними систематиками одного из обычнейших видов пресноводных моллюсков Европы – прудовика большого, или озерного [*Lymnaea stagnalis* (L., 1758)].

Впервые этот вид был коротко описан и изображен в третьем томе трактата Улисса Альдрованди «De reliquis animalibus» (Aldrovandi, 1606: 358–359) под названием «*Turbo*[5] laevis in stagnis degens» («*Turbo* гладкий, обитающий в стоячих водоемах»). Очевидно, что такое лаконичное описание может применяться ко многим видам пресноводных улиток с турбоспиральными раковинами. В конце XVII в. английский натуралист Мартин Листер (Lister, 1678: 137) дает уже гораздо более подробное описание большого прудовика, снабдив его названием-диагнозом «*Buccinum* longum 6 spirarum, omnium & maximum & productius, subflavum, pellucidum, in tenue acumen ex amplissima basi mucronatum» («*Buccinum*[6] длинный, с шестью оборотами, цельный, крупный, продолговатый, желтоватого цвета, с прозрачными [стенками раковины], остроконечной вершиной и широчайшим основанием»). Линней в первом издании «Шведской фауны» (Linnaeus, 1746: 374) приводит другое название для того же вида: «COCHLEA testa producta cuminata opaca, anfractibus senis subangularis, apertura ovata» («РАКОВИНА продолговатая, остроконечная, непрозрачная, с шестью угловатыми оборотами и овальным устьем»). Мы видим, что для характеристики раковины одного и того же вида натуралистами применялись разные, иногда противоречащие

---

[4] Афоризм 151 «Философии ботаники» гласит: «Основу ботаники составляет разделение растений и именование родов и видов по системе… так все растения за какой-нибудь год интуитивно, без наставника, без изображений или описаний прочно закрепляются в памяти. Следовательно, тот, кто это познал, – ботаник, прочие [же] – нет» (Линней, 1989: 92). Естественно, это применимо и к систематике животных.

[5] Слово *Turbo* в латинском языке имеет много значений – волчок, юла, круговорот, поворот и т. д. В таксономии XVI–XVIII вв. это слово утвердилось в качестве имени собственного для обозначения рода брюхоногих моллюсков.

[6] *Buccinum* (название боевой трубы в римской армии) в зоологии Нового времени становится названием одного из родов брюхоногих моллюсков.

друг другу (Листер пишет о полупрозрачной раковине прудовика, Линней утверждает, что она непрозрачна) эпитеты. При этом в 1758 г., в поисках биноминального названия для вида, Линней (Linnaeus, 1758: 774) выбирает в качестве сущностного признака-метки не морфологический, а экологический признак, то есть обитание большого прудовика в стоячих (лат. «stagnis») водоемах.

Позднее в биологии возникает представление о *плане строения* (впервые у Ж. Кювье) как инвариантном и уникальном для таксона наборе сущностных признаков, однозначно отличающем его от всех других групп организмов. И. В. Гёте развивает представление об архетипе, понимаемом динамически как «подвижный порядок», то есть совокупность форм, связанных законами метаморфоза в рамках единого архетипа (Павлинов, Любарский, 2011). По Г. Ю. Любарскому (1992: 650), «архетип есть интенсионал, сущность таксона, то, на **что** мы указываем, когда говорим об определенном виде или роде».

Очевидно, что каждый организм имеет множество признаков, и большинство из них не могут считаться сущностными, интенсиональными; их изменение никак не влияет на сущность объекта. Со времен позднеантичного неоплатонизма европейские философы называли такие второстепенные признаки акцидентальными (случайными). Так, у неоплатоника Порфирия (III в. н. э.) находим рассуждение об окраске ворона, которая как раз и является акцидентальным признаком, ибо «ворона можно представить, что он белый… без уничтожения субстрата» (цит. по: Шаталкин, 2007: 33). Белый ворон остается вороном *по существу*, так как его видовая сущность не затрагивается изменением окраски.

Таковы, в самом общем виде, основания эссенциализма, послужившие Линнею для создания учения о видах и разновидностях.

Целью таксономической работы Линней считал распределение множества конкретных организмов без остатка на конечное число видов, каждый из которых характеризуется определенным набором сущностных признаков. Сущность таксона понималась Линнеем как некоторый тип организации (Скворцов, 1967)[7], который может быть выражен вербально путем перечисления сущностных признаков и составления диагноза таксона. Опытный систематик, исследуя конкретный организм, выделяет его признаки и соотносит их с сущностными признаками известных ему видов, в результате этого исследуемая особь помещается в одну из ячеек классификации, соответствующую тому

[7] В труде «Genera Plantarum» (1754) Линней писал: «Видов столько, сколько ныне встречается различных форм (структур) растений» («Species tot sunt quot diversae formae seu structurae plantarum… hodienum occurrunt» (цит. по: Скворцов, 1967: 16).

виду, чьи сущностные признаки она имеет. Виды представлялись Линнею стабильными, а их сущности – неизменными; такая стабильность гарантирует саму возможность классифицирования организмов путем изучения их признаков. Виды и границы между ними существуют объективно, так как созданы Творцом (Скворцов, 1967)[8]. Так в креационистской систематике XVIII в. возникает концепция *хиатуса* – перерыва в изменчивости признаков, позволяющего проводить границы между таксонами (Cain, 1956).

На практике же систематик нередко сталкивается с трудностями при соотнесении своих экземпляров с ранее описанными видами. Одной из причин этого является изменчивость организмов, иногда так резко меняющая их внешний облик, что они значительно уклоняются от «типа». Для Линнея, убежденного в неизменности сущностных признаков, изменчивость акцидентальных признаков представлялась почти не стоящей внимания систематика, так как знание о такой изменчивости ничего не добавляет к построению системы. Подробно обсуждая многочисленные случаи описания разновидностей в качестве видов на примере рода *Trifolium* (клевер), Линней замечает: «…пусть из этого устрашающего примера ботаникам станет ясно, что *мелочи не меняют сути дела вопреки законам природы*» (курсив наш. – *М. В.*) (Линней, 1989: 181).

Для обозначения изменений в акцидентальных признаках Линней использовал категорию «разновидность» (varietas). Главной проблемой, связанной с разновидностями, он считал опасность смешивания видов и вариететов (или, что то же самое, смешивания сущностных и случайных признаков), что легко может привести к таксономическому и номенклатурному хаосу. Среди афоризмов «Философии ботаники» часты предостережения от легкомысленного отношения к разновидностям. Линней писал, что «введение разновидностей засорило ботанику больше, чем что-либо другое; оно до такой степени запутало синонимистов, что, если бы не срочная помощь, с наукой было бы покончено» (Линней, 1989: 180). Как отмечает И. Я. Павлинов, онтологический статус varietas в линнеевской систематике был ниже, чем онтологический статус вида. Виды как «творения природы» противопоставлялись разновидностям как «творениям человека» (Павлинов, Любарский, 2011). Естественно, это считалось справедливым не только для растений, но и для животных.

[8] В другом известном афоризме из «Genera Plantarum» Линней утверждает, что «видов столько, сколько разных форм произведено в самом начале Бесконечной Сущностью» [«Species tot sunt, quot diversas formas ab initio produxit Infinitum Ens» (цит. по: Скворцов, 1967)].

Разновидность была в линнеевской иерархии таксонов пятым, низшим рангом, которому предшествовали виды, роды, порядки (отряды) и классы (Линней, 1989: 193). К разряду разновидностей Линней относил множество явлений, очень неоднородных с точки зрения современной биологии. В первую очередь, это разного рода модификационные изменения, вызванные различием внешних условий, в которых обитают особи данного вида. Так, разновидностями являются коровы «маленькие и большие, тощие и тучные, гладкие и косматые» (Линней, 1989: 179), горные и равнинные особи одного и того же вида растений. Разновидностями являются породы собак и сорта культурных растений, уродливые экземпляры, особи, представляющие разные степени выраженности одного и того же признака, варианты окраски (коровы «белые, черные, рыжие, серые, пестрые») и т. п. В «Шведской фауне» К. Линнея (Linnaeus, 1746) к разновидностям были отнесены даже этнические группы населения Швеции – шведы, финны, лопари и т. д.

Общее определение разновидности в «Философии ботаники» звучит так: «…разновидность – растение, измененное случайной причиной: *климатом, почвой, температурой, ветрами* и т. п., и оно возвращается к исходному состоянию с изменениями *условий обитания*» (Линней, 1989: 94). Впрочем, это было хорошо известно ещё итальянскому ботанику XVI в. А. Чезальпино, который уверенно относил модификационные признаки растений к разряду акциденций (Куприянов, 2005). Отметим, что Чезальпино нередко называют первым систематиком, заложившим методологические основы биологической таксономии Нового времени (Павлинов, Любарский, 2011).

Следует особо подчеркнуть, что речь у Линнея шла о дискретных вариациях – резких уклонениях от «типа» или об альтернативных вариантах строения организмов. Представления о непрерывной изменчивости количественных признаков в ту эпоху не было, как не было и математических методов для её изучения и наглядного отображения.

Линней замечает, что число возможных вариаций типа строения практически беспредельно, так что таксономист должен игнорировать большинство разновидностей, помещая в систему только самые характерные и широко распространенные из них, а также имеющие большую практическую важность. Следует изучать разновидности для того, чтобы не смешивать их с видами, но не более (Линней, 1989). Разновидности лишены сущности (= существенных признаков), фантомны, возникают случайно и в определенном смысле они не существуют для систематика. Такое невнимание к изменчивости, к досадным отклонениям от «типа», также имеет глубокие философские корни. Для Платона и его последователей изменчивость вещей вообще не подлежит изучению, она имеет только отрицательное значение и относится к категории «не-сущего», противоположна миру вечных и неизменных идей, который один только и может быть объектом познания (Гайденко, 1980; Gould, 2005).

Таксономисты додарвиновской эпохи делали акцент более на *стабильности* видов, их четкой морфологической определенности, чем на их изменчивости (Bowler, 2005). По выражению С. Дайвера (Diver, 1939: 92), с точки зрения систематиков того времени, «изменчивость не только не имела какой-либо теоретической важности, но была практической помехой и затруднением для таксономии». Стремление к фиксации стабильной «нормы», некоего морфологического эталона вида привело систематиков к практике выделения типовых серий (типовых экземпляров), что до сих пор является обязательным с точки зрения правил зоологической номенклатуры.

Конечно, любой опытный натуралист XVIII столетия знал, что особи не идентичны друг другу морфологически, то есть представление о едином для вида «морфологическом стандарте», «типе» было полезной научной абстракцией, своего рода «идеальным газом» систематиков. И Линней прекрасно осознавал, что в определенных условиях среды образуются хорошо очерченные локальные вариететы, представляющие собой модификации организмов под действием изменяющихся факторов среды (Bowler, 2005). При этом уже в додарвиновскую эпоху появилась «дробительская» (splitting) тенденция рассматривать такие хорошо очерченные вариации как «хорошие» виды. Уже тогда возникли первые дискуссии между систематиками-укрупнителями и систематиками-дробителями. К числу откровенных укрупнителей относился французский натуралист Ж.-Л. Бюффон. Он считал, в частности, что такие хорошо очерченные, на линнеевский и современный взгляд, виды семейства кошачьих, как лев, тигр, леопард и т. д., есть не что иное, как значительно обособленные и потенциально способные к плодовитому скрещиванию члены одного и того же вида (Bowler, 2005). Теоретической основой такого подхода служило представление о «лестнице Природы» (*scala Naturae*), в соответствии с которым все живые организмы представляют собой континуум морфологических признаков, а все границы между таксонами являются произвольными и проводятся исключительно в целях удобства изучения (Stevens, 1994). Противоположный лагерь дробителей составляли многочисленные в XVIII в. авторы, которые, по словам Линнея (1989: 219), стали создавать новые виды «на основании ничтожнейшей особенности; в итоге разновидности стали приниматься за виды, а виды – за роды».

Существование особей одного вида в несколько различных условиях рассматривалось многими натуралистами XVIII в. как возможная причина образования вариаций. Предполагалось, что изменение условий существования порождает вариации, но если эти условия вернутся к первоначальному состоянию, то и сами организмы вновь обретут «типичный» для своего вида облик (Bowler, 2005). В начале XIX в. Ж.-Б. Ламарк предположил, что возможна передача по наследству этих самых благоприобретенных изменений, а тем самым возможна и эволюция, возникновение новых видов. Используя современную терминологию, можно сказать, что ламаркизм признавал возможность быстрого перехода соматических изменений в генетические. Именно так, по мысли Ламарка, разновидности становятся видами и уже не возвращаются в исходное состояние даже при восстановлении первоначальных условий (Bowler, 2005).

В другом направлении двинулся Э. Жоффруа Сент-Илер, который примерно в те же годы предпринял тщательное изучение разного рода уродств и аномалий, традиционно помещавшихся таксономистами в раздел «monstrositas». Он рассматривал уродства как нарушения нормального хода развития организмов, но нарушения плодотворные, «перспективные» (Колчинский, 2002). Жоффруа Сент-Илер полагал, что случайное уродство, не нарушающее жизнеспособность организма, может скачкообразно породить новый вид (Bowler, 2005). Такие взгляды предвосхищают эволюционный сальтационизм XX в., в частности учение Р. Гольдшмидта о «перспективных монстрах» (Колчинский, 2002).

В первой половине XIX в. было продолжено эмпирическое изучение проявлений изменчивости. Именно тогда были подмечены некоторые закономерности географической изменчивости животных, получившие впоследствии название *экогеографических правил*. В 1833 г. польский орнитолог К. Глогер (1803–1859) подметил, что в Европе окраска оперения птиц становится более интенсивной в направлении с севера на юг, а в 1847 г. немецкий физиолог К. Бергман (1814–1865) сформулировал свое широко известное правило, связывающее размеры тела теплокровных организмов с температурой и косвенно – с географической широтой местности (Лукин, 1940). К. Бергман не был систематиком, но сформулированное им правило позволяет решать некоторые таксономические задачи, например, навести порядок во внутривидовой таксономии широко распространенных и географически изменчивых видов (Пантелеев, 1992).

* * *

Дарвиновская революция в биологии ознаменовалась полной переоценкой традиционных взглядов на изменчивость. Если для платоника-эссенциалиста любое проявление изменчивости – это лишь малозначительное отклонение от идеального архетипа, то для эволюциониста способность организмов варьировать, т. е. отличаться от некоего «морфологического стандарта», есть движущий фактор и основное условие эволюционного процесса (Dawkins, 2010). Р. Докинз (Dawkins, 2010) отмечает как очень показательное название одной из ранних эволюционистских статей А. Уоллеса: «On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type» – «О склонности разновидностей бесконечно уклоняться от исходного типа» (Wallace, 1858). Преодолев эссенциалистское пренебрежение разновидностями и определив эволюционное значение изменчивости, Чарлз Дарвин открыл дорогу популяционному мышлению в систематике (термин Эрнста Майра, введенный им в 1959 г., см.: O'Hara, 1997). С. Дж. Гулд (Gould, 2005) полагает, что именно это (а не концепцию естественного отбора) надо считать главным достижением дарвиновской революции.

Взгляды Ч. Дарвина на изменчивость, её сущность и причины неоднократно анализировались в научной литературе (Norton, 1973; Bowler, 1974, 2005; Mayr, 1982; Winther, 2000; Галл, 2004; и др.), поэтому здесь можно остановиться только на важнейших моментах. Одним из источников представлений Дарвина об изменчивости был его собственный опыт таксономической работы – над построением системы усоногих раков, чему он посвятил восемь лет своей жизни, с 1846 по 1854 г. (Love, 2002; Галл, 2004; Slotten, 2004). Изучая усоногих, Дарвин столкнулся с колоссальной изменчивостью всех изученных им внешних и внутренних признаков этих животных (Love, 2002), что, как предполагается, и привело его к переосмыслению биологической роли изменчивости (Галл, 2004).

Впрочем, ещё в 1840-е гг. Дарвин вполне разделял традиционное мнение о существовании некоей «нормы», фенотипического стандарта вида, рассматривая изменчивость как совокупность отклонений от этой нормы в первую очередь под влиянием среды обитания (Winther, 2000; Галл, 2004; Bowler, 2005). Изменчивость рассматривалась им в первую очередь как свойство индивида, а не группы организмов, как событие в его индивидуальной судьбе, онтогенезе. Причины, вызывающие изменчивость, Дарвину в точности известны не были, хотя этот вопрос интересовал его всю жизнь. Он не верил в «спонтанность» изменчивости и предполагал, что её причиной являются различные воздействия на репродуктивные органы родительских особей факторов среды обитания, особенно неблагоприятных (Mayr, 1982). Таким образом, он видел в изменчивости лишь «силу, которая нарушает естественный процесс точного копирования, обеспечиваемый наследственностью» (Bowler, 2005: 15).

Однако логика постепенно вырисовывавшейся эволюционной теории заставила Дарвина внимательнее присмотреться к сути явления изменчивости. Переоценка взглядов на его значение произошла при подготовке к изданию «Происхождения видов» и даже раньше, при написании Дарвином крупного эволюционного труда под названием «Естественный отбор», так и не увидевшего свет (Галл, 2004). В «Происхождении видов» он уделил огромное внимание этому вопросу, дав полную сводку известных на то время фактов и бытовавших среди натуралистов представлений о формах изменчивости (Ruse, 2008). Это необходимо потому, что существование изменчивости было непременным условием для протекания естественного отбора. Если все организмы идентичны друг другу, то отбору не из чего выбирать, все особи одинаково адаптированы к среде обитания (Bowler, 2005). Представление о большом «запасе изменчивости», существующем у живых организмов в естественных условиях, сложилось у Дарвина в ходе обработки собранной им коллекции усоногих раков. Этот запас, по его мысли, представляет фактически неограниченный материал для действия естественного отбора. Он нужен для адаптации к постоянно меняющимся условиям среды (Галл, 2004).

В «Происхождении видов» была дана эволюционная трактовка таксономической категории «разновидности», которая носила довольно неопределенный характер у Линнея (см. выше). Для Дарвина мелкие индивидуальные различия, малоинтересные для систематика, важны как «первые шаги к образованию разновидностей» (Дарвин, 2001: 59). Устойчивые и более или менее хорошо очерченные разновидности дают начало подвидам, а затем и видам. «Ясно выраженная разновидность может быть… названа зарождающимся видом» (там же), хотя далеко не каждая разновидность рано или поздно даст начало новому виду. Однако в эпоху Дарвина популяционное мышление ещё не возникло, и у биологов не было представления о популяции как естественной совокупности разнокачественных организмов одного вида, изменчивость которых является вполне нормальным явлением. И виды, и разновидности трактовались Дарвином и его единомышленниками вполне типологически, на основе морфологических различий (Bowler, 1983, 2009).

Огромное значение, которое Дарвин придавал изучению изменчивости, выразилось не только в том, что ей посвящены несколько глав «Происхождения видов», но и в написании специального труда «Изменчивость животных и растений в условиях доместикации» (1868). Больше того, в 1860-е гг. он вынашивал планы написания монографии об изменчивости живых организмов в естественных условиях, но эта книга так и не была Дарвином написана (White, Gribbin, 2009).

Однако, повысив значимость varieties для систематики, придав научную респектабельность изучению разновидностей, Дарвин вольно или невольно снизил значение видов, что привело к размыванию границ между видами и разновидностями и определенной «девальвации» онтологического статуса линнеевского вида. Это был настоящий кризис видовой таксономии (Завадский, 1968; Павлинов, Любарский, 2011), который не в последнюю очередь был вызван широкоизвестным высказыванием Дарвина о том, что термин «вид» он рассматривает как «произвольный, присвоенный ради удобства… и не отличающийся в основном от термина “разновидность”» (Дарвин, 2001: 59). Это мнение сочувственно цитировал, к примеру, Т. Д. Лысенко (1952), приводя его в качестве аргумента в пользу своей «теории» вида и видообразования. Э. Майр (1968: 27) прямо утверждал, что Дарвин «уничтожил вид как конкретную естественную единицу». По Э. Майру (Mayr, 1982), причина состояла в том, что Дарвин, как и многие систематики со времен Линнея, вкладывал в термин «разновидность» очень широкий и размытый смысл, включая туда и географические расы, и индивидуальные аберрации. Возможно, кризис вида и не возник, если бы Дарвин называл разновидностями только географически локализованные расы (Mayr, 1982). Но этого не произошло, и некоторые из ближайших последователей Дарвина пришли уже к полному отрицанию концепции вида как таковой (Wilkins, 2010).

Но понимание Ч. Дарвином разновидности как зарождающегося вида имело и положительную сторону для таксономии. Оно послужило стимулом к созданию концепции географической расы как пространственно изолированной и морфологически очерченной разновидности. В 1861 г. Г. Бэйтс (1825–1892) ввел в таксономию понятие подвида, довольно быстро вошедшее в научную практику и в кодексы зоологической номенклатуры. Подвид занял место высшей ступени в довольно дробной иерархии внутривидовых категорий (Семенов-Тян-Шанский, 1910). В систематике растений даже само понятие «вид» стало отождествляться с географической расой высшего порядка, как это характерно, например, для русских ботаников С. И. Коржинского (1892) и В. Л. Комарова (1901), введших эколого-географический критерий в определение вида.

Отсюда был только один шаг к идее географического видообразования, впервые высказанной М. Вагнером в 1868 г. (Завадский, 1968). Интересно, что сам Дарвин и его единомышленники (А. Р. Уоллес, А. Вейсман) явно склонялись к модели симпатрического видообразования и идею Вагнера не поддержали. Поскольку сам Вагнер считал изоляцию в пространстве и изменения условий существования особей непременным условием протекания эволюции, изоляция была неверно истолкована сторонниками Дарвина как фактор, альтернативный естественному отбору, а не дополнительный к нему (Bowler, 1983, 2009). Окончательно идея географического видообразования восторжествовала только в эпоху эволюционного синтеза, сторонники которого впали в другую крайность – стали отрицать любые формы видообразования, кроме аллопатрического (Майр, 1947)

Дальнейший прогресс в изучении и осмыслении изменчивости организмов был связан с освоением биологами представления о непрерывной изменчивости количественных признаков и разработкой математического аппарата для её анализа. Как мы видели, для Линнея и других сторонников эссенциализма в таксономии, так же как и для Дарвина, изменчивость имела почти исключительно качественный характер. Разновидностями назывались визуально улавливаемые отклонения от морфологического «стандарта» вида либо же альтернативные варианты второстепенных, не-сущностных признаков («коровы белые, черные, рыжие…»).

Количественный подход к изучению и выражению изменчивости стал возможен только в конце XIX в., когда начал разрабатываться соответствующий математический аппарат в рамках новой науки – *биометрии* (Bulmer, 2003). Школа биометриков, представленная Ф. Гальтоном, К. Пирсоном, Р. Уэлдоном, а позднее – Р. Фишером, не только в строгой математической форме установила факт изменчивости количественных признаков всех природных популяций, но и дала первые доказательства (в статистическом смысле) реальности естественного отбора, происходящего в природе (Bulmer, 2003). Одной из известных работ такого рода была статья Х. Бампуса (Bumpus, 1898), в которой сопоставлялась изменчивость морфологических признаков погибших и выживших во время снежной бури воробьев. Используя довольно простые статистические методы, Бампус сделал вывод о реальности процесса элиминации неприспособленных особей в природе, процесса, о котором говорил Дарвин в «Происхождении видов». Известно, что в момент выхода «Происхождения видов» в свет, Дарвин ещё не имел в руках доказательств такого рода отбора, что заставило его уделить большое внимание искусственному отбору и изменчивости признаков при доместикации. Ему представлялось, что факты изменения культурных растений и одомашненных животных под влиянием искусственного отбора могут послужить аналогией для понимания процессов, происходящих в природе (Галл, 2004).

Очевидный переход к популяционному мышлению прослеживается в работах А. Уоллеса, который приложил немало усилий для развития дарвинизма и его популяризации. А. Уоллес был убежден в том, что все популяции проявляют широкую изменчивость по любому признаку, что может быть выражено количественно (Bowler, 2005). В книге Уоллеса «Дарвинизм» (Wallace, 1889) можно найти первые и пока не очень совершенные попытки описать изменчивость природных популяций с помощью примитивных кривых распределения значений признаков (Bowler, 2005) и других графических методов (рис. 1)[9]. Это уже преддверие полноценного биометрического анализа.

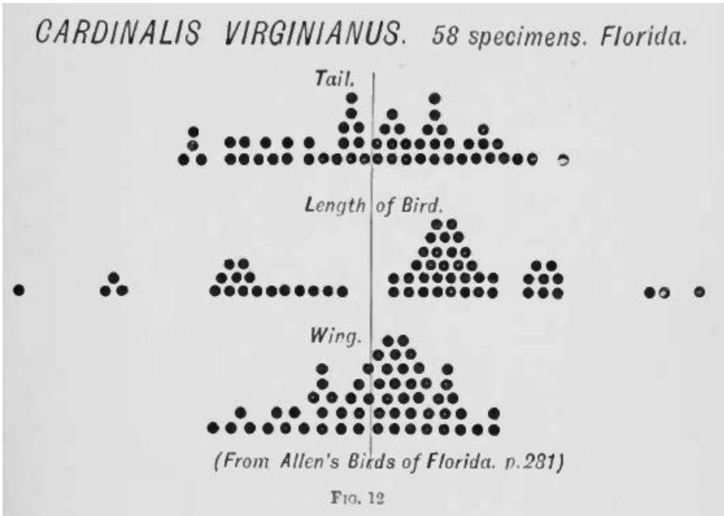


Рис. 1. Рисунок из книги А. Уоллеса «Дарвинизм» (Wallace, 1889) – одна из ранних попыток наглядного отображения изменчивости природных популяций

Гораздо более тщательный анализ изменчивости количественных признаков природных популяций был дан Фрэнсисом Гальтоном (1822–1911) – двоюродным братом Чарльза Дарвина (Norton, 1973; Лакин, 1990; Bulmer, 2003). Безусловно, этот крупный исследователь уже полностью освободился от представления об изменчивости как «ошибке»

[9] Необходимо отметить, однако, что применительно к изменчивости морфологических признаков человека статистические методы использовались ещё в первой половине XIX в. бельгийским антропологом А. Кетле. Именно ему принадлежит введение в антропологию гауссова нормального распределения вероятностей (Филипченко, 1978; Лакин, 1990).

(Bulmer, 2003). В конце XIX столетия было окончательно осознано, что изменчивость организмов представляет собой не случайное досадное отклонение от «типа», затрудняющее работу систематиков, и не набор сравнительно редких «уродств», а нормальное явление, которому подвержено большинство признаков, что без труда обнаруживается в природных популяциях (Bowler, 2005).

Исследования Карла Пирсона (1857–1936) по изучению изменчивости организмов охватили природные популяции самых различных таксонов. Пирсон ввел в практику биометрии такие показатели, как среднеквадратическое отклонение и коэффициент вариации, создал учение о разных типах кривых распределения (Лакин, 1990). Эти работы позволили обнаружить сдвиги в изменчивости популяций под действием факторов внешней среды (Bowler, 2005), то есть то, что в 1927 г. было названо Ю. А. Филипченко *микроэволюцией* (Filipchenko, 1927).

Другой пионер в этой области исследований, Рафаэль Уэлдон (1860–1906), занимался изучением изменчивости различных беспозвоночных, включая высших ракообразных и наземных моллюсков. Ему удалось показать действие стабилизующего отбора на примере раковин наземных улиток *Clausilia laminata* (Weldon, 1901; Norton, 1973; Hutchinson, 1990)[10], хотя то же самое оказалось невозможным при изучении другого вида того же семейства *C. itala* (Bulmer, 2003)[11]. Позднее ученик Уэлдона А. П. ди Чеснола провел аналогичные исследования на другом виде наземного моллюска, *Arianta arbustorum* (Di Cesnola, 1907).

Необходимо упомянуть об исследованиях американского миссионера и натуралиста Дж. Т. Гулика (1832–1923), изучавшего изменчивость гавайских наземных улиток семейства Achatinellidae и создавшего на этом материале оригинальную концепцию географического видообразования (Gulick, 1905). Им была продемонстрирована возможность возникновения нового вида на основе изолированного в пространстве вариетета (Hall, 2006).

Однако школа биометриков была не единственной в конце XIX – начале XX в. научной школой, изучавшей изменчивость. Группа генетиков-менделистов, ярким представителем которой был У. Бэйтсон (1861–1926), разрабатывала оппозиционную дарвинизму и биометрикам антиселекционистскую и антиадаптационистскую программу (Cock, 1973; Bowler, 1983, 2005; Bateson, 2002; Голубовский, 2002; Peterson, 2008). Ранние генетики склонялись к сальтационной модели эволюции, ставя под сомнение значимость естественного отбора. Напротив, био-

[10] В современной номенклатуре – *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803).
[11] В современной номенклатуре – *Charpentieria itala* (von Martens, 1824).

метрики Р. Уэлдон и К. Пирсон полагали, что их исследования подтверждают дарвиновское представление об эволюции как о постепенном и медленном процессе, идущем путем накопления сравнительно небольших вариаций.

В предисловии к своему капитальному труду об изменчивости У. Бэйтсон заявлял, что «накопление и упорядочивание фактов об изменчивости… есть первая обязанность каждого естествоиспытателя» (Bateson, 1894: VI). Сама книга Бэйтсона представляет собой объемный каталог разного рода скачкообразных изменений в числе меристических признаков, которые, по мысли автора, сразу давали начало новому виду (Norton, 1973; Gillham, 2001; Bowler, 1983, 2005). Ранние менделисты склонялись к признанию прерывистости хода эволюционного процесса, придавая особое значение внезапно возникающим крупным вариациям, резко отделяющим потомство от предыдущего поколения (Norton, 1973; Колчинский, 2002). Однако приводимые У. Бэйтсоном примеры касались в основном изменчивости меристических признаков – числа позвонков, пальцев, зубов у животных и т. п., то есть таких, которые по самой природе своей не могут происходить непрерывно, а только скачками (Филипченко, 1977).

Сальтационизм в эволюционной биологии поддерживался в основном генетиками, в среде которых активно разрабатывалась мутационная теория Г. Де Фриза, отводившая естественному отбору второстепенную роль (Голубовский, 2000). Впрочем, сальтационистские идеи во второй половине XIX столетия высказывали также палеонтологи (В. Вааген с его теорией мутаций), зоологи (А. Кёлликер), ботаники (С. И. Коржинский, разрабатывавший теорию гетерогенезиса) и некоторые другие специалисты (Берг, 1977; Колчинский, 2002; Юнкер, Хоссфельд, 2007).

Широко известно, что эволюционная теория в первой четверти XX в. находилась в критическом состоянии, которое в свое время было определено Джулианом Хаксли как «затмение дарвинизма» (Bowler, 1983). Менделисты «резко противопоставили генетику как науку точную, основанную на экспериментальном методе, дарвинизму как якобы спекулятивному учению, опиравшемуся на “устаревший” исторический метод» (Завадский, Георгиевский, 1977: 10). Они считали, что новая генетическая теория наследственности делает теорию Дарвина излишней (Юнкер, Хоссфельд, 2007).

Однако на работу практикующих систематиков описанные выше дебаты и методические новшества оказывали сравнительно мало влияния. Биометрические методы проникали в таксономию медленно. Несколько больше повлияли на развитие таксономии споры между генетиками-мутационистами и дарвинистами. Достаточно напомнить о неожорданизме, представители которого (Я. П. Лотси, Г. Де Фриз, В. Л. Иогансен и другие генетики) разработали «узкую» концепцию вида-жорданона, противопоставляемую широкой концепции вида-линнеона (Завадский, 1968). «Истинным видом» (жордановом) называлась наименьшая наследственная форма, не расщепляемая путем экспериментального скрещивания на составные части. Систематики более традиционного толка интересовались проблемами изменчивости в гораздо меньшей степени, хотя внутривидовая таксономия была предметом их изучения (Семенов-Тян-Шанский, 1910). В 1901 г. О. Кляйншмидт предложил отказаться от классической концепции морфологического вида, заменив её на концепцию «круга форм» (Formenkreise) как совокупности наследственно постоянных близкородственных форм, или varietates. Formenkreise Кляйншмидта очень близок понятию политипического вида, как оно было разработано позднее Э. Майром и другими архитекторами эволюционного синтеза (Майр, 1947; Завадский, 1968).

Прогресс генетики привел в 1910–1920-е гг. к появлению очень своеобразного направления в таксономии, известного как экспериментальная систематика (Valentine, 1949; Павлинов, Любарский, 2011). Его представители (Ф. Клементс, Г. Турессон, М. А. Розанова, Е. Н. Синская) считали, что таксономические гипотезы подлежат опытной проверке, а объектом исследования должны выступать не музейные экземпляры, а непосредственно живые организмы (Завадский, 1968). Точный экспериментальный подход был призван прийти на смену субъективизму традиционной систематики с её произвольным взвешиванием признаков.

Практиками экспериментальной систематики были преимущественно ботаники, которые ставили своей целью выяснение наследственной или модификационной природы признаков. Для этого растения, взятые из разных биотопов, выращивались в стандартных и строго контролируемых условиях лаборатории (Turesson, 1922a, b). Оказалось, что многие выделяемые «музейными» таксономистами вариететы – не что иное, как экотипы, модификационные варианты изменчивости, которые параллельно возникают у разных видов, попавших в сходные условия среды (Павлинов, Любарский, 2011). Экотипы включают отдельные экофены. И. И. Шмальгаузен (1946: 20) отмечал, что экофены Турессона – это адаптивные нормы, «формы индивидуального приспособления растений к свойствам почвы и другим экологическим условиям».

Г. Турессон (Turesson, 1922a, b) разработал оригинальную концепцию экологического вида (oecospecies), который является суммой отдельных экотипов и составляющих их экофенов (рис. 2). По мнению Д. Валентайна (Valentine, 1949), эковиды Турессона приблизительно соответствуют линнеевским видам. Один или несколько экотипов образуют ценовид (coenospecies) – политипический вид, все особи которого способны к плодовитому скрещиванию между собой. Интересно, что Г. Турессон считал, что изучение генетической и экологической изменчивости организмов не имеет ничего общего с задачами таксономии и должно быть предметом особой научной дисциплины – генэкологии (Mayr, 1982).

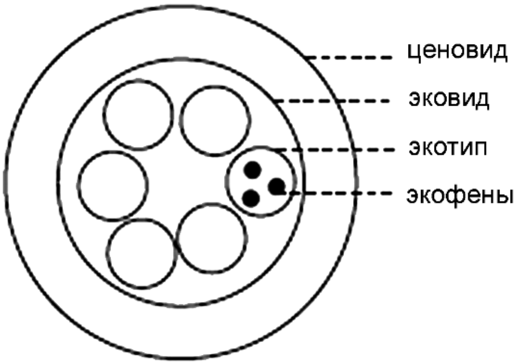


Рис. 2. Структура вида (ценовида) по Г. Турессону (по: Wilkins, 2010)

В зоологии методы экспериментальной систематики привились не так широко (вероятно, из-за бóльших сложностей в лабораторном выращивании животных), но можно указать, например, на работы американского териолога Т. Сэмнера по изучению экотипов у оленьих хомяков рода *Peromyscus*, русского энтомолога Н. А. Холодковского, установившего наличие экофизиологических рас у тлей и др. (Завадский, 1968).

Эволюционный синтез 1930–1940-х гг. снял противоречие между генетикой и дарвинизмом, в результате чего возникла *синтетическая теория эволюции* (СТЭ), на долгие десятилетия ставшая господствующей эволюционной теорией (Воронцов, 1980; Колчинский, 2006; Юнкер, Хоссфельд, 2007). Несмотря на усилившуюся в последнее время критику (Гродницкий, 2002), СТЭ сохраняет свои позиции в качестве ведущей эволюционной модели.

Именно в рамках СТЭ окончательно восторжествовало популяционное мышление. Морфологи перестали основывать свои суждения на изучении единичных особей, как это было нормой в XIX столетии

(Яблоков, 1966). Изменчивость рассматривается теперь как свойство популяции, изучаемое на *репрезентативных выборках* из неё. По словам Дж. Г. Симпсона (2006: 76), «популяции, а не организмы являются единицами систематики, и именно они классифицируются. Все популяции изменчивы, и эта изменчивость является существенной частью их природы и их определения. У них нет единственного фиксированного образа или типа». И. И. Шмальгаузен (1946: 94) пишет об условности «нормального фенотипа», к которому принадлежат не абсолютно идентичные фенотипически особи (что невозможно), а все особи «данной популяции, достигающие зрелого состояния в нормальных условиях среды и оставляющие “нормальное” потомство»[12]. Такая норма реакции детерминирована генетически. Поэтому фундаментальная причина изменчивости лежит не *вне* организма, как это принималось в XIX в., а в нем самом, то есть определяется генотипом особи. Способность давать модификационные, т. е. *ненаследуемые*, изменения сама по себе *наследуема*, так как заложена в видоспецифичную норму реакции (Шмальгаузен, 1946).

Поскольку понятие «морфологический стандарт» или «норма» относится теперь не к индивидууму, а к популяции, бурное развитие получили методы биометрического анализа, работающие опять-таки с репрезентативными выборками. Внутривидовая изменчивость, которую таксономисты так долго игнорировали, стала едва ли не главнейшим объектом изучения популяционной систематики (Павлинов, Любарский, 2011).

В рамках СТЭ возникло новое определение изменчивости, предложенное Дж. Г. Симпсоном (1948, цит. по: Яблоков, 1966): «…наличие различий между особями в пределах скрещивающейся популяции». Такой подход получил поддержку в бурно развивавшейся в первой половине XX в. популяционной генетике, изучавшей в том числе и резерв изменчивости, содержащийся в каждой природной популяции (Bowler, 2005). Фенотипическая изменчивость рассматривается как внешнее проявление «огромной генетической гетерогенности», свойственной любой природной популяции (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

В настоящее время изменчивость является одним из важнейших объектов изучения эволюционистов, систематиков, генетиков, представителей других областей биологического знания. Текущая литература по различным её аспектам необозрима. Изменчивость признана «центральной концепцией в биологии» (Hallgrímsson, Hall, 2005).

---

[12] Ср. высказывание А. В. Яблокова (1966: 189) о том, что «нормы» как таковой «в природе не существует; есть лишь более или менее обычный набор различных отклонений от какого-то условного значения средней».

Прогресс в области компьютерных технологий, широкое распространение персональных компьютеров и специализированных статистических пакетов программного обеспечения для них во второй половине XX в. создали условия для массового использования методов многомерной статистики для изучения изменчивости и решения таксономических проблем. Первые работы по применению алгоритмов многомерной статистики в зоологической систематике датируются началом 1950-х гг. (см., например: Stroud, 1953).

Если ещё в середине прошлого века А. А. Любищеву (1959, 1982) приходилось специально доказывать важность и необходимость применения биометрии в систематике, то в наши дни изучение изменчивости проводится таксономистами с применением целого арсенала статистических методов, таких как дискриминантный и факторный анализ, анализ главных компонент, многомерное шкалирование и др. Одним из последних достижений в этой области является применение к изучению изменчивости метода *геометрической морфометрии*, описывающего конфигурацию морфологических объектов (Павлинов, Микешина, 2002). Достоинство этого метода в том, что он позволяет избавляться от влияния общих размеров изучаемых объектов и сравнивать не только их форму, но и закономерности её групповой изменчивости (Васильев, Васильева, 2009).

Интересной альтернативой СТЭ, развиваемой преимущественно отечественными теоретиками, является *эпигенетическая теория эволюции* (ЭТЭ), изложение основ которой можно найти в целом ряде статей и монографий (Шишкин, 1987, 1988; Гродницкий, 2002; Расницын, 2002; Васильев, Васильева, 2009; Поздняков, 2009). Сторонники ЭТЭ разработали оригинальный взгляд на сущность изменчивости, на котором стоит здесь коротко остановиться. В рамках этой теории по наследству из поколения в поколение передаются не конкретные признаки, а видоспецифичные нормы реакции, которые охватывают все «пространство» возможных фенотипов (Шмальгаузен, 1946; Медников, 1987). Таким образом, на основе одного-единственного генотипа может возникнуть более чем один фенотип; пространство фенотипических возможностей очень богато, но какая именно из этих возможностей реализуется, зависит не в последней степени от состояния среды обитания. Фенотип отдельной особи можно рассматривать как «вероятностную копию общей для популяции поливариантной эпигенетической модели» (Васильев, Васильева, 2009: 165). Изменчивость как явление можно определить в таком случае как «*реализацию законов возможного (допустимого в морфогенезе) преобразования отдельных признаков*» (там же: 192).

Адаптивные нормы могут быть как дискретными (Медников, 1987), так и градуальными (Хлебович, 2002). Первые изучены лучше. Их проявления давно известны натуралистам под названием полиморфизма. Классическими примерами дискретных адаптивных норм являются касты общественных насекомых, полиморфизм листьев у водных растений (воздушные, водные и плавающие листья стрелолиста), определение пола под действием температуры у некоторых животных и т. д. (Хлебович, 2002). Очевидна связь дискретных адаптивных норм с видообразованием. «Отклонения в рамках адаптивной нормы могут представлять морфологически уже готовую форму, которую остается генетически закрепить, чтобы она представляла собой новый вид» (Пантелеев, 2010: 70). Градуальные адаптивные нормы проявляются постепенно по мере изменения интенсивности фактора и не выражаются в виде дискретных состояний-морф (Хлебович, 2002).

Если принять эволюционную модель, развиваемую в рамках ЭТЭ, то характеристики изменчивости оказываются в определенном смысле отражением состояния среды обитания конкретной популяции. Значения тех или иных средовых факторов являются решающими для определения того, с какой частотой будут реализовываться отдельные морфы, входящие в состав адаптивной нормы. Таким образом, изменчивость может служить в определенной степени индикатором «агрессивности» среды, причем не менее точным, чем показателем генетической гетерогенности популяции.

1.2. История изучения изменчивости пресноводных моллюсков

Как неоднократно отмечено в малакологической литературе (Diver, 1939; Голиков, 1976), моллюски, в том числе и пресноводные, являются очень удачным объектом изучения изменчивости. Среди континентальных моллюсков, как наземных, так и водных, имеется ряд массовых видов, характеризующихся широким географическим распространением, экологической пластичностью и высокой численностью в биотопах разного типа. Поэтому не составляет большого труда собрать крупные, статистически репрезентативные выборки этих животных. Кроме того, многие виды наземных моллюсков, к примеру *Cepaea nemoralis* (L., 1758), *Bradybaena fruticum* (O. F. Müller, 1774) и др., демонстрируют ярко выраженный полиморфизм по таким признакам, как фоновая окраска раковины, число и расположение цветных полос на её поверхности, и уже более столетия являются объектами изучения популяционных генетиков и эволюционистов (Хохуткин, 1997).

Однако «открытие» натуралистами-конхологами явления изменчивости у пресноводных моллюсков следует относить только к середине XIX столетия. Систематики XVIII в. предпочитали давать диагнозы описываемых ими видов путем перечисления характерных качественных признаков раковины, обычно не акцентируя внимания на наблюдаемых отклонениях от установленного ими морфологического «типа» данного вида. Такой подход характерен для работ К. Линнея (Linnaeus, 1758, 1767), Т. Пеннанта (Pennant, 1777), Э. М. да Косты (da Costa, 1778), Й. Х. Хемнитца (Chemnitz, 1786) и других ранних таксономистов, занимавшихся описанием пресноводных моллюсков Европы. Пожалуй, единственным исключением в XVIII в. был датский натуралист О. Ф. Мюллер (1730–1784), который прославился тщательным изучением пресноводных беспозвоночных, включая и моллюсков. В его монографии о «наземных и пресноводных червях» (Müller, 1774) не только приведены описания многих видов континентальных моллюсков Северной Европы, но и предпринята попытка охарактеризовать внутривидовую изменчивость некоторых их них. Мюллер помещал сведения об отдельных морфологических вариантах строения раковины в видовые очерки, обозначая такие варианты буквами греческого алфавита. Например, для перловицы *Mya pictorum* [= *Unio pictorum* (L., 1758)] он привел четыре внутривидовых разновидности, отличающиеся по пропорциям и окраске раковины (Müller, 1774: 211–213). Впрочем, для большинства видов пресноводных моллюсков в монографии датского натуралиста подобных внутривидовых вариаций не указано.

Подход О. Ф. Мюллера оказался весьма продуктивным, и долгое время в малакологии ведущим способом выражения внутривидовой изменчивости было описание её дискретных форм в качестве таксонов низшего ранга – вариететов (varietas), морф (morpha), аберраций (aberratio) и т. п. Так, в таксономических монографиях К. Пфайффера (Pfeiffer, 1821), Э. Россмесслера (Rossmässler, 1835a, b), А. Мокин-Тандона (Moquin-Tandon, 1855), Э. Форбса и С. Хэнли (Forbes, Hanley, 1852–1853) и многих других малакологов XIX в., в видовых очерках, перечисляются известные авторам разновидности, а наиболее интересные из них изображаются на специальных таблицах. Своего предельного выражения этот подход достиг в конце XIX – начале XX в., когда многие таксономические сводки, посвященные пресноводным моллюскам, представляли собой перечисление видов с детальными (подчас огромными по размеру) списками вариететов (см.: Westerlund, 1885, 1886; Clessin, 1887; Kobelt, 1910).

Дополнительным стимулом к изучению внутривидовой изменчивости стал интерес к резко уклоняющимся вариациям, разного рода морфологическим аномалиям, таким как разомкнутость оборотов раковины (скаляридность), альбинизм, а также нарушение *хиральности* – типичного для данного вида направления навивания оборотов, что приводит к появлению в потомстве нормально правозавитых моллюсков левозавитых особей и наоборот. Одним из первых каталогизированием сведений о различных «курьезных» формах изменчивости занялся Й. Д. В. Хартманн фон Хартманнсрути, служивший в свое время придворным художником князя Максимилиана фон Вед (Heppell, 1966). Хартманн известен как автор ряда малакологических публикаций, из которых наиболее значительной является великолепно иллюстрированная книга «Наземные и пресноводные гастроподы Швейцарии» (Hartmann, 1840–1844). Автор описал и изобразил на цветных таблицах такие формы изменчивости, как скаляридность и левозавитость (у прудовиков), искривление формы оборотов у Planorbidae, а также различные варианты окраски раковины наземных улиток. Порой аномальные формы изменчивости описывались в качестве таксонов самого низшего ранга. Так, Дж. Г. Джеффрис (Jeffreys, 1862: 106) описал левозавитых особей большого прудовика (*Lymnaea stagnalis*) как особый вариетет *L. stagnalis* var. *sinistrorsa*. Он же обозначал раковины этого вида с корродированной вершиной как вариетет *L. stagnalis* var. *decollata*, а скаляридные раковины – как *L. stagnalis* var. *scalariformis*. Альбиносные формы роговой катушки, *Planorbarius corneus* (L., 1758), фигурировали в научной литературе как особые вариететы *P. corneus* var. *albina* Moquin-Tandon, 1855 (Schlesch, 1932) и *P. corneus* var. *rubra* (Webster, 1919). Тенденция к номенклатурной формализации морфологических аномалий путем их описания в качестве таксонов низшего ранга сохранялась очень долго. Ещё в 1930-е гг. К. Краусп (Krausp, 1936) описал целую серию «скаляридных» вариететов легочных моллюсков из водоемов Эстонии: *Coretus corneus scalaris*, *Galba palustris scalaris* и *Radix ovata balthica scalaris*.

В целом таксономии XIX и даже начала XX столетий было свойственно довольно смутное и расплывчатое представление о «вариациях» (varietas в номенклатурном смысле). В качестве таковых обозначались самые разные проявления изменчивости моллюсков, например: в размерах, форме и типе скульптурированности раковины. Географический компонент изменчивости при этом редко учитывался. Не было и четкого различия между «varietas» и «подвидом» (Bouchet, 2006).

С таксономической точки зрения самый оригинальный подход к изучению изменчивости моллюсков был выработан так называемой

«Новой школой» («Nouvelle École») в малакологии, возникшей в середине XIX в. во Франции и процветавшей вплоть до начала XX в. (Dance, 1970). Её главными представителями были Ж.-Р. Бургинья (1829–1892), А. Локар (1841–1904), Ж. Сервен (1846–?).

В отличие от принятой в других европейских странах практики описания изменчивости путем выделения большого числа внутривидовых вариантов, методология «Новой школы» заключалась в том, чтобы присваивать видовой статус как можно большему числу конхологически различимых форм (Bouchet, 2006). Этот подход традиционно рассматривается как ярчайший пример «дробительского» (splitting) подхода к построению системы пресноводных моллюсков (Майр, 1947; Meier-Brook, 1993). Любая конхологическая форма, которую представители этой школы могли отличить от других форм по трем или более признакам, становилась в их глазах особым «видом» (Dance, 1970; Meier-Brook, 1993). В каком-то смысле такой подход можно рассматривать как предвосхищение современной «прагматической концепции вида», разрабатываемой швейцарским ихтиологом М. Коттла (Kottelat, 1995).

В результате такая таксономическая категория, как varietas, малакологами «Новой школы» применялась редко, зато списки видов пресноводных моллюсков Франции и некоторых других государств пополнились огромным числом трудноразличимых видов, что и поныне создает немалые трудности для систематиков, вынужденных каким-то образом оценивать валидность множества этих видов и номенклатурную пригодность названий (Bouchet, 2006; Graf, 2010). Например, А. Локар (Locard, 1893) насчитывал во французской малакофауне 130 видов рода *Lymnaea* (прудовики), 223 вида рода *Unio* (перловицы), 251 вид рода *Anodonta* (беззубки) и т. д. Общее число видов пресноводных моллюсков в фауне Франции Локар оценивал примерно в 1850! (Bouchet, 2006). Сам Бургинья за свою не очень долгую научную карьеру описал 112 новых родов и около 2540 новых видов моллюсков (Vidal, 1994).

Хотя валидность ряда видов континентальных моллюсков, описанных представителями «Новой школы», признается современными систематиками, большинство установленных ими таксонов пополнили списки синонимов. В других европейских странах таксономический подход французских малакологов не снискал одобрения и вызвал резкую критику (Schnitter, 1922; Dance, 1970). Для обозначения неоправданного дробительства возник даже особый термин – «бургиньятизм» (Reischutz, 1994). Более того, острая реакция на новшества «Новой школы» привела к тому, что в начале – середине XX в. в европейской малакологии стали превалировалить крайне «укрупнительские» тенденции, когда морфологическим различиям придавалось меньшее значение, чем сходству, и возникла «традиция» выделять сравнительно «небольшое число видов, распространенных почти всесветно, но характеризующихся высоким уровнем межвидовой и межпопуляционной изменчивости» (Russell-Hunter, 1964: 132). В качестве примера можно упомянуть фундаментальную монографию шведского малаколога Б. Хубендика (Hubendick, 1951a), который свел огромное многообразие прудовиков (семейство Lymnaeidae) мировой фауны всего к 40 видам, очень изменчивым по раковине, но демонстрирующим общее сходство по качественным признакам строения половой системы. Количественные различия Хубендиком не учитывались.

В середине XIX столетия исследователи моллюсков стали уделять больше внимания количественным характеристикам раковин. В видовых очерках таксономических монографий появляются таблицы с морфометрическими данными. В частности, у А. Ф. Миддендорфа (Middendorff, 1851) можно найти сведения о размерах и пропорциях раковин ряда изученных им видов моллюсков Сибири, например, при обсуждении вариететов беззубки *Anodonta cellensis* (Gmelin, 1791). Однако такого рода данные очень долгое время имели лишь вспомогательное значение, их ценность для науки не была должным образом понята.

Представление о непрерывной изменчивости количественных признаков раковин и мягкого тела моллюсков, а также статистические методы, пригодные для её описания, стали проникать в «пресноводную» малакологию около 100 лет назад параллельно с проникновением «популяционного мышления» в среду систематиков (см. раздел 1.1).

Первые исследования изменчивости природных популяций моллюсков были проведены на материале наземных гастропод. Ещё в 1889 г. А. Р. Уоллес в книге «Дарвинизм» отмечал, что «большинство наземных раковин демонстрируют значительное число вариаций в цвете, характере окраски, размерах, форме и скульптуре или характере поверхности [раковины] даже среди экземпляров, собранных в одном местообитании. Так, французским автором было установлено не менее 198 вариаций обычной древесной улитки (*Helix nemoralis*), а у столь же обычной садовой улитки (*Helix hortensis*) было описано 90 вариаций» (Wallace, 1889: 43). У того же Уоллеса можно прочитать, что «пресноводные раковины также подвержены значительной изменчивости, так что существует большая неопределенность по вопросу об [истинном] числе их видов. Особенно часты эти вариации в семействе Planorbidae, которое демонстрирует множество необычных отклонений от нормальной формы видов – отклонений, которые должны часто воздействовать на форму и самого животного» (Wallace, 1889: 44).

Огромный по объему труд, целиком посвященный изменчивости моллюсков, был опубликован в 1920 г. в Бельгии Полем Пельзенером (Pelseneer, 1920). В этой монографии была обстоятельно разобрана феноменология изменчивости у моллюсков, предложена классификация форм изменчивости, описаны причины, её вызывающие, а также закономерности наследования признаков у моллюсков. Пельзенер показал, что не только признаки раковины, традиционно привлекавшие внимание малакологов, но и признаки мягкого тела демонстрируют высокую степень изменчивости.

Биометрический метод начал внедряться в изучение изменчивости пресноводных моллюсков в последние десятилетия XIX в. почти одновременно с первыми шагами самой биометрии как научной дисциплины. Среди ранних работ такого рода можно указать статью О. Бёттгера (Boettger, 1893), посвященную изучению пропорций раковин перловиц (Unionidae). Перловицы довольно быстро стали одним из излюбленных объектов изучения изменчивости (Ortmann, 1920; Ball, 1922; Schnitter, 1922; Bloomer, 1927), так же как представители семейств прудовиковых (Lymnaeidae) и лужанковых (Viviparidae).

В первой половине XX в. биометрические методы в изучении пресноводных моллюсков стали применяться более интенсивно (Schnitter, 1922; Жадин, 1923, 1928а, б, 1938; Boycott, 1928; Терентьев, 1928; Piaget, 1929; Miegel, 1931; Franz, 1932; Peters, 1938), что привело к накоплению огромного массива информации об изменчивости количественных признаков пресноводных моллюсков, в первую очередь конхологических. Было установлено, что для многих видов пресноводных легочных моллюсков, в частности из рода *Lymnaea*, характерна очень высокая степень внутрипопуляционной изменчивости признаков раковины (Piaget, 1929; Mozley, 1935). Многие «морфы» и «вариететы», описанные систематиками XIX в., оказались просто модификациями раковины, которые могли легко переходить друг в друга при изменении условий обитания, например, при зарегулировании малых рек и создании водохранилищ (Baker, 1928).

Американский малаколог А. Ортманн (Ortmann, 1920), исследовавший экофенотипическую изменчивость раковин перловиц из проточных водоемов разного типа, сформулировал «закон», согласно которому в крупных водотоках раковины становятся значительно более выпуклыми по сравнению с малыми водотоками, населенными моллюсками с относительно уплощенными раковинами. Позднее ученик Ортманна К. Гудрич (Goodrich, 1937) распространил этот «закон» и на пресноводных жаберных гастропод семейства Pleuroceridae. Выводы

Гудрича были недавно подтверждены путем изучения изменчивости плеуроцерид методом геометрической морфометрии (Dillon et al., 2013).

В Западной Европе экофенотипическая изменчивость раковин активно изучалась Д. Гейером (1855–1932) на материале моллюсков из Боденского озера. Он описал карликовые формы водных брюхоногих, возникшие в результате модифицирующего воздействия среды (Geyer, 1923), а также влияние на форму раковины Lymnaeidae движения воды в крупных горных озерах и других экологических факторов (Geyer, 1929a, b). Работы Гейера богато иллюстрированы (рис. 3).

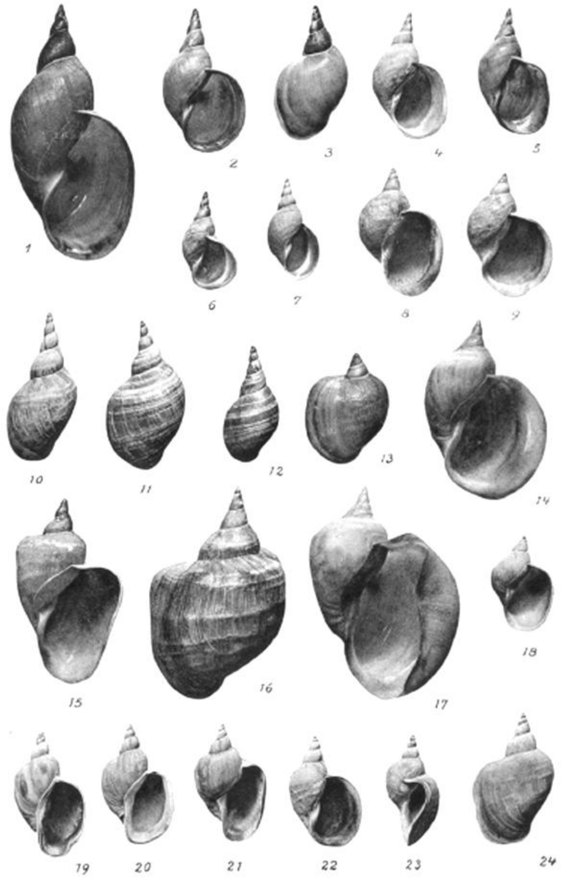


Рис. 3. Круг форм (Formenkreis) прудовика *L. stagnalis* из Боденского озера (по: Geyer, 1929a).

Центральной для исследователей изменчивости пресноводных моллюсков в первой половине прошлого века стала проблема разграничения видов и низших внутривидовых категорий. Для её решения применялись не только биометрические, но и экспериментальные методы, связанные с выращиванием моллюсков в лабораторных условиях. С точки зрения истории науки большой интерес вызывают работы, выполненные в первой половине XX в. такими авторами, как В. Рошковский (Roszkowski, 1912, 1914a), Ж. Пиаже (1929a, b), и А. Бойкотт (Boycott, 1938).

Ещё в 1914 г. польский малаколог В. Рошковский (1886–1946), работавший тогда в Швейцарии, показал, что аберрантные по раковине глубоководные прудовики альпийских озер, ранее описанные как особые виды *L. profunda* Clessin, 1887 и *L. abyssicola* Brot, 1874, при выращивании в лабораторных условиях утрачивают специфический аберрантный облик и становятся типичными по форме раковины представителями широко распространенных видов *L. ovata* (Draparnaud, 1805) и *L. palustris* (O. F. Müller, 1774) соответственно (Roszkowski, 1914a; Arthur, 1982; Vidal, 1994). По строению половой системы литоральные и глубоководные формы одного и того же вида оказались идентичными (Roszkowski, 1914a). Был сделан вывод о том, что глубоководный образ жизни оказывает сильное модифицирующее воздействие на признаки раковины, но не изменяет генотип; аберрантная форма раковины утрачивается при перемещении животного в «нормальные» условия мелководья.

В. Рошковскому возражал Жан Пиаже (1896–1980), в будущем всемирно известный психолог, который в молодости занимался изучением конхологической изменчивости прудовиков, оставив занятия биологией в возрасте около 30 лет (Vidal, 1994; Брангье, 2000). Он полагал, что глубоководные формы заслуживают как минимум подвидового статуса, поскольку отличаются от мелководных прудовиков не только пропорциями раковины, но и физиологически. У них изменяется система дыхания. Ввиду невозможности контакта с атмосферным воздухом, глубоководные прудовики полностью перешли на дыхание растворенным в воде кислородом.

Расхождения между Рошковским и Пиаже в оценке таксономического статуса глубоководных лимней были связаны с разными подходами к определению сущности категории вида. Иногда в этой полемике видят отголосок споров между школами биометриков и менделистов (Vidal, 1994).

В собственных экспериментах Ж. Пиаже (Piaget, 1929a) удалось показать, что различия между некоторыми вариететами большого прудовика имеют под собой генетическую основу. При выращивании моллюсков в стандартных лабораторных условиях признаки вариететов сохранялись в течение нескольких поколений. На других видах прудовиков сходные результаты были получены в Англии А. Бойкоттом (Boycott, 1938). Однако по современным стандартам интерпретация результатов этих опытов, данная в работах Ж. Пиаже и А. Бойкотта, не вполне удовлетворительна. Выводы делались на основе описаний и фотографий, порой очень многочисленных (Piaget, 1929b), но статистические методы практически не применялись, поэтому оценить достоверность различий между вариететами невозможно (Arthur, 1982).

Высокая степень внутривидовой изменчивости пресноводных моллюсков и огромное разнообразие форм и вариететов, выделяемых в составе широко распространенных видов, побудили некоторых авторов заняться выявлением закономерностей варьирования признаков. Ещё одной идеей Г. Турессона, нашедшей применение в таксономической практике, стало предложение упорядочить номенклатуру экотипов, обозначая сходные экотипы разных видов одинаковыми латинскими названиями (Павлинов, Любарский, 2011). В этом можно видеть параллель не только к закону гомологических рядов изменчивости, который примерно в те же годы разрабатывался в России Н. И. Вавиловым, но и к попыткам построения системы организмов на периодической основе, которые время от времени предпринимались в сообществе систематиков (Попов, 2008).

Интересной попыткой такого рода была классификация форм изменчивости унионид, развитая в трудах Х. Моделля. В изложении С. А. Зернова (1934: 160) она выглядит так. В Европе обитают 6 видов семейства Unionidae. «Каждый из этих основных видов дает 4 ряда вариаций, которые Моделль обозначает как: Var. *typica* – типичная форма, Var. *crassa* – из текучих вод, Var. *archaica* – из бассейнов в изверженных породах и Var. *tenuis* – из медленно текучих и стоячих водоемов… Каждая вариация может давать до пяти форм: форма *amnica* из больших рек, ручьев, *fluviatilis* из рек средней величины, *rivularis* – мелкие формы из верховьев рек и ручьев, *lacustris* в озерах и *stagnalis* в заболоченных бассейнах. Кроме того, можно отличить ещё региональные географические расы. Так, описывая *Unio pictorum* из предгорьев Альп, имевшую локальное название *platyrhynchus* Rossm., Моделль называет эту красивую, толстостенную, светлоокрашенную форму из большого озера прегорьев Альп *Unio pictorum – platyrhycnhus* var. *typica lacustris*».

Позднее о параллелизме в изменчивости унионид на материале из водоемов Европейской России писал В. И. Жадин (1938). Разные виды рода *Unio* при попадании в водоемы с примерно одинаковыми условиями дают близкие морфы. Например, наиболее толстостенные раковины *Unio* разных видов образуются в сходных условиях: «…в хорошо прогреваемых водоемах, с очень небольшой скоростью движения воды, при благополучном кислородном режиме в воде, с[о] средним содержанием кальция… при отсутствии гуминизации воды и при небольшом накоплении ила» (Жадин, 1938: 37–38).

Однако расширяющееся применение алгоритмов вариационной статистики к изучению внутривидовой систематики моллюсков привело к тому, что границы между «типом» и его разновидностями во множестве случаев оказались мнимыми, а многие из таких разновидностей – всего лишь единичными вариантами строения, произвольно выделенными из общего диапазона внутривидовой изменчивости (Piaget, 1929b). Поэтому уже в середине XX в. в сводках по таксономии пресноводных моллюсков разновидности либо вообще не выделяются, либо их число становится незначительным (Hubendick, 1951a; Jackiewicz, 1959; Jaeckel, 1961). Остаются в прошлом попытки систематиков упорядочить внутривидовую изменчивость путем перечисления вариететов безо всякой попытки дать однозначные критерии для их разграничения (Geyer, 1927; Жадин, 1933, 1952).

Впрочем, к середине XX в. интенсивность изучения изменчивости пресноводных моллюсков заметно снизилась (Алимов, 1976). К этому времени была детально изучена изменчивость лишь очень небольшого числа модельных видов, таких, например, как виды рода *Viviparus* (Жадин, 1928б; Franz, 1932) или большой прудовик (Жадин, 1923, 1928а; Шванский, 1928; Piaget, 1929b; Mozley, 1939). Основным аспектом изучения была экологическая изменчивость раковины (Алимов, 1976). По мнению А. Ф. Алимова (1976: 119), затухание интереса к изменчивости пресноводных моллюсков парадоксальным образом было связано с прогрессом в области биометрии. Ещё в период до Второй мировой войны статистические методы, включая методы многомерного анализа признаков, существенно развились и требовали «очень большого объема измерений, а также несложных, но достаточно громоздких вычислений». В отсутствие электронной вычислительной техники исследователю приходилось затрачивать много времени на расчеты. Поэтому возобновление интереса к изменчивости пресноводных моллюсков произошло только в 70-е гг. прошлого века, с появлением относительно доступных ЭВМ (Алимов, 1976).

В настоящее время важность изучения изменчивости в самых разных аспектах не подвергается сомнению среди малакологов. Литература, посвященная изменчивости пресноводных легочных моллюсков, огромна. Очень часто данные об изменчивости привлекаются для решения таксономических задач, в частности для обоснования таксономического статуса изучаемых форм (Ward et al., 1997; Vinarski et al., 2006; Vinarski, Glöer, 2009), для чего рекомендуется использовать статистические методы (Старобогатов, 1996). Активно исследуются различные аспекты изменчивости пресноводных моллюсков, включая онтогенетическую (Березкина, Старобогатов, 1988; Максимова, Солдатенко, 2004; Солдатенко, 2009; Березкина, Зотин, 2012), географическую (Терентьев, 1970а; Винарский и др., 2007; Vinarski, 2009), экофенотипическую (Pip, 1983; Wullschleger, Ward, 1997; Zieritz, Aldridge, 2009; Dillon, Herman, 2009) и т. д. Показано, что изучение изменчивости раковин ископаемых пресноводных моллюсков может способствовать реконструкции климатических условий прошлого (Szymanek et al., 2005; Szymanek, 2010).

Помимо выявления изменчивости макроморфологических признаков, делаются попытки исследования внутривидовой генетической изменчивости пресноводных моллюсков на материале широко распространенных модельных видов (Schniebs et al., 2011; Филиппенко, 2012). Однако сколько-нибудь полной систематической сводки об изменчивости пресноводных легочных моллюсков в малакологической литературе до сих пор нет.

1.3. Изучение изменчивости в контексте работы таксономиста

Издавна ведется спор о том, что такое систематика – наука или искусство, точное объективное знание или род деятельности, основанный на интуитивном «проникновении» в исследуемый объект. Поскольку точность и объективность давно стали синонимами научной респектабельности в естествознании[13], современная систематика стремится достичь «объективности» в том числе и путем использования статистических методов в решении своих повседневных практических задач. Количественный анализ является нормой в таксономических исследованиях, особенно если учесть, что построение кладограмм в современной молекулярной филогенетике полностью основано на изо-

[13] В кабинетах математики советских школ на стенных транспарантах часто помещалась цитата: «Каждая область познания является наукой настолько, насколько в ней содержится математика». Обычно её приписывали К. Марксу, однако есть указания на то, что она принадлежит французскому математику А. Пуанкарэ или даже философу И. Канту.

щренных статистических алгоритмах. Наряду с «молекуляризацией» (Lee, 2004), «математизация» практической систематики давно стала свершившимся фактом, на что указывает содержание некоторых общих курсов по этой дисциплине (Wheeler, 2012).

В наши дни данные об изменчивости используются в таксономической практике для решения ряда задач, из которых наиболее распространенной, вероятно, является задача разграничения видов (species delimitation), которая нередко признается одной из центральных в современной таксономии (Wiens, Servedio, 2000; Wiens, 2007). В малакологии биометрический метод начал использоваться в этих целях специалистами по наземным моллюскам ещё 80–90 лет назад (Alkins, 1928; Diver, 1931). Сейчас разработаны количественные операциональные методы, позволяющие более или менее однозначно проводить границы между видами (Sites, Marshall, 2004; Tobias et al., 2010), хотя во многих частных случаях решение проблемы затрудняется таким явлением, как межвидовая гибридизация, размывающая эти границы. В простейшем случае разграничение видов сводится к проверке гипотезы о принадлежности двух или более сравниваемых выборок к разным генеральным совокупностям (Винарский, Андреева, 2007). В свое время Б. Хубендик (1954: 8) четко определил задачи изучения изменчивости в видовой таксономии: «При разграничении видов на морфологической основе чрезвычайно важно осознавать возможный размах внутривидовой изменчивости. Необходимо изучать изменчивость каждого исследуемого вида и определять её границы. Это особенно важно для пресноводных брюхоногих…» Описание процедуры проверки такой гипотезы средствами биометрии дано в статьях Я. И. Старобогатова (1968, 1977, 1996). Сведения об изменчивости необходимы и для внутривидовой систематики, в частности для решения вопроса о реальности подвидов (Пантелеев, 1992; Винарский, 2012).

Необходимость тщательного изучения изменчивости видов, с которыми имеет дело систематик, в полной мере была осознана в эпоху эволюционного синтеза 1930-х гг. В сборнике «Новая систематика», изданном под редакцией Дж. Хаксли (Huxley, 1940), который часто рассматривается как важная веха в развитии СТЭ, одна из статей была специально посвящена проблеме разграничения близкородственных видов, населяющих одно и то же местообитание, путем изучения их изменчивости (Diver, 1940). Её автор, английский натуралист С. Дайвер, в более ранней своей работе (Diver, 1939) отмечал важность изучения изменчивости для разграничения близкородственных видов моллюсков. В частности, он показал, что сравнительно слабые различия в пропорциях раковин близких видов, улавливаемые опытными систематиками, возникают в результате межвидовых различий в скорости роста и развития животных. Невнимание к таким различиям может привести таксономистов к ошибкам. Так, цитированный выше Б. Хубендик (Hubendick, 1945, 1951b) не смог обнаружить качественных различий между видами прудовиков *Lymnaea peregra* (O. F. Müller, 1774) и *L. ovata* (Draparnaud, 1805), а также между видами катушек *Anisus spirorbis* (L., 1758) и *A. leucostoma* (Millet, 1813), на основе чего свел эти виды в синонимы. Однако он проигнорировал наличие количественных различий между ними, в частности различий в пропорциях раковины (Meier-Brook, 1993).

Использование статистики в таксономической практике – это не самоцель для исследователя, а один из возможных методов проверки таксономических гипотез. Как и любой метод, биометрический анализ имеет свои недостатки и ограничения, которые нельзя недооценивать, иначе неизбежно возникновение статистических артефактов. Несоблюдение методологических требований при работе со статистическими алгоритмами приводит к искажению результатов и затемнению объективных природных закономерностей (Hurlbert, 1984; Козлов, 2006).

Систематик должен четко понимать биологический смысл различий, выявляемых статистическим анализом. Результаты расчетов приобретают значимость только после их интерпретации исследователем, которая проводится с учетом данных о морфологии, филогении, зоогеографии и экологии изучаемых им организмов. Выбор конкретных статистических процедур зависит не только от специфики решаемой проблемы, но и от теоретических взглядов конкретного систематика. Поясним это следующим примером.

Концепция хиатуса (перерыва в изменчивости признаков) связана с креационистскими воззрениями XVIII в., когда считалось, что таксоны созданы в готовом виде и потому объективно дискретны (Cain, 1956). Это убеждение легло в основу *типологической концепции вида*, согласно которой виды определяются на основе хиатуса по одному или нескольким признакам (Майр, 1971). Хиатус можно выявить, к примеру, изучая распределение точек, соответствующих отдельным особям, в многомерном пространстве признаков. Таксон, по мнению А. П. Расницына (2002: 89), есть «континуум, сгущение точек, облако в многомерном пространстве признаков» (рис. 4). Хиатус отделяет облака-таксоны одно от другого, нарушает их непрерывность, определяет их целостность[14].

[14] Проблема хиатуса актуальна не для всех таксономических школ. Например, для сторонников филогенетической систематики (кладистики), определяющих таксоны как ветви филогенетического дерева, её просто не существует (Расницын, 2002).

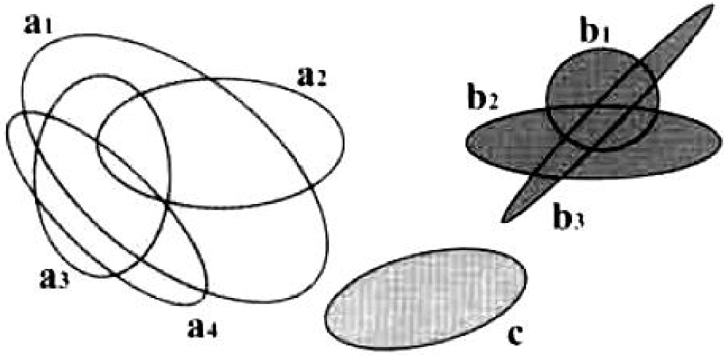


Рис. 4. Идеальная концепция межвидового хиатуса (по: Kottelat, Freyhof, 2007): a, b, c – виды; a_{1-4}, b_{1-3} – отдельные популяции видов а и b соответственно; эллипсы соответствуют размаху изменчивости отдельных популяций в многомерном пространстве признаков

В постдарвиновской биологии принято, что между близкородственными таксонами могут существовать переходные формы, и не всегда можно провести четкую границу между ними (особенно во времени). Кроме того, величина хиатуса, достаточного для определения видовой самостоятельности форм, всегда определяется субъективно. Как отмечал ещё Ч. Дарвин (2001: 64), «…размеры различия, признаваемые необходимыми для возведения двух форм в степень видов, не поддаются определению».

Биологическая концепция вида, пришедшая на смену типологической, определяет виды не по степени их сходства или различия, а по наличию репродуктивной изоляции между ними (Майр, 1971). Факты существования видов-двойников и естественной межвидовой гибридизации говорят о том, что морфологический хиатус между близкородственными видами может отсутствовать. Как подчеркивает К. М. Завадский (1968: 33), «реальное существование вида не обязательно должно быть связано с наличием у него резко обозначенных границ». Вполне возможна ситуация, когда два вида достоверно различаются по средним значениям ряда признаков, но диапазоны внутривидовой изменчивости этих признаков могут перекрываться. Разумеется, данное обстоятельство серьезно затрудняет составление диагностических ключей. В этом случае какая-то часть особей не может быть определена однозначно по своим количественным характеристикам, поэтому определение видовой принадлежности животных возможно только путем анализа целых выборок либо вероятностным путем, с использованием дискриминантных функций (Alonso et al., 2006; Moder et al., 2007).

Так, например, было обнаружено значительное перекрывание конхологических и анатомических признаков европейских пресноводных моллюсков (под-)рода *Radix* (семейство Lymnaeidae), видовая самостоятельность которых подтверждена методами молекулярной таксономии (Pfenninger et al., 2006; Schniebs et al., 2011). И. В. Загороднюк (2004), обсуждая проблему хиатуса, указывает, что большинство близких видов млекопитающих Украины не разделены полным хиатусом, хотя средние значения их диагностических количественных признаков статистически достоверно разделяются. Даже в отсутствие полного хиатуса проблема разграничения видов не становится совсем безнадежной для решения. О. В. Амитров (1971: 241) отмечает, что наличие разрыва «между двумя группами по сумме признаков при перекрытии по каждому из них возможно и при отсутствии корреляции между этими признаками: не обязательно в зоны перекрывания по первому и второму признаку попадут одни и те же экземпляры».

Рассмотренный пример показывает, что сторонники типологической и биологической концепций вида неизбежно разойдутся в использовании статистических процедур и интерпретации полученных результатов, даже если будут изучать одну и ту же группу животных.

В настоящее время признано, что любые суждения о ранге данного таксона имеют статус научных гипотез (Kottelat, 1995; Старобогатов, 1996), которые должны проверяться принятыми в естественных науках методами. Одним из таких методов проверки гипотез, т. е. получения объективных доказательств видового статуса сравниваемых форм, является применение статистических методов, начиная от сравнительно простых, таких как определение достоверности межвидовых различий с помощью критерия Стьюдента (Старобогатов, 1996), и заканчивая сложными алгоритмами многомерной статистики.

Известны примеры применения морфометрических методов для подтверждения видовой самостоятельности двустворчатых (Затравкин, Лобанов, 1986; Рижинашвили, Орлова, 2005; Саенко и др., 2009) и брюхоногих моллюсков, включая как наземные (Попов, Крамаренко, 1994; Akbayin et al., 2001), так и пресноводные формы (Meier-Brook, 1983; Kristensen, Christensen, 1989; Vinarski, Glöer, 2009).

Помимо традиционных линейных промеров раковины, в наше время используются компьютерные средства обработки изображений, позволяющие получать значения таких параметров, как площади поверхности раковины и отдельных оборотов. Их использование дополняет классическую конхометрию, а по эффективности иногда и превосходит её (Alonso et al., 2006). Геометрическая морфометрия с успехом используется для изучения микрогеографической изменчивости пресноводных Pulmonata (Bertin et al., 2012).

Для установления границ и поиска различий между близкородственными видами моллюсков используются такие методы многомерной (multivariate) статистики, как дискриминантный анализ (Valovirta, Väisänen, 1986; Falniowski et al., 1998; Alonso et al., 2006; Vinarski, Glöer, 2009), регрессионный анализ (Попов, Крамаренко, 1994), анализ главных компонент (Kristensen, Christensen, 1989), анализ ковариации (ANCOVA) и кластерный анализ (Falniowski et al., 1998), факторный анализ (Корнюшин, 1996), многомерное шкалирование (Chiu et al., 2002; Саенко и др., 2009) и др.

Применение многомерных статистических методов позволяет решить задачу снижения размерности, то есть разложения общей изменчивости на независимые компоненты. Если использовать для анализа просто исходные переменные (например, значения высоты и ширины раковины и т. п.), то мы сталкиваемся с целым рядом трудностей, например с тем обстоятельством, что между этими исходными переменными имеются явные и скрытые корреляции. Эти трудности снимаются за счет сведения исходного множества данных к обобщенным независимым переменным (А. Ю. Пузаченко, 2003; Ю. Г. Пузаченко, 2004).

Использование статистических методов для проверки гипотез о видовой самостоятельности сравниваемых форм имеет под собой определенные теоретические основания.

Чаще всего в современной систематике проблема вида решается в помощью подхода, который можно назвать концептуальным, то есть путем выделения ряда так называемых концепций вида и сравнения их достоинств и недостатков. Как отмечает Дж. Хей (Hey, 2006), концептуальный подход к проблеме вида возник только в середине XX в., когда Э. Майр (1947) впервые поставил вопрос о существовании нескольких альтернативных концепций вида и дал их первую классификацию. В 1960-е гг. Майр (1971) различал три основных концепции вида: номиналистическую, типологическую и биологическую. При этом *биологическая концепция вида* (biological species concept – BSC) во второй половине XX в. стала наиболее влиятельной и практически общепринятой в систематике (Завадский, 1968; Старобогатов, 1968, 1977; Майр, 1971), тогда как типологическая концепция нередко рассматривалась как не соответствующая достигнутому уровню знаний в генетике и эволюционной теории.

Теоретический анализ BSC в 1970–1990-е гг. показал, что она не свободна от многих недостатков, которые ранее приписывались типологической концепции (Фридман, 1996), и не может претендовать на статус универсальной концепции вида, применимой ко всем организмам (Cracraft, 1983; Любарский, 1996; Mishler, 1999). Это привело к попыткам разработки новых, альтернативных биологической, концепций вида, число которых в наши дни достигло 26 (Wilkins, 2009). Эти концепции вида возникают на разных основаниях, соответствующих различным аспектам категории вида в систематике (Павлинов, 2009). Однако количество не обязательно предполагает качество, и многие современные авторы прямо говорят о кризисе проблемы вида (Mishler, 1999; Васильева, 2002), а также о явной неспособности концептуального подхода решить проблему вида (Hey, 2006), которая имеет не только теоретическую, но и практическую значимость, например, для охраны исчезающих видов животных и растений.

Альтернативным решением может стать отказ от внедрения новых концепций вида в пользу разработки так называемых операциональных критериев, предлагающих «более или менее формализованные методы распознавания видов» (Павлинов, 2009: 268). Такой подход представляет собой неизбежное упрощение ситуации, но это оправдано практическими соображениями (Hey et al., 2003). Как подчеркивает Дж. Хей (Hey, 2006), несмотря на приверженность разным концепциям вида, большинство биологов более или менее согласны между собой относительно нескольких фундаментальных положений, касающихся видов. Например, они согласны, что виды существуют в природе реально, а не являются порождениями человеческого ума (как это предполагает номиналистическая концепция вида), что они возникают в ходе эволюции, что особи одного вида связаны друг с другом единством генофонда, защищенного от «размывания» или слияния с генофондами других видов, что каждый вид имеет свою собственную эволюционную судьбу и является монофилетической ветвью филогенетического древа (Sites, Marshall, 2004; Hey, 2006; Hausdorf, 2011). Этот консенсус относительно свойств видов позволяет отказаться от бесплодного теоретизирования о «сущности» вида и перейти к обсуждению практических критериев для распознавания видов и проверки их реальности в конкретных группах животных. Эти критерии могут быть основаны на конвенции – согласии между систематиками, изучающими один и тот же крупный таксон, например птиц (Tobias et al., 2010). При этом ни один из отдельно взятых критериев не может считаться достаточным для однозначного решения проблемы видового статуса (Sites, Marshall, 2004) – необходимо привлечение нескольких независимых критериев одновременно, и только их взаимное согласие позволит делать достоверные выводы. Подобный подход не так давно получил обозначение «интегративная таксономия» (Dayrat, 2005; Padial et al., 2010; Schlick-Steiner et al., 2010) и сейчас с успехом применяется в систематике пресноводных брюхоногих моллюсков (Haase et al., 2007; Vinarski et al., 2012a).

Целостность видового генофонда и его защищенность от слияния с генофондами других видов могут реализоваться только при условии полной или частичной репродуктивной изоляции, наличие которой рассматривается как один из наиболее фундаментальных критериев видового статуса (Майр, 1968). Из этого вытекает ещё одно важнейшее, с точки зрения систематика, свойство видов, а именно их *диагностируемость*, то есть возможность распознавания на выборках из природных популяций с помощью тех или иных таксономических методов. Сама этимология как русского слова «вид», так и его греческого прообраза «eidos» означает, что виды должны быть *видны*; различия между ними должны быть доступны для восприятия исследователя либо на уровне визуальной очевидности (очевидно, что тигр, лев и домашний кот принадлежат разным видам), либо – что представляется более научным – путем выдвижения и тестирования гипотез о видовой самостоятельности (или, напротив, конспецифичности) сравниваемых форм. Это тем более необходимо, что таксономическая значимость сходства и различия может оказаться ничтожной, в первом случае вследствие конвергенции или параллельной эволюции, во втором – к примеру, в ситуации полиморфизма (самцы и самки многих видов визуально очень отличны, но тем не менее принадлежат одному виду). Существование разного рода криптических видов животных (Боркин и др., 2004) делает визуальную очевидность ещё менее надежной.

Резонно предположить, что если виды не обладают свойством диагностируемости, то сам процесс их научной классификации становится невозможен. Диагностируемость означает наличие устойчивых и достоверных (в статистическом смысле) фенотипических различий между видами, которые сохраняются при совместном обитании и в таких условиях, когда физические преграды к свободному скрещиванию отсутствуют. Иными словами, виды сохраняют единство своего генофонда и присущую им морфологическую специфичность, будучи либо полностью репродуктивно изолированными друг от друга (Майр, 1968), либо за счет того, что в природе существует отбор, направленный против межвидовых гибридов, так что успешное скрещивание между особями разных видов не приводит к размыванию видовых границ и слиянию двух видов в один. Огромное количество наблюдений над природными популяциями животных показывает, что случаи межвидовой гибридизации распространены весьма широко, в том числе и среди пресноводных моллюсков (Falniowski et al., 1993; Streit et al., 1994; Ворошилова и др., 2010), но они не разрушают целостность скрещивающихся видов. С генетической точки зрения сохранение видами своей фенотипической обособленности означает, что в условиях синтопичности, то есть сосуществования в одном местообитании, где устранены физические преграды к обмену генами (Винарский, Андреева, 2007), виды репродуктивно изолированы и таким образом являются «биологическими видами» в смысле, предложенном Э. Майром (1968, 1971).

Установить наличие репродуктивной изоляции можно с помощью прямого операционального критерия – экспериментального скрещивания. Как отмечает Я. И. Старобогатов (1968), недостаток этого метода состоит в том, что его результаты асимметричны. Наличие плодовитого потомства ещё ничего не говорит о таксономической обособленности сравниваемых форм, а вот отсутствие способности давать плодовитое потомство свидетельствует о наличии барьера между видами. Однако нескрещиваемость в лабораторных условиях «вовсе не означает однозначного отсутствия гибридизации в природе» (Боркин и др., 2004: 946). С другой стороны, в условиях эксперимента могут скрещиваться такие виды, которые в природных условиях, даже при синтопическом сосуществовании, этого не делают (Dubois, 1988; Jennings, Etges, 2009). Естественные изолирующие механизмы в искусственно созданной среде обитания могут нарушаться. Точно так же плодовитые и жизнеспособные гибриды могут образовываться между близкими аллопатричными видами, которые в природных условиях никогда не встречаются (Dubois, 1988). Например, пять видов моллюсков восточноазиатского рода *Oncomelania* Gredler, 1881 (семейство Pomatiopsidae Stimpson, 1865) хорошо дифференцированы морфологически и полностью аллопатричны. Но при этом они свободно скрещиваются и дают плодовитое потомство в лабораторных условиях (Meier-Brook, 1993).

Особые ограничения имеет метод экспериментальной гибридизации применительно к гермафродитным организмам, способным к самооплодотворению. Среди пресноводных моллюсков это все брюхоногие легочные, а также многие жаберные гастроподы (Valvatidae) и двустворчатые (Sphaeriidae). Поэтому метод гибридизации при работе с такими организмами требует наличия генетического маркера, позволяющего отличить гибридное потомство от потомства, возникшего в результате автогамии (Давыдов и др., 1981; Meier-Brook, 1993). Таким маркером могут служить, например, гены, вызывающие альбинизм у моллюсков (Meier-Brook, 1993).

Поэтому в зоологической систематике в целом и в систематике пресноводных моллюсков в частности экспериментальная гибридизация применяется довольно редко. Гораздо более распространены непрямые способы определения репродуктивной изоляции между сравниваемыми формами, и не последнюю роль в этом играет биометрический анализ.

У пресноводных легочных моллюсков проблема обоснования видового статуса возникает обычно при изучении групп близких видов, морфологические различия между которыми сводятся к *количественным* различиям в пропорциях раковины или некоторых частей половой системы. Именно эти признаки чаще всего используются в диагностических ключах. Наличие устойчивых *качественных* морфологических различий обычно (но не всегда) свидетельствует о принадлежности моллюсков к разным секциям, подродам или даже родам (Круглов, 2005). Поэтому наиболее простым операциональным критерием вида оказывается **критерий достоверности морфологических различий** (или эмпирический критерий, см.: Винарский, Андреева, 2007), который используется для подтверждения видовой самостоятельности сравниваемых форм путем статистического изучения их изменчивости в условиях синтопии. Он восходит к дарвинову «материалистическому, морфологическому определению вида» (Mallet, 1995: 294). С точки зрения Ч. Дарвина, «независимо от того, смешиваются ли они при перекрестном скрещивании, полное отсутствие в хорошо исследованном районе вариететов, связывающих вместе две близкородственные формы, является, вероятно, наиважнейшим критерием их видовой самостоятельности» (цит. по: Mallet, 1995: 294). В статье Дж. Мэллета (Mallet, 1995) дается обоснование этой позиции с популяционно-генетической точки зрения.

В отечественной малакологии алгоритм применения этого критерия был подробно рассмотрен в статьях Я. И. Старобогатова (1968, 1977, 1996). Согласно Я. И. Старобогатову, процедура определения видовой самостоятельности сводится к проверке статистическими методами нуль-гипотезы о принадлежности двух сравниваемых выборок к одной генеральной совокупности. «Констатация достоверного различия между двумя сериями особей, обитающих совместно (если это не самцы и самки), свидетельствует о принадлежности этих серий к разным популяциям, а следовательно, и к разным видам» (Скарлато и др., 1990: 13). Существование достоверных различий между аллотопичными (или аллопатричными) выборками может быть следствием внутривидовой экофенотипической изменчивости либо результатом длительной изоляции и накопления межпопуляционных различий вследствие мутагенеза, дрейфа генов или иных популяционно-генетических процессов (Старобогатов, 1996). Известны случаи, когда считавшиеся «хорошими» виды пресноводных Pulmonata оказывались – после проведения тщательного статистического анализа изменчивости – не более чем экотипами одного пластичного и эврибионтного вида (Dillon, Herman, 2009).

По мнению Я. И. Старобогатова (1968, 1977, 1996), нахождение статистически достоверных различий между синтопичными выборками даже по одному признаку указывает на их принадлежность к разным видам. В качестве примера Я. И. Старобогатов приводит статью А. И. Лазаревой (1967), в которой с помощью критерия Стьюдента обоснована видовая самостоятельность нескольких видов прудовиков группы *Lymnaea palustris*. Помимо критерия Стьюдента, для определения достоверности морфологических различий можно использовать многомерные статистические методы, например дискриминантный анализ. Достоверность различий между линиями регрессии, описывающими рост моллюсков в синтопических условиях, также может рассматриваться как свидетельство в пользу их видовой самостоятельности (Попов, Крамаренко, 1994).

Для эффективного применения этого критерия желательно одновременное использование двух и более групп признаков, относящихся к разным функциональным системам организма (например, признаки раковины и признаки половой системы). Нахождение достоверных различий по одному признаку (группе признаков) дает возможность выделить только морфовиды (morphospecies), которые вполне могут оказаться проявлением внутривидового полиморфизма (примеры такого рода известны у морских гастропод, см.: Johnson, Black, 1999). Привлечение дополнительного независимого признака необходимо для того, чтобы проверить, не являются ли выделенные нами группировки всего лишь внутривидовыми морфами.

Таким образом, критерий достоверности морфологических различий может быть сформулирован следующим образом: **обнаружение статистически достоверных различий между синтопичными сериями особей по двум и более независимым признакам является критерием их принадлежности к генетически обособленным и морфологически диагностируемым совокупностям организмов – видам.**

Если привлечение независимого признака по каким-то причинам невозможно, можно рекомендовать использовать данный критерий в форме презумпции (А. П. Расницын [2002] показал эффективность применения этого юридического термина к проблемам эволюционной теории и систематики). Презумпция может быть сформулирована так: **две достоверно различающиеся серии совместно обитающих особей следует считать самостоятельными видами до тех пор, пока не показано обратное**.

Однако мы должны помнить, что речь идет всего лишь о косвенном доказательстве принадлежности двух сравниваемых выборок разным биологическим видам. Абсолютизация этого критерия может привести к завышению числа выделяемых видов по сравнению с реальным. В каждом конкретном случае необходимо учитывать биологическую специфику изучаемых организмов. Например, в систематике легочных моллюсков, как наземных, так и пресноводных, особое внимание уделяется строению половой системы. Внутренние органы моллюсков лучше защищены от воздействия эпигенетических факторов, чем раковина (Суворов, 2002; Vermeij, 2002), а половой аппарат не служит для поддержания жизни особи, поэтому его строение более консервативно и меняется в эволюции медленнее, чем раковина. Изменения половой системы нельзя рассматривать как адаптивные (Суворов, 2002). С этим связано стремление таксономистов-малакологов искать качественные и количественные различия в строении половой системы близкородственных видов пульмонат (Hubendick, 1951a, b, 1954; Старобогатов, 1967; Круглов, 2005).

В то же время ведущий российский специалист по систематике наземных легочных моллюсков А. А. Шилейко (1984: 101) отмечает, что «если между двумя формами, различающимися по признакам раковины, отсутствуют видимые анатомические отличия, то это не может явиться поводом для категорического утверждения их конспецифичности. Изолирующие механизмы достаточно разнообразны и отнюдь не сводятся к механической изоляции, основанной на различиях в строении полового аппарата». Две конхологические формы, встреченные в одном микробиотопе без переходных форм, А. А. Шилейко рассматривает как «хорошие виды». Сходные ситуации обнаруживаются и среди пресноводных Pulmonata. Например, некоторые близкородственные виды катушек рода *Gyraulus* Charpentier, 1837, встречающиеся нередко в условиях синтопии, могут практически не отличаться по анатомии (Meier-Brook, 1983), хотя по признакам раковины границу между ними провести можно.

В цитируемых случаях разграничение видов производится не по двум независимым группам признаков, а только по одной (строение раковины). В ситуации сегодняшнего дня можно рекомендовать использование молекулярно-таксономических методов, которые нередко очень хорошо дополняют классический морфологический анализ (Köhler, Johnson, 2012; Sauer, Hausdorf, 2012) и используют дополнительную независимую группу признаков, позволяющую оценивать видовую самостоятельность таксонов.

Несмотря на колоссальную популярность молекулярной таксономии, следует помнить, что её методы имеют целый ряд недостатков и ограничений, что не позволяет считать геносистематику панацеей от всех трудностей, с которыми сталкивается практикующий систематик. Некоторые проблемы, связанные с её применением, коротко охарактеризованы ниже[15].

Не существует никакой «стандартной» генетической дистанции для объективного определения ранга таксонов (Davis, 1994; Ferguson, 2002; Lee, 2004; Абрамсон, 2009; Боркин, Литвинчук, 2008, 2010). Достоверная корреляция между дивергенцией генов и репродуктивной изоляцией отсутствует, поэтому «никогда не будет возможно уравнять определенный уровень генетической дивергенции с репродуктивной изоляцией (границами вида)» (Lee, 2004: 3). Подобно филогенетику классической эпохи, молекулярный филогенетик (и таксономист) сталкивается с проблемой гомологического сходства на генетическом уровне, решение которой не менее сложно, чем решение проблемы гомологии макроморфологических признаков (Lee, 2004; Павлинов, 2005). Межвидовая гибридизация и частичная интрогрессия геномов симпатрических видов также могут затруднять результаты исследований.

ДНК-таксономия испытывает трудности при разграничении молодых, недавно дивергировавших таксонов, особенно если виды обладают унаследованным от предков полиморфизмом митохондриальных гаплотипов, которые не отсортированы в соответствии с последующими актами видобразования (Pfenniger et al., 2006).

Далее различные гены-маркеры, используемые в молекулярной филогенетике, эволюционируют с разной скоростью, поэтому эффективность их использования на видовом уровне неодинакова. Например, митохондриальная ДНК мутирует в 5–10 раз быстрее ядерной, что позволяет отслеживать с её помощью начальные этапы таксономической дивергенции (Schwartz, Maresca, 2006). Поэтому результаты, полученные с использованием разных маркеров, не всегда сопоставимы между собой.

Ещё одной практической задачей, которую систематик-малаколог может решить с помощью данных об изменчивости, является упорядочивание географической изменчивости моллюсков, что нередко сводится к вопросу о реальности аллопатричных субвидовых таксонов (подвидов). Заметим, что этот вопрос имеет сейчас значительно меньшую актуальность, чем оживленно обсуждаемая «проблема вида».

[15] Можно сослаться здесь на целую серию недавних книг и статей, в которых подвергаются критическому разбору методологические установки и конкретные приложения современной молекулярной таксономии (Wheeler, 2004; Schwartz, Maresca, 2006; Любарский, 2007; Абрамсон, 2009; Buhay, 2009; Mooi, Gill, 2010; Мартынов, 2011; Павлинов, Любарский, 2011).

Отчасти это связано с тем, что пик увлечения выделением подвидов и триноминальными названиями давно прошел. С наибольшей остротой вопрос стоял в середине XX в., в эпоху господства так называемой политипической концепции вида, трактующей вид как сумму четко ограниченных в пространстве и разделенных узкими зонами интерградации подвидов (Майр, 1947). В это время было выделено большое число таксонов подвидового ранга, хотя детальный анализ в последующем показал, что объективные основания для этого нередко отсутствовали. Зачастую в качестве подвидов описывались случайные вариации, незначительные отклонения от видовой «нормы», варианты расцветки и т. д. Результатом был настоящий таксономический хаос, возникший в некоторых наиболее тщательно изученных группах. Так, обсуждая подвидовую систематику бурого медведя (*Ursus arctos*), авторы «Каталога млекопитающих СССР» отмечают, что «номенклатура современных подвидов чудовищна. С 1758 по 1947 г. для медведей Голарктики дано более 300 наименований» (Громов, Баранова, 1981: 251).

Нельзя сказать, что не предпринималось никаких попыток хоть как-то упорядочить процедуру выделения подвидов. Наибольшее распространение получило эмпирическое правило «75 процентов», согласно которому группа популяций «может быть описана в качестве отдельного подвида лишь при условии, что не менее 75 % особей могут быть точно определены (как отличающиеся от ранее описанных подвидов этого вида)» (Майр, 1947: 174). Субъективность и сугубо конвенциональная природа этого правила была совершенно очевидна (Майр, 1971). Вот как выглядела процедура выделения подвидов в изложении П. А. Пантелеева (2010: 87): «…всякий раз, когда тщательный биометрико-морфологический анализ обнаруживал различия между средними для разных выборок, это считалось достаточным основанием для описания нового подвида». Под это была подведена и теоретическая база – учение о политипическом виде, без остатка разложимом на некоторое количество дискретных аллопатрических подвидов (Майр, 1947). Критические замечания противников такого подхода не заставили себя ждать (Wilson, Brown, 1953; Терентьев, 1968).

Роль биометрии в подвидовой таксономии заметно возросла в конце XX в., когда стало общепринятым правилом проверять реальность подвидов с помощью статистических методов. Если ограничиться только малакологическим материалом, то можно указать несколько работ, в которых тщательный анализ внутривидовой изменчивости выявил мнимость ранее выделенных подвидов (Наумов и др., 1983; Галкин, 1986; Винарский, Андреев, 2003; Байдашников, 2006).

Постепенный отход от стремления разложить вид без остатка на ряд географических подвидов был связан с внедрением в таксономию понятия о клинальной изменчивости (Huxley, 1938). Клины представляют собой ориентированные в пространстве непрерывные ряды изменчивости какого-либо признака. Непрерывность изменчивости означает, что особи, «находящиеся» на разных краях клины, связаны между собой сплошным рядом переходных форм, несмотря на все внешние различия между этими крайними вариантами изменчивости.

Обнаружение множества клин в природе заставило пересмотреть привычное представление о политипическом виде как сумме дискретных географических подвидов (Береговой, 1969; Пантелеев, 1992). Сама концепция подвида стала подвергаться резкой критике. Например, П. В. Терентьев (1968) полагал, что в природе реально существуют только клины, а подвиды – мнимые, субъективные таксономические категории, от использования которых вообще стоит отказаться. В. Е. Береговой (1969: 22) отмечал, что многие подвиды, выделенные в эпоху господства политипической концепции, отличаются друг от друга по 1–2 признакам, но если взять в расчет большее количество признаков, то они «…не столько делят популяции вида на подвиды, сколько объединяют их в единую феногеографическую структуру».

Таким образом, таксономический анализ подвидовой структуры вида предполагает определение типа его географической изменчивости – дискретный (в этом случае вид представлен некоторым числом подвидов, имеющих уникальные фенотипические особенности и обособленный в пространстве ареал) или непрерывный (с образованием клин).

Ещё одной важной практической задачей является составление определительных таблиц и ключей, необходимых для качественной диагностики видовой принадлежности животных. Это также работа систематика. Для её решения необходимо определить размах вариации того или иного признака, а также выявить те признаки, которые наиболее надежно различают (дискриминируют) виды. Здесь мы сталкиваемся с явлением возрастной (онтогенетической) изменчивости.

В большинстве случаев систематик имеет дело с выборками из природных популяций, которые представлены половозрелыми особями. Однако ясное представление об изменчивости признаков в онтогенезе необходимо для составления эффективных определительных ключей и таблиц. Очевидно, что признаки и индексы, подверженные сильной возрастной изменчивости, менее пригодны для использования в определительных ключах, чем признаки, остающиеся более или менее стабильными в онтогенезе.

Как отмечалось выше, близкородственные виды легочных моллюсков могут различаться по особенностям роста раковины (Diver, 1939). Это дает основания предполагать, что степень выраженности онтогенетической изменчивости у разных видов будет неодинакова. Можно указать немало примеров этого рода. Так, сходные по форме раковины виды прудовиков *Lymnaea* (*Radix*) *auricularia* (L., 1758) и *L.* (*Peregriana*) *ampla* (Hartmann, 1821) отличаются тем, что у первого из них в ходе роста форма раковины непостоянна и изменяется от яйцевидно-конической до уховидной, а у второго она остается практически неизменной, уховидной или широкояйцевидной (Glöer, Pešić, 2008)

Изучая онтогенетическую изменчивость, исследователь сталкивается с проблемой определения возраста животных. Идеальным её решением является выращивание животных в лабораторных условиях и измерение интересующих нас параметров через определенные промежутки времени (Мина, Клевезаль, 1976). Контролируемый эксперимент позволит установить возраст животных с точностью до суток или даже часов (например, при изучении роста и развития в эмбриогенезе). Примером малакологического исследования подобного рода может быть работа Е. В. Солдатенко (2007) по изучению возрастной изменчивости совокупительного аппарата у моллюска *Segmentina oelandica* (Westerlund, 1885). Если речь идет об изучении возрастной изменчивости раковины, то, в принципе, делать это можно, используя даже один-единственный экземпляр. Дело в том, что при краевом типе роста, свойственном моллюскам, «раковина сохраняет историю собственного роста и превращений в онтогенезе, запечатленной в ней самой» (Анистратенко, 2010: 168). Однако в этом случае мы не сможем пользоваться абсолютными показателями возраста и вынуждены будем ограничиться относительными показателями, такими как число оборотов (в случае спиральной раковины).

При работе с музейными коллекциями проблема определения возраста животных решается путем исследования различных *регистрирующих структур*, среди которых в малакологии наибольшее распространение получили так называемые годовые кольца, которые можно наблюдать на раковинах и двустворчатых, и брюхоногих моллюсков (Алимов, 1981; Maximova, Sitnikova, 2006; Максимова и др., 2007). Считается, что у моллюсков умеренных широт они образуются зимой, когда рост либо резко замедляется, либо совсем останавливается (Алимов, 1981; Максимова и др., 2007). Таким образом, по числу подобных колец на раковине можно определить абсолютный возраст моллюска в годах аналогично тому, как годовые кольца деревьев используются в дендрохронологии. Насколько можно судить, впервые этот факт был отмечен ещё Аристотелем, который, описывая багрянку – морского моллюска из семейства Muricidae, отмечает, что «…багрянка живет около шести лет, и ежегодный прирост заметен по промежуткам между завитками раковины» (Аристотель, 1996: 211).

Несмотря на внешнюю простоту и привлекательность, метод годовых колец имеет свои ограничения. Рост моллюсков может приостанавливаться не только в зимний период, но и, например, в период размножения (Алимов, 1981), а также – у моллюсков из временных местообитаний – в период летней засухи и высыхания водоема. В этих случаях также образуются кольца, которые трудно отличить от зимних. Поэтому у видов с короткими жизненными циклами (а таковы почти все пресноводные легочные улитки) на раковинах часто можно найти 3–4 и более хорошо выраженных колец, хотя продолжительность жизни этих моллюсков редко превышает два года (Березкина, Старобогатов, 1988).

Таким образом, во многих случаях, особенно при работе с музейными коллекциями, приходится использовать относительные показатели возраста. Поскольку для моллюсков характерен аккреционный, или краевой, характер роста, при котором новый раковинный материал добавляется по краям устья (Рауп, Стенли, 1974), то наиболее простыми показателями будут показатели линейного размера (высота или ширина раковины), а также число оборотов. Не имея возможности точно установить абсолютный возраст животного по размерам его раковины или числу оборотов, мы можем, однако, принять, что более крупная раковина или раковина с бóльшим числом оборотов *старше*, чем раковина меньших размеров или с меньшим числом оборотов. Если можно так выразиться, мы измеряем тем самым не физиологический, а *конхологический* возраст. Разумеется, биологически обоснованные выводы можно сделать только при сравнении такими способом раковин из одной популяции (выборки), которые собраны в одном местообитании и предположительно обитали в сходных экологических условиях. Сравнение по линейным размерам раковин из разных популяций будет не вполне корректным, поскольку локальные условия местообитаний, например обеспеченность моллюсков пищей, могут оказать влияние на размеры раковин.

Как правило, в дихотомических ключах применяются те или иные морфометрические (конхометрические) индексы, такие как *основной индекс раковины* (соотношение высоты и ширины раковины). Они тесно связаны с понятием регрессии (Терентьев, 1970а). Идеальным для использования в ключах будет случай полной линейной регрессии ($r = 1$), при котором будут сохраняться исходные пропорции раковины, а значения индексов будут совершенно стабильны в онтогенезе. Это соответствует модели изометрического роста (Мина, Клевезаль, 1976). К сожалению, для моллюсков в целом такой тип роста нехарактерен, и в подавляющем большинстве случаев рост раковины происходит аллометрически ($r \neq 0$), так что индексы в той или иной степени меняются в онтогенезе (Алимов, 1981). Это же характерно и для индексов половой системы, таких как индекс копулятивного аппарата (ИКА) – соотношение длин препуциума и мешка пениса (Vinarski, 2011). Рост копулятивного аппарата аллометричен, что вызывает онтогенетическую изменчивость ИКА (Березкина, Старобогатов, 1988).

О. В. Амитров (1971) рекомендует изучать возрастную изменчивость морфометрических индексов с помощью скэттер-диаграмм (диаграмм рассеяния), на которых по оси абсцисс откладывается линейный признак, а по оси ординат – изучаемый индекс. Однако при этом следует помнить, что математически некорректно использовать одну и ту же величину одновременно и в абсциссе, и в ординате, например высоту раковины и индекс отношения высоты к ширине (Амитров, 1971). Поскольку линейный размер входит в большое число общеупотребительных конхологических индексов, применение числа оборотов в качестве относительного показателя возраста кажется более предпочтительным.

Альтернативой использованию ключей, основанных на конхометрических индексах, мог бы стать дискриминантный анализ, но использование дискриминантных функций не столь практично, так как требует специальных расчетов и носит вероятностный характер. Для работы с ним необходимо использовать не отдельные особи, а репрезентативные выборки из природных популяций. Поэтому до сих пор примеры использования дискриминантных функций для практического определения животных немногочисленны (Стекольников, 2001, 2004; Moder et al., 2007).

Глава 2
ПРЕСНОВОДНЫЕ ЛЕГОЧНЫЕ МОЛЛЮСКИ И ФАКТОРЫ, ОБУСЛАВЛИВАЮЩИЕ ИХ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

2.1. Общая характеристика пресноводных легочных моллюсков

Как отмечает А. Н. Голиков (1976: 97), «для познания общих закономерностей изменчивости оптимальным объектом исследований оказываются моллюски не только из-за их несомненной огромной роли в природных экосистемах и практической значимости, но и благодаря тому, что они имеют строго фиксированную наружным скелетом форму тела с морфологически выраженными признаками роста». Измерение размеров раковин можно провести с гораздо большей точностью, чем измерение мягких тканей, на размеры которых может оказывать воздействие способ фиксации, степень сокращения при фиксации и другие факторы (Rex et al., 1999).

Что касается пресноводных моллюсков, то к перечисленному выше нужно добавить их широкое распространение в водоемах различного типа и относительную многочисленность, что позволяет без особого труда получить значительные по объему выборки для исследований. Это же относится и ко многим видам наземных моллюсков, изменчивость самых массовых из которых весьма неплохо изучена (Хохуткин, 1997).

В экосистемах континентальных вод обитают представители двух классов моллюсков – брюхоногие (Gastropoda) и двустворчатые (Bivalvia). Видовое разнообразие современных пресноводных моллюсков составляет 7000–8000 видов, из которых более половины приходится на долю гастропод (Старобогатов, 1994; Strong et al., 2008). В пресных водоемах нашей страны брюхоногие моллюски представлены двумя подклассами: Pectinibranchia Blainville, 1814 (гребнежаберные) и Pulmonata Cuvier, 1817 (легочные). Из гребнежаберных наибольшее значение имеют представители семейств Bithyniidae Gray, 1857 (битинии), Valvatidae (затворки) и Viviparidae (лужанки). Легочные моллюски в пресноводных экосистемах представлены несколькими семействами, число которых колеблется у разных авторов от 6 до 9 (табл. 1). В рамках системы класса Gastropoda, предложенной А. Н. Голиковым и Я. И. Старобогатовым (1988), все они помещаются в составе отряда Lymnaeiformes A. Férussac, 1822 (= Hygrophyla auct.). Это монофилетическая группа с практически всесветным (кроме Антарктиды) распространением.

Таблица 1

Две системы отряда Lymnaeiformes (= Hygrophyla auct.)

По Г. В. Березкиной и Я. И. Старобогатову (1988)		*По Bouchet & Rocroi (2005)*	
Надсемейство	Семейство	Надсемейство	Семейство
Chilinoidea H. et A. Adams, 1855	Chilinidae H. et A. Adams, 1855	Chilinoidea	Chilinidae Latiidae
Latioidea Hutton, 1882	Latiidae Hutton, 1882 **Acroloxidae** Thiele, 1931*	Acroloxoidea Thiele, 1931	**Acroloxidae**
Lymnaeoidea Rafinesque, 1815	**Lymnaeidae** Rafinesque, 1815 Lancidae Hannibal, 1914	Lymnaeoidea	**Lymnaeidae**
Physoidea Fitzinger, 1833	**Physidae** Fitzinger, 1833 Rhodacmeidae Walker, 1917	Physoidea	**Physidae**
Planorboidea Rafinesque, 1815	**Planorbidae** Rafinesque, 1815 **Bulinidae** Herrmannsen, 1846	Planorboidea	**Planorbidae**

* Полужирным шрифтом выделены семейства, представленные в малакофауне Евразии.

В геологической летописи первые представители подкласса Pulmonata известны с каменноугольного периода, а самые ранние Lymnaeiformes – с поздней юры (Коробков, 1954; Cox, 1960; Друшиц, 1974). Однако возникновение подкласса Pulmonata датируется гораздо более ранним временем, приблизительно рубежом кембрийского и ордовикского периодов (Шилейко, 1984).

Максимальное видовое богатство легочных моллюсков отмечается в водоемах Палеарктики, что отчасти связано с хорошей изученностью этого региона, а минимальное – в тропических областях Африки и Южной Америки (Strong et al., 2008). Общее количество видов в водоемах нашей страны и сопредельных территорий (в границах бывшего СССР) составляет не менее 300 (Старобогатов, 1994; Kantor et al., 2009).

Многие виды пресноводных пульмонат эврибионтны и эвритопны, населяют водоемы различных типов и имеют чрезвычайно широкие ареалы. Так, большой прудовик (*Lymnaea stagnalis*) распространен практически по всей Палеарктике, в водоемах Северной Америки, интродуцирован в Новую Зеландию (Hubendick, 1951a; Climo, Pullan, 1972). Транспалеарктическими ареалами обладают также прудовик уховидный, *L. auricularia*, катушка свернутая, *Anisus contortus* (L., 1758), и некоторые другие виды. В составе отряда имеются и виды с очень узкими ареалами, включая эндемичные виды гигантских древних озер. В этой связи можно упомянуть многочисленные виды родов *Choanomphalus* Gerstfeldt, 1859*, Gerstfeldtiancylus* Starobogatov, 1989 и *Pseudancylastrum* Lindholm, 1909, эндемичные для озера Байкал, из прудовиков – виды *Lymnaea pinteri* (Schütt, 1974), *L. relicta* (Polinski, 1929), эндемичные для озера Охрид на Балканском полуострове, и др.

Большинство видов Lymnaeiformes умеренных широт предпочитают некрупные эвтрофные водоемы со стоячей или полупроточной водой, где поселяются в прибрежной зоне среди гидрофитов (Hubendick, 1958; Russell-Hunter, 1964; Березкина, Старобогатов, 1988; Økland, 1990). Типичные реофилы среди них редки, как пример можно назвать речную чашечку – *Ancylus fluviatilis* (O.F. Müller, 1774), обитающую на камнях в ручьях и горных реках. Немногие виды ведут земноводный образ жизни и могут быть встречены на увлажненных берегах водоемов и других влажных поверхностях, например *L. truncatula* (O. F. Müller, 1774); некоторые встречаются также в прибрежных частях континентальных морей с пониженной соленостью, таких как Балтийское, речных эстуариях, термальных источниках и т. д. (Толстикова и др., 1983; Старобогатов, Толстикова, 1986; Bruyndonckx et al., 2002; Филиппенко, 2012).

Пресноводные Pulmonata наиболее обычны и многочисленны на мелководьях водоемов (Березкина, Старобогатов, 1988; Dillon, 2000), хотя в крупных озерах нередки случаи обитания их на больших глубинах. Например, в Женевском озере различные виды прудовиков найдены на глубинах до 250–280 м (Russell-Hunter, 1978). В озере Байкал один из эндемичных видов семейства Acroloxidae, *Pseudancylastrum frolikhae* Sitnikova et Starobogatov, 1993, обитает на глубинах до 420 м (Sitnikova et al., 1993). В Каспийском море планорбиды *Anisus eichwaldi* (Clessin in W. Dybowski, 1888) и *A. kolesnikovi* Logvinenko et Starobogatov, 1968 встречаются на глубинах 30–200 м (Логвиненко, Старобогатов, 1968).

Lymnaeiformes демонстрируют высокую степень толерантности по отношению к фактору солености. Так, различные виды прудовиков обитают в солоноватых водоемах низовьев рек Аму-Дарья и Сыр-Дарья, где минерализация воды сильно колеблется в течение года и может приближаться к 5 г/л (Сидоров, 1929). По данным С. И. Андреевой и Н. И. Андреева, представители рода *Lymnaea* встречаются в высокоминерализованных озерах Северного Казахстана. Например, в озере Половинное живые прудовики были найдены при минерализации 4,95 г/л (Андреева и др., 1988). Оптимальные значения активной реакции среды (pH) для пресноводных Pulmonata составляют 6,9–8,0. При её снижении уже до 6,0–6,5 у них наблюдается прижизненное разрушение вещества раковин и высокая эмбриональная смертность (Круглов, Юрчинский, 2000a). В водоемах при pH менее 4,0 моллюски не обитают (Салазкин, 1969).

Большинство видов умеренных широт существуют в температурном диапазоне 0–29 °C, но отдельные виды приспособились к обитанию в термальных источниках, температура воды в которых достигает 45 °C (Russell-Hunter, 1964).

Все Lymnaeiformes – фито- и детритофаги, питаются тканями высших водных растений, водорослей. Крупные виды прудовиков могут употреблять в пищу падаль, у *Lymnaea stagnalis* отмечены случаи каннибализма. Второстепенными пищевыми объектами являются кладки гидробионтов, грибы, простейшие, метаболиты симбиотических водорослей и др. (Цихон-Луканина, 1987; Dillon, 2000).

Пресноводные пульмонаты являются типичными *r*-стратегами, для них характерны короткий жизненный цикл (обычно одно- или двухлетний), высокая скорость потребления пищи и высокая плодовитость (Цихон-Луканина, 1987; Березкина, Старобогатов, 1988).

2.2. Факторы изменчивости пресноводных Pulmonata

Наиболее значимыми, с точки зрения систематика, признаками являются признаки строения раковины и половой системы пресноводных пульмонат, с использованием которых построено подавляющее большинство известных систем как Pulmonata в целом (Старобогатов, 1967; Hubendick, 1978; Nordsieck, 1992), так и отдельных семейств Lymnaeiformes (Baker, 1911, 1945; Hubendick, 1951a, 1955; Jackiewicz, 1998; Taylor, 2003; Круглов, 2005). Ограниченное применение находят данные по морфологии радулярного аппарата (Jackiewicz, 1998; Круглов, 2005), числу и строению хромосом (Burch, 1960; Thiriot-Quiévreux, 2003; Гарбар и др., 2004), пигментации мягкого тела (Jackiewicz, 1993), строению кладок яиц (синкапсул) (Березкина, Старобогатов, 1988; Круглов, Старобогатов, 1991; Винарский, 2005). Однако таксономическая ценность этих признаков у легочных моллюсков относительно невысока (Hubendick, 1954; Шилейко, 1972; Круглов, 2005).

Все пресноводные легочные моллюски имеют хорошо развитую раковину, которая может быть турбоспиральной, плоскоспиральной или колпачковидной формы. Раковина моллюска обладает *аккреционным* типом роста, то есть она растет в течение всей жизни животного, причем новый материал добавляется по краям раковины (Рауп, Стенли, 1974). Однако рост раковины и тела животного в ходе отногенеза происходит с неодинаковой скоростью. Наиболее интенсивен он до наступления половозрелости, а после этого, как правило, замедляется или совсем прекращается, так как б*о*льшая часть энергетических ресурсов перенаправляется животным на процесс размножения (West et al., 2001; Koene, Ter Maat, 2004; Зотин, 2009).

Признаки раковины пресноводных легочных моллюсков подвержены высокой внутривидовой изменчивости. Изучение её причин и закономерностей представляет непосредственный интерес для малаколога-систематика.

Размеры раковины взрослого моллюска определяются в значительной степени скоростью роста (Baur, 1988), на которую оказывают влияние многие факторы, такие как температура, обеспеченность пищей, плотность популяции и т. п. Эти же факторы затрагивают и пропорции раковины. Общее число таких потенциально влияющих факторов очень велико (Rice, 1998; Vermeij, 2002). Ниже они будут рассмотрены более детально.

1. Температура внешней среды. Все моллюски – эктотермные организмы, поэтому температурный фактор играет в их жизни огромную роль, напрямую воздействуя на эмбриональное развитие и рост (Мина, Клевезаль, 1976; Lam, Calow, 1990; Заика, 1993). Продолжительность эмбриогенеза легочных моллюсков коррелирует с температурой водной среды. У большинства видов Lymnaeiformes умеренных широт, живущих в хорошо прогреваемых водоемах, длительность эмбриогенеза составляет 10–25 суток (Аракелова, 1982, 1986; Березкина, Старобогатов, 1988; Стадниченко, 1990, 2004). В холодноводных местообитаниях, таких как озеро Байкал, где вода редко прогревается выше 14 °C (Röpstorf, Sitnikova, 2006), эмбриональное развитие может растягиваться на 6–7 месяцев, как это было установлено для нескольких эндемичных байкальских видов семейства Acroloxidae (Shirokaya, Röpstorf, 2003). Границы толерантного диапазона по отношению к температуре определяются естественным термическим режимом в месте обитания вида. Нижний температурный порог развития у видов умеренных широт находится в пределах 5–8 °C, у тропических видов эта величина существенно выше и составляет 15–20 °C (Аракелова, 1986).

Как и у большинства эктотермов, скорость роста пресноводных пульмонат в постэмбриональной стадии (до наступления половозрелости) прямо пропорциональна температуре среды обитания. Скорость роста возрастает по мере увеличения температуры до какой-либо пороговой величины; при снижении температуры среды ниже определенного уровня рост животных останавливается (Мина, Клевезаль, 1976). Это обстоятельство иногда привлекается для объяснения того факта, что размеры тела некоторых видов эктотермных животных снижаются при обитании в высоких широтах или высокогорье (Ma et al., 2009). Однако сокращение темпов роста при низких температурах обычно приводит к росту продолжительности жизни эктотермов (Мина, Клевезаль, 1976), а также к увеличению их размеров к моменту половозрелости (Angiletta et al., 2004). Именно поэтому у многих эктотермных животных регистрируется возрастание размеров тела при снижении температуры окружающей среды, обозначаемое, как правило, «температура – размер» (Atkinson, 1994, 1995; Atkinson, Sibly, 1997; Angiletta, 2009), а также направленная географическая изменчивость размеров тела в соответствии с правилом Бергмана, когда животные, обитающие в холодном климате, обладают более крупными размерами тела в сравнении с животными того же вида из более теплых местностей (Angiletta et al., 2004; Blanckenhorn, Demont, 2004). Традиционно считалось, что правило Бергмана справедливо только для эндотермных животных: птиц и млекопитающих (Майр, 1968; McNab, 1970), однако обнаружено немало примеров его применимости и для эктотермных видов (Лукин, 1940; Ashton, 2004; Blanckenhorn, Demont, 2004; Angiletta, 2009). Сокращение размеров раковин в условиях высоких температур характерно, например, для моллюсков из термальных источников (Meier-Brook, 1983).

Заметим, однако, что правило «температура – размер» установлено в ходе лабораторных экспериментов, когда среда постоянна и пища предоставляется *ad libitum* (Atkinson, 1994). В естественной обстановке оно часто не выполняется. Вопреки этому правилу далеко не все эктотермы становятся крупнее в «бергмановских условиях», то есть при низких температурах и (или) в высоких широтах. Например, у наземных Pulmonata не выявлено универсальной тенденции во взаимосвязи между температурой и размерами тела; у разных видов обнаружено увеличение размеров с повышением (Goodfriend, 1986; Hausdorf, 2003; Nekola, 2005) или понижением (Nekola, Barthel, 2002) температуры. Однако высотная изменчивость размеров у наземных моллюсков обычно противоречит предсказаниям правила Бергмана – чем выше в горы, тем раковина меньше (Goodfriend, 1986). П. В. Терентьев (1970б) полагал, что в отношении наземных пульмонат выполняется правило Ренша, в соответствии с которым максимальные размеры тела (раковины) достигаются в оптимальных для вида условиях существования, которые, в принципе, могут наблюдаться в любой части ареала.

У морских Gastropoda встречается как положительная (Frank, 1975; Olabarria, Thurston, 2003; Lee, Boulding, 2010), так и отрицательная (Golikov, Sirenko, 1988) корреляция размеров тела с широтой местности. Пресноводные легочные моллюски изучены в этом отношении слабее, однако для них, по-видимому, характерна положительная зависимость между температурой и размерами тела (Винарский, 2012). Подробнее этот вопрос будет рассмотрен ниже.

Температура может влиять не только на размеры, но и на пропорции раковины Pulmonata. Большой интерес для малаколога-систематика представляют результаты экспериментальной работы Г. В. Берёзкиной (2006) по изучению воздействия температуры на форму и пропорции раковины прудовика *Lymnaea atra* (Schrank, 1803). Поскольку статья этого автора опубликована в малотиражном издании, отсутствующем в большинстве библиотек, стоит рассмотреть эти результаты подробнее. Г. В. Берёзкиной было установлено, что для *L. atra* характерна очень высокая внутрипопуляционная пластичность формы раковины, причем моллюски, выросшие при разных температурных режимах, статистически достоверно отличаются по пропорциям раковины, а внешний облик их раковин резко различен (рис. 5). Внутри вида раковины различаются по рауповским параметрам, что приводит к формированию очень несхожих фенотипов, различия которых соответствуют различиям между «хорошими» видами лимнеид в системе Н. Д. Круглова (2005) или даже превышают их. Очевидно, что здесь таится важный источник возможных таксономических ошибок.

Сильное влияние на скорость роста и финальные размеры тела моллюсков в природных условиях оказывает, видимо, не только и не столько температура водной среды, сколько продолжительность теплого сезона года, в течение которого возможен рост эктотермов. Эта величина была обозначена в свое время как «временной горизонт» (Gotthard, 2001). Поскольку ниже определенного температурного порога рост пульмонат полностью приостанавливается, сокращение временного горизонта может стать критически важным фактором, определяющим сокращение размеров тела животных в высоких широтах вопреки правилу «температура – размер» (Vinarski, 2012).

Существенно, что сужение временного горизонта водных легочных моллюсков может быть вызвано не только сокращением теплого периода года и снижением доступного количества эффективных температур. Многие популяции этих животных населяют непостоянные водоемы, пересыхающие на срок от одного месяца до значительной части года (Березкина, Старобогатов, 1988). При пересыхании водоема моллюски зарываются в грунт и находятся в состоянии эстивации. Очевидно, что в такие периоды рост практически приостанавливается, поскольку раковина растет, только когда животное активно (Vermeij, 2002).

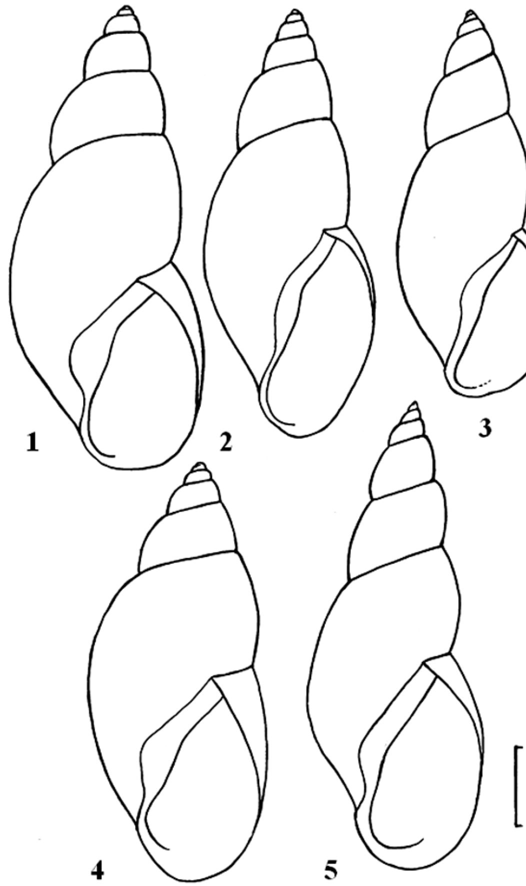


Рис. 5. Внутривидовая изменчивость формы раковины у *L. atra* (по: Березкина, 2006). Масштабная линейка – 5 мм

Помимо вынужденной остановки роста ввиду высыхания водоема, мелкие размеры моллюсков из временных местообитаний могут быть обусловлены адаптивным изменением скорости роста и других параметров жизненного цикла. Подобного рода пластичность жизненных циклов в последние годы привлекает особое внимание экологов, пытающихся понять закономерности изменчивости размеров тела животных в природных условиях (Atkinson, 1994; Angiletta et al., 2004). Изменяя скорость роста, организмы способны достигать оптимального в данных условиях («здесь и теперь») размера тела. Напомним, что рост моллюсков и других эктотермов идет с максимальной скоростью до наступления половозрелости, когда почти вся доступная животному энергия инвестируется в увеличение размеров тела (Gotthard, 2001; Зотин, 2009). После достижения половозрелости и перехода к репродукции скорость роста резко замедляется ввиду того, что б*о*льшая часть энергии перенаправляется на размножение (West et al., 2001). Если это так, то уменьшенные размеры моллюсков из временных водоемов могут объясняться тем, что они приступают к размножению раньше и при более мелких размерах, чем особи того же вида из постоянных водоемов (Brown, 1985). Это позволяет полностью реализовать жизненный цикл вида в условиях короткого временного горизонта. Данное теоретическое предсказание имеет некоторую поддержку наблюдаемыми фактами. Так, у физиды *Aplexa hypnorum* (L., 1758) стимулом для откладки яиц служит обсыхание водоема. Если моллюск оказывается в постоянном местообитании, он лишен возможности размножаться и продолжает расти. Поэтому иногда в постоянных водоемах обнаруживаются очень крупные особи этого вида (Березкина, Старобогатов, 1988). Возможно также, что мелкие особи в сравнении с крупными лучше переносят эстивацию, хотя опытную проверку это предположение, насколько нам известно, не получило.

Однако эта зависимость не может считаться универсальной, поскольку некоторые авторы наблюдали прямо противоположное: моллюски (малый прудовик, *Lymnaea truncatula*) из постоянных водоемов имели более крупные размеры тела на момент достижения половозрелости (Chapuis et al., 2007). Увеличение размеров особей в непостоянных водоемах обнаружено и у некоторых видов амфибий (Márkuez-García et al., 2009). Видимо, процесс оптимизации жизненных циклов у разных видов (или даже разных популяций одного вида) может идти в противоположных направлениях.

2. Химизм водной среды. Этот фактор весьма серьезно влияет на видовой состав гастропод в пресных водоемах (Økland, 1990; Carlsson, 2001). Самым важным химическим элементом для моллюсков является, несомненно, кальций, который не только идет на постройку раковины, но и определяет многие физиологические процессы, такие как дыхание (Dalesman, Lukowiak, 2010). При этом до 80 % кальция поглощается животным из воды, а остальное – с пищей (Økland, 1990).

Обеспеченность кальцием определяет толщину стенки раковины Pulmonata: при низких концентрациях кальция она становится тонкой и гибкой (Boycott, 1936; Diver, 1939), а в случаях крайнего дефицита этого элемента раковина продуцируется моллюском почти исключительно из органического вещества (Økland, 1990). Сходный эффект оказывает и низкое значение pH водной среды. Например, прудовики *Lymnaea ovata*, обитающие в озерах с pH = 5,7, обладают очень мягкими и тонкими, как бумага, стенками раковины (Carlsson, 2001). Высокие значения pH также негативно влияют на конхологические характеристики водных Pulmonata. Повышение pH до 8,0 и более вызывает коррозию раковины гастропод (Андреенкова и др., 1995).

В целом у водных моллюсков эффективность кальцификации падает при низких температурах среды, низкой концентрации кислорода в воде и низких значениях pH. Поэтому у морских моллюсков наиболее толстостенные и хорошо скульптурированные раковины отмечаются преимущественно в тропиках (Vermeij, 1980). Снижение содержания кальция в воде приводит к сокращению плотности популяций многих видов и к снижению видового богатства гастропод (Boycott, 1936; Dussart, 1976; Økland, 1990). Последнее связано с тем, что многие виды не толерантны к дефициту кальция.

Интересно, что у наземных легочных моллюсков не выявлено сколько-нибудь ясно выраженной связи между размерами раковины и обеспеченностью кальцием (Goodfriend, 1986). При этом отмечена прямая зависимость между содержанием кальция в почве и плотностью популяций наземных гастропод (Graveland, van der Wal, 1996; Skeldon et al., 2007). Таким образом, дефицит кальция, не влияя прямо на размеры раковины, определяет популяционные параметры этих животных.

Содержание кислорода в воде представляется менее значимым фактором для пресноводных Pulmonata, поскольку они обычно способны использовать атмосферный воздух. Однако в некоторых случаях легочные моллюски никогда не поднимаются к поверхности воды для дыхания. Классическим примером этого являются виды *Lymnaea* из Женевского озера, живущие на глубинах 40–200 м (Russell-Hunter, 1964). Полость легкого у таких особей заполнена водой, и оно начинает функционировать как жабра. Виды семейств Acroloxidae, Bulinidae и Planorbidae обладают так называемыми *адаптивными жабрами* (*псевдобранхами*), представляющими собой выросты кожи, густо пронизанные кровеносными сосудами, что делает их дыхание независимым от атмосферного воздуха. Развитие адаптивной жабры признается (Иванов, 1940) вторичным приспособлением к водной среде обитания, так как предки Lymnaeiformes обитали в наземно-воздушной среде и имели развитое легкое.

Обеспеченность кислородом и способ его получения заметно влияют на форму раковины пресноводных пульмонат, что было в свое время показано Я. И. Старобогатовым (1967). Виды, использующие для дыхания преимущественно атмосферный воздух, имеют раковину с большим числом медленно нарастающих оборотов («многооборотная раковина»). В этом случае при сохранении объема легочной полости площадь её дыхательной поверхности увеличивается, а длина свободного мантийного края становится сравнительно меньше. Это характерно для таких видов, как *Anisus vortex* (L., 1758) из планорбид, различных представителей *Stagnicola*- и *Omphiscola*-подобной жизненных форм у лимнеид. У последних многооборотность приводит к формированию башневидной или высококонической стройной раковины с высоким завитком (Круглов, Старобогатов, 1987). Не случайно, что именно такой формой раковины обладают моллюски, ведущие амфибиотический образ жизни («малые» прудовики подродов *Galba, Sibirigalba* и др.) либо обитающие на часто осушаемых мелководьях, в периодически пересыхающих водоемах и т. п. («болотные» прудовики подродов *Corvusiana* и *Stagnicola*). Противоположная морфологическая тенденция связана с резким ускорением нарастания оборотов и формированием либо уховидной, либо широкояйцевидной (у видов с турбоспиральными раковинами), а в пределе – даже колпачковидной раковины (например, у Acroloxidae). Завиток раковины сильно уменьшается в размерах или совсем исчезает. В этом случае объем легочной полости остается постоянным или уменьшается, но зато возрастает длина свободного мантийного края, что дает возможность животным использовать его как адаптивную жабру и полностью перейти на дыхание растворенным в воде кислородом (Старобогатов, 1967).

3. Обеспеченность пищей. Материал, из которого состоит раковина моллюска, секретируется клетками, расположенными на наружном крае мантии (Иванов, 1940). Интенсивность обмена веществ в организме животного определяет интенсивность клеточных делений мантийного края и скорость роста раковины. Таким образом, размеры раковины напрямую связаны с обеспеченностью пищей (Vermeij, 1993, 2002). Предполагается, что при возрастании плотности поселений моллюсков обеспеченность пищей в расчете на одну особь снижается, что приводит к изменениям в скорости роста и, как следствие, к внутривидовой изменчивости размеров и пропорций раковины. По-видимому, изменения в скорости роста каким-то образом затрагивают коэффициенты аллометрических уравнений, описывающих этот процесс. Зависимость конхологических признаков от плотности поселения моллюсков была показана экспериментально (Kemp, Bertness, 1984; Saura et al., 2012). Так, у морской гастроподы *Littorina littorea* (L., 1758) «улитки из плотных популяций имеют тенденцию приобретать удлиненные конусовидные раковины… тогда как *L. littorea* из популяций с низкой плотностью имеют более округлые раковины» (Kemp, Bertness, 1984: 811). Кроме того, особи, растущие с разной скоростью, различаются также по толщине раковинной стенки и относительному содержанию органического вещества в раковинном материале (Kemp, Bertness, 1984).

Сокращение размеров раковины и замедление скорости роста с увеличением плотности популяции отмечено у морских (De Magalhães, 1998) и наземных брюхоногих моллюсков (Tattersfield, 1981; Goodfriend, 1986; Baur, 1988; Perry, Wallace, 1991), обитающих в компактных поселениях. Напротив, при содержании катушек рода *Gyraulus* в условиях полной обеспеченности пищей и пониженной популяционной плотности удалось вырастить гигантских индивидуумов (Meier-Brook, 1983).

Связь «карликовости», или «нанизма», у пресноводных моллюсков с плохой обеспеченностью пищей отмечалась неоднократно (Жадин, 1923; Кожов, 1962; Ситникова, Шимараев, 2001). Сокращение абсолютных размеров раковины отмечено у прудовиков в олиготрофных водоемах Ирландии, где низкая продуктивность местообитания рассматривается как фактор угнетения размеров (Byrne et al., 1989). Трофический фактор может, по некоторым предположениям, обуславливать межвидовые различия у водных моллюсков. Так, у байкальских эндемичных моллюсков семейства Benedictiidae Clessin, 1880 виды с крупными размерами («гиганты») обитают в биотопах, богатых растительным детритом, а виды-карлики – на алевритовых диатомовых илах, которые, вероятно, менее калорийны. Предполагают, что различия в пищевом рационе послужили одним из факторов дивергенции на карликовые и гигантские виды (Старобогатов, Ситникова, 1990).

Впрочем, отрицательное воздействие высокой популяционной плотности на размеры раковины может объясняться не только конкуренцией за пищу, но и прямым антагонизмом (внутривидовым антибиозом) между особями. Высказывалось предположение о том, что в слизи, выделяемой улитками, содержатся вещества, замедляющие рост их сородичей (Perry, Wallace, 1991).

4. Внешнее механическое воздействие. Воздействие подвижности водных масс на морфологию раковин моллюсков известно давно. Биометрические исследования в этом направлении проводились с 1920-х гг. (Schnitter, 1922; Baker, 1928). Так, Ф. Бэйкер (Baker, 1928) показал, что особи пресноводных пульмонат (Lymnaeidae, Planorbidae), обитающие в малых реках, отличаются от озерных представителей того же вида по пропорциям раковины, форме оборотов, степени выраженности киля и даже размеру пупка. В. И. Жадин (1933) предполагал, что размеры раковины прудовиков в проточных водоемах сокращаются по сравнению с раковинами из постоянных местообитаний. Однако никаких количественных данных в поддержку этой гипотезы автором приведено не было. По данным А. Ф. Алимова (1976), уменьшение размеров раковины в реках по сравнению с озерами характерно для пресноводных двустворок рода *Sphaerium* Scopoli, 1777.

Прямое механическое воздействие (и не только водных масс, но и субстрата) на мантийный край, секретирующий раковину моллюска, может оказать серьезное влияние на размеры и пропорции раковины, а также на характер навивания оборотов (Newkirke, Doyle, 1975; Vermeij, 2002). Экспериментально показано, что механическое воздействие на растущую раковину легочных моллюсков семейства Planorbidae нарушает рост и приводит к формированию аберрантных раковин (Checa, Jiménez-Jiménez, 1997).

В естественных условиях обитание в прибойной зоне крупных озер и в других микробиотопах с сильной подвижностью воды заставляет легочных моллюсков наращивать мускульную массу ноги для удержания на субстрате. Это ведет к возрастанию объема последнего оборота, укорочению завитка и увеличению размеров устья, поскольку тело животного (с увеличенным мышечным объемом) должно полностью убираться внутрь раковины. В результате у пресноводных гастропод раковина может приобретать характерную уховидную форму, что является видовым признаком для таких прудовиков, как *Lymnaea ampla*, *L. doriana* (Bourguignat, 1862) и др. Сходные тенденции наблюдаются и у морских гастропод, обитающих в прибойной зоне (Vermeij, 1980). При этом уховидность можно рассматривать одновременно и как адаптацию животных к обитанию на мягких грунтах: широкая нога (а соответственно, и крупное устье раковины) имеет повышенную площадь соприкосновения с субстратом, что позволяет моллюскам передвигаться на поверхности тонкого илистого грунта (Vermeij, 1993).

По К. Майер-Бруку (Meier-Brook, 1983), у катушек рода *Gyraulus*, живущих в подобных условиях, раковина становится более округлой (globose), с сильно развитой спиральной скульптурой в виде килей и углов, а стенка раковины утолщается. Такие особенности возникают у видов, обитающих в географически удаленных гигантских древних озерах. В свое время считалось, что эти скульптурные особенности – признак общности происхождения, сейчас же очевидно, что это результат конвергенции, поскольку строение половой системы у этих видов различно (Meier-Brook, 1983). Кроме того, К. Майер-Брук указывает на уменьшение размеров *Gyraulus* из прибойной зоны крупных озер по сравнению с особями из мелких озеровидных водоемов (Meier-Brook, 1983).

Сравнение пропорций раковин прудовиков из проточных и стоячих водоемов было проведено английскими малакологами (Lam, Calow, 1988) на примере вида *Lymnaea peregra*. Установлено, что относительные размеры устья у прудовиков в проточных биотопах увеличиваются, что связано, вероятно, с увеличением размеров ноги. Это очевидная параллель к описанным выше изменениям пропорций раковины у *Gyraulus*. Однако в современной систематике лимнеид объем вида *L. peregra* понимается более узко (Glöer, 2002; Круглов, 2005), и есть вероятность того, что выборки моллюсков, использованные авторами (Lam, Calow, 1988), могли включать представителей более чем одного вида, а полученные ими выводы нуждаются в дополнительной проверке.

5. Межвидовые биотические отношения (воздействие хищников и паразитов). Неоднократно отмечалось, что изменения формы, размеров, толщины стенок и пропорций раковины входят в состав «адаптивного ответа» водных брюхоногих моллюсков на пресс хищников (Vermeij, 1980, 1983; Lakowitz et al., 2008). В частности, у прудовика *L. balthica* (L., 1758) в ответ на хищничество моллюскоядных рыб раковина становится более округлой по форме, увеличиваются её размеры, а также происходит утолщение стенок раковины. Устье становится шире, а завиток – меньше по сравнению с раковинами моллюсков, живущих в водоеме, где моллюскоядных рыб нет. Все эти фенотипические изменения, как предполагается, снижают опасность для моллюска быть съеденным и делают его раковину более устойчивой к сдавливанию зубами хищной рыбы (Lakowitz et al., 2008). Изменение толщины стенок раковин в ответ на присутствие хищников наблюдалось в экспериментах с моллюсками семейства Physidae (Hoverman, Relyea, 2007), а на морских моллюсках – в экспериментах Р. Сепульведы с соавторами (Sepúlveda et al., 2012).

В целом же влияние хищников на морфологию раковины гораздо ярче прослеживается у морских брюхоногих, чем у пресноводных. Этот вопрос детально рассмотрен в монографиях и статьях Г. Вермайя (Vermeij, 1979, 1980, 1983, 1993). В частности, адаптивный ответ морских Gastropoda включает утолщение стенки раковины, образование дополнительных структурных элементов скульптуры (шипов, выростов и т. п.), уменьшение высоты завитка, формирование узкого продолговатого устья. Интересно, что степень выраженность таких конхологических преобразований неодинакова в разных регионах Земли, проявляя тем самым определенную географическую изменчивость (Vermeij, 1979). Поскольку лучше всего они выражены в тропических водах, можно связать эту особенность с б*о*льшей интенсивностью хищничества в тропиках в сравнении с умеренной и полярной зонами (Vermeij, 1980).

По сравнению с морскими видами, пресноводные гастроподы обладают гораздо менее развитой скульптурой, раковины их более тонкостенные и не так ярко окрашены (Vermeij, Covich, 1978). Явным исключением является образование раковин талассоидного (от древнегреч. thalassa – «море») облика у гастропод озера Танганьика и некоторых других крупных рек и озер Африки, по внешнему виду напоминающих морские формы (рис. 6). Впервые этих моллюсков описал Ж. Бургинья (Bourguignat, 1885), который и предложил сам термин «талассоидность» (Dance, 1970).

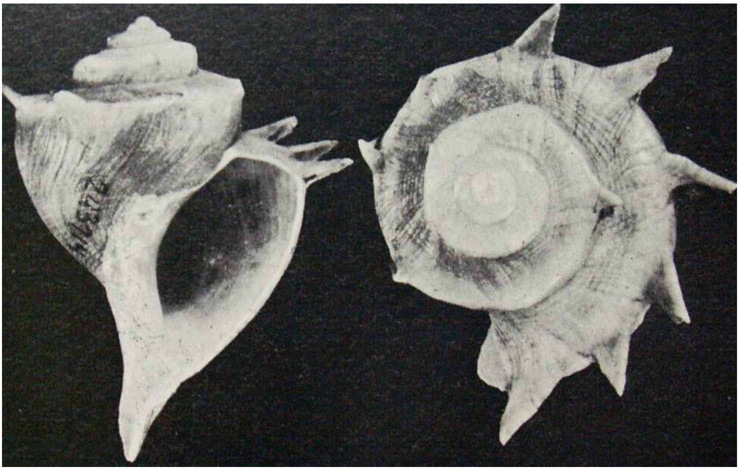


Рис. 6. Раковина *Tiphobia horei* E. A. Smith, 1880 – одного из представителей талассоидных гастропод озера Танганьика (по: Boss, 1978)

Биологический смысл талассоидности до конца не ясен. Если проводить аналогию с морскими гастроподами, то её можно рассматривать как адаптивный ответ на пресс моллюскоядных рыб и крабов (Vermeij, Covich, 1978; Van Damme, Pickford, 2003). Однако некоторые специалисты объясняют талассоидность спецификой абиотической среды обитания: повышенной концентрацией кальция в воде, обитанием животных в глубоких спокойных водах или, наоборот, воздействием волн (Vermeij, Covich, 1978). Длинные спикулы на поверхности раковины *Tiphobia* (см. рис. 6) интерпретируются иногда как адаптация к обитанию на мягких грунтах. Предполагается, что спикулы препятствуют погружению моллюска в субстрат (Ситникова, Шимараев, 2001).

Так или иначе, талассоидность пресноводных гастропод есть результат конвергентного сходства с морскими формами (Van Damme, Pickford, 2003). Хотя «морской» облик в озере Танганьика имеют только жаберные гастроподы, аналогичные процессы происходили в прошлом в древних глубоких озерах других регионов, охватывая также легочных моллюсков. Так, в миоценовом Штайнхаймском озере в Германии талассоидность была свойственна представителям Planorbidae (Gorthner, Meier-Brook, 1985). «Морской» облик имеют и некоторые рецентные планорбиды, например виды рода *Miratesta* Sarasin, 1897 из озера Посо на острове Сулавеси (Albrecht, Glaubrecht, 2006).

Почему же у пресноводных брюхоногих (особенно легочных) не выработалось такое же разнообразие защитных элементов раковины, как у морских форм? Есть несколько возможных объяснений, подробно рассмотренных в специальной статье (Vermeij, Covich, 1978). Во-первых, большинство пресноводных легочных являются r-стратегами, их жизненный цикл, как правило, не превышает двух-трех лет. При такой стратегии невыгодно тратить ресурсы на обзаведение тяжелой и сильно скульптурированной раковиной, которая, очевидно, затрудняет движение животного, его пассивный перенос из водоема в водоем и, вероятно, зарывание в грунт при пережидании неблагоприятного сезона года. Во-вторых, интенсивность хищничества в пресных водах ниже, чем в море. В пресных водах полностью отсутствуют такие моллюскоядные группы, как морские звезды и головоногие, снижено видовое богатство крабов, хищных гастропод и хрящевых рыб. В-третьих, в большинстве случаев пресноводные моллюски населяют местообитания, продолжительность существования которых попросту недостаточна для завершения коэволюционных процессов между хищником и жертвой (если рассматривать талассоидность как результат такой коэволюции). В-четвертых, из-за относительно малых размеров пресноводных гастропод многие хищники заглатывают их целиком или вытаскивают моллюска через устье, не ломая раковину. В этих обстоятельствах тяжелая скульптурированная раковина не служит эффективной защитой. Поэтому пресноводные моллюски вырабатывают другие защитные стратегии, в частности поведенческие (Vermeij, Covich, 1978).

Помимо хищников, влияние на морфологию раковины оказывают паразитические организмы, в первую очередь – личинки трематод. Брюхоногие моллюски служат облигатными промежуточными и дополнительными (вторыми промежуточными) хозяевами для паразитических червей класса Trematoda (Гинецинская, 1968; Юрлова и др., 2000). Инвазия личинками трематод оказывает серьезное воздействие на различные органы тела хозяина, его обмен веществ, рост, другие физиологические процессы (Стадниченко, 1977, 2006; Юрлова и др., 2000; Sorensen, Minchella, 2001). Воздействие трематодной инвазии на размеры и пропорции раковин брюхоногих моллюсков неоднократно изучалось на примере морских (Gorbushin, Levakin, 1999; Панова и др., 1999; Hay et al., 2005; Thielgtes et al., 2009) и пресноводных (Wilson, Denison, 1980; Żbikowska, Żbikowski, 2005) видов.

Инвазия влияет на абсолютные размеры раковины, вызывая нередко гигантизм, когда зараженные особи характеризуются необычно крупными размерами (Gorbushin, 1997; Miura, Chiba, 2007). Обычно это рассматривается как результат *паразитарной кастрации*: при высокой интенсивности инвазии моллюска трематодами паразиты разрушают органы половой системы хозяина либо подавляют их нормальное развитие (Brown et al., 1967; Гинецинская, 1968; Baudoin, 1975; Mouritsen, Jensen, 1994; Thielgtes et al., 2009). В результате вся доступная энергия расходуется хозяином на рост, а не на размножение, что и приводит к увеличению размеров тела (см. выше). Интересно, что разные виды трематод оказывают несходное воздействие на размеры раковины (Miura, Chiba, 2007).

Однако есть и альтернативные объяснения гигантизма. Возможно, увеличение размеров тела правильнее рассматривать как адаптивный ответ организма хозяина на заражение паразитами. Гигантизм, вероятно, увеличивает выживаемость моллюсков, тем самым давая возможность хозяину пережить (outlive) инвазию путем возрастания продолжительности своей жизни (Ballabeni, 1995; Sorensen, Minchella, 2001).

Среди пресноводных легочных гастропод индуцированный паразитами гигантизм выявлен у прудовиков *L. truncatula* (Wilson, Denison, 1980), *L. peregra* (Ballabeni, 1995), *L. elodes* (Say, 1821) (Sorensen, Minchella, 1998), а также представителей нескольких родов Planorbidae (Sorensen, Minchella, 2001).

Также трематодная инвазия может влиять на скорость и характер роста раковины, что неизбежно приводит к изменению её формы и появлению особей с раковинами, обладающими нетипичными для вида пропорциями (Панова и др., 1999). Среди пресноводных легочных моллюсков такое явление наблюдалось у *Lymnaea stagnalis* (Żbikowska, Żbikowski, 2005). У беззубок (род *Anodonta*) также выявлено изменение формы раковины под воздействием паразитов (Zieritz, Aldridge, 2011).

Воможно, что изменение пропорций раковины зараженных моллюсков происходит в результате манипулирования паразитом процессами роста своего хозяина (Hay et al., 2005; Thielgtes et al., 2009). Например, у морских гастропод, инвазированных трематодами, раковины часто становятся более стройными и продолговатыми. Полагают, что такие изменения выгодны паразитам, так как удлинение завитка увеличивает объем верхних оборотов, где располагаются гонады, в которых и концентрируются трематоды. Тем самым увеличивается доступное паразитам жизненное пространство (Thielgtes et al., 2009).

Наконец, трематодная инвазия может вызывать образование аномалий в строении раковины. Аномальное изменение формы устья было отмечено у зараженных трематодами планорбид *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818) (Sturrock, Sturrock, 1971). Интересно, что у этого же вида моллюсков инвазия трематодами ведет к подавлению роста, то есть эффект гигантизма не наблюдается (Sturrock, 1966). У некоторых видов наземных легочных отмечены аномальные изменения в раковине (скаляридность) при заражении их клещами (Oldham, 1931).

Учитывая высокую степень инвазии пресноводных легочных моллюсков личиночными стадиями трематод в естественных условиях, следует признать, что воздействие паразитов может быть важным источником изменчивости природных популяций. Такая изменчивость никак не связана с генетическими различиями между особями и отражает особенности взаимодействия в системе «паразит – хозяин» (Thielgtes et al., 2009).

Из других видов биотических отношений упомянем конкуренцию, которая на внутривидовом уровне может влиять на морфологию раковины (см. выше). Воздействие межвидовой конкуренции на процессы роста и развития моллюсков изучено слабее. Поскольку у пресноводных пульмонат выработаны экологические механизмы избегания межвидовой конкуренции (Аракелова, 1999), можно предполагать, что воздействие этого фактора на морфологию раковины должно быть незначительным.

Предполагают, что высокие ребра на раковине моллюсков рода *Armiger* Hartmann, 1843 (Planorbidae) являются адаптацией к пассивному переносу птицами (Økland, 1990). Если это верно, то зоохория является ещё одним видом биотических отношений, потенциально влияющим на морфологию раковины брюхоногих моллюсков.

6. Глубина обитания. Воздействие этого фактора на размеры и морфологию раковины гастропод изучалось преимущественно на морских видах. Разным группам исследователей не удалось выявить какой-либо универсальной закономерности батиметрической изменчивости. Например, детальный анализ изменчивости девяти видов семейства Turridae H. et A. Adams, 1853 показал, что у этих моллюсков размеры не сокращаются, а увеличиваются с глубиной обитания (Rex et al., 1999). Напротив, у другого вида морских переднежаберных, *Troschelia berniciensis* (King, 1846), принадлежащего семейству Buccinidae Rafinesque, 1815, установлено сокращение размеров тела с глубиной (Olabarria, Thurston, 2003). Среди глубоководных эндемичных жаберных гастропод озера Байкал встречаются как карликовые, так и гигантские виды, так что единой тенденции к направленной изменчивости размеров тела с глубиной не обнаружено и здесь (Ситникова, Шимараев, 2001).

Для морской бентофауны в общем более характерно сокращение размеров с возрастанием глубины (Rex, Etter, 1998; Rex et al., 1999). Предполагается, что основной причиной этого является сокращение количества доступной пищи с глубиной, что приводит к уменьшению средних размеров особей (Thiel, 1975). Однако есть и альтернативные объяснения (см.: Udalov et al., 2005).

Помимо изменения размеров, у глубоководных гастропод, как морских так и пресноводных, наблюдается уменьшение толщины стенок раковины, увеличение её объема. Вероятно, это препятствует погружению животного в субстрат и, таким образом, представляет адаптацию к обитанию на мягких грунтах (Ситникова, Шимараев, 2001). Глубоководные морфы ещё в XIX в. были описаны у некоторых видов прудовиков, обитающих в крупных альпийских озерах. Как ещё сто лет назад показано работами В. Рошковского (Roszkowski, 1914a), обитание на большой глубине оказывает мощное модифицирующее влияние на размеры и пропорции раковины лимнеид, но не затрагивает признаки половой системы, что послужило В. Рошковскому доказательством их принадлежности широко распространенным в мелких водоемах Европы видам лимнеид (см. раздел 1.2). Среди пресноводных двустворчатых моллюсков у дрейссен [*Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897)] известна глубоководная морфа, отличающаяся от типичной пропорциями раковины, менее интенсивной окраской и некоторыми физиологическими особенностями (Pavlova, 2012).

Помимо указанных факторов, в прошлом предполагались и иные, воздействие которых на морфологию раковин впоследствии не подтвердилось. Здесь можно упомянуть так называемый закон Семпера, согласно которому размеры раковины водных моллюсков прямо пропорциональны размерам водоема, в котором они обитают. Это предположение оказалось ошибочным (Жадин, 1952; Терентьев, 1970а).

Таким образом, раковина моллюсков испытывает сильное модифицирующее воздействие со стороны множества средовых факторов, способных повлиять на видоспецифические параметры роста, детерминированные генетически[16]. Это обуславливает высокую изменчивость признаков раковины и, как следствие, их низкую значимость для таксономии в сравнении с признаками анатомическими. Мягкое тело лучше защищено от воздействия эпигенетических факторов, его строение более консервативно, поэтому анатомические признаки эволюционируют гораздо медленнее, чем конхологические (Vermeij, 2002).

* * *

Как отмечалось выше, из внутренних органов мягкого тела пресноводных пульмонат наибольшую таксономическую информацию несут признаки половой системы. Остальные системы органов практически бесполезны (Hubendick, 1954).

Изучение половой системы водных легочных моллюсков в таксономическом аспекте началось в 1910-е гг., когда разными авторами было показано, что строение половых органов гораздо более стабильно, чем признаки раковины, которые подвержены очень сильной экофенотипической изменчивости (Baker, 1911; Roszkowski, 1912, 1914a, b; Colton, 1915). С этого времени изучение половой системы различных представителей водных Pulmonata проводится очень активно малакологами-систематиками (Wagner, 1927, 1930; Baker, 1945; Hubendick, 1951a, 1955; Jackiewicz, 1959, 1998; Старобогатов, 1967; и др.).

Все Pulmonata – гермафродиты. Представители Lymnaeiformes характеризуются единым планом строения половой системы, хотя во многих семействах обнаружены различные отклонения от исходного типа (Duncan, 1960; Старобогатов, 1967). Подробное описание этого плана строения можно найти в ряде источников (Hubendick, 1978; Березкина, Старобогатов, 1988; Jordaens et al., 2007).

В таксономической практике наибольший вес традиционно придается строению копулятивного аппарата водных легочных. В наиболее типичных случаях он состоит из трубчатого пениса, погружен-

[16] По-видимому, только протоконх (совокупность эмбриональных оборотов раковины) более или менее защищен от этого модифицирующего воздействия, так как формируется внутри яйца (Vermeij, 2002). Не случайно, что многие систематики используют данные по строению протоконха в своих работах (см., например: Riedel, 1993; Рябцева, Анистратенко, 2012).

ного в мешок пениса, и препуциума, открывающегося наружу мужским половым отверстием (рис. 7). В обычном состоянии копулятивный аппарат погружен внутрь тела моллюска и выворачивается наружу при совокуплении. Как правило, различия в строении копулятивного органа у близкородственных видов водных пульмонат носят количественный характер (Круглов, 2005; Schniebs et al., 2011), но иногда отмечаются и качественные различия, например, у видов рода *Planorbarius* Dumeril, 1806 – *P. corneus* (L., 1758) и *P. metidjensis* (Forbes, 1838) (Hubendick, 1963).

У некоторых видов Bulinidae и Planorbidae на конце пениса имеется роговой стилет или мягкая папилла. Функции стилета различны. У одних видов он является продолжением пениса, т. е. каналом для передачи спермы партнеру и одновременно стимулирующей частью. Иногда функция проведения спермы утрачивается и остается только стимулирующая функция (Солдатенко, Ситникова, 2009). Наличие или отсутствие этого образования служит важным признаком для разграничения надвидовых таксонов (Hubendick, 1955; Meier-Brook, 1983; Солдатенко, Ситникова, 2009).

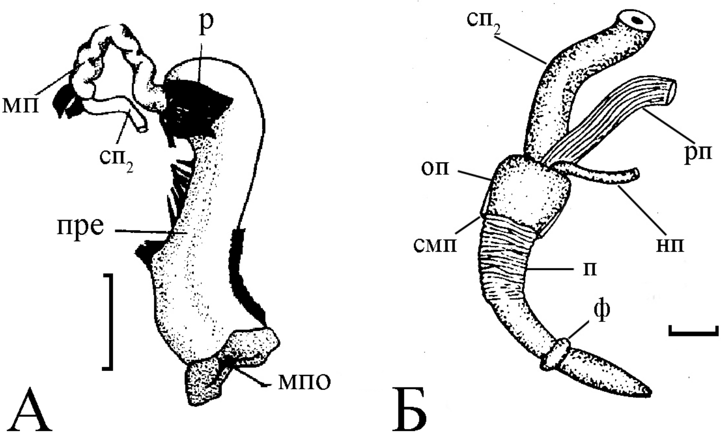


Рис. 7. Копулятивный орган (А) и пенис (Б) представителей рода *Lymnaea*: А – по Г. В. Березкиной и Я. И. Старобогатову (1988); Б – по М. Яцкевич (Jackiewicz, 1988). Масштабная линейка – 1 мм.

мп – мешок пениса; мпо – мужское половое отверстие; нп – нерв пениса; оп – основание пениса; п – пенис; пре – препуциум; р – ретрактор препуциума; рп – ретрактор мешка пениса; смп – стенка мешка пениса (обрезана); $сп_2$ – дистальный участок семяпровода; ф – фиксаторное утолщение на пенисе (имеется не у всех видов)

На границе мешка пениса и препуциума находятся две кольцевые складки – велюм (наружная) и саркобелюм (внутренняя), причем у разных видов степень их развития неодинакова. Эти образования могут срастаться между собой или даже совсем исчезать, как это наблюдается у лимнеид (под-)рода *Omphiscola* Rafinesque, 1819 (Круглов, Старобогатов, 1981). У прудовиков, принадлежащих роду *Aenigmomphiscola* Kruglov et Starobogatov, 1981, велюм несимметрично разрастается и превращается в так называемый *препуциальный орган* (Круглов, Старобогатов, 1981). По мнению Н. Д. Круглова (2005), он играет роль присоски, удерживающей особи во время копуляции. Препуциальный орган, выполняющий фиксирующую функцию, присутствует также у видов родов *Planorbarius* и *Segmentina* из Planorbidae (Стадниченко, 1990; Максимова, Яковлева, 1991). У некоторых видов, не имеющих препуциального органа, на пенисе развиваются фиксаторные утолщения, или кольца. Такая особенность характерна для примитивных (под-)родов лимнеид (*Corvusiana* Servain, 1881, *Lymnaea* s. str.), а также для ряда Physidae (Старобогатов, 1976; Стадниченко, 1990; Jackiewicz, 1998).

В проксимальной части мешка пениса имеются железистые углубления, именуемые проксимальными камерами. Если они хорошо развиты, то мешок пениса оказывается заметно вздутым на проксимальном конце. У некоторых видов семейства Bulinidae пенис отсутствует, и в этом случае функции совокупительного органа выполняет ультрапенис, представляющий собой утолщение стенки семяпровода, возникающее за счет усиленного развития мышц на участке, ограниченном местом впадения мешка пениса и препуциума (Стадниченко, 1990).

Как правило, строение перечисленных выше структур не варьирует внутри вида и является значимым для построения системы на надвидовом уровне. Это же относится и к некоторым другим отделам половой системы, в частности к строению простаты. *Простатой* называется часть мужской половой системы Lymnaeiformes, которая является особой железой, продуцирующей семенную жидкость и имеющей неодинаковое строение в различных семействах. У Acroloxidae и Lymnaeidae простата мешкообразной формы, а у Bulinidae, Physidae и Planorbidae она представлена системой трубчатых дивертикулов. У Lancidae имеется две простаты разного строения. Число дивертикулов нередко используется как диагностический признак для разграничения близких видов семейства Planorbidae (Glöer, 2002; Glöer, Meier-Brook, 2008). Например, число дивертикул у вида *Planorbis carinatus* (O. F. Müller, 1774) составляет 21–32, тогда как у *P. planorbis* (L., 1758) – не менее 32 (Glöer, 2002). Ценность этого признака в том, что он не зависит от возраста и размера животного (Meier-Brook, 1983). У Lymnaeidae важным таксономическим признаком служит число внутренних складок в простате, которое характеризует отдельные роды и подроды (Круглов, 2005).

На внутривидовом уровне наиболее варьируют признаки копулятивного аппарата, причем это может носить как количественный, так и качественный характер. Например, у многих видов водных Pulmonata выявлен полиморфизм по степени развитости совокупительного органа. Наряду с популяциями, в которых этот орган нормально развит (эуфаллия), встречаются афаллические популяции, характеризующиеся полным отсутствием копулятивного аппарата (Hubendick, 1954; Арутюнова, 1977; Brown et al., 1991). Известны случаи возникновения смешанных популяций, в которых присутствуют афалличные особи наряду с эуфалличными (Mimpfoundi, Greer, 1990). Сама возможность афаллии обусловлена способностью пульмонат к самооплодотворению. Для ряда видов Lymnaeiformes афаллия установилась в качестве видовой нормы. Среди последних можно назвать *Ferrissia wautieri* (Mirolli, 1960) из семейства Planorbidae (Hubendick, 1972; Старобогатов, Прозорова, 1990), а также дальневосточный вид *Aplexa aphallica* Starobogatov et Zatravkin, 1989, принадлежащий семейству Physidae (Старобогатов и др., 1989). Интересно, что эуфалличные и афалличные особи вида *Bulinus truncatus* (Audoiuin, 1827) не проявляют никаких различий в параметрах роста, плодовитости и продолжительности жизни (Ostrowski et al., 2003).

Количественная изменчивость копулятивного аппарата проявляется в изменении размеров его частей (препуциум, мешок пениса, пенис) и индексов, выражающих их соотношения, иногда в изменении интенсивности окраски (см. главу 5).

Видовая специфичность в строении радулы у легочных моллюсков, как правило, не проявляется (Шилейко, 1972; Круглов, 2007). Имеются индивидуальные различия в радулярных формулах, но их нельзя использовать для целей таксономии (Шилейко, 1972). Признаки радулы слабо подвержены влиянию эпигенетических факторов, однако их таксономическая ценность снижается сильной онтогенетической изменчивостью. Так, количество зубцов в поперечном ряду зависит от размера моллюска: по мере роста животного зубы меняют свое положение в радуле, так что один и тот же зуб может рассматриваться как маргинальный у молодой особи и латеральный у половозрелой. Очень часто наблюдаются внутривидовые различия и аномалии в строении радулы. Поэтому радулярные признаки наиболее пригодны для разграничения таксонов высшего ранга (Hubendick, 1954).

Хромосомная изменчивость у пресноводных Pulmonata проявляется обычно на надвидовом уровне и заключается в изменчивости как числа хромосом, так и показателя NF (nombre fundamentale), определяемого как суммарное число всех хромосомных плеч в кариотипе. Подробно этот тип изменчивости рассмотрен в главе 6.

Генетическая изменчивость пресноводных Pulmonata проявляется как в различиях нуклеотидных последовательностей ДНК отдельных особей, так и в аллозимной изменчивости – различиях в локусах, кодирующих ферменты и структурные белки (Coutellec-Vreto et al., 1994). Количественный анализ генетической и аллозимной изменчивости позволяет выяснять филогенетические отношения между различными таксонами моллюсков, выявлять особенности пространственного распространения отдельных гаплотипов и устанавливать исторические пути расселения видов, формирования их ареалов (филогеография). В большинстве случаев в современной практике используются количественные меры сходства (различия) последовательностей нуклеотиодов отдельных особей, считываемых со стандартных генов-маркеров, таких как ITS–1, ITS–2, COI, Cyt-b и др., путем секвенирования ДНК (Гречко, 2002). В последнее время началась работа по расшифровке геномов отдельных видов Lymnaeiformes (DeJong et al., 2004; Feldmeyer et al., 2010). Широко применявшиеся в 1970–1990-х гг. данные по аллозимной изменчивости, получаемые методом электрофореза белков, оказались гораздо менее эффективными, поскольку электрофорез «разделяет аллозимы только по массе и суммарному заряду молекул, не учитывая их первичной структуры. Поэтому идентичность проб после их “разгонки” в электромагнитном поле не обязательно означает идентичности первичной структуры молекул» (Павлинов, 2005: 241). Тем не менее этот метод до сих пор находит применение в систематике пресноводных легочных моллюсков (Межжерин и др., 2005, 2008).

Возможный размах генетической изменчивости чрезвычайно велик и выражается астрономическими числами. Последовательность всего из 15 сайтов, каждый из которых может находиться в четырех альтернативных состояниях (A, C, G, T), дает чуть более миллиарда (= 4^{15}) различных комбинаций нуклеотидных оснований (Hebert et al., 2003), что намного превосходит потенциал изменчивости морфологических признаков.

Необходимо подчеркнуть, что с методологической точки зрения морфологические и молекулярные признаки являются равноправными и должны использоваться параллельно для построения системы. Нет оснований считать, что нуклеотидные последовательности имеют априори более высокий таксономический вес, чем традиционно используемые морфологические признаки (Lee, 2004; Pisani et al., 2007). Молекулярные данные нуждаются в столь же тщательном биологическом осмыслении, что и данные классической морфологии, при выдвижении и последующем тестировании филогенетических и таксономических гипотез (Павлинов, 2005; Абрамсон, 2009).

В завершение обзора факторов изменчивости необходимо упомянуть про изменчивость строения кладок яиц пресноводных пульмонат, для которых в отечественной литературе было предложено название *синкапсулы* (Березкина, 2002; Круглов, 2005). В свое время считалось, что признаки синкапсул видоспецифичны, и даже предпринимались попытки составления дихотомических ключей для определения видовой принадлежности пресноводных легочных моллюсков на основе строения их кладок (Березкина, Старобогатов, 1988). Более тщательные исследования выявили высокую степень изменчивости морфологии синкапсул даже внутри вида, что обусловлено характером субстрата, на который они откладываются (Круглов, 2005, 2007). Поэтому использование строения синкапсул для видовой диагностики водных легочных моллюсков оказалось малоэффективным, и этот метод фактически отвергнут в новейшей литературе (Березкина, Старобогатов, 2004; Круглов, 2007).

2.3. Классификация явлений изменчивости

Проявления изменчивости природных популяций живых организмов чрезвычайно многообразны, что ставит перед биологами проблему их классификации. Изучению этого вопроса посвящена обширная литература (Robson, Richards, 1936; Diver, 1939; Майр и др., 1956; Яблоков, 1966; Майр, 1947, 1968, 1971; Парамонова, 1979; Хохуткин, 1997; Пантелеев, 2010). Однако до сих пор не создана универсальная типологическая схема, в которой учитывались бы все возможные формы изменчивости организмов. Отчасти это объясняется различиями в биологической специфике отдельных таксонов. Например, у Pulmonata ввиду их облигатного гермафродитизма отсутствует такая форма изменчивости, как половой диморфизм, которая характерна для раздельнополых групп пресноводных моллюсков (Minton, Wang, 2011; Zieritz, Aldridge, 2011). Единая «одномерная» классификация явлений изменчивости вряд ли возможна в принципе, поскольку есть различные основания для классифицирования, что неизбежно приводит к появлению ряда альтернативных и взаимодополняющих схем.

В этой работе принята оригинальная классификация явлений изменчивости, разработанная с учетом особенностей организации и экологии исследуемого объекта – пресноводных легочных моллюсков. В соответствии с ней выделяются типы, аспекты и уровни изменчивости. Под типом изменчивости понимается разнокачественность особей по признакам, принадлежащим одной из независимых функциональных систем, из которых складывается организм животного. Эти функциональные системы характеризуются независимой изменчивостью признаков и отсутствием скоррелированности друг с другом (Черепанов, 1986). У Lymnaeiformes можно выделить следующие типы изменчивости: конхологический, анатомический, генетический, кариологический. Краткая характеристика этих типов и факторов, определяющих их, была дана в предыдущем разделе.

Аспектом изменчивости будем называть специфическую форму её проявления в пространстве или времени. Сюда относятся онтогенетический, экофенотипический, географический и тератологический аспекты.

Наконец, под уровнем изменчивости здесь понимается определенный уровень организации живой материи, на котором проявляется изменчивость признаков. Можно говорить об индивидуальном (организменном), популяционном, внутривидовом (разнокачественность популяций одного вида) и надвидовом (изменчивость признаков разных видов одного рода) уровнях.

Комбинация типов, аспектов и уровней изменчивости дает спектр возможных форм изменчивости пресноводных пульмонат, который удобно представить в виде таблицы (табл. 2). Например, на уровне отдельного организма реализуются только анатомический и конхологический типы изменчивости, поскольку морфологические признаки особи могут изменяться в ходе роста и развития, но невозможны генетический и кариологический типы, так как генотип и хромосомный набор остаются постоянными в течение всего онтогенеза.

Таблица 2

Типы, аспекты и уровни изменчивости пресноводных легочных моллюсков*

Уровень проявления изменчивости	*Аспект изменчивости*			
	онтогенетический	*экофенотипический*	*географический*	*тератологический*
Индивидуальный	АК	–	–	–
Популяционный	АК	–	–	АК
Внутривидовой	–	АГК	АГК	АК
Надвидовой	–	АГК	АГК	АК

* Типы изменчивости: А – анатомический, Г – генетический; К – конхологический. Кариологическая изменчивость рассматривается в таблице как разновидность генетической.

Эта комбинаторная схема носит вспомогательный, а не теоретический характер, служит только для удобства упорядочивания эмпирического материала и, очевидно, не полна. Так, в ней не отражены модусы проявления изменчивости (непрерывная изменчивость и дискретная [полиморфизм]), не учитывается так называемая искусственная изменчивость, возникающая из-за особенностей фиксации или хранения экземпляров в музейных условиях (обсуждение применительно к моллюскам см.: Emberton, 1989; Voight, 1991; O'Shea, 1997). Также не учитывается природа изменений признаков (генотипическая и модификационная изменчивость).

Неполнота схемы и недоучет некоторых проявлений изменчивости обусловлены тем, что основной задачей этой книги является изучение варьирования признаков с точки зрения систематика, а не в эволюционно-морфологическом или генетическом аспекте. По нашему мнению, изменчивость различных признаков пресноводных Pulmonata хотя и весьма велика, но не хаотична. Без познания закономерностей изменчивости невозможно построение адекватной системы этой группы как на видовом, так и на надвидовом уровне.

Рассмотрим коротко выделенные выше аспекты изменчивости применительно к пресноводным пульмонатам.

Онтогенетическая изменчивость проявляется в качественном и количественном изменении признаков моллюсков в ходе индивидуального развития. Изучать её можно не только на выборках, но и на отдельно взятой особи, периодически измеряемой в ходе онтогенеза (Мина, Клевезаль, 1976), а в пределе – и на отдельной раковине (см. выше). Брюхоногие моллюски служат идеальным модельным объектом для этого, поскольку, по выражению К. Дайвера (Diver, 1939: 106), «история их онтогенеза записана в последовательности оборотов [раковины]». Несмотря на то что современный систематик редко работает с отдельными особями, но обычно использует более или менее крупные серии (выборки) индивидуумов, изучение онтогенетической изменчивости имеет большую важность. Во-первых, оно позволяет выяснить размах возрастных изменений признаков, используемых для видовой диагностики, и избавить систематика от ошибок. Во-вторых, изучение особенностей роста может служить доказательством видовой самостоятельности (или конспецифичности) сравниваемых форм. На материале наземных моллюсков давно показано, что родственные виды, трудно отличимые по фенотипу, могут различаться по скорости роста (Diver, 1939). Проследить это можно, например, строя аллометрические уравнения вида $Y = \alpha \cdot X^{\beta}$ и определяя статистическую достоверность различий между коэффициентами этих уравнений (Попов, Крамаренко, 1994). Аллометрическое уравнение используется для описания роста моллюсков, в том числе и пресноводных, уже почти 90 лет (Nomura, 1926).

С возрастом у брюхоногих моллюсков изменяются пропорции раковины (Амитров, 1961; Круглов, 2007), строение и пропорции отдельных частей половой системы (Березкина, Старобогатов, 1988; Солдатенко, 2009), морфология радулы (Hubendick, 1954; Warén, 1990; Ocaña et al., 2004), строение откладываемых синкапсул (Круглов, Максимова, 1995; Круглов, 2007). Недоучет этих изменений неоднократно приводил систематиков к ошибочным суждениям (Круглов, 2007; De Baets et al., 2013).

Причиной возрастной изменчивости морфоструктур нередко является аллометрический тип роста, характерный для типа моллюсков в целом (Мина, Клевезаль, 1976), а также перераспределение потоков энергии в организме после наступления половозрелости и переходе к репродукции (West et al., 2001).

Вероятно, аллометрический тип роста наружного скелета у моллюсков определяется не адаптацией к конкретным условиям среды обитания, а функциональными ограничениями, связанными с геометрическими особенностями раковины (Gould, 1966; Raup, 1966). Для объяснения причин резких изменений пропорций раковины в онтогенезе моллюсков можно предположить, что животное *вынуждено* менять пропорции раковины в ходе её роста (Gould, 1966). Если бы пропорции раковины были неизменными, то с увеличением размеров уменьшалось бы соотношение поверхности раковины к её объему, а также ухудшались бы её механические свойства. В результате с возрастом моллюска такие поверхностно зависимые процессы, как дыхание, ползание, фильтрационное питание (у двустворчатых), становились бы менее эффективными, что, очевидно, привело бы к снижению жизнеспособности. Постоянное соотношение «поверхность : объем» может быть достигнуто только путем изменения пропорций раковины (Gould, 1966).

Экофенотипическая изменчивость традиционно рассматривается как один из важнейших факторов внутривидовой морфологической гетерогенности моллюсков. Обычно под экофенотипической изменчивостью понимают морфологические различия, вызванные неоднородностью условий обитания животных (Майр, 1947; Thorpe, 1987). Принято считать, что у водных моллюсков эти различия носят в основном модификационный характер и исчезают при выращивании животных, взятых из разных водоемов, в строго контролируемых лабораторных условиях (Голиков, 1976; Arthur, 1982). Однако есть данные о том, что в ряде случаев различия эти могут быть генетически детерминированы (Mozley, 1935; Lam, Calow, 1988, 1990), причем разделить вклад генетических и эпигенетических факторов часто бывает невозможно (Meier-Brook, 1983).

В первой половине XX в. в малакологии была популярна концепция локальных рас, согласно которой в каждом более или менее изолированном местообитании формируется фенотипически уникальная популяция данного вида моллюсков, конхологические признаки которой до известной степени могут объясняться особенностями среды обитания. Этот вывод основывался на изучении изменчивости ряда модельных видов пресноводных моллюсков, преимущественно из семейства Lymnaeidae (Mozley, 1935, 1937; Forbes, Crampton, 1942; Hubendick, 1951a; Шилейко, 1967). Теоретической основой учения о локальных расах была популяционная генетика, связывавшая появление фенотипических различий между изолированными популяциями с отсутствием потока генов между ними и накоплением уникальных мутаций (Майр, 1947).

В свое время В. И. Жадин (1923, 1933) писал о прудовых, речных, озерных внутривидовых морфах пресноводных моллюсков. Например, им была описана угнетенная речная морфа уховидного прудовика *L. auricularia* var. *fluviatilis* Shadin, 1923, представляющая собой «продукт воздействия неблагоприятных условий жизни в реке» (Жадин, 1933: 95). Однако популяции одного вида из экологически сходных биотопов могут сильно отличаться друг от друга по размерам и пропорциям раковины. Возможно, определенный вклад в эту изменчивость вносит генетический «эффект основателя» (Meier-Brook, 1983), действие которого облегчается у пульмонат способностью к автогамии. Кроме того, современные исследователи склонны считать, что не столько тип водоема, сколько особенности конкретной стации (микробиотопа) направляют экофенотипическую изменчивость. «Различия между локальными популяциями одного вида в большинстве случаев носят фенотипический, модификационный характер, и они тем больше, чем сильнее отличаются условия существования этих популяций в разных участках водоемов» (Голиков, 1976: 99). Поэтому размах изменчивости моллюсков из крупных водоемов, с большим разнообразием микроучастков, различающихся по степени подвижности водных масс, температуре, обеспеченности пищей и другим факторам, обычно бывает выше, чем у моллюсков из малых местообитаний (Meier-Brook, 1983).

Иногда рекомендуется рассматривать наиболее обособленные фенотипические группировки моллюсков, приуроченные к обитанию в водоемах различного типа, в качестве экологических подвидов (Старобогатов, 1996).

Географическая изменчивость. Этот аспект изменчивости универсален, встречается во всех таксонах животных и затрагивает самые разные признаки – морфологические, биохимические, физиологические, поведенческие. В географическом пространстве варьируют также плодовитость животных, скорость их роста и другие параметры жизненных циклов. Две основные причины географической изменчивости – современная экологическая обстановка (например, климатические различия в разных участках видового ареала) и «филогения» – результат исторических событий, таких как колонизация островных местообитаний с образованием географических рас, расселение видов из рефугиумов после завершения покровного оледенения и пр. (Thorpe, 1987).

Проявления географической изменчивости известны во всех крупных таксонах моллюсков, включая головоногих (Pierce et al., 1994). Однако географическая изменчивость пресноводных моллюсков до сих пор сравнительно слабо изучена. Более того, в литературе прошлых лет неоднократно высказывалось мнение, что в этой группе животных данный аспект изменчивости почти не выражен (Miegel, 1931; Hubendick, 1951a; Clench, 1954; Russell-Hunter, 1978). Для объяснения этого положения выдвигались следующие аргументы. Во-первых, моллюски часто обитают в изолированных друг от друга местообитаниях озерного типа, что препятствует формированию истинно непрерывных ареалов. Во-вторых, в каждом изолированном местообитании формируется своя локальная раса данного вида (см. выше). В результате мы имеем дело не с направленной пространственной изменчивостью, а скорее с хаотической и разнонаправленной микрогеографической изменчивостью (Hubendick, 1951a; Wilson, Brown, 1953). Б. Хубендик (Hubendick, 1951a) предпринял тщательное морфометрическое изучение большого числа популяций вида *Lymnaea peregra* из разных водоемов на территории Швеции (протяженность по меридиану – около 1550 км). В результате был сделан вывод, что «… изменчивость не имеет географического характера», а наблюдается лишь микрогеографическая изменчивость между популяциями, разделенными в пространстве на 100–200 км, своего рода «микрогеографическая мозаика генетически различных популяций», которая, «…как кажется... является нормальным явлением для лимнеид» (Hubendick, 1951a: 33)[17]. Напомним, что вид *L. peregra* в понимании Б. Хубендика оказался сборным и в настоящее время разделен на несколько самостоятельных видов (Glöer,

---

[17] Реальность такого рода микрогеографической изменчивости признаков раковины недавно была показана на примере пресноводных пульмонат из семейства Chilinidae (Bertin et al., 2012).

2002; Круглов, 2005). Таким образом, автор явно имел дело не с одним видом, а с несколькими, что ставит под сомнение достоверность его выводов.

Тщательное биометрическое изучение варьирования раковины другого вида лимнеид, *L. stagnalis*, позволило П. В. Терентьеву (1970а) впервые убедительно показать реальность географической изменчивости у пресноводных легочных моллюсков. Несмотря на малое число изученных в этом отношении видов, существование географических клин у Pulmonata сейчас признано надежно установленным фактом (Винарский, 2012).

Однако среди специалистов нет полного согласия в определении сущности понятия «географическая изменчивость». Есть тенденция трактовать этот термин очень широко, понимая под географической изменчивостью «…различия между разными локальными популяциями одного вида» (Майр, 1947: 71). А. В. Яблоков (1966), классифицируя явления изменчивости, рассматривает географическую изменчивость как частный случай биотопической изменчивости, т. е. различий между микропопуляциями, обитающими в несколько отличных друг от друга комплексах условий. Он пишет: «Географическая изменчивость – это та же изменчивость отдельных групп особей, находящихся в конкретных комплексах условий, что и изменчивость биотопическая, только на несколько более высоком уровне» (Яблоков, 1966: 219). Где проходит граница между «более высоким» и «менее высоким» уровнями рассмотрения, из этого определения установить невозможно. Как подчеркивает сам А. В. Яблоков (1966), биотопическая и географическая формы изменчивости с трудом разграничимы меж собой.

Р. С. Торп (Thorpe, 1987) также понимает географическую изменчивость крайне широко, включая сюда такие разнородные явления, как клинальная изменчивость, экофенотипическая изменчивость, то есть практически все случаи морфологической разнокачественности пространственно разделенных популяций.

Такое понимание явления представляется чрезмерно широким и не вполне конкретным. Применительно к популяциям пресноводных пульмонат оно тем менее оправданно: значимые фенотипические различия могут возникать между популяциями, населяющими даже не очень удаленные водоемы. Общеизвестно, что популяции гидробионтов, населяющих континентальные водоемы (в первую очередь это касается обособленных водоемов озерного типа), очень хорошо изолированы между собой, так как разделяющее водоемы пространство суши служит эффективным препятствием для расселения водных организмов и потока генов между отдельными популяциями (Browne, 1981). Многочисленные случаи расселения моллюсков с помощью ветра, животных и даже человека, описанные в литературе (Старобогатов, 1970; Rees, 1965; Russell-Hunter, 1978; Boag, 1986), не меняют в корне этой ситуации, так как успех расселения всегда зависит от множества случайностей и поток генов между обособленными местообитаниями редко бывает значительным.

Популяционной генетикой установлено, что любая локальная популяция в какой-то степени отличается от других популяций того же вида, причем уровень этих различий определяется не столько расстоянием, сколько «качеством» изоляции (Майр, 1968). Поэтому именовать любые различия между локальными популяциями, даже незначительно удаленными в пространстве, «географической изменчивостью», по-видимому, нецелесообразно.

По нашему мнению, термин «географическая изменчивость» стоит употреблять только в тех случаях, когда мы имеем дело не с хаотической межпопуляционной вариацией признаков, а с направленной изменчивостью, обусловленной какими-то пространственно ориентированными градиентами факторов среды обитания. Если подходить к географической изменчивости в этом более узком смысле, можно выделить две основные её формы, которые нередко противопоставляют: это клинальная изменчивость и образование географических рас (подвидов). Различия между ними обсуждались выше (см. раздел 1.3).

По словам С. Дайвера (Diver, 1939: 107), термин «географическая раса» предполагает, что «…популяция [обитающая на] данной территории может быть распознана среди всех других популяций данного вида на основе одного или нескольких уникальных признаков. Такая раса может рассматриваться в таксономическом аспекте как подвид и не обязательно будет четко ограничена, поскольку могут быть – и часто встречаются на самом деле – зоны перекрывания, в которых встречаются оба типа, а также промежуточные формы между ними». Главное условие выделения подвидов – их пространственная определенность, устойчивая связь между стабильными (и уникальными) сочетаниями признаков с географической обстановкой. Такова классическая концепция политипического вида как суммы четко ограниченных в пространстве и разделенных узкими зонами интеградации подвидов (Майр, 1968). Её применение привело к выделению большого числа подвидов в самых разных видах животных, включая и континентальных моллюсков (Хохуткин, 1975; Давыдов и др., 1981).

По-видимому, в основе формирования географических рас лежат не столько географические, сколько исторические причины, например история формирования видовых ареалов, их дробление, переживание изолированных популяций в рефугиумах в эпохи оледенений и их последующее расселение (Thorpe, 1987; Thorpe et al., 1991). К этой же категории явлений должны быть отнесены разного рода островные изоляты (Пантелеев, 2010).

Тератологическая изменчивость представляет собой совокупность всех морфологических отклонений от нормы реакции, специфичной для данного вида. Хотя различные аномалии строения раковины пресноводных пульмонат были впервые описаны ещё в середине XIX в. (Hartmann, 1840–1844), классификация их до сих пор не разработана. Сюда могут быть отнесены как нарушения нормального хода эмбрионального развития, вызванные мутациями, так и травмирующие воздействия внешних факторов, проявляющиеся в ходе постэмбриогенеза. Например, генетически детерминирован альбинизм – отсутствие пигментации у особей *Planorbarius corneus* и некоторых других видов (Diver, 1939; Beriozkina, Starobogatov, 1995). Вероятно, мутационное происхождение имеет и афалличность (Schrag, Read, 1996). Разного рода уродства и аномалии отмечаются во всех функциональных системах моллюсков, включая не только раковину, но и половую систему, радулу (Peile, 1932) и т. д.

В постэмбриональный период на моллюсков воздействуют разнообразные факторы среды, которые могут вызывать ненаследуемые аномалии, резко отклоняющиеся от видовой нормы. Например, механическое воздействие на растущую раковину планорбид вызывает формирование конхологических аберраций, что было показано экспериментально (Checa, Jiménez-Jiménez, 1997). Среди подобных аномалий морфологии раковины известны скаляридность, то есть разомкнутость оборотов с образованием штопорообразного завитка раковины (Хохуткин, 1985; Jackiewicz, 1998), смещение оборотов относительно друг друга и неравномерное их нарастание (Checa, Jiménez-Jiménez, 1997). У лимнеид отмечены такие конхологические аномалии, как осевые вздутия на поверхности последнего оборота, отворот стенки устья, поперечные вдавления стенки раковины и т. д. (Jackiewicz, 1998; Zuykov et al., 2011).

Интерес к морфологическим аномалиям проявляют не столько систематики, сколько экологи, поскольку частота отклонений в развитии может быть использована для биологической индикации загрязнения водоемов (Oehlmann, Schulte-Oehlmann, 2003). Однако стоит упомянуть, что в некоторых случаях аномалии в строении раковины могут закрепляться наследственно и становиться нормой для вида. Примерами служат *Gocea ohridana* Hadžišče, 1956 из семейства Hydrobiidae Stimpson, 1865 (рис. 8) и *Liobaicalia stiedae* (W. Dybowski, 1875) из семейства Baicaliidae P. Fischer, 1885, для которых скаляридность стала видовым признаком.

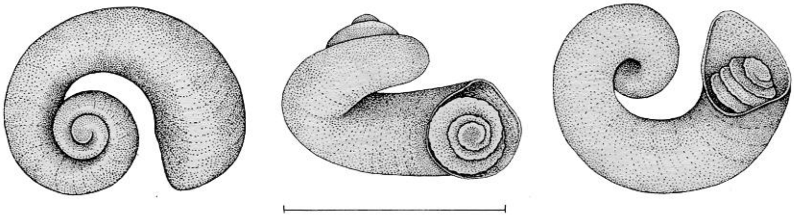


Рис. 8. Скаляридная раковина, в норме характерная для *Gocea ohridana* (озеро Охрид, Македония). Масштабная линейка – 1 мм (по: Hadžišče et al., 1976)

Видимо, к травматической изменчивости можно отнести и случаи прижизненной коррозии раковины, которые вызываются особенностями химического состава водной среды (Круглов, Юрчинский, 2000б, в), а также загрязнением воды, например, фтором (Lisický, 1973).

Особым вариантом тератологической изменчивости иногда считают гигантизм, который известен у современных моллюсков, но отмечен и на ископаемом материале – у аммонитов (Manger et al., 1999; Klug, 2002). У. Мэнджер с соавторами (Manger et al., 1999) предлагают различать два вида гигантизма у моллюсков – «филетический гигантизм», представляющий собой нормальное эволюционное развитие сверхкрупных размеров, наблюдаемое в филетических линиях моллюсков и других животных (явление, известное как правило Копа), а также патологический гигантизм, который следует рассматривать как аномалию. Если у современных пресноводных моллюсков патологический гигантизм связан с паразитарной кастрацией (Sorensen, Minchella, 2001), то судить о причинах этого явления у ископаемых форм вряд ли возможно с точностью. Прекрасным примером филетического гигантизма у ныне живущих головоногих являются гигантские кальмары, длина тела которых может достигать, по некоторым оценкам, 20 м (Roper, Boss, 1982).

Глава 3
ХАРАКТЕРИСТИКА ИСПОЛЬЗОВАННОГО МАТЕРИАЛА И МЕТОДОВ

Материалом для изучения изменчивости послужили преимущественно собственные сборы автора (1996–2012) из природных популяций моллюсков, населяющих водоемы Западной и Восточной Сибири, Европейской России (Брянская область), Урала и Западной Монголии. Эти сборы хранятся в коллекции Музея водных моллюсков Сибири при Омском государственном педагогическом университете (далее – МВМС). В этой же коллекции находятся сборы Pulmonata из водоемов Западной Сибири, выполненные в 1973–2012 гг. С. И. Андреевой, Н. И. Андреевым, А. В. Каримовым, Е. А. Лазуткиной. Кроме того, использованы богатые малакологические коллекции ряда отечественных и зарубежных научных учреждений: Зоологического института РАН (Санкт-Петербург; далее – ЗИН), Музея Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН (Екатеринбург; далее – ИЭРЖ), Senckenberg Naturhistorische Sammlungen Dresden (Германия; далее – SNSD), Göteborgs Naturhistoriska Muséet (Гётеборг, Швеция), Naturhistoriska Riksmuséet (Стокгольм, Швеция).

Сбор моллюсков из водоемов проводился по общепринятым методикам (Жадин, 1952; Андреева и др., 2010). Собирались как пустые раковины, так и живые особи. Последние в полевых условиях фиксировались 70 %-ным или 96 %-ным спиртом. Обработка собранного материала – определение видовой принадлежности, вскрытие, измерение – проводилась в лаборатории.

Латинские названия таксонов за рядом исключений приводятся по современным отечественным руководствам (Старобогатов и др., 2004; Кантор, Сысоев, 2005).

Раковины моллюсков измерялись с помощью штангенциркуля или окуляр-микрометра бинокулярного микроскопа МБС–10 с точностью до 0,1 мм. Для каждого морфологического типа раковины применялась своя схема промеров (рис. 9). Подсчет числа оборотов проводился по схеме (рис. 10) с точностью до 1/8.

Для турбоспиральных раковин (Lymnaeidae, Physidae) использовано шесть стандартных промеров (см. рис. 9, А): высота раковины

(ВР), ширина раковины (ШР), высота завитка (ВЗ), высота последнего оборота (ВПО), высота устья (ВУ) и ширина устья с колумеллярным отворотом ($ШУ_{СКО}$). В некоторых случаях использовались дополнительные промеры, такие как высота последнего оборота над устьем ($ВПО_{НУ}$), высота предпоследнего оборота (ВППО) и др.

Плоскоспиральные раковины (Planorbidae) промерялись по следующей схеме (см. рис. 9, Б): высота и ширина раковины, высота и ширина устья, диаметр внутренних оборотов (ДВО) с базальной или апикальной стороны, ширина трубки последнего оборота (ШПО) с базальной или апикальной стороны.

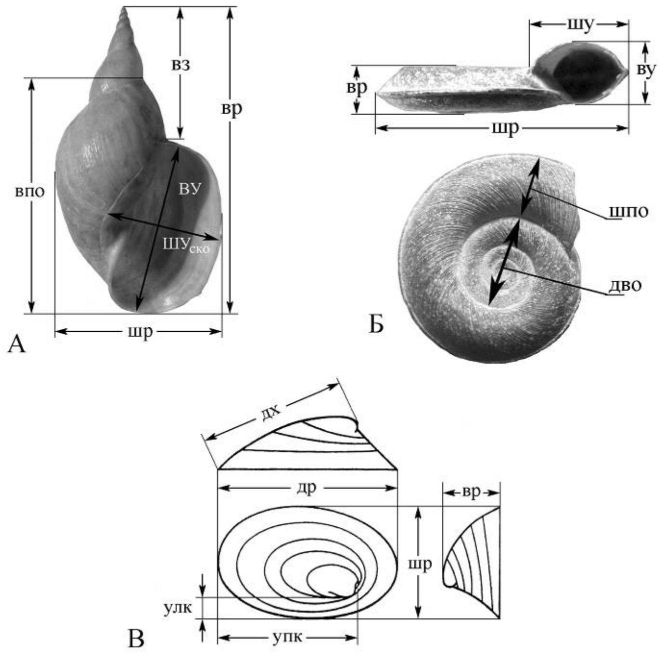


Рис. 9. Схемы промеров раковин брюхоногих моллюсков, использованные в работе: А – турбоспиральная раковина; Б – плоскоспиральная раковина; В – колпачковидная раковина. Условные обозначения см. в тексте. (А, Б – по: Андреева и др., 2010; В – по: Старобогатов и др., 2004)

Для измерения колпачковидных раковин (Acroloxidae, подсемейство Ancylidae семейства Planorbidae) использовались следующие показатели (см. рис. 9, В): длина (ДР), высота и ширина раковины, длина хорды (ДХ), а также удаление вершины раковины от её переднего (УПК) или левого (УЛК) краев.

На основе промеров рассчитывались морфометрические индексы (например, основной индекс раковины, ШР/ВР), отражающие пропорции раковины моллюска и характеризующие до некоторой степени её форму, а у плоскоспиральных раковин – также относительную скорость навивания оборотов (для этой цели использовался так называемый индекс внутренних оборотов, ИВО, рассчитываемый как отношение ДВО к ШПО; см.: Prozorova, Starobogatov, 1996).

Для измерения апикального угла (угла между касательными, проведенными слева и справа к оборотам завитка раковины) завиток раковины зарисовывался на листе бумаги с помощью рисовального аппарата, присоединенного к бинокулярному микроскопу МБС–9. Величина угла определялась непосредственно по рисунку.

Онтогенетическая изменчивость конхологических признаков изучена на десяти крупных разновозрастных выборках, представляющих различные типы раковины (плоскоспиральная, турбоспиральная) и различные семейства пресноводных легочных. Всего было промерено 2166 раковин, принадлежащих 8 видам моллюсков (табл. 3). Так как определение абсолютного возраста животных по раковине невозможно, в качестве относительного показателя возраста использовалось число оборотов раковины. Условно принято, что в составе одной выборки особи с бо́льшим числом оборотов «старше», чем особи с меньшим числом оборотов.

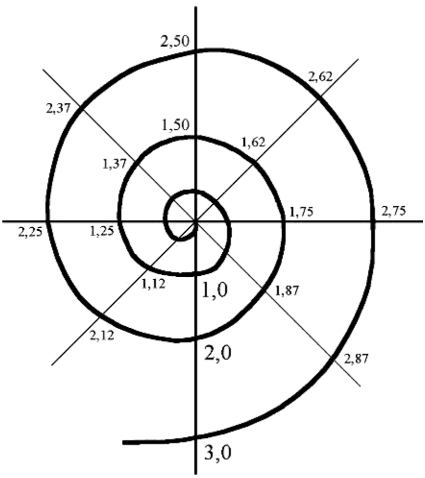


Рис. 10. Схема подсчета оборотов спиральной раковины (по: Андреева и др., 2010)

В качестве показателя размера у турбоспиральных форм принята высота, а у плоскоспиральных форм – ширина раковины. Дополнительно рассчитывался индекс объема раковины, предложенный Д. Яблонским и К. Роем (Jablonski, Roy, 2003). Он определяется как геометрическое среднее между длиной и шириной раковины и скоррелирован с размерами мягкого тела животного.

Для изучения географической изменчивости признаков раковины использованы выборки шести модельных видов Pulmonata из коллекций ИЭРЖ, ЗИН и МВМС, собранные в различных местностях Западной Сибири и прилегающих районах Урала в широтном диапазоне 50–68° с.ш. Всего было промерено 8827 раковин (табл. 4), результаты занесены в электронную базу данных, реализованную в формате Microsoft Excel for Windows. Все статистические расчеты проводились в этой базе данных, а также в программе STATISTICA 6.0 for Windows. Измерялись только раковины половозрелых животных для того, чтобы свести к минимуму влияние на результаты возрастной изменчивости.

Таблица 3

Выборки раковин, использованные при изучении онтогенетической изменчивости конхологических признаков

Семейство	*Вид*	*Местообитание**	*Число оборотов (min – max)*	*n***
Lymnaeidae	*Lymnaea auricularia*	Травное	2,75–4,50	155
	L. taurica kazakensis	Сары-Копа	3,37–8,25	548
Planorbidae	*Anisus acronicus*	Пышма	2,50–3,87	120
	A. contortus	Громыч	4,25–6,25	127
	A. vortex	Урляда	3,00–7,00	214
	Armiger eurasiaticus	Кривое	1,25–3,12	140
	Planorbarius corneus	Кривое	3,75–5,87	204
	Planorbis planorbis	Кабанкуль	2,50–5,87	158
		Сары-Копа	2,75–5,87	300
		Шийли	3,00–5,75	200
Всего:				**2166**

* Детальная информация о местообитаниях дана в приложении 1.
** n – число промеренных раковин.

Таблица 4

Характеристика материала, использованного при изучении географической изменчивости водных легочных моллюсков

Вид	*n**	*Широтный диапазон*
Anisus contortus	878	50–68° с.ш.
Lymnaea fragilis	1831	50–64° с.ш.
L. stagnalis	1352	50–60° с.ш.
L. terebra	1900	51–68° с.ш.
Planorbarius corneus	1005	51–67° с.ш.
Planorbis planorbis	1861	50–67° с.ш.
Всего	**8827**	

* n – число промеренных особей каждого вида.

Вскрытие легочных моллюсков и изучение таксономически значимых признаков строения половой системы проводилось по предложенным Н. Д. Кругловым (2005) и Е. В. Солдатенко (Солдатенко, Стыгар, 2006) методикам анатомирования.

Всего в ходе работы было вскрыто 3230 экз. моллюсков, принадлежащих 64 видам. При вскрытиях исследовалось строение проксимальных частей мужского и женского отделов половой системы, в первую очередь – совокупительного аппарата, а также семяприемника и его протока, матки и провагины (рис. 11). Исследовались такие признаки, как форма, длина и ширина препуциума и мешка пениса, форма и размеры семяприемника, длина протока семяприемника, длина провагины. Эти признаки наиболее часто используются в систематике пресноводных легочных моллюсков и имеют наивысшую таксономическую значимость (Hubendick, 1951a, 1955; Круглов, 2005). Промеры отдельных частей половой системы (см. рис. 11) осуществлялись с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0,1 мм.

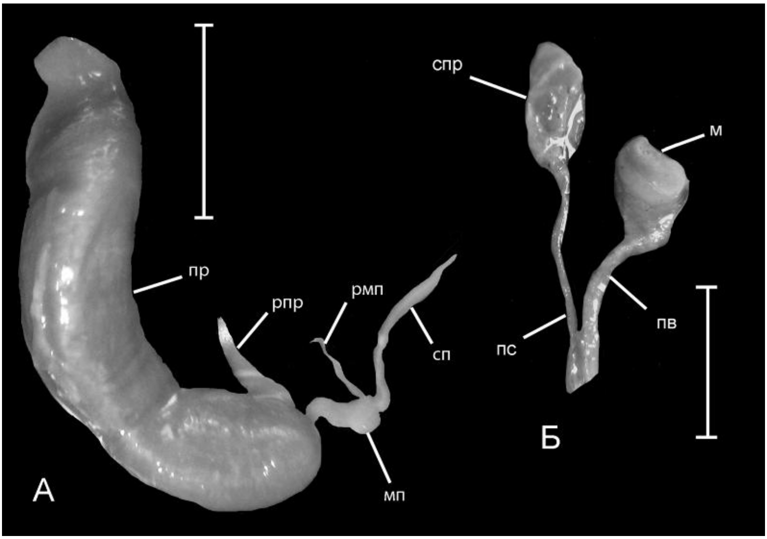


Рис. 11. Строение таксономически значимых частей половой системы легочных моллюсков (на примере прудовика ломкого, *Lymnaea fragilis*): А – совокупительный аппарат; Б – проксимальная часть женской половой системы. Масштабная линейка – 1 мм.
м – матка; мп – мешок пениса; пв – провагина; пс – проток семяприемника; пр – препуциум; рмп – ретрактор мешка пениса; рпр – ретрактор препуциума; сп – семяпровод; спр – семяприемник (ориг.)

На основе этих промеров расчитывался ряд индексов, в частности индекс копулятивного аппарата (ИКА), который определяется как соотношение длин препуциума и мешка пениса. Этот индекс используется в систематике пресноводных Pulmonata преимущественно на видовом уровне (Meier-Brook, 1983; Jackiewicz, 1998; Soldatenko, Starobogatov, 2000; Круглов, 2005).

Для однородных выборок, то есть взятых из одного местообитания и включающих животных приблизительно одного размера и возраста, в соответствии с рекомендациями А. В. Яблокова (1966) число промеренных особей составляло обычно 25–50 экз. Как показано А. В. Яблоковым, дальнейшее увеличение объема выборки не ведет к существенному возрастанию точности определения средней арифметической и других значимых показателей при резком возрастании времени и энергии, затраченных на измерения. Указанный объем является в большинстве случаев достаточным, чтобы рассматривать выборку как репрезентативную по отношению к данной генеральной совокупности. Статистическому понятию о генеральной совокупности (Лакин, 1990) в биологическом словаре соответствует понятие популяции. В теории этим термином обозначается панмиктическая совокупность особей одного вида, населяющая определенный участок пространства, более или менее отграниченный от участков, занимаемых другими популяциями (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Это теоретически ясное определение обычно с трудом применимо к природным реалиям, особенно в случае сравнительно мелких и малоподвижных беспозвоночных. В полевых условиях без использования специальных методов анализа (генетического, фенетического) не всегда возможно определить границы популяций многих организмов с удовлетворительной точностью. При сборе материала для таксономических исследований такие методы используются крайне редко. Кроме того, систематик нередко работает с выборками из музейных коллекций, часто имеющими солидный возраст и очень приблизительно этикетированными («Полярный Урал», «West Sibirien», «Окрестности Тобольска» и т. п.), так что невозможно даже в принципе определить, принадлежали ли исследуемые особи одной популяции.

Эти и другие ограничения приводят к тому, что в данном исследовании использовано рабочее (нестрогое) определение популяции. Выборка особей данного вида, взятая в одном местообитании в отсутствие явных барьеров для свободного скрещивания, будет рассматриваться как представляющая единичную популяцию (генеральную совокупность). Поскольку заключение о наличии или отсутствии явных изолирующих барьеров можно сделать только при личном участии в сборах материала, везде, где это возможно, мы старались использовать материалы собственных сборов, привлекая выборки из музейных коллекций лишь в случае необходимости.

Использовались стандартные методы математической статистики, изложенные в ряде руководств (Плохинский, 1980; Ким и др., 1989; Лакин, 1990; Вуколов, 2004). Все они могут быть разделены на одномерные и многомерные. К первой группе относятся такие общеизвестные показатели, как коэффициент вариации (C_V, %), линейный коэффициент корреляции Пирсона (r), непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (r_s), двухвыборочный t-критерий Стьюдента, коэффициент регрессии (k), критерий χ^2. При оценке статистической значимости различий между выборками и коэффициентов корреляции во всех случаях принимался 95 %-ный уровень значимости ($p = 0{,}05$).

Ко второй группе относятся: дискриминантный анализ, канонический анализ, кластерный анализ, анализ главных компонент (Ким и др., 1989), которые находят самое широкое применение в современной зоологической систематике (см. раздел 1.3). Реализация указанных статистических алгоритмов осуществлена в программных средах STATISTICA 6.0 for Windows (Вуколов, 2004), PAST 2.11 (Hammer et al., 2001) и Microsoft Excel for Windows.

Помимо общепринятых статистических методов, использовался ряд биометрических алгоритмов, разработанных специально для нужд систематики.

В частности, для оценки величины трансгрессии рядов изменчивости близкородственных видов использован коэффициент CD (Загороднюк, 2004):

$$CD = \frac{(\bar{x}_1 - \bar{x}_2)}{\sigma},$$

где $\sigma = \dfrac{\sqrt{\sigma_1^2 + \sigma_2^2}}{2}$ ($\sigma_{1,2}$ – значения среднеквадратичного отклонения для двух сравниваемых выборок);

$x_{1,\,2}$ – средние значения данного признака для двух сравниваемых выборок.

При значениях $CD \geq 6{,}0$ можно констатировать неперекрывание двух рядов изменчивости (полный хиатус) по изучаемому признаку, тогда как меньшие значения CD указывают на частичное перекрывание диапазонов изменчивости сравниваемых видов (например, при CD = 3 одна треть особей попадает в зону перекрывания и не может быть однозначно отнесена к той или иной выборке; см.: Загороднюк, 2004). Нулевое значение CD соответствует равенству выборочных средних.

Для оценки величины межвыборочной трансгрессии по нескольким признакам использовался производный коэффициент CD_5, определяемый как среднее арифметическое из 5 наибольших значений CD, рассчитанных для отдельных признаков (Загороднюк, 2004).

В качестве интегральной меры морфологических различий между отдельными особями (популяциями) применялась метрика фенотипического расстояния, предложенная Н. Бейли (1970). Расстояние между двумя особями в n-мерном пространстве признаков определяется по следующей формуле:

$$\Delta_{jk}^2 = \sum_{i=1}^{n} (x_{ij} - x_{jk})^2 ,$$

где x_{ij} – значение i-го признака особи j;
x_{ik} – значение i-го признака особи k;
n – число признаков.

Для определения фенотипического расстояния между популяциями рассчитывался средний квадрат расстояния по формуле (Бейли, 1970):

$$d_{jk}^2 = \frac{\Delta_{jk}^2}{n} ,$$

где n – число независимых попарных сравнений между особями, принадлежащими двум сравниваемым выборкам.

Этот показатель, как и некоторые другие меры морфологической дистанции, используется для количественного выражения фенотипической дивергенции между особями или популяциями (Черепанов, 1986).

Климатические данные, необходимые для изучения причин географической изменчивости, получены из электронной базы данных WorldClim (www.worldclim.org) с помощью ГИС-программы DIVA-GIS version 7.5.0.0. (www.diva-gis.org). Данные о конкретных водоемах (площадь бассейна или акватории, высота над уровнем моря) взяты из Государственного водного реестра РФ (база данных доступна по адресу: http://textual.ru/gvr), а также из ряда справочников (Поползин, 1967; Доманицкий и др., 1971; Филонец, Омаров, 1974; Брагина, Брагин, 2002). Для особо малых водных объектов, не внесенных в водный реестр, показатели определялись по топографическим картам масштаба 1 и 2 км.

В таблицах и подписях к рисункам в большинстве случаев приведены сокращенные названия местообитаний, откуда взяты выборки моллюсков. Расшифровка этих названий и подробная информация о водоемах дана в приложении 1.

Глава 4
ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАКОВИНЫ ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

4.1. Онтогенетическая изменчивость признаков раковины

Возрастные изменения раковины изучены на группе из восьми модельных видов, представляющих разные семейства Lymnaeiformes (см. табл. 3). У всех иследованных видов, как с турбоспиральными, так и с плоскоспиральными раковинами, возрастание абсолютного размера раковины и её объема в онтогенезе происходит нелинейно. Зависимость размерных показателей от числа оборотов (возраста) раковины наилучшим образом аппроксимируется степенным уравнением вида $Y = \alpha \cdot X^{\beta}$ (рис. 12), известным в биологии как уравнение аллометрического роста (Мина, Клевезаль, 1976). Значения коэффициента достоверности аппроксимации r^2 близки к единице (см. рис. 12). Учитывая, что в качестве относительного показателя возраста избрано число оборотов, можно считать, что темпы прироста раковинного материала в онтогенезе животного непостоянны.

Аллометрический тип роста определяет также возрастную изменчивость пропорций раковины (Gould, 1966). У всех изученных видов выявлена достоверная корреляция между значениями морфометрических индексов и числом оборотов (табл. 5). Это отражает давно известный факт, что в онтогенезе легочных моллюсков происходит значительное изменение внешнего облика раковины, её хабитуса (рис. 13). Например, у видов рода *Planorbarius* эмбриональная раковина имеет физоидную форму (рис. 14) и только в постэмбриогенезе становится дисковидной (Van Stone, 1903; Максимова, 1995).

У всех видов с плоскоспиральной раковиной изменение признаков в онтогенезе происходит в одном и том же направлении. Так, относительная высота раковины и высота устья уменьшаются, в то время как индекс внутренних оборотов увеличивается. У видов с турбоспиральными раковинами (*Lymnaea*) единого направления изменения индексов во времени не установлено (см. табл. 5).

По-видимому, плоскоспиральная форма раковины у гастропод является производной от турбоспиральной (Голиков, Старобогатов, 1988).

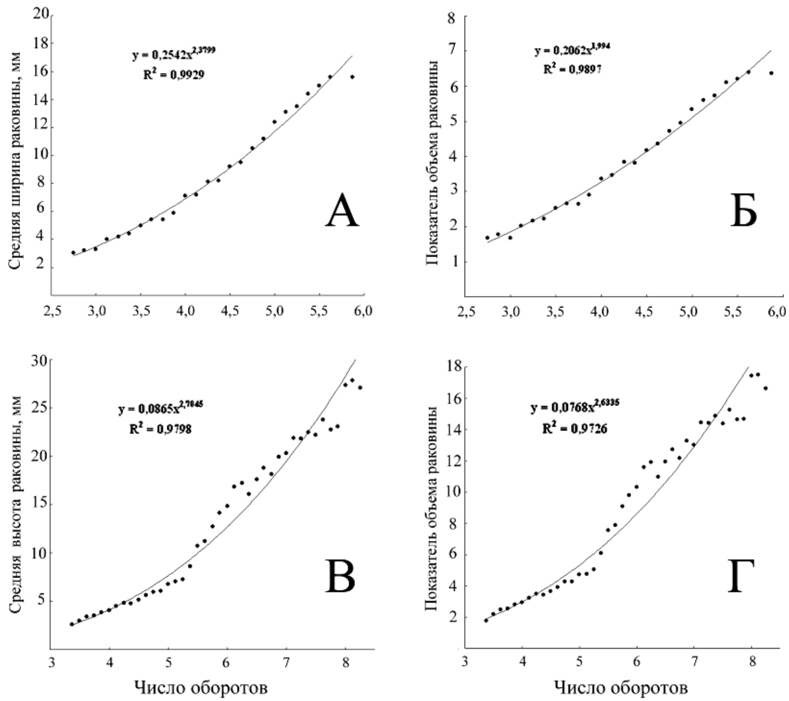


Рис. 12. Зависимость показателей размера от числа оборотов у видов с плоскоспиральной (А, Б) и турбоспиральной (В, Г) раковиной. Точки на графиках соответствуют средним значениям показателей у особей с данным числом оборотов. Здесь и далее даны уравнения регрессии и коэффициенты детерминации (R^2).
А, Б – *Planorbis planorbis* (оз. Сары-Копа);
В, Г – *Lymnaea taurica kazakensis* (оз. Сары-Копа)

Переход от одной формы к другой происходит путем изменения одного из рауповских параметров, математически описывающих форму спиральной раковины, а именно скорости переноса оборота («whorl translation rate»), обозначаемого Д. Раупом (Raup, 1966) как T. У плоскоспиральных форм T = 0 и навивание оборотов происходит в одной плоскости так, что ширина раковины постоянно возрастает за счет добавления новых оборотов, а высота остается неизменной либо увеличивается незначительно. Отсюда закономерное сокращение индексов относительной высоты раковины (ВР/ШР) и устья (ВУ/ШР) в онтогенезе. Наращивание числа оборотов также приводит к увеличению признака «диаметр внутренних оборотов» и, соответственно, к возрастанию значений связанных с ним индексов – ИВО и ДВО/ШР.

Таблица 5

Значения коэффициентов корреляции Спирмена (r_S) между числом оборотов раковины и значениями морфометрических индексов

Вид*	Индекс**						
	ВР***/ШР	ВЗ/ВР	ВПО/ВР	ВУ/ВР	ВУ/ШУ	ИВО	ДВО/ШР
Anisus acronicus	**–0,98**	–	–	**–0,99**	**–0,60**	**0,98**	**0,96**
A. contortus	**–0,94**	–	–	**–0,95**	–0,42	**0,82**	**0,85**
A. vortex	**–0,93**	–	–	**–0,92**	**–0,52**	**0,96**	**0,96**
Armiger eurasiaticus	**–0,82**	–	–	**–0,84**	–0,37	**0,94**	**0,89**
Lymnaea auricularia	**0,89**	**–0,52**	**0,71**	**0,89**	**0,93**	–	–
L. t. kazakensis	**–0,81**	**0,48**	**–0,62**	**–0,45**	**–0,44**	–	–
Planorbarius corneus	**–0,98**	–	–	**–0,95**	**–0,88**	**0,94**	**0,89**
Planorbis planorbis:							
оз. Сары-Копа	**–0,98**	–	–	**–0,93**	**–0,86**	**0,97**	**0,97**
оз. Шийли	**–0,95**	–	–	**–0,94**	**–0,77**	**0,94**	**0,92**
оз. Кабанкуль	**–0,98**	–	–	**–0,94**	**–0,86**	**0,98**	**0,97**

* Данные о местообитаниях см. в табл. 3.
** Достоверные значения r_S выделены полужирным шрифтом.
*** Для *Lymnaea* рассчитывался обратный индекс (ШР/ВР).

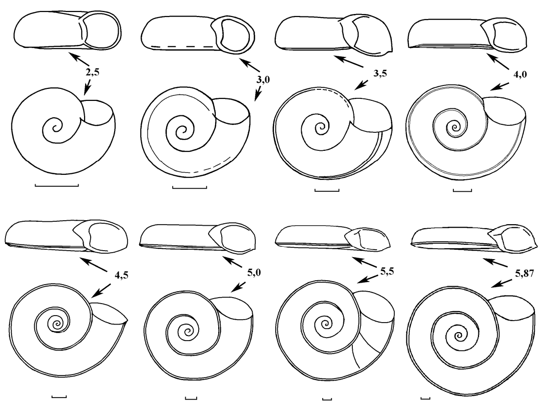
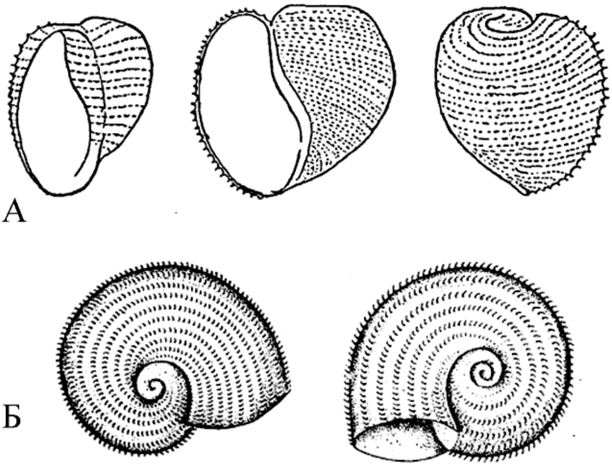


Рис. 13. Возрастные изменения пропорций раковины *P. planorbis* (оз. Сары-Копа). Цифры соответствуют числу оборотов. Масштабная линейка – 1 мм. Рисунок А. В. Каримова



А

Б

Рис. 14. Эмбриональная (А) и ювенильная (Б) раковины *Planorbarius*.
А – по Van Stone (1903); Б – по Grossu (1987)

Напротив, форма устья и значения описывающего её индекса ВУ/ШР определяются другим рауповским параметром S (форма образующей кривой). Он практически не поддается математическому описанию (Raup, 1966) и, вероятно, во многих случаях видоспецифичен. Можно констатировать, что у некоторых видов (*Anisus acronicus, Planorbis planorbis, Planorbarius corneus)* его значения достоверно коррелируют с числом оборотов, а у других (*Anisus contortus, Armiger eurasiaticus*) – нет. Не случайно именно форма устья используется как диагностический признак видов, входящих во вторую группу (Стадниченко, 1990; Старобогатов и др., 2004), более того, специфическая форма устья у *Armiger* является диагностическим признаком для рода в целом.

Самые общие закономерности возрастной изменчивости пропорций раковины, определяемые её морфологией, будут, вероятно, сходными у всех плоскоспиральных форм типа Mollusca, включая не только гастропод, но и головоногих моллюсков, например аммонитов, многие виды которых обладали раковинами, геометрически весьма сходными с раковинами некоторых современных легочных моллюсков (рис. 15).

Сложнее объяснить отсутствие единого направления изменчивости пропорций турбоспиральной раковины в онтогенезе. Два исследованных в этом отношении вида рода *Lymnaea* обладают башневидно-конической (*L. taurica kazakensis*) и уховидной (*L. auricularia*) формами раковины, то есть принадлежат разным жизненным формам (Круглов, Старобогатов, 1987) и реализуют разные адаптивные стратегии (Старобогатов, 1967). По-видимому, уховидные раковины характеризуются высокими значениями рауповского параметра D (положение образующей кривой относительно оси раковины) и низкими значениями параметра W (скорость расширения оборотов, или шаг вдоль оси), а башневидные раковины – наоборот, высокими значениями W и низкими D, что и делает возрастную изменчивость индексов разнонаправленной. Однако имеющиеся у нас данные недостаточны для того, чтобы проверить эту гипотезу.

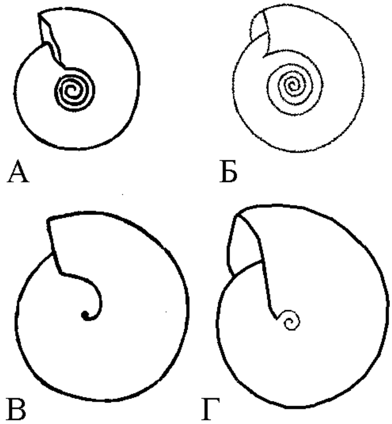


Рис. 15. Геометрическое сходство раковин аммонитов (А, В) и пресноводных брюхоногих моллюсков *Anisus crassus* (Б) и *Segmentina servaini* (Г). Вид с базальной стороны. Масштаб не выдержан. А, В – по Guex (2003); Б, Г – ориг.

Таким образом, явление возрастной изменчивости пропорций раковины широко распространено среди пресноводных Pulmonata и накладывает определенные ограничения на применение морфометрических индексов в систематике и видовой диагностике. Для каждой группы видов со сходной морфологией раковины вопрос об использовании тех или иных индексов для их распознавания должен решаться специально, путем изучения разновозрастных выборок раковин и поиска наименее изменчивых индексов. В противном случае использование морфометрических признаков как диагностических возможно только при сравнении особей с примерно равным числом оборотов.

Однако число оборотов как относительный показатель возраста является очень несовершенным, грубым показателем. Использовать его надо с осторожностью, что можно проиллюстрировать следующим примером.

Если проанализировать скэттер-диаграмму зависимости размеров раковины от числа оборотов, подобную той, что изображена на рис. 12, то можно увидеть, что процесс роста раковины происходит в два этапа, на каждом из которых возрастание размера и объема раковины удовлетворительно описываются линейным, а не степенным уравнением (рис. 16). В определенный момент онтогенеза происходит резкое изменение параметров роста, так что уравнения регрессии, описывающие рост раковины до и после этого момента, достоверно различаются. Например, у *P. planorbis* из озера Сары-Копа (Центральный Казахстан) изменение параметров роста происходит при 4,0 оборотах (рис. 16, А), а в выборке *L. t. kazakensis* из того же водоема – при 5,0–5,5 оборота (рис. 16, Б).

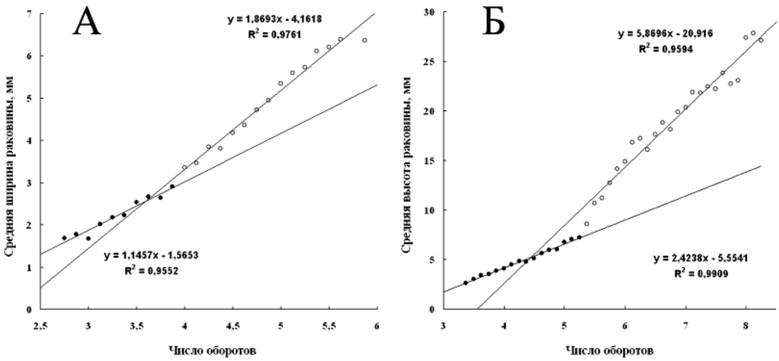


Рис. 16. Мнимое изменение параметров роста раковины в онтогенезе у *P. planorbis* (А) и *L. t. kazakensis* (Б) из оз. Сары-Копа. Условные обозначения см. на рис. 12

Но это изменение параметров роста, видимое на графиках, на поверку оказывается мнимым. Действительно, если понимать графики буквально, то угол наклона линии регрессии при определенном числе оборотов заметно возрастает, что должно указывать на резкое *ускорение* роста, а это противоречит как выводам из теории индетерминированного роста (West et al., 2001), так и экспериментальным данным (Koene, Ter Maat, 2004; Зотин, 2009), согласно которым на поздних стадиях онтогенеза, то есть в репродуктивный период, рост должен сильно замедляться. Объяснение этого эффекта состоит в том, что по мере роста раковины её абсолютные размеры увеличиваются, поэтому на добавление каждого последующего оборота затрачивается больше времени, чем в начале роста. Поэтому абсолютный прирост раковины в пересчете на один оборот в конце онтогенеза выше, чем в начале. Иными словами, «один оборот» как единица измерения имеет разное временн*о*е содержание, примерно так же как в старину единица расстояния «дневной переход» зависела от того животного, которое выбиралось в качестве транспортного средства (дневной переход лошади не был равен дневному переходу верблюда или осла).

Таким образом, при любой возможности изучение возрастной изменчивости раковин желательно проводить, в соответствии с рекомендациями М. В. Мины и Г. А. Клевезаль (1976), путем постановки контролируемого опыта с выращиванием моллюсков в условиях аквариума. Использование числа оборотов в качестве показателя возраста дает возможность установить только направленность изменений во времени, но не возможность детального изучения этого процесса.

Помимо размеров и пропорций, онтогенетической изменчивости подвержены скульптурные элементы раковины, имеющие таксономическую значимость. Так, с возрастом меняется положение киля относительно базальной поверхности раковины *Planorbis planorbis*. У молодых особей киль нитевидный, иногда очень слабо развитый, и проходит по базальной поверхности раковины, так что практически не виден при рассматривании раковины сбоку (см. рис. 13). По мере роста животного ширина и высота киля увеличиваются, он становится хорошо заметным и постепенно перемещается от базальной поверхности вверх, к периферии раковины. Среди наиболее крупных особей *P. planorbis* иногда встречаются такие, у которых киль проходит чуть ниже периферии раковины, так что по внешнему виду раковина напоминает раковину близкого вида *P. carinatus*. Среднее возвышение киля над базальной поверхностью у *P. planorbis* варьирует от 0,01 ВР при 3,0 оборотах до 0,15 при 5,5 оборотах (рис. 17). Изменение положения киля с возрастом представляет интерес для систематики некоторых групп планорбид (род *Planorbis*, подроды *Disculifer, Gyraulus* рода *Anisus*), где этот признак имеет диагностическое значение.

Важность учета онтогенетической изменчивости для практической систематики рассмотрим на двух конкретных примерах.

Подвид *Lymnaea taurica kazakensis* Mozley, 1934 широко распространен на юге Западной Сибири и в Центральном Казахстане (Vinarski et al., 2012a). Во многих крупных озерах в популяциях этого прудовика представлены две морфы, которые различаются по скорости нарастания оборотов, а также по стройности и высоте завитка. Налицо два довольно несходных фенотипа (рис. 18), хотя четкую морфологическую границу между ними провести нельзя, так как «облака» точек, соответствующие этим морфам, довольно сильно перекрываются в плоскости первых двух главных компонент (рис. 19). Одна морфа, называемая здесь «широкой», характеризуется более высокой скоростью нарастания оборотов, заметно более широкими оборотами завитка и более высоким основным индексом раковины (ШР/ВР) по сравнению с другой, «узкой» формой. При равном числе оборотов различия между этими морфами настолько велики, что по многим признакам средние значения достоверно отличаются (табл. 6, 7). Следуя рекомендациям Я. И. Старобогатова (1968) и О. А. Скарлато с соавторами (1990), мы могли бы формально придать этим формам видовой статус[18]. Однако этому противоречит тот факт, что обе морфы встречаются совместно и примерно в одинаковом соотношении во всех изученных нами выборках из крупных озер Казахстана, что указывает скорее на существование двух дискретных адаптивных норм внутри вида, чем на наличие двух близких таксонов видового ранга.

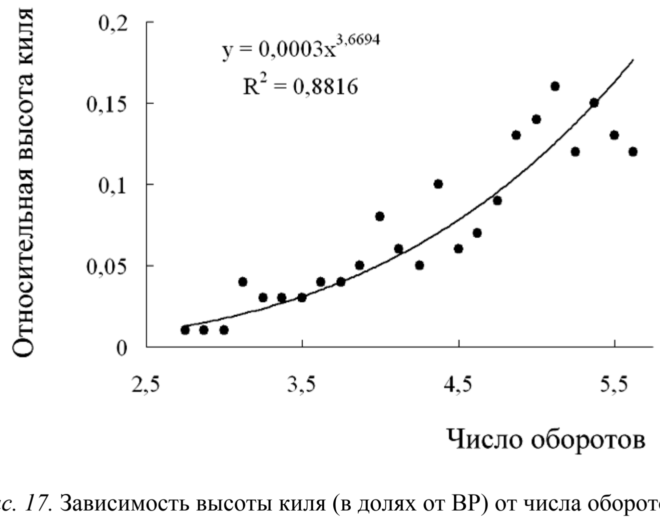


Рис. 17. Зависимость высоты киля (в долях от ВР) от числа оборотов у *P. planorbis* из оз. Сары-Копа. Условные обозначения см. на рис. 12

[18] «Констатация достоверного различия между двумя сериями особей, обитающих совместно (если это не самцы и самки), свидетельствует о принадлежности этих серий к разным популяциям, а следовательно, и к разным видам» (Скарлато и др., 1990: 13).

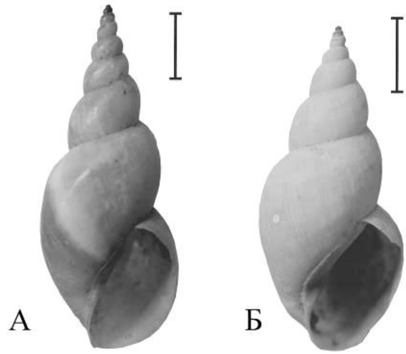


Рис. 18. Раковины «узкой» (А) и «широкой» (Б) конхологических морф *L. t. kazakensis*. Оз. Сары-Копа (Казахстан, Кустанайская обл.). Масштабная линейка – 5 мм

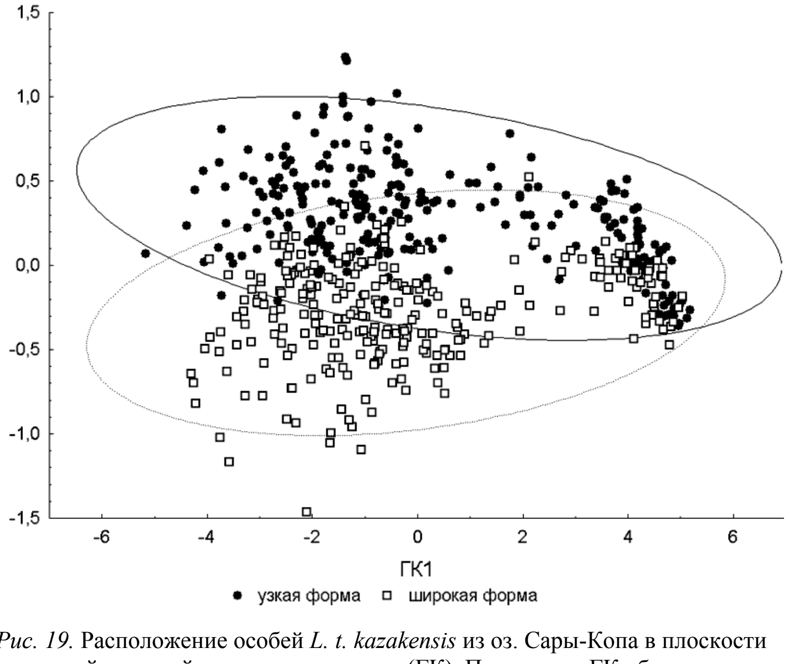


Рис. 19. Расположение особей *L. t. kazakensis* из оз. Сары-Копа в плоскости первой и второй главных компонент (ГК). Первые две ГК объясняют в сумме 98,8 % изменчивости

Таблица 6

Морфометрическая характеристика «широкой» и «узкой» конхологических форм *L. t. kazakensis* из оз. Сары-Копа при равном числе оборотов

Признак	*Форма*		*p**
	широкая (n = 29)	*узкая (n = 40)*	
Число оборотов	7,25–7,37 7,29±0,06	7,25–7,37 7,29±0,06	0,79
ВР	19,3–27,6 23,6±2,1	17,5–25,1 20,4±1,8	**0,00**
ШР	9,1–12,4 10,5±0,8	7,4–10,4 8,8±0,2	**0,00**
ВЗ	11,4–16,9 14,2±2,5	10,6–15,8 12,4±1,2	**0,00**
ВПО	13,5–18,9 16,3±1,4	11,5–16,6 13,6±1,2	0,09
ВУ	6,2–11,3 9,8±1,1	6,6–9,7 8,4±0,8	**0,00**
ШУ	5,5–8,3 6,4±0,7	4,5–6,4 5,4±0,6	**0,00**
Апикальный угол, °	45,0–54,0 48,5±2,4	36,0–43,0 39,3±2,1	**0,00**
ШР/ВР	0,41–0,50 0,44±0,02	0,40–0,46 0,43±0,01	**0,01**
ВЗ/ВР	0,56–0,64 0,60±0,02	0,55–0,65 0,61±0,02	0,41
ВПО/ВР	0,66–0,75 0,69±0,02	0,64–0,70 0,67±0,01	**0,00**
ВУ/ВР	0,31–0,46 0,41±0,03	0,37–0,46 0,41±0,03	0,65
ВУ/ШУ	0,41–0,50 0,44±0,02	0,40–0,46 0,43±0,01	0,19

* Достоверные различия *p* выделены полужирным шрифтом.

Таблица 7

Сравнительная характеристика «широкой» и «узкой» конхологических форм *L. t. kazakensis* из оз. Сары-Моин

Признак	*Форма*		*p**
	широкая (n = 100)	*узкая (n = 100)*	
Число оборотов	6,37–7,12 6,84±0,23	7,00–8,25 7,74±0,26	**0,00**
ВР	18,4–24,2 22,1±1,3	22,8–30,0 26,0±1,7	**0,00**
ШР	8,9–11,1 10,2±0,5	9,3–13,5 11,0±0,8	**0,00**
ВЗ	10,3–13,7 12,7±0,8	13,5–18,9 16,0±1,3	**0,00**
ВПО	13,6–17,0 15,4±0,9	14,7–20,0 16,9±1,1	**0,00**
ВУ	8,4–11,0 9,6±0,7	8,6–11,9 10,3±0,8	**0,00**
ШУ	5,8–7,4 6,4±0,4	6,0–8,4 6,8±0,6	**0,00**
Апикальный угол, °	49,0–64,0 55,0±3,3	37,0–50,0 42,5±3,2	**0,00**
ШР/ВР	0,44–0,51 0,46±0,02	0,39–0,45 0,42±0,02	**0,00**
ВЗ/ВР	0,56–0,60 0,57±0,01	0,50–0,66 0,61±0,02	**0,00**
ВПО/ВР	0,66–0,74 0,70±0,02	0,62–0,70 0,65±0,02	**0,00**
ВУ/ВР	0,40–0,48 0,44±0,02	0,36–0,42 0,39±0,02	**0,00**
ВУ/ШУ	0,55–0,74 0,67±0,04	0,55–0,74 0,67±0,04	0,78

* Достоверные различия *p* выделены полужирным шрифтом.

Понять механизм формирования этих морф позволяет анализ онтогенетической изменчивости, проведенный на выборке раковин из озера Сары-Копа в Кустанайской области (n = 536). Особи с числом оборотов менее 3,87 (по-видимому, сравнительно недавно вышедшие из синкапсулы) по хабитусу совершенно одинаковы, отнести их однозначно к «узкой» или «широкой» морфе невозможно. Начиная с числа оборотов, равного 3,87, происходит дифференциация моллюсков на две указанные морфы, что проявляется в достоверных различиях между линиями регрессии, описывающими рост раковины в онтогенезе (рис. 20). Постепенно меняется и хабитус раковины (рис. 21), причем, сравнивая раковины обеих морф при равном числе оборотов, легко увидеть заметные различия в их пропорциях. Максимальные размеры, достигаемые особями обеих морф, примерно одинаковы, но предельное число оборотов раковины сильно отличается. Раковины «широкой» морфы имеют не более 7¾ оборота, тогда как раковины «узкой» морфы могут иметь до 8¼ оборота.

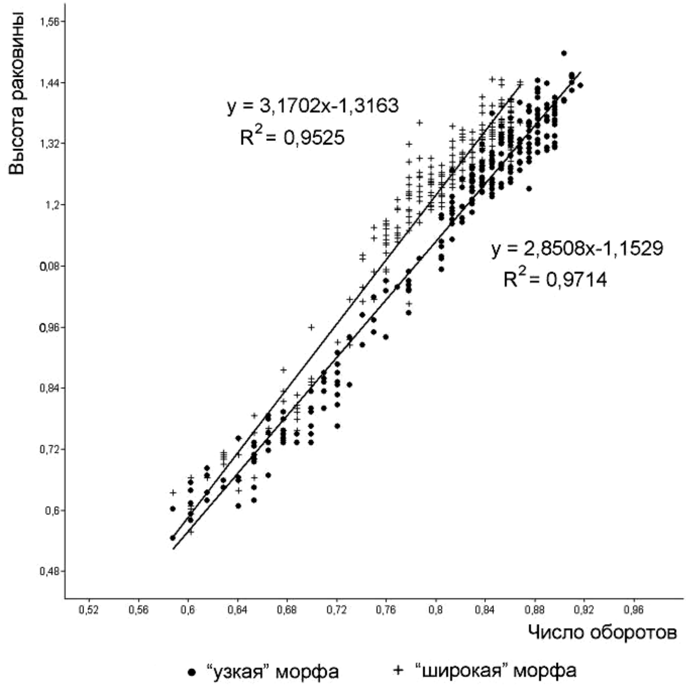


Рис. 20. Зависимость высоты раковины от числа оборотов «узкой» и «широкой» морф *L. t. kazakensis* из оз. Сары-Копа. Масштаб логарифмический. Приведены уравнения регрессии и значения R^2. Углы наклона линий регрессии достоверно различаются ($p = 0,00$)

Поскольку различия между морфами фактически соответствуют различиям между «много-» и «малооборотными» раковинами в понимании Я. И. Старобогатова (1967), можно выдвинуть гипотезу, что формирование двух конхологических морф *L. t. kazakensis* происходит

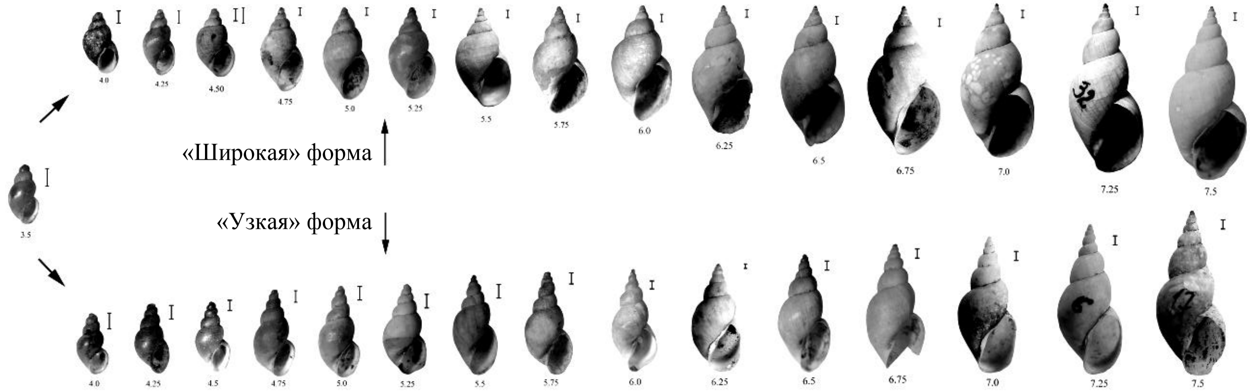


Рис. 21. Возрастные изменения пропорций раковины «узкой» и «широкой» форм *L. t. kazakensis* (оз. Сары-Копа). Масштабная линейка – 1 мм

путем расхождения моллюсков по микробиотопам, различающимся по степени обеспеченности кислородом, например самым мелководным участкам прибрежья и более глубоким местам, удаленным от берега озера. Если это верно, то изменчивость носит в данном случае модификационный характер, на что указывает отсутствие конхологических различий между особями, недавно вышедшими из синкапсулы.

Развивая эту идею, можно выдвинуть модель аллотопического видообразования у лимнеид путем образования сначала конхологических морф, а затем, в результате действия дизруптивного отбора, двух изолированных экологически (и репродуктивно?) субпопуляций, дающих рано или поздно начало новым видам (Винарский, 2009). Хотя эта модель в высшей степени спекулятивна и до сих не получила никакого эмпирического подтверждения, она помогает объяснить существование внутри семейства Lymnaeidae большого числа близкородственных видов, сходных анатомически, но различающихся по изменениям в скорости нарастания оборотов и хабитусу раковины (Круглов, 2005).

Второй пример относится к решению вопроса о видовой самостоятельности двух близкородственных видов моллюсков, различающихся по пропорциям раковины. Речь идет о двух североазиатских представителях семейства Planorbidae – *Anisus* (*Gyraulus*) *borealis* (Lovén in Westerlund, 1875) и *A.* (*G.*) *baicalicus* (B. Dybowski, 1913). Последний был описан из озера Байкал, впоследствии обнаружен в водоемах бассейнов Енисея (Прозорова, 2003) и Иртыша (Каримов, 2004). Конхологически вид *A. baicalicus* характеризуется некрупными размерами в сочетании с высокими очень сильно вздутыми оборотами (Прозорова, 2003). Анатомическое строение вида неизвестно, и его статус остается до сих пор неопределенным. В. И. Жадин (1952) считал его синонимом *Gyraulus gredleri* (Bielz in Gredler, 1859), а Л. А. Прозорова с соавторами (2009: 180) пишут, что видовая самостоятельность его нуждается в проверке, поскольку «типовая серия представлена молодыми особями, которые, по мнению Т. Я. Ситниковой, трудно отличимы от *A.* (*Gyraulus*) *borealis*».

Исследование онтогенетической изменчивости *A. borealis* из водоемов севера Западной Сибири позволяет подтвердить второе предположение. Относительная высота оборотов у *A. borealis* заметно варьирует с возрастом, причем рост раковины этого вида происходит неравномерно – ширина раковины нарастает быстрее высоты (рис. 22). Например, в изученной нами выборке *A. borealis* из временного водоема у озера Кормное на Южном Ямале ширина раковины при числе оборотов от 2,5 до 4,5 возрастает в 2,21 раза (от 3,2 до 7,1 мм), а высота раковины – всего в 1,65 раза (от 1,0 до 1,7 мм). Этот процесс наилучшим образом описывается аллометрическим уравнением (рис. 23). Поэтому молодые раковины *A. borealis* имеют гораздо более высокие и вздутые обороты, чем раковины, достигшие 4,5 оборотов (см. рис. 22). Пропорции раковины и внешний облик молодых *A. borealis* соответствуют не только первоописанию и паралектотипу *G. baicalicus*, но и описаниям раковины последнего в литературе (Прозорова, 2003; Каримов, 2004). Все особи из водоемов Южного Ямала, определенные предварительно как *A. baicalicus* и характеризующиеся высокой раковиной со вздутыми оборотами, оказались молодью *A. borealis*. Однако сопоставление ямальских моллюсков с типовой серией *A. baicalicus* (ЗИН) показало, что у последних скорость нарастания оборотов гораздо выше (см. рис. 22, Б) и общий габитус раковины отличается от габитуса *A. borealis*, что не дает возможности окончательно утверждать синонимичность двух обсуждаемых видов. Пока можно говорить лишь о том, что в водоемах Западной Сибири «истинный» *A. baicalicus*, видимо, не обитает.

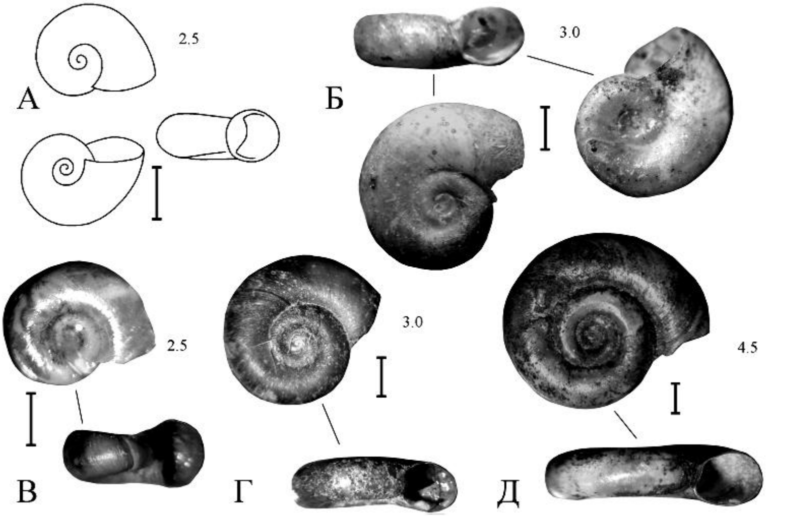


Рис. 22. Раковины *A. baicalicus* (А, Б) и *A. borealis* (В–Д).
Масштабная линейка – 1 мм. Цифры соответствуют числу оборотов раковины.
А – по А. В. Каримову (2005); Б – паралектотип *A. baicalicus* (ЗИН);
В–Д – раковины разного возраста из временного водоема у оз. Кормное
(Тюменская обл., МВМС)

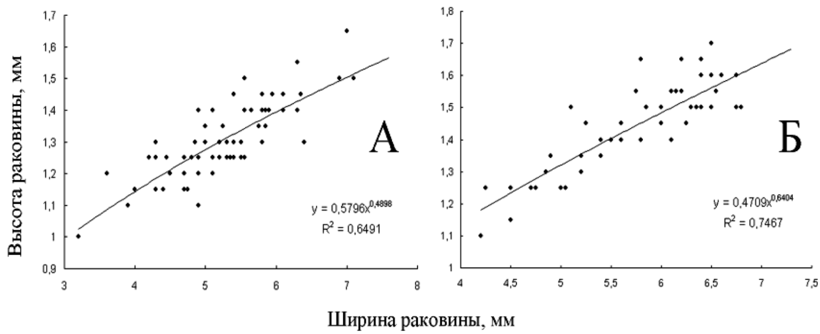


Рис. 23. Возрастная изменчивость соотношения высоты и ширины раковины *A. borealis* в водоемах Южного Ямала:
А – временный водоем у оз. Кормное (n = 65); Б – заболоченный водоем в пойме р. Щучья выше устья р. Малая Харута (n = 54). Приведены аллометрические уравнения и коэффициент R^2

4.2. Изучение «нормальной» конхологической изменчивости на внутри- и межпопуляционном уровнях

Размах изменчивости в природных популяциях не может быть сколь угодно большим. По В. В. Черепанову (1986), его величина определяется компромиссом между двумя разнонаправленными процессами:

1. Поддержание максимального генетического разнообразия в популяции, то есть резерва изменчивости, необходимого для адаптации к изменяющимся экологическим условиям.

2. Жесткая координация между фенотипическими структурами и выполняемыми ими функциями.

Важной задачей для таксономии является определение уровня «нормальной» изменчивости природных популяций, которая возникает даже в том случае, когда действие эпигенетических факторов сведено к минимуму. В норме все популяции разнокачественны, любой признак варьирует внутри выборки в определенных пределах, причем есть признаки, подверженные сильному варьированию, а есть сравнительно малоизменчивые (Яблоков, 1966). Простейшим способом выражения размаха вариации признаков служит коэффициент вариации (C_V) – безразмерная величина, позволяющая сравнивать вариабельность самых разных признаков, в том числе выражаемых разными единицами измерения.

Также интересно определить усредненное фенотипическое расстояние, разделяющее изолированные популяции одного вида, обитающие в сходных экологических условиях и в границах одного региона, то есть в ситуации, когда воздействие факторов, определяющих экофенотипическую и географическую изменчивость раковины, можно считать сведенным к минимуму.

Для изучения «нормальной» внутрипопуляционной изменчивости пресноводных Pulmonata использованы данные промеров по 51 выборке 36 видов Pulmonata с турбоспиральными раковинами (Lymnaeidae, Physidae) и 30 выборкам 10 видов с плоскоспиральными раковинами (Planorbidae). У видов Lymnaeidae и Physidae отдельно анализировались данные по малооборотным и многооборотным (в смысле, предложенном Я. И. Старобогатовым [1967]) раковинам. Поскольку в диагностических ключах используются обычно не абсолютные значения, а их соотношения, то в анализ внутрипопуляционной изменчивости включены только морфометрические индексы. Во всех случаях число промеренных особей из выборки (n) составило не менее 20.

Внутривыборочные значения C_V для всех видов моллюсков и всех признаков не превышают 20 % (рис. 24), что соответствует слабой и средней изменчивости по классификации Г. Ф. Лакина (1990). У турбоспиральных раковин всех типов наименее изменчива относительная высота последнего оборота. Значения C_V этого признака не превышают 6 % (см. рис. 24). У турбоспиральных многооборотных раковин (род *Sibirenauta*, подроды *Corvusiana, Galba, Stagnicola* рода *Lymnaea*) наиболее изменчивы пропорции устья (C_V достигает 12 %), тогда как у турбоспиральных малооборотных (род *Physa*, подроды *Myxas, Peregriana, Radix* рода *Lymnaea*) самым варьирующим признаком внутри популяции была относительная высота завитка.

У плоскоспиральных раковин наиболее варьируют внутри популяции индекс внутренних оборотов (ИВО), а также показатель относительной высоты устья (ВУ/ШР). Основной индекс раковины (ШР/ВР) мало изменчив как у турбоспиральных, так и плоскоспиральных форм.

Высокая в сравнении с другими частями раковины изменчивость устья Pulmonata неудивительна. Устье раковины гастропод несет очень высокую функциональную нагрузку, его размеры скоррелированы с формой ноги моллюска и опосредованно зависят от характера субстрата, на котором обитает животное (McNair et al., 1981). Пластичность формы устья в зависимости от подвижности водных масс, а также от характера субстрата неоднократно отмечалась в литературе (Жадин, 1928a; Шилейко, 1967; Vermeij, 1980). Скорее всего, высокая внутрипопуляционная вариабельность пропорций устья отражает микробиотопические различия среды обитания в пределах одного воодема.

Вероятно, эти же различия определяют и повышенную изменчивость высоты завитка у малооборотных турбоспиральных раковин. Следуя логике рассуждений Я. И. Старобогатова (1967), можно предположить, что различия в высоте завитка соответствуют различиям в кислородном режиме отдельных микробиотопов.

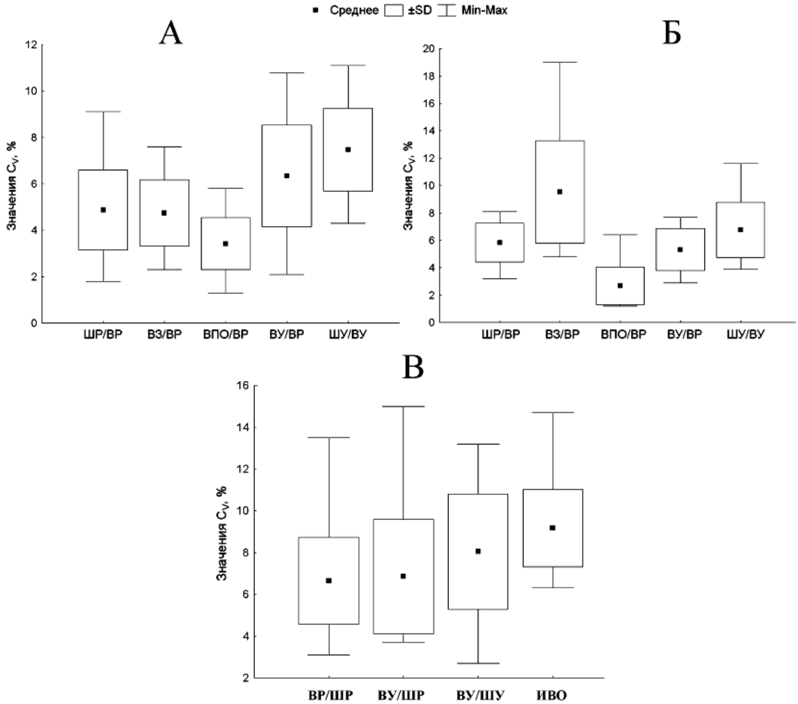


Рис. 24. Средние значения, лимиты вариации (min – max) и среднеквадратические отклонения (SD) коэффициентов вариации морфометрических индексов видов с турбоспиральными многооборотными (А), турбоспиральными малооборотными (Б) и плоскоспиральными (В) раковинами

Резонно допустить, что разнообразие микробиотопов внутри водоема должно положительно коррелировать с его размерами. Если так, то в водоемах с большей площадью акватории изменчивость пропорций раковины будет выше, чем в малых местообитаниях. Попытка проверить это предположение, используя данные по 23 выборкам *L. fragilis*, взятым из озеровидных местообитаний, расположенных на юге Западной Сибири, не дала ясного результата. Коэффициенты вариации трех индексов (ВЗ/ВР, ВУ/ВР и ШУ/ВУ) демонстрируют слабую и статистически недостоверную корреляцию с площадью водоема. Значения коэффициента вариации Спирмена (r_S) составили для ВЗ/ВР 0,12 ($p = 0{,}58$), для ВУ/ВР –0,15 ($p = 0{,}49$) и для ШУ/ВУ –0,38 ($p = 0{,}07$). Интересно, что пропорции устья отрицательно коррелируют с площадью водоема, что не позволяет поддержать гипотезу о влиянии микробиотопической изменчивости на изменчивость этого элемента раковины. С другой стороны, выборки раковин из музейных коллекций вряд ли служат адекватным материалом для проверки такой гипотезы. К тому же разнообразие микробиотопов может быть скоррелировано не только с площадью акватории, но и со степенью изрезанности береговой линии озера, разнообразием субстратов и другими факторами, оценить реальный вклад которых в изменчивость можно путем полевых исследований.

Высокая степень изменчивости ИВО у плоскоспиральных раковин объясняется, по нашему мнению, очень тесной скоррелированностью этого индекса с числом оборотов раковины, т. е. с возрастом (см. табл. 5). Поскольку раковина растет всю жизнь, то этот индекс медленно меняется даже у половозрелых моллюсков, что вносит определенный вклад в изменчивость ИВО.

Не обнаружено корреляции C_v с числом оборотов (рис. 25), то есть размах изменчивости остается более или менее стабильным в онтогенезе и неполовозрелые особи не отличаются по степени вариабельности их признаков от взрослых. Единственное исключение – основной индекс раковины у *L. t. kazakensis*, вариабельность которого достоверно сокращается с возрастом (табл. 8).

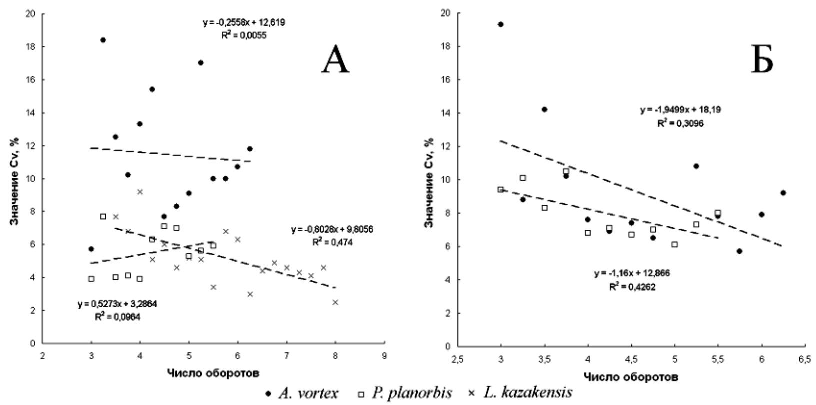


Рис. 25. Зависимость значений C_V основного индекса раковины (А) и индекса внутренних оборотов (Б) от числа оборотов. Условные обозначения см. на рис. 12

Таблица 8

Значения коэффициентов корреляции Спирмена (r_S) между числом оборотов раковины и значениями C_V

Показатель	*Anisus vortex* (Урляда)*			*Lymnaea taurica kazakensis* (Сары-Копа)			*Planorbis planorbis* (Сары-Копа)		
	ШР	ВР/ШР	ИВО	ВР	ШР/ВР	ВПО/ВР	ШР	ВР/ШР	ИВО
r_S	0,08	–0,06	–0,39	0,04	**–0,73****	–0,42	–0,48	0,29	0,07
p	0,79	0,85	0,17	0,87	**0,0004**	0,07	0,14	0,38	0,07

*Данные о местообитаниях см. в приложении 1.
**Полужирным шрифтом выделены достоверные значения r_s.

Помимо турбо- и плоскоспиральных раковин, у пресноводных пульмонат встречаются также раковины колпачковидного типа (виды родов *Acroloxus, Ancylus*). Хотя в нашем распоряжении было ограниченное число репрезентативных выборок по таким видам, данные по их внутрипопуляционной изменчивости представляют интерес в сопоставлении с представленными выше результатами.

Изменчивость большинства индексов колпачковидных раковин может быть оценена как слабая (C_v < 10 %), причем соотношение ширины и длины раковины, которое соответствует пропорциям устья у турбо- и плоскоспиральных форм, варьирует меньше, чем признаки, связанные с высотой раковины (табл. 9).

Таблица 9

Значения коэффициентов вариации морфометрических индексов (%) у видов с колпачковидными раковинами

Индекс (см. рис. 9, В)	Вид, выборка (см. приложение 1)		
	Ancylus fluviatilis, Шайтанка	*Acroloxus lacustris*, Омь	*Acroloxus lacustris*, Тартас
ВР/ШР	11,4	9,0	6,5
ДР/ШР	4,0	7,3	7,3
ВР/ДР	8,7	8,3	8,0
УПК/ДР	4,4	4,1	7,9
УПК/ШР	7,5	6,6	10,1

Для изучения «нормальной» межпопуляционной изменчивости были выбраны три массовых вида пульмонат, обитающих в озерах южной части Западно-Сибирской равнины в пределах степной и лесостепной зон. Использованы 9 выборок раковин *L. auricularia* и 8 выборок раковин *P. planorbis* из внепойменных непересыхающих озер, а также 8 выборок *L. taurica kazakensis* из мелководных озер Северного и Центрального Казахстана, значительно усыхающих к концу лета. Использованы только выборки половозрелых особей ($n \geq 20$).

На начальном этапе работы рассчитывались сразу два количественных показателя, характеризующих интегральное фенотипическое расстояние между популяциями: CD_5 и d_{ik}^2 (см. главу 3). Расчеты по одному из видов (*P. planorbis*) показали статистически достоверную, хотя и не очень высокую корреляцию между этими двумя показателями ($r_S = 0{,}60$, $p = 0{,}0007$; рис. 26). Это позволяет в дальнейшем анализе использовать только показатель CD_5, как менее трудоемкий для расчета.

Сравнивая межпопуляционные значения индекса CD_5 разных видов, можно видеть, что прудовики, по-видимому, проявляют более высокую степень внутривидовой фенотипической дивергенции, чем катушки. Различия значений CD_5 у лимнеид в 1,5–2,0 раза выше, чем у *P. planorbis* (табл. 10).

Были выдвинуты следующие гипотезы, объясняющие возникновение различий признаков раковины между выборками, взятыми из водоемов одного типа:

1. Фенотипическая дистанция пропорциональна географическому расстоянию между водоемами.

2. Фенотипическая дистанция зависит от объема выборки.

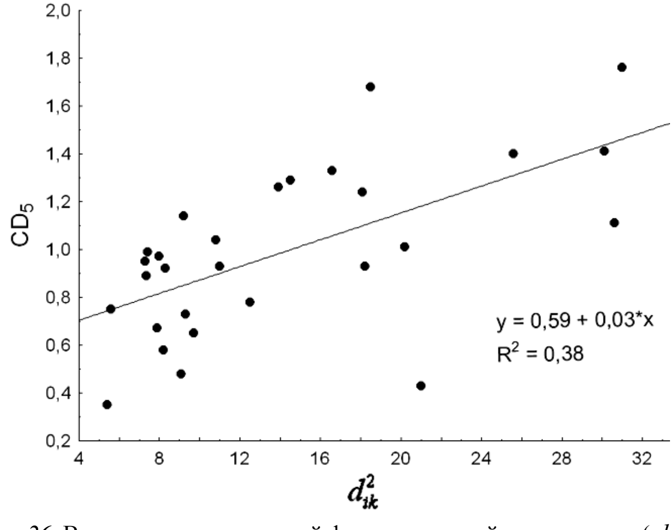


Рис. 26. Взаимосвязь показателей фенотипической дивергенции (d_{ik}^2) и трансгрессии признаков (CD_5) у *P. planorbis*. Каждая точка соответствует значениям показателей для пары сравниваемых популяций (выборок)

Таблица 10

Значения показателей CD_5 и d_{ik}^2, характеризующих фенотипическую дистанцию между сравниваемыми популяциями

Показатель	Вид		
	Lymnaea auricularia	*Lymnaea kazakensis*	*Planorbis planorbis*
CD_5	0,23–3,50* / 1,47±0,69	0,28–4,02 / 1,56±0,97	0,35–1,76 / 0,99±0,35
d_{ik}^2	–	–	5,4–31,0 / 14,1±7,7

*В числителе – минимальное и максимальное значения; в знаменателе – среднее значение ± среднеквадратическое отклонение.

3. Фенотипическая дистанция зависит от различий в площади акватории озер. Эта гипотеза основана на том, что площадь водоема определяет такие факторы, как подвижность водных масс, разнообразие микробиотопов, доступных моллюскам, а также может быть связана с гидрологическим режимом водоема и, вероятно, с химическим составом воды (Økland, 1990). Все перечисленные факторы могут влиять на размеры и пропорции раковин моллюсков.

4. Фенотипическая дистанция зависит от числа видов Pulmonata, обитающих в водоеме. Есть данные о влиянии межвидовой конкуренции на размеры тела легочных моллюсков (Hausdorf, 2001). В частности, предполагается, что сокращение видового богатства в сообществе снижает уровень внутривидовой конкуренции и способствует возрастанию размеров тела.

5. Фенотипическая дистанция зависит от возрастной неоднородности выборки, поскольку размеры и пропорции раковин пульмонат достоверно изменяются в ходе онтогенеза (см. раздел 4.1).

Для проверки этих гипотез был использован метод множественной регрессии. В качестве зависимой переменной использовались значения CD_5 для каждой отдельно взятой пары выборок, а в качестве независимых переменных (предикторов) использовались следующие:

I. Разность средних значений числа оборотов у сравниваемых выборок.

II. Разность средних значений размеров раковины (ВР или ШР) у сравниваемых выборок.

III. Разность площадей озер, где были взяты сравниваемые выборки.

IV. Совокупный объем выборки по сравниваемым водоемам.

V. Расстояние между сравниваемыми объемами (в километрах).

VI. Разность между числом видов Pulmonata в сравниваемых водоемах.

В результате установлено, что ни расстояние между озерами, ни число видов Pulmonata в составе сообщества, ни различия в площади водоемов, ни объем выборки не вносят существенный вклад в межпопуляционную изменчивость (табл. 11). Фенотипическое расстояние (CD_5) достоверно коррелирует только с различиями в числе оборотов и размерах раковины моллюсков. Между собой эти факторы не взаимосвязаны ($r = -0{,}11$), что позволяет рассматривать их как независимые переменные. F-статистика Фишера указывает на достоверность регрессионной модели (см. табл. 11).

Учитывая, что число оборотов и размер раковин тесно коррелируют с возрастом, можно считать, что возрастная неоднородность выборок (неизбежная при взятии массового малакологического материала) оказывает определенное влияние на значения индекса CD_5. Из этого следует, что установленные нами средние значения фенотипической дистанции между популяциями (см. табл. 10) являются даже несколько завышенными, поскольку в них не учитывается вклад возрастной неоднородности выборок. Таким образом, для получения наиболее точной информации о межпопуляционной изменчивости следует сравнивать выборки из раковин с одинаковым числом оборотов или одинаковых размеров.

Таблица 11

Множественный регрессионный анализ межпопуляционной изменчивости Pulmonata

Предикторы (см. объяснения в тексте)	Регрессионный коэффициент (β)	*p*
I	**0,213***	**0,005**
II	**0,739**	**0,000**
III	–0,08	0,30
IV	0,027	0,733
V	0,048	0,52
VI	–0,058	0,422
$F(6, 85) = 19{,}2$ ($p = 0{,}0000$). $R^2 = 0{,}87$		

*Достоверные значения β выделены полужирным шрифтом.

4.3. Экофенотипическая изменчивость признаков раковины

Сложившееся представление об экофенотипической изменчивости моллюсков предполагает, что специфика биотопа оказывает мощное модифицирующее воздействие на признаки раковины (см. раздел 2.3). Для проверки этого предположения были сопоставлены фенотипические дистанции (CD_5) между выборками, взятыми из водоемов одного типа, и аналогичные дистанции между выборками из водоемов разного типа. Использовались выборки двух видов прудовиков (*Lymnaea auricularia, L. fragilis*) и двух видов катушек (*Planorbarius corneus*, *Planorbis planorbis*). Во всех случаях средние значения CD_5 для выборок из разнотипных водоемов оказались выше, чем средние значения того же индекса для выборок из однотипных местообитаний (рис. 27). Однако у катушек эти различия невелики и статистически недостоверны (для *P. planorbis* $t_{st} = 0{,}94$, $p = 0{,}10$; для *P. corneus* $t_{st} = –0{,}67$; $p = 0{,}67$). У прудовиков средняя фенотипическая дистанция между выборками из разнотипных местообитаний достоверно превышает среднюю дистанцию между выборками из однотипных водоемов (для *L. fragilis* $t_{st} = –2{,}26$, $p = 0{,}02$; для *L. auricularia* $t_{st} = –3{,}59$, $p = 0{,}0005$).

Поскольку в анализ были включены данные по моллюскам из таких экологически несходных местообитаний, как реки, малые пойменные озера, крупные внепойменные озера, малые временные водоемы озерного типа, можно утверждать, что различие условий обитания в водоемах разного типа влияет на морфологию раковин Lymnaeidae. Однако фенотипические реакции такого рода сравнительно невелики и улавливаются только путем статистического анализа. Резких морфологических отличий, которые можно было бы связать с действием того или иного экологического фактора, нами не обнаружено.

Для решения вопроса о наличии экологических рас или морф у пульмонат (наподобие тех, о которых писал В. И. Жадин (1933), говоря о речных, озерных, прудовых морфах у пресноводных моллюсков) был использован дискриминантный анализ, в ходе которого оценивался уровень различий между выборками, собранными в водоемах следующих типов: 1. Реки (Р). 2. Малые пойменные водоемы (МП). 3. Горные постоянные озера (ГО). 4. Равнинные постоянные озера (РО). 5. Временные внепойменные водоемы (ВВ). Перед проведением дискриминантного анализа данные были подвергнуты факторному анализу, что позволило свести к минимуму число анализируемых переменных. В дискриминантном анализе использовались значения выделенных факторов, а не размеры отдельных частей раковин.

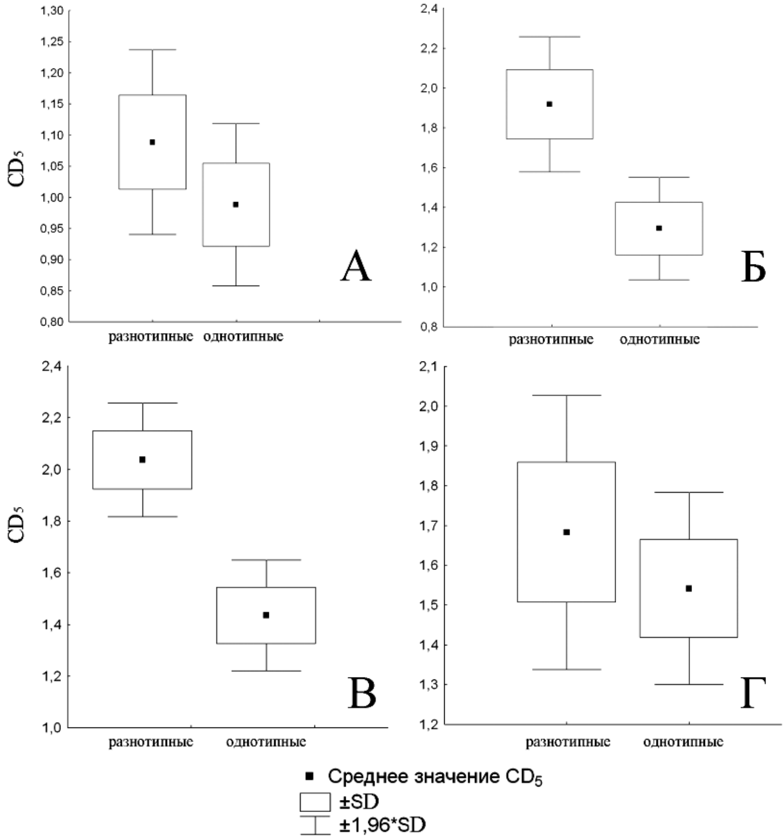


Рис. 27. Средние значения фенотипических дистанций (CD_5) между выборками из однотипных и разнотипных водоемов: А – *Planorbis planorbis*; Б – *Lymnaea fragilis*; В – *L. auricularia*; Г – *Planorbarius corneus*. SD – среднеквадратическое отклонение

Дискриминантный анализ дал сходные результаты для всех четырех исследованных видов. Во всех случаях подавляющее большинство особей (от 78,1 до 95,2 %) по своим конхологическим признакам попадает в единственную группировку, характерную для равнинных постоянных озер, но представленную и в водоемах других типов (табл. 12). Не удалось выделить группировки, характерные для рек, горных озер, пойменных водоемов и других типов местообитаний. Это хорошо видно по распределению особей в многомерном пространстве первой и второй канонических осей (рис. 28). Так, у *L. fragilis* все особи образуют единое облако точек без видимой тенденции к образованию обособленных кластеров, которые соответствовали бы экофенотипическим расам. Можно отметить лишь тенденцию к формированию «речной» морфы у *P. corneus* и «горной» морфы у *L. auricularia*. В первом случае 50,9 % раковин, собранных в реках, имеют «речной» облик, но почти половина раковин из речных выборок не отличаются от типичных «озерных» (см. табл. 12). Во втором случае «горный» облик имеет ещё меньшее число особей – всего 38,4 %. Таким образом, это не более чем тенденции к направленному изменению морфологии раковины в реках и горных озерах, которые носят чисто статистический характер и не приводят к формированию фенотипически дискретных экофенотипических рас. В результате таксономически значимые признаки, например пропорции раковины, затрагиваются слабо.

Например, *L. auricularia* из крупных горных озер Урала и Казахского мелкосопочника (Большое Миассово, Большое Чебачье и др.) отличаются от особей того же вида, обитающих в равнинных озерах и реках, более крупными размерами, а также бóльшим числом оборотов. Однако пропорции раковины, выражаемые морфометрическими индексами, остаются на удивление постоянными (табл. 13). Так, средние значения основного индекса раковины (ШР/ВР) у *L. auricularia* колеблются от 0,78 до 0,79 в водоемах разных типов; относительная высота последнего оборота варьирует от 0,89 до 0,91 и т. д. (см. табл. 13).

Если говорить о влиянии отдельных факторов водной среды на морфологию раковины, то наши данные в целом не подтверждают высказанное В. И. Жадиным (1933) мнение о том, что в проточной воде размер раковины уменьшается (табл. 14). У катушек средняя ШР оказалась практически идентичной у особей из проточных и непроточных местообитаний (хотя максимальные размеры выше в непроточных водоемах), а у *L. fragilis* средняя ВР особей из рек несколько превышает ВР моллюсков из непроточных водоемов. Единственный вид, у которого размеры раковины оказались меньше в проточных водоемах, – это *L. auricularia* (см. табл. 13, 14). Однако и в этом случае разница средних составляет менее 1 мм.

Можно констатировать, что экофенотипическая изменчивость у пресноводных Pulmonata, вероятно, не носит столь ярко выраженного характера, как это считалось ранее, а выявляемые статистическими методами различия между особями из водоемов разных типов настолько невелики, что практически не улавливаются «классическими» методами таксономического анализа[19].

Таблица 12

Результаты дискриминантного анализа выборок из биотопов разных типов

Группа (предсказанная)	*% правильных определений*	*Группа (фактическая)*				
		Р	*МП*	*ГО*	*РО*	*ВВ*
Planorbis planorbis (Wilks' λ = 0,79)						
Р	12,9	6	0	3	83	0
МП	1,2	3	0	3	5	0
ГО	27,3	0	1	0	80	0
РО	98,3	6	1	0	412	0
ВВ	0,0	9	0	0	61	0
В среднем: 63,2 %						
Planorbarius corneus (Wilks' λ = 0,78)						
Р	50,9	87	1	0	83	0
МП	1,2	31	2	0	158	0
РО	89,9	2	1	0	335	1
ГО	0,0	36	0	0	11	0
ВВ	0,0	5	0	0	6	0
В среднем: 55,9 %						
Lymnaea auricularia (Wilks' λ = 0,75)						
Р	0,0	0	–	6	42	2
ГО	38,4	0	–	43	69	0
РО	92,4	0	–	23	317	3
ВВ	4,0	0	–	4	58	2
В среднем: 63,6 %						
Lymnaea fragilis (Wilks' λ = 0,90)						
Р	20,2	44	0	0	173	1
МП	0,0	26	0	0	138	0
ГО	0,0	2	0	0	74	0
РО	91,4	37	0	0	392	0
ВВ	0,0	10	0	0	158	1
В среднем: 41,4 %						

[19] Этот вывод не означает, конечно, полного отрицания существования экологических рас у пресноводных брюхоногих моллюсков. В некоторых группах Gastropoda экофенотипические различия носят ярко выраженный характер и проявляются в различиях по толщине стенки раковины, степени её скульптурированности и т. п. (Dillon, 2011).

Таблица 13

Средние значения (± среднеквадратичные отклонения) признаков и морфометрических индексов у *L. auricularia* из водоемов различных типов

Признак (индекс)	*Тип водоема*		
	ГО	*РО*	*Р*
Число оборотов	4,28 ± 0,32	4,07 ± 0,19	3,94 ± 0,21
Высота раковины (ВР)	24,6 ± 3,1	21,4 ± 3,4	21,8 ± 2,9
Ширина раковины (ШР)	19,4 ± 2,9	16,7 ± 2,9	17,1 ± 2,5
Высота завитка (ВЗ)	6,0 ± 1,0	4,9 ± 1,1	4,6 ± 1,0
Высота последнего оборота (ВПО)	22,0 ± 2,7	19,3 ± 3,2	19,8 ± 2,7
Высота устья (ВУ)	20,1 ± 2,8	16,9 ± 3,4	17,6 ± 2,8
Ширина устья (ШУ)	14,4 ± 2,5	12,5 ± 2,4	13,1 ± 2,0
ШР/ВР	0,79 ± 0,06	0,78 ± 0,07	0,79 ± 0,05
ВЗ/ВР	0,24 ± 0,03	0,23 ± 0,05	0,21 ± 0,04
ВПО/ВР	0,89 ± 0,04	0,90 ± 0,03	0,91 ± 0,02
ВУ/ВР	0,82 ± 0,05	0,79 ± 0,06	0,81 ± 0,07
ШУ/ВУ	0,77 ± 0,05	0,74 ± 0,06	0,75 ± 0,08

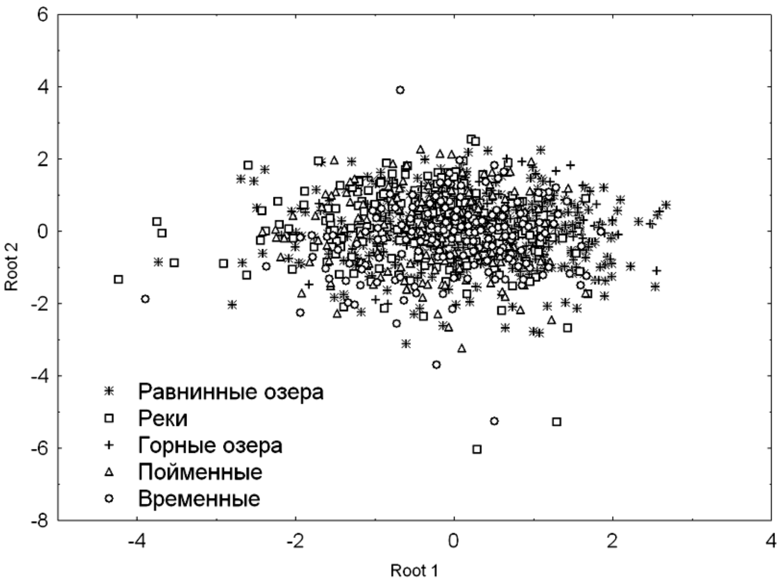


Рис. 28. Расположение особей *L. fragilis* из водоемов разных типов в плоскости первой и второй канонических осей

Таблица 14

Средние значения (± среднеквадратическое отклонение) размеров раковины (в мм) в водоемах разных типов

Вид	*Показатель размера*	*Тип местообитания*	
		непроточный	*проточный*
L. auricularia	ВР	22,2 ± 3,6 (33,1)*	21,7 ± 2,9 (29,2)
L. fragilis	ВР	41,2 ± 5,5 (64,1)	43,4 ± 5,4 (64,6)
P. corneus	ШР	27,1 ± 3,2 (36,6)	27,8 ± 1,8 (33,8)
P. planorbis	ШР	12,7 ± 1,9 (19,5)	12,4 ± 1,3 (15,1)

* В скобках приведено максимальное значение.

Этот вывод имеет некоторые практические приложения, в частности, позволяет решить вопрос о статусе «экологических» подвидов, которые иногда выделяют у пресноводных пульмонат. Речь пойдет о подвидах большого прудовика, *L. stagnalis*, которые, как предполагается, не имеют обособленных ареалов, но различаются приуроченностью к обитаниям разных типов (Kruglov, Starobogatov, 1993; Круглов, 2005). Именно номинативный подвид *L. s. stagnalis* (L.) обитает в полупостоянных водоемах (прудах), а подвид *L. s. turgida* (Menke in Hartmann, 1840) – в постоянных водоемах, таких как олиготрофные озера (Kruglov, Starobogatov, 1993; Старобогатов, 1996). Анатомических различий между подвидами нет, а конхологически они различаются относительной высотой завитка (Круглов, 2005).

Дискриминантный анализ выборок *L. stagnalis* из 9 водоемов Европы и Азии, включая Боденское озеро (типовое местонахождение *L. s. turgida*), выявил отсутствие достоверных различий между выборками из постоянных и полупостоянных местообитаний (табл. 15), а также между отдельными местообитаниями. В последнем случае особи из разных водоемов, как постоянных, так и полупостоянных, формируют единое облако точек в многомерном пространстве двух первых главных компонент, не образуя обособленных кластеров, которые соответствовали бы биотопическим группировкам (рис. 29).

Таким образом, статистический анализ не подтверждает морфологическую обособленность подвидов *L. stagnalis*, которые являются недиагностируемыми по признакам раковины. По-видимому, нет оснований придавать популяциям большого прудовика из полупостоянных и постоянных водоемов какой-либо таксономический (в частности, подвидовой) статус. Более того, размах внутрипопуляционной изменчивости раковин *L. stagnalis* в некоторых водоемах настолько широк, что в одной выборке обнаруживаются раковины обоих «подвидов» (рис. 30). При этом морфологический хиатус между ними отсутствует, так что крайние варианты изменчивости оказываются связаны сплошным рядом переходных форм (см. рис. 30, В–Ж). Это же характерно и для «подвидов» *L. fragilis*, которые могут встречаться синтопически (Андреева и др., 1999).

Таблица 15

Результаты дискриминантного анализа *L. stagnalis* (по типам водоемов)

Группа водоемов (предсказанная)	*n**	*% правильных определений*	*Группа (фактическая)*	
			Постоянные водоемы	*Полупостоянные водоемы*
Постоянные	137	39,4	54	83
Полупостоянные	386	96,1	15	371
В среднем: 67,8 %			**Wilks' λ=0,82**	

*n – объем выборки.

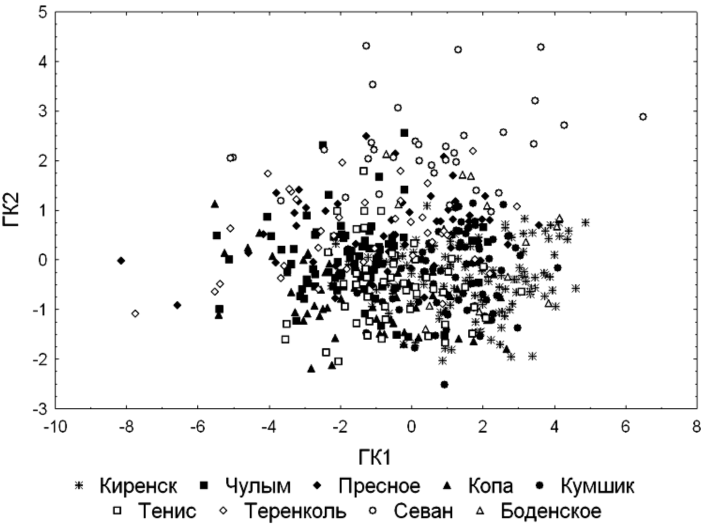


Рис. 29. Расположение особей *Lymnaea stagnalis* из отдельных выборок в пространстве первых двух главных компонент. Информация о местообитаниях дана в приложении 1. К постоянным водоемам относятся озера, перечисленные в нижнем ряду

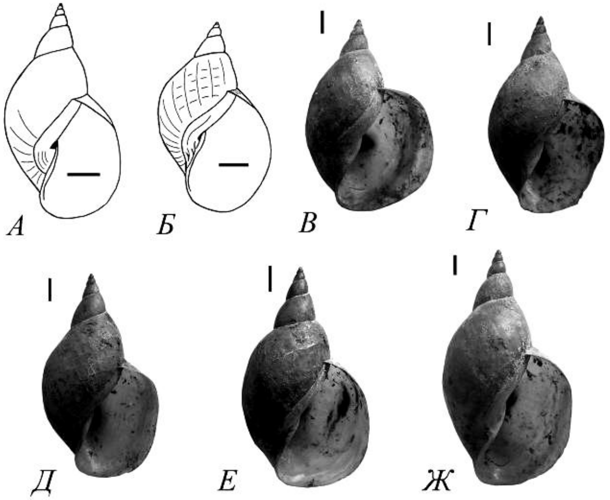


Рис. 30. Раковины *Lymnaea stagnalis*: А – *L. s. stagnalis*; Б – *L. s. turgida*;
В–Ж – *L. stagnalis* из полупостоянного озера в пойме р. Чулым
(Новосибирская обл.). Масштабная линейка – 5 мм.
А, Б – по Н. Д. Круглову (2005); В–Ж – ориг.

Добавим, что признание «экологических подвидов» у свободноживущих организмов противоречит классической концепции подвида как географической расы (см. раздел 1.3). Истинно экологические подвиды, по-видимому, существуют только у паразитических организмов, а также у узкоспециализированных в выборе кормового растения фитофагов. Часто их обозначают как «расы по хозяину» (Эйхлер, 1977; Macko, 1983; Drés, Mallet, 2002).

4.4. Географическая изменчивость конхологических признаков

Изучение географической изменчивости пресноводных Pulmonata проводилось на серии модельных видов, представляющих семейства Lymnaeidae и Planorbidae (см. табл. 4). Выборки этих видов были собраны на территории Западной Сибири и прилегающих районов Урала (восточный макросклон Уральского хребта). Протяженность территории, на которой были взяты выборки, по меридиану составляет около 2500 км. Западная Сибирь признана очень удачным «полигоном» для изучения географической изменчивости как признаков раковин, так и других широтно ориентированных градиентов, например таксономического разнообразия моллюсков (Винарский и др., 2012). Широтная зональность выражена в этом регионе очень ясно и правильно, лучше, чем в других местах земного шара (Мордкович и др., 2002), а важнейшие градиенты факторов среды (температура, испаряемость, инсоляция) четко ориентированы в широтном направлении (Рихтер, 1963).

Расчеты проводились двумя способами. Во-первых, с использованием непараметрического коэффициента корреляции Спирмена (r_S) определялась зависимость средних значений морфометрических индексов выборок из отдельных местообитаний от широты местности в Западной Сибири. Во-вторых, для устранения затемняющего воздействия локальных условий отдельных местообитаний, потенциально влияющих на морфологию раковины, все выборки были разделены на группы, соответствующие широтным интервалам, равным одной минуте дуги. Например, в один широтный интервал попали все выборки, собранные из водоемов, лежащих между 50 и 51° с.ш., между 51 и 52° с.ш. и т. д. Средние значения каждого индекса рассчитывались для таких объединенных выборок, а затем также подвергались корреляционному анализу.

Корреляционный анализ зависимости размеров и объема раковины водных Pulmonata от широты местности показывает, что эти величины либо совсем не изменяются с широтой на территории Зауралья и Западной Сибири, либо достоверно сокращаются в направлении с юга на север (табл. 16, рис. 31). Наиболее явно сокращение размеров к северу выражено у катушек *Planorbarius corneus* и *Planorbis planorbis*, у которых выявлены наивысшие значения коэффициента корреляции. Причем сокращение размеров у этих видов установлено как при анализе данных по выборкам из отдельных местообитаний, так и при расчетах с использованием метода широтных интервалов (см. табл. 16).

У прудовиков *L. fragilis* и *L. terebra* и у катушки *A. contortus* обратная зависимость между размерами раковины и широтой выражена слабее, что показывают более низкие значения r_s (см. табл. 16). Кроме того, у *A. contortus* и *L. fragilis* достоверное сокращение размеров выявлено только при расчетах по широтным интервалам. При использовании данных по отдельным местообитаниям достоверной корреляции не найдено.

У вида *L. stagnalis* размеры и объем раковины достоверно не коррелируют с широтой местности, что объясняется, вероятно, отсутствием выборок этого вида из северной части Западной Сибири. Размер ареала имеет значение для выявления географической изменчивости. Чем шире распространен вид, тем больше число природных и климатических зон, в которых он обитает, и тем больше вероятность возникновения внутривидовой географической клины по размерам тела (Meiri et al., 2007). Поскольку *L. stagnalis* в Западной Сибири распространен не так широко, как остальные виды (см. табл. 4), никаких проявлений географической изменчивости у него выявить не удалось.

Таблица 16

Зависимость размеров раковины Pulmonata от широты местности

Вид	*Показатель**		
	Средний размер	*Максимальный размер*	*Объем раковины (средний)*
Lymnaea fragilis (широтные интервалы, ШИ)	**–0,48 (0,05)**	**–0,56 (0,02)**	–0,39 (0,14)
Lymnaea fragilis (отдельные местообитания, ОМ)	0,12 (0,41)	0,17 (0,22)	0,06 (0,68)
L. stagnalis (ШИ)	0,07 (0,85)	–0,33 (0,35)	–0,29 (0,96)
L. stagnalis (ОМ)	0,18 (0,39)	0,17 (0,42)	0,15 (0,48)
L. terebra (ШИ)	**–0,60 (0,01)**	–0,41 (0,11)	**–0,70 (0,004)**
L. terebra (ОМ)	**–0,44 (0,006)**	**–0,46 (0,004)**	**–0,58 (0,0002)**
Anisus contortus (ШИ)	**–0,69 (0,005)**	–0,40 (0,14)	–0,39 (0,15)
A. contortus (ОМ)	–0,24 (0,39)	–0,37 (0,18)	0,13 (0,64)
Planorbarius corneus (ШИ)	**–0,68 (0,02)**	–0,45 (0,14)	**–0,66 (0,02)**
P. corneus (ОМ)	–0,05 (0,83)	0,23 (0,28)	–0,16 (0,48)
Planorbis planorbis (ШИ)	**–0,80 (0,0002)**	**–0,82 (0,0001)**	**–0,76 (0,0006)**
P. planorbis (ОМ)	**–0,69 (0,0000)**	**–0,80 (0,0000)**	**–0,72 (0,0000)**

* Приведены значения r_S (в скобках – p). Полужирным выделены достоверные значения.

Увеличение размеров в высоких широтах не установлено ни у одного из исследованных видов. Таким образом, можно предполагать, что для пресноводных легочных моллюсков в целом характерно сокращение размеров в северном направлении, что соответствует так называемым противобергмановским клинам, которые широко распространены у беспозвоночных, включая членистоногих и наземных моллюсков (Goodfriend, 1986; Hausdorf, 2003; Blanckenhorn, Demont, 2004). Этот факт отмечался ещё 140 лет тому назад В. Кобельтом (Kobelt, 1871) на примере большого прудовика (*L. stagnalis*), хотя и без какого-либо статистического анализа изменчивости, позволяющего

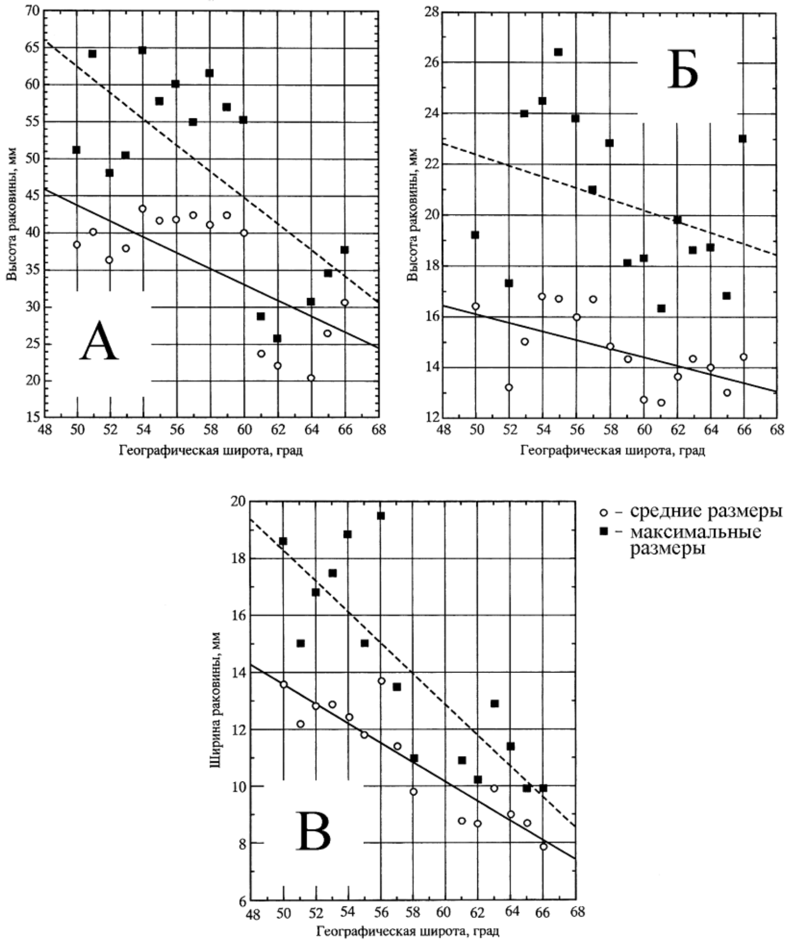


Рис. 31. Широтные изменения средних и максимальных размеров раковин *L. fragilis* (А), *L. terebra* (Б) и *P. planorbis* (В) в Западной Сибири. По: Винарский, 2012 (с изменениями)

оценить достоверность тренда. С помощью количественных методов сокращение размеров с широтой было установлено у пресноводных двустворчатых моллюсков (Алимов, 1981). Единственным известным исключением из этого общего правила является указание Я. Экланда (Økland, 1990) на то, что размеры раковины прудовика *L. glabra*

(O. F. Müller, 1774) в Норвегии больше на севере страны, чем на юге. Но это наблюдение также не подтверждено статистически. Размеры остальных прудовиков в Норвегии, по данным того же автора, предсказуемо сокращаются в северном направлении. Например, у *L. stagnalis* высота раковины на юге страны составляет 30–50 мм, на севере – 25–37 мм.

Интересно, что сокращение размеров к северу выявляется более ясно при использовании средних значений, а не максимальных значений ВР и ШР. Например, у *L. terebra* и *P. corneus* средние размеры раковины достоверно сокращаются в широтном направлении, тогда как максимальные значения размерных показателей в широтном интервале с широтой не коррелируют. Это можно объяснить тем, что максимальные размеры раковины Pulmonata могут зависеть от таких факторов, которые не меняют интенсивности в широтном градиенте. Пример – образование аномально крупных раковин у особей, подвергшихся паразитарной кастрации (Sorensen, Minchella, 2001). Очевидно, что такие события могут происходить в любой части ареала, что и делает максимальный размер менее удобным показателем для изучения клинальной изменчивости.

Причинно-следственный анализ географической изменчивости животных затруднен тем, что географическая широта (как и высота над уровнем моря) является искусственным фактором; сама по себе она не влияет на размеры тела, но с ней скоррелированы естественные средовые факторы, воздействие которых и приводит к формированию клин (Hawkins, Diniz-Filho, 2004; Körner, 2007). Таким образом, установить корреляцию между размерами тела и широтой (высотой) местности ещё не значит указать механизм формирования клины.

Выявить факторы, которые «ответственны» за появление размерных клин, можно с помощью корреляционного анализа. Усредненные данные по широтным интервалам малопригодны для этой цели, поскольку в пределах интервала температурный режим и иные климатические переменные могут варьировать. Поэтому для анализа использованы данные по отдельным местообитаниям, в которых были взяты выборки моллюсков. Расчеты проведены по двум видам, *L. terebra* и *P. planorbis*, у которых ранее установлена положительная корреляция средних размеров раковины в выборке с широтой местности (см. табл. 16).

На территории Западной Сибири интенсивность проявления большинства климатических факторов тесно скоррелирована с широтой местности (Рихтер, 1963). В первую очередь это относится к среднегодовой температуре воздуха, годовому количеству осадков, а также коэффициенту увлажнения и температуре воды в водоемах (табл. 17).

Таблица 17

Корреляция между широтой местности и основными климатическими показателями в Западной Сибири*

Показатель	r_s**	*p*
Среднегодовая температура воздуха	–0,83	0,000
Средняя июльская температура воздуха	–0,95	0,000
Средняя июльская температура воды в реках и озерах	–0,63	0,0001
Среднегодовое количество осадков	–0,95	0,000
Коэффициент увлажнения	0,89	0,000
Годичная неравномерность в распределении температуры	0,76	0,000
Годичная неравномерность в распределении осадков	–0,66	0,000

*Климатические данные взяты из электронной базы данных WorldClim.
** Все значения r_s достоверны.

Неудивительно, что размеры раковины у *L. terebra* и *P. planorbis* являются высокоскоррелированными именно с климатическими показателями (табл. 18). Попытка связать изменчивость размеров раковины с неклиматическими переменными, такими как площадь водоема и видовое богатство сообщества Pulmonata, оказалась безуспешной (см. табл. 18).

Таблица 18

Корреляция между размерами раковины Pulmonata и некоторыми факторами среды в водоемах Западной Сибири*

Показатель	*L. terebra* (37 местообитаний)	*P. planorbis* (55 местообитаний)
Среднегодовая температура воздуха	**0,53 (0,0006)**	**0,67 (0,000)**
Среднеиюльская температура воздуха	**0,55 (0,0004)**	**0,69 (0,000)**
Коэффициент увлажнения	**–0,59 (0,0001)**	**–0,71 (0,000)**
Среднегодовое количество осадков	**–0,61 (0,000)**	**–0,63 (0,000)**
Площадь акватории водоема	–0,26 (0,12)	0,24 (0,08)
Видовое богатство сообщества	0,19 (0,26)	0,35 (0,06)

* Приведены значения r_s (в скобках – значения p). Достоверные значения выделены полужирным

Таким образом, можно считать вполне вероятным, что сокращение размеров водных легочных моллюсков в северном направлении обусловлено в значительной степени сокращением количества тепла в том же направлении, то есть нарастанием «теплового пессимума» в высоких широтах, что оказывает огромное воздействие на ростовые процессы, особенности жизненного цикла и другие характеристики популяций животных (Чернов, 1989). Фундаментальная связь между температурой и размерами тела животных установлена ещё в 1840-е гг. работами К. Бергмана и до сих пор является предметом изучения в экологии и физиологии животных (Blanckenhorn, Demont, 2004; Meiri et al., 2007).

Наиболее простым механизмом для объяснения возникновения клинальной изменчивости размеров тела было бы, вероятно, угнетающее воздействие низких температур на рост и развитие моллюсков. Однако существует ряд обстоятельств, не позволяющих принять эту простую гипотезу за основу.

Во-первых, лабораторные эксперименты на самых разных представителях эктотермных организмов показали, что при низких температурах выращивания их рост и развитие замедляются, но финальные размеры тела увеличиваются (Мина, Клевезаль, 1976; Cabanita, Atkinson, 2006). Эта закономерность выполняется в 83,5 % случаев (Atkinson, 1994), что позволяет говорить о ней как об особом эмпирическом правиле «температура – размер» (см. раздел 2.2).

Во-вторых, данные о географической изменчивости размеров тела, полученные также на самых разных таксонах животных, показывают, что температура может влиять на их размеры опосредованно, поскольку широтный градиент в распределении тепла обуславливает пространственную изменчивость интенсивности действия других факторов. Например, высокую корреляцию с температурой демонстрирует первичная продуктивность сообществ, которая снижается в направлении от экватора к полюсам (Hawkins et al., 2003). Давно высказана мысль, что сокращение первичной продуктивности сокращает количество пищевых ресурсов, доступных консументам в низких широтах, что ведет к уменьшению их размеров (Rosenzweig, 1968). Однако этот фактор привлекается и для объяснения прямо противоположной тенденции. Например, температурный фактор почти неприменим к объяснению явления батиметрической изменчивости размеров тела глубоководных моллюсков. Ниже термоклины на глубинах океана устанавливается стабильно низкая температура, которая изменяется очень мало, поэтому относительно крупные размеры у морских гастропод рассматриваются как адаптация к низкой обеспеченностью пищей (Rex et al., 1999).

Наши полевые наблюдения в водоемах Крайнего Севера (Южный Ямал, Полярный Урал) показывают, что развитие высшей водной растительности (основной пищи Pulmonata) в них по меньшей мере не уступает таковому на юге региона. Хотя сравнительные данные о первичной продукции водных фитоценозов в разных регионах Западной Сибири отсутствуют, представляется маловероятным, что моллюски в северных местообитаниях испытывают недостаток пищи в сравнении с моллюсками из южных водоемов.

Гораздо более обоснованной представляется гипотеза, связывающая уменьшение размеров тела моллюсков с сокращением продолжительности периода года, в течение которого возможен их рост. Известно, что рост этих животных происходит только при температуре, превышающей определенный нижний порог (Аракелова, 1986). «Временной горизонт» (см. раздел 2.2), то есть продолжительность теплого сезона года, в течение которого возможен рост эктотермных животных, сокращается в направлении с юга на север, что приводит к снижению размеров моллюсков в северных водоемах. Кроме того, если размножение идет не круглый год, а в ограниченный период времени, то животным выгоднее достигать половозрелости раньше, т. е. при меньших размерах тела, что позволяет дать большее число поколений за сезон (Angiletta et al., 2004).

На данный момент гипотеза, связывающая уменьшение размеров тела Pulmonata на севере Западной Сибири с сокращением «временного горизонта», представляется наиболее вероятной (Винарский, 2012). Однако вполне возможны и альтернативные объяснения, поскольку существует множество факторов, потенциально воздействующих на размеры тела моллюсков (см. раздел 2.2). Например, можно предположить, что в южных водоемах интенсивность зараженности моллюсков трематодами выше, чем в северных, что ведет к повышенной частоте «гигантов», возникающих в результате паразитарной кастрации. В свою очередь, это влияет на средние размеры раковины в выборке. Однако такая гипотеза нуждается в специальной проверке.

Центральным вопросом, связанным с географической изменчивостью размеров тела, является вопрос о генетической детерминированности межпопуляционных различий. Адаптивное значение широтной изменчивости размеров тела можно доказать, только установив её генетический базис (Stillwell, 2010). Если же различия признаков моллюсков, живущих на разных широтах, не наследуемы, то это означает модификационное происхождение изменчивости, что возможно установить экспериментальным путем, например перемещая животных из одной местности в другую или выращивая их при различных температурных режимах. Генетический базис клинальной изменчивости размеров тела установлен у некоторых беспозвоночных, в первую очередь представителей рода *Drosophila* и некоторых других насекомых (Partridge, Coyne, 1997; Reeve et al., 2000; Heinze et al., 2003; Stillwell et al., 2007), но данных такого рода по пресноводным моллюскам пока нет, поэтому подобные исследования являются очень перспективными.

Помимо абсолютных размеров, клинальной изменчивости подвержены и пропорции раковины водных пульмонат, что находит отражение в широтном изменении морфометрических индексов (табл. 19–21). Интересно, что лимнеиды и планорбиды резко различаются в этом отношении. У обоих исследованных видов *Lymnaea* установлено статистически достоверное изменение основных морфометрических индексов с широтой (см. табл. 19). Направление изменчивости признаков полностью совпадает. У *L. fragilis*, как и у *L. terebra*, в северном направлении раковина становится более стройной, увеличивается относительная высота завитка и уменьшается относительная высота последнего оборота.

Это приводит к заметным изменениям хабитуса раковины, которые прослеживаются в Западной Сибири в широтном направлении (рис. 32, 33). Особи, обитающие в районах крайнего севера и крайнего юга региона, настолько отличаются между собой конхологически, что их рассматривают даже как самостоятельные подвиды (Круглов, 2005). Так, стройные («шиловидные») особи *L. fragilis* (см. рис. 32, Е, Ж), массовые на севере Западной Сибири, выделяются как подвид *L. f. fragilis*, а особи, сохраняющие характерную форму завитка, но обладающие вздутым последним оборотом и широким устьем (см. рис. 33, А–В, Д), трактуются как подвид *L. f. producta* (Colbeau, 1859), распространенный в южной части видового ареала (Kruglov, Starobogatov, 1993; Круглов, 2005). Точно так же стройные «северные» представители *L. terebra* (см. рис. 33, Г, Д) рассматриваются как подвид *L. t. terebra*, а «южная» форма, обладающая иными пропорциями раковины (см. рис. 33, А), была описана как особый вид *L. bolotensis* Mozley, 1934, хотя впоследствии её ранг был снижен до подвидового (Круглов, Старобогатов, 1986). В обоих случаях анатомических различий между подвидами нет, они различаются исключительно по конхологическим признакам.

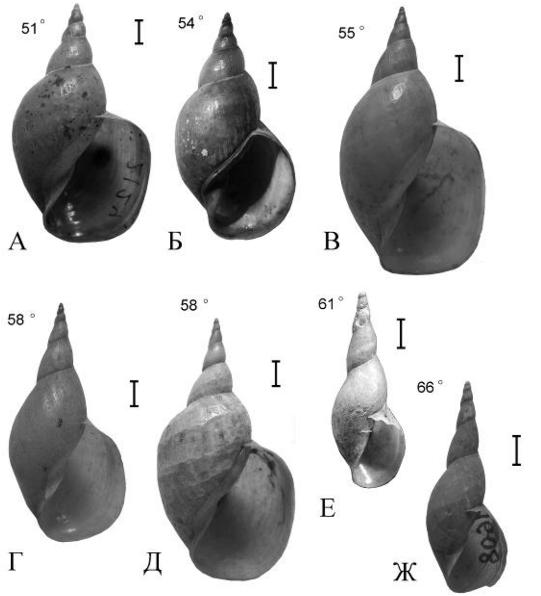


Рис. 32. Раковины *L. fragilis* из различных местообитаний Западной Сибири. Указана географическая широта местности, на которой были собраны раковины: А – Новенькое; Б – Тенгиз; В – Петропавловск; Г–Д – Тобольск; Е – Охлым; Ж – Вылпосл. Информацию о местообитаниях см. в приложении 1. Масштабная линейка – 5 мм

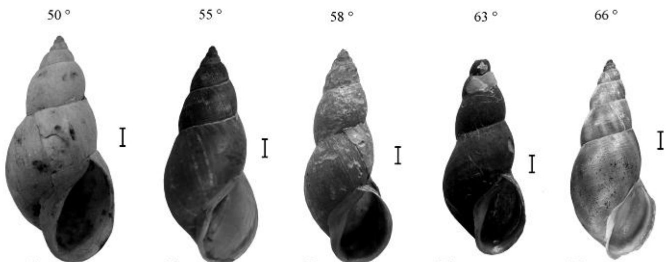


Рис. 33. Раковины *L. terebra* из различных местообитаний Западной Сибири. Указана географическая широта местности, на которой были собраны раковины: А – Тургай; Б – Омск; В – Ласкино; Г – Таксика; Д – Вылпосл. Информацию о местообитаниях см. в приложении 1. Масштабная линейка – 2 мм

Таблица 19

Корреляция между географической широтой и средними значениями морфометрических индексов у видов семейства Lymnaeidae в Западной Сибири

Индекс	Значения r_s (в скобках – значения p)*			
	L. fragilis (ШИ)	*L. fragilis* (ОМ)	*L. terebra* (ШИ)	*L. terebra* (ОМ)
ШР/ВР	**0,70 (0,002)**	**–0,39 (0,005)**	**0,65 (0,006)**	**–0,42 (0,009)**
ВЗ/ВР	**0,80 (0,0002)**	**0,34 (0,01)**	**0,67 (0,004)**	**0,47 (0,004)**
ВПО/ВР	**–0,93 (0,000)**	**–0,56 (0,000)**	**–0,63 (0,009)**	**–0,63 (0,000)**
ВУ/ВР	**–0,89 (0,0001)**	**–0,50 (0,000)**	**–0,52 (0,04)**	**–0,35 (0,04)**
ВУ/ШУ	**0,51 (0,04)**	**–0,35 (0,01)**	–0,12 (0,65)	–0,11 (0,51)

* Достоверные значения r_s выделены полужирным шрифтом.

Таблица 20

Корреляция между географической широтой и средними значениями морфометрических индексов у видов семейства Planorbidae в Западной Сибири

Индекс	Значения r_s (в скобках – значения p)*			
	A. contortus (ШИ)	*A. contortus* (ОМ)	*P. corneus* (ШИ)	*P. corneus* (ОМ)
ВР/ШР	–0,09 (0,74)	0,26 (0,35)	**–0,70 (0,01)**	–0,26 (0,42)
ВУ/ШР	0,02 (0,95)	0,19 (0,51)	–0,14 (0,66)	–0,19 (0,55)
ВУ/ШУ	–0,23 (0,40)	0,43 (0,67)	–0,17 (0,60)	0,07 (0,83)
ИВО	–0,28 (0,32)	–0,13 (0,65)	0,41 (0,18)	0,29 (0,36)

* Достоверные значения r_s выделены полужирным шрифтом.

Таблица 21

Корреляция между географической широтой и средними значениями морфометрических индексов у *P. planorbis* с разным числом оборотов (ЧО) в Западной Сибири

Индекс	Значения r_s (в скобках – значения p)*			
	ЧО 4,0–4,87 (ШИ)	ЧО 4,0–4,87 (ОМ)	ЧО ≥ 5,0 (ШИ)	ЧО ≥ 5,0 (ОМ)
ВР/ШР	**–0,69 (0,004)**	–0,26 (0,42)	0,11 (0,69)	0,24 (0,46)
ВУ/ШР	**–0,64 (0,01)**	–0,19 (0,55)	–0,30 (0,26)	–0,01 (0,97)
ВУ/ШУ	–0,12 (0,67)	0,07 (0,83)	–0,15 (0,58)	–0,26 (0,42)
ИВО	–0,26 (0,42)	0,29 (0,36)	–0,26 (0,42)	–0,19 (0,55)

* Достоверные значения r_s выделены полужирным шрифтом.

Полученные данные показывают, что изменчивость признаков раковины у обоих видов в Западной Сибири является непрерывной, т. е. носит клинальный характер. Особи из выборок, значительно удаленных по широте, образуют единое «облако точек» в пространстве двух первых канонических осей (рис. 34). В связи с плавным изменением значений индексов в пространстве невозможно провести четкую границу между ареалами предполагаемых подвидов, при этом в выборках из южных популяций *L. terebra* иногда встречаются особи «северного» облика и наоборот (Винарский, 2003), а представители обоих подвидов *L. fragilis* часто отмечаются в одном местообитании (Андреева и др., 1999), что свидетельствует об отсутствии обособленного ареала этих подвидов.

Клинальный характер изменчивости пропорций раковины *L. fragilis* и *L. terebra* противоречит принятым в систематике критериям выделения подвидов (см. раздел 1.3) и не позволяет надежно диагностировать выделенные ранее подвиды по конхологическим признакам, вследствие чего оснований для придания описанным выше конхологическим формам подвидового статуса нет (Винарский, Андреев, 2003; Винарский, 2012).

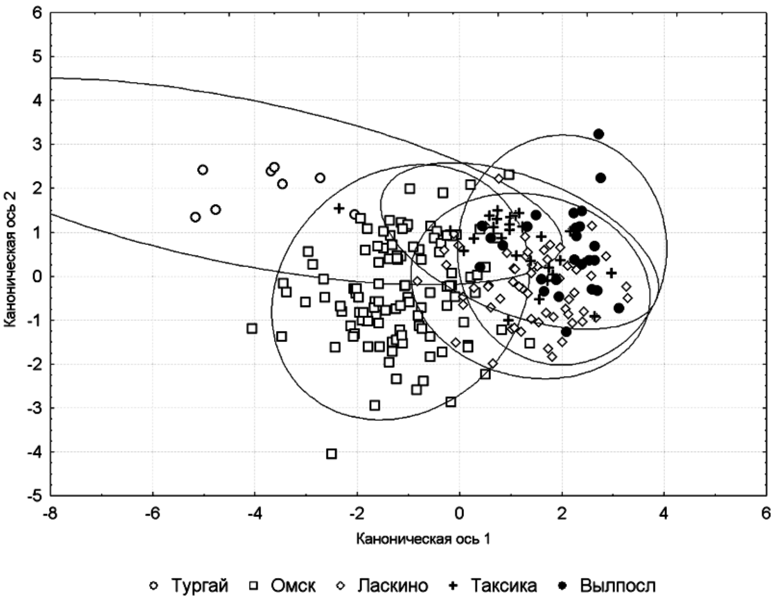


Рис. 34. Распределение особей из географически удаленных выборок *L. terebra* в пространстве двух первых канонических осей. Использованы выборки, из которых происходят раковины, изображенные на рис. 33

Заметим, что в Европе, где вид *L. terebra* известен под названием *Lymnaea occulta* (Jackiewicz, 1959), раковины северных популяций, расположенных в Швеции (Jackiewicz, von Proschwitz, 1991), внешне очень напоминают раковины *L. terebra* из водоемов севера Западной Сибири[20]. Вероятно, клинальная изменчивость раковины, аналогичная сибирской, проявляется и в Европе, но имеющиеся материалы не позволяют утверждать этого однозначно.

В отличие от прудовиков, у катушек географическая изменчивость морфометрических индексов практически не выражена. Удалось обнаружить только сокращение значений основного индекса раковины (ВР/ШР) у *P. corneus* и *P. planorbis* в северном направлении, а также снижение относительной высоты устья у *P. planorbis* в том же направлении (см. табл. 20, 21). Все остальные признаки достоверно не коррелируют с широтой местности.

Интересно, что у *P. planorbis* географическая изменчивость пропорций раковины выявлена только у особей с числом оборотов 4,0–4,87. У старшей возрастной группы (с числом оборотов 5 и более) географическая изменчивость индексов не прослеживается ни по одному показателю (см. табл. 21).

Таким образом, в северных районах Западной Сибири раковины планорбид по пропорциям вполне подобны раковинам из водоемов, расположенных южнее, но обладают достоверно меньшими размерами (рис. 35). У прудовиков картина обратная: значительные изменения хабитуса раковины при слабо выраженной широтной изменчивости размеров.

Известно, что различия в пропорциях раковины определяются различиями в скорости роста раковинной трубки, которые, в свою очередь, обусловлены интенсивностью метаболизма животного (Vermeij, 1980, 2002). Учитывая зависимость метаболизма эктотермных организмов от температуры внешней среды, можно предположить, что на разных широтах этот показатель будет меняться, что и приводит к изменениям пропорций раковины. Увеличение относительной высоты завитка в северном направлении, отмеченное нами у лимнеид, прослеживается в широком градиенте и у некоторых видов морских гастропод, что объясняется замедлением скорости роста при низких температурах (Vermeij, 1980).

Б. Хубендик (Hubendick, 1951a) и П. В. Терентьев (1970a) предполагали, что значения коэффициента вариации признаков раковины

---

[20] В личной беседе (январь 2013 г.) Т. фон Прошвиц высказал мнение, что указание *L. occulta* из водоемов Швеции основано на неверном определении таксономической принадлежности моллюсков.

уменьшаются в широтном направлении. Последнему автору удалось даже доказать это статистически на материале раковин *L. stagnalis*. Тем самым на краю видового ареала изменчивость оказывается меньше, чем в центральной его части. Однако наши данные показывают, что в Западной Сибири нет достоверной корреляции между коэффициентом вариации большинства признаков раковины и географической широтой (табл. 22). Вероятно, этот вопрос может быть решен однозначно только путем увеличения числа видов, включенных в анализ.

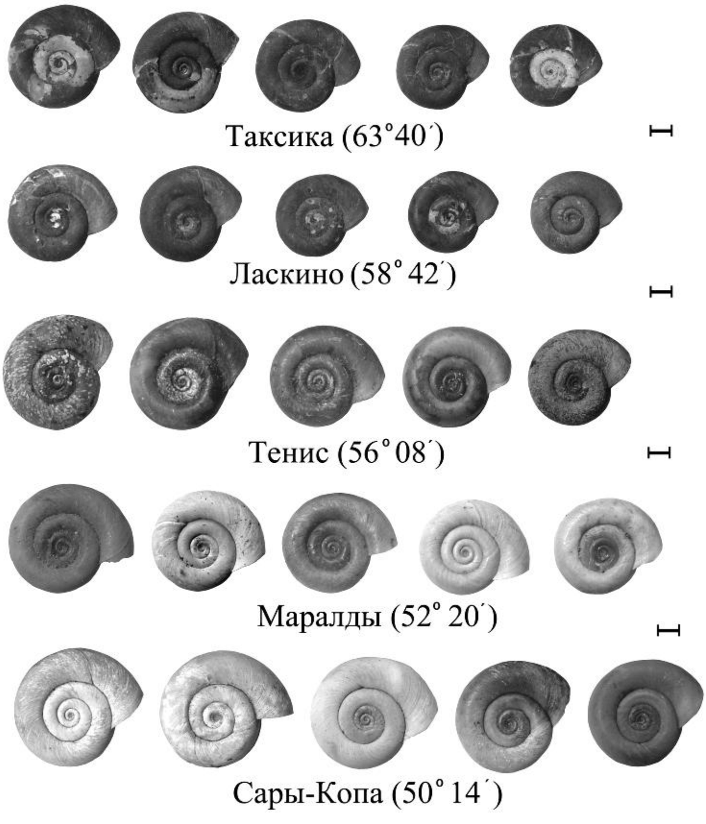


Рис. 35. Сопоставление размеров раковин *P. planorbis* из водоемов, расположенных на различных широтах. Все раковины имеют пять оборотов. Представлено по пять самых крупных раковин из каждой выборки. Информацию о местообитаниях см. в приложении 1. Масштабная линейка – 1 мм. По: Vinarski, Karimov, 2008 (с изменениями)

Таблица 22

Значения коэффициента корреляции Спирмена между географической широтой местности и коэффициентом вариации (C_V)

Вид	n*	Широтный диапазон	Признак**		
			ВР	ШР	ВУ
L. fragilis	24	50–64° с.ш.	–0,22 (0,28)	–0,10 (0,64)	–0,04 (0,86)
L. stagnalis	17	50–60° с.ш.	–0,27 (0,29)	–0,22 (0,39)	–0,10 (0,73)
L. terebra	21	51–67° с.ш.	0,09 (0,69)	0,20 (0,40)	0,19 (0,44)
P. planorbis	24	50–67° с.ш.	**–0,54 (0,006)**	–0,29 (0,165)	**–0,54 (0,006)**

*n – число использованных выборок.

** В скобках – значения *p*. Полужирным шрифтом выделены достоверные значения r_s.

4.5. Тератологическая изменчивость

Хотя различные уродства и аномалии в строении раковины брюхоногих моллюсков привлекали внимание малакологов еще в середине XIX в. (Hartmann, 1840–1844), до сих пор отсутствует классификация аномалий раковины у пресноводных Pulmonata наподобие той, что была предложена Е. В. Козминским (2006) для морских гастропод рода *Littorina* Férussac, 1822. Одной из задач данного исследования стало создание первичной классификации форм тератологической изменчивости у пресноводных легочных моллюсков и изучение их встречаемости в природных популяциях. Для этого использованы выборки десяти видов пульмонат, принадлежащих семействам Lymnaeidae и Planorbidae (табл. 23). Общее число просмотренных раковин составило 34270 экз., преимущественно из водоемов Урала и Сибири, а также стран Восточной Европы (Армения, Украина). При идентификации конхологических аномалий *не принимались* во внимание разного рода прижизненные травматические повреждения раковин, изменения окраски, а также отклонения от средних для вида размеров раковины и отдельных её частей под действием факторов внешней среды.

Просмотр коллекционных материалов позволил выделить несколько типов аномалий раковины, которые отличаются у форм с турбоспиральными (лимнеиды) и плоскоспиральными (планорбиды) раковинами.

Аномалии раковины у Lymnaeidae представлены семью основными типами:

I. Образование отворота свободного края устья (рис. 36, Б).

II. Образование на внешней поверхности раковины поперечного вздутия, ориентированного в осевом направлении (см. рис. 36, В, Г). При этом с внутренней стороны раковины образуется глубокое вдавление.

III. Формирование на поверхности раковины мощного шва в середине последнего оборота (см. рис. 36, Д, Е). Такой шов слегка приподнят над поверхностью, и участок раковины между этим швом и свободным краем устья окрашен заметно светлее, чем поверхность между швом и вершиной раковины.

Таблица 23

Материал, использованный для изучения конхологических аномалий

Вид	*N**	*n***	*Число выборок с аномалиями*	*То же, %*
Anisus vortex	16	613	1	6,3
Lymnaea auricularia	36	3004	22	68,8
L. balthica	20	1459	10	50,0
L. fragilis	97	8628	64	66,0
L. taurica kazakensis	20	4885	0	0
L. saridalensis	20	3476	1	5,0
L. terebra	35	5142	0	0
L. truncatula	7	179	0	0
Planorbarius corneus	21	1973	11	52,4
Planorbis planorbis	22	4911	14	63,6

*N – число выборок.
**n – число просмотренных раковин.

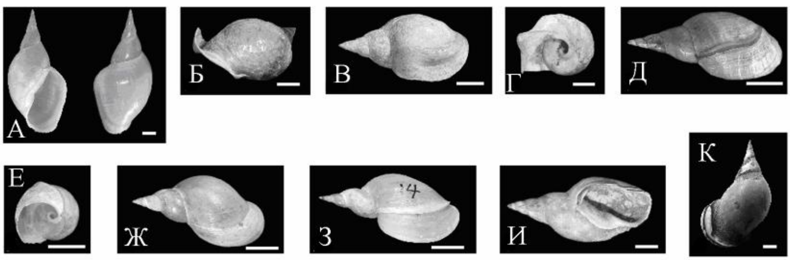


Рис. 36. Аномалии в строении раковины (Б–К) *L. fragilis*. Объяснения в тексте. А – раковина без аномалий. Масштабная линейка – 5 мм. По: Zuykov et al. (2012), с дополнениями

IV. Образование тонкой линии приостановки роста с сохраняющимся приподнятым и узким «пояском» (ростовой пластинкой), состоящим из раковинного материала (см. рис. 36, Ж, З). Само по себе образование линии остановки роста не является аномалией, так как это часто наблюдается при остановке роста в ходе зимовки или при высыхании водоема. Аномальным является формирование дополнительной ростовой пластинки, которая обычно обламывается вскоре после образования. Приблизительно у половины всех изученных раковин с данной аномалией не было отмечено никаких видимых изменений в матриксе раковины до и после линии остановки роста, а сама эта линия представляла собой узкую полоску, довольно слабо проявляющуюся на поверхности раковины. Однако во многих случаях происходил интенсивный прирост материала раковины непосредственно после линии остановки роста. В таких случаях раковина оказывается явственно вздута между линией остановки роста и устьем (см. рис. 36, Ж). До и после линии остановки роста цвет поверхности раковины одинаков.

V. Образование «двойной» стенки раковины (обычно вблизи устья) за счет формирования дополнительного слоя (см. рис. 36, И). При этом оба слоя примерно одинаковой толщины, а расстояние между ними составляет около 1 мм.

VI. Скаляридность – формирование разомкнутых оборотов завитка (см. раздел 1.2).

VII. Синистральность – образование левозавитых раковин.

Иногда одна и та же раковина имеет аномалии сразу двух типов. Например, нами были обнаружены сочетания типов I и V (см. рис. 36, К).

У плоскоспиральных раковин установлены следующие типы аномалий:

I. Скаляридность (аналогична типу VI у прудовиков, рис. 37, А).

II. Нарушение геометрии навивания оборотов, в результате чего они нарастают вне одной плоскости (см. рис. 37, Б. В). Обычно это сопровождается опусканием устья относительно последнего оборота.

III. Двойная стенка устья (аналогична типу V у прудовиков, см. рис. 37, Г).

IV. Вздутие на поверхности оборота (аналогично типу II у прудовиков).

V. Блюдцеобразное вдавление раковины с базальной поверхности (см. рис. 37, Д).

Как у прудовиков, так и у катушек конхологические аномалии отмечены исключительно у половозрелых особей с относительно крупными размерами раковины. Ювенильные особи оказались свободны от аномалий. Вероятно, это связано с тем, что большинство аномальных особей погибает либо в ходе эмбриогенеза, либо в первые дни после выхода из кладки (Boycott, Diver, 1930) и потому не попадает в выборки. Наблюдаемые на раковинах взрослых особей аномалии не являются, таким образом, врожденными уродствами, а возникают на поздних стадиях онтогенеза под действием факторов среды обитания (см. ниже).

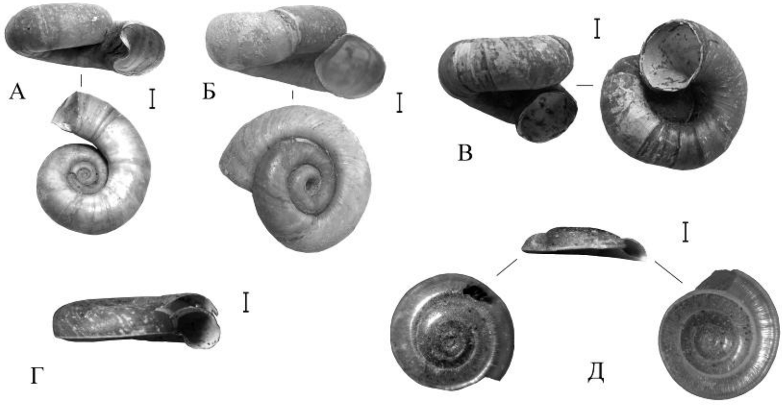


Рис. 37. Аномалии в строении плоскоспиральных раковин: А–В – *Planorbarius corneus*; Г – *Planorbis planorbis*; Д – *Anisus vortex*. Объяснения в тексте. Масштабная линейка – 5 мм (А–В), 1 мм (Г), 0,5 мм (Д)

Представленность и частота возникновения разных типов конхологических аномалий неодинаковы у представителей различных групп Pulmonata. Три вида прудовиков (*Lymnaea t. kazakensis, L. terebra, L. truncatula*) оказались полностью свободными от аномалий, а у вида *L. saridalensis* отмечены только синистральные раковины в одной выборке. В популяциях остальных видов частота возникновения аномалий может превышать 80 % (табл. 24). У Planorbidae наименьшие разнообразие и частота аномалий отмечены у *A. vortex*.

Типологически наиболее разнообразными и достигающими максимальной частоты проявления в популяции оказались конхологические аномалии у *L. fragilis*. У этого вида обнаружены все семь типов аномалий, причем в отдельно взятой выборке число аномальных раковин достигает 81,4 % (табл. 22). Виды *L. auricularia, L. balthica, P. corneus* и *P. planorbis* характеризуются средним числом типов аномалий (3–5 на вид) и меньшими, чем у *L. fragilis*, частотами их встречаемости. В целом у катушек разнообразие и частота конхологических аномалий оказались ниже, чем у прудовиков (см. табл. 23).

Таблица 24

Максимальные частоты (в %) конхологических аномалий разного типа, отмеченные в выборках отдельных видов Pulmonata

Вид	*Тип аномалии*						
	I	*II*	*III*	*IV*	*V*	*VI*	*VII*
Anisus vortex	0	0	0	0	10,0	0	0
Lymnaea auricularia	30,9	5,5	0	0	45,1	6,0	0
L. balthica	3,1	7,2	0	0	1,8	0	0
L. fragilis	51,2	10,7	52,0	10,7	69,2	10,1	81,4
L. t. kazakensis	0	0	0	0	0	0	0
L. saridalensis	0	0	0	0	0	0	0,2
L. terebra	0	0	0	0	0	0	0
L. truncatula	0	0	0	0	0	0	0
Planorbarius corneus	1,8	11,3	4,2	2,6	0	0	0
Planorbis planorbis	0	1,8	4,0	0	0	0	0

Частоты встречаемости различных аномалий также очень различны. Распределение их по популяциям резко неравномерно, что хорошо видно из данных по частотам аномалий в наиболее крупных выборках (табл. 25). Например, синистральные раковины встречены нами только в одной выборке *L. fragilis* из 96, но доля мутантных особей в ней составила 81,4 %. В то же время частота встречаемости левозавитых раковин у *L. saridalensis* не превышает 1 %. При этом анатомически право- и левозавитые особи *L. saridalensis* никак не отличаются, как не отличаются достоверно размеры и пропорции их раковин. Левозавитые раковины представляют собой зеркальное отражение правозавитых (Vinarski, Vodyanitskaja, 2008). Более подробное обсуждение вопроса о частоте возникновения синистральных особей прудовиков можно найти в следующем разделе.

Скаляридность представлена в проанализированных выборках небольшим числом особей с начальными стадиями развития этой аномалии, что выражается в формировании гораздо более глубокого, нежели обычно, шва, разделяющего обороты. Крайняя редкость скаляридных раковин у прудовиков отмечена И. М. Хохуткиным (1985). По его данным, частота аномалии составляет 3 особи на 100 000 экз. Однако в Северной Америке частота скаляридных особей *L. stagnalis* может достигать 10 % (Pip, 1983), что соответствует и нашим данным (см. табл. 24).

Таблица 25

Частота встречаемости (экз.) аномалий в наиболее крупных выборках

Вид, дата сбора № колл.	N	I	II	III	IV	V	VI	Дата сбора, № колл.	N	I	II	III	IV	V	VI
Lymnaea fragilis								Россия: Омская обл.							
МВМС № 15-346	101	5	3	0	6	0	1	07.1999 МВМС № 15-843	163	4	0	0	3	0	0
07.2002 МВМС № 15-975	112	0	1	0	0	0	0	07.2001 МВМС № 15-369	261	0	1	0	16	0	1
09.1999 МВМС № 15-228	139	0	3	0	4	0	0	08.2006 МВМС № 15-927	354	3	0	0	10	0	0
08.2007 МВМС № 15-1241	155	0	0	0	1	0	0								
Новосибирская обл.								Томская обл.							
08.2005 МВМС № 15-522	240	0	5	0	1	0	0	05.2003 МВМС № 15-224	202	0	0	0	2	0	0
Челябинская обл.								Иркутская обл.							
07.2005 МВМС № 15-379	119	0	0	0	0	0	0	07.2003 МВМС № 15-355	758	0	0	0	0	0	0
08.2008 ИЭРЖ № 15775	360	0	0	0	0	0	0								
Алтайский край (южная часть)								Армения: оз. Севан							
07.2010 МВМС №	102	1	2	0	3	17	0	08.1959 ИЭРЖ № 640	174	1	2	0	3	17	0
Казахстан: Кустанайская обл.															
08.1986 МВМС № 15-1002	126	1	0	0	0	0	0	10.2002 МВМС № 15-1881	248	0	0	0	6	1	0
09.1982 МВМС № 15-323	127	4	3	0	3	0	0	10.2002 МВМС № 15-1799	438	0	0	0	14	0	0
10.2002 МВМС № 15-367	171	1	0	0	0	0	0								
Украина: Киевская обл.								Львовская обл.							
08.2005, 07.2006 Яновский затон*	123	0	0	64	0	0	0	08.2003 МВМС № 15-678	143	0	0	0	0	0	0
Lymnaea auricularia															
Россия: Омская обл.								Новосибирская обл.							
08.2001 МВМС № 15-1623	261	0	0	0	0	0	0	08.2005 МВМС № 15-536	252	0	0	0	0	0	0
08.2002 МВМС № 15-412	314	0	11	0	0	2	0								
Алтайский край								Казахстан: Акмолинская обл.							
07.1974 МВМС № 15-407	332	0	0	0	0	0	0	07.2000 МВМС № 15-1315	227	0	0	0	0	0	0
Lymnaea balthica															
Россия: Омская обл.								Новосибирская обл.							
08.2001 МВМС № 15-788	106	0	0	0	0	0	0	08.2005 МВМС № 15-1068	107	1	0	0	0	0	0
Иркутская обл.								Казахстан: Акмолинская обл.							
08.2002 МВМС № 15-1717	137	10	0	0	0	0	0	07.2000 МВМС № 15-945	206	0	0	0	0	0	0

* Яновский затон располагается в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС.

Факт резкой неравномерности в распределении аномалий по выборкам и разнообразия частот их проявления поднимает вопрос о возможных механизмах появления аномалий.

В малакологической литературе обсуждается три основных фактора:

I. Мутации. Этот фактор привлекается для объяснения причин синистральности и скаляридности (Freeman, Lundelius, 1982; Хохуткин, 1985).

II. Механическое воздействие водных масс и субстрата, например налипание песчинок на париетальный край устья, что ведет к разомкнутости и искривлению оборотов (Хохуткин, 1985). Эффективность такого воздействия была доказана экспериментально (Checa, Jiménez-Jiménez, 1997).

III. Загрязнение среды обитания моллюсков химическими веществами, влияющими на рост и развитие животных (Yap et al., 2002; Засыпкина, 2006).

Последний фактор определяет потенциальную возможность использования частоты аномалий в качестве показателя загрязненности водоема. Для проверки этой возможности были сопоставлены частоты аномалий у видов *L. auricularia, L. fragilis* и *P. corneus* из водоемов, расположенных вне населенных пунктов, в населенных пунктах, а также в местностях, подверженных радиоактивному загрязнению (Чернобыльская зона отчуждения, окрестности Семипалатинского ядерного полигона, Восточно-Уральский радиоактивный след).

Сопоставление частот аномалий в водоемах, предположительно различающихся по степени химического и радиоактивного загрязнения, не привело к однозначному результату. У *L. fragilis* максимальная частота аномалий обнаружена в Яновском затоне, расположенном в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС, однако средняя частота аномалий в местообитаниях из населенных пунктов оказалась ниже, чем аналогичный показатель из водоемов, расположенных вдали от поселений и потому, вероятно, менее подверженных антропическому воздействию (табл. 26). Выборки *P. corneus* из водоемов населенных пунктов заметно превосходят по частоте аномалий выборки из водоемов, расположенных вне поселений, а у *L. auricularia* картина совершенно обратная (см. табл. 26).

Кроме того, аномалии всех типов встречаются в водоемах, расположенных на особо охраняемых природных территориях (Ильменский заповедник, Наурзумский заповедник и т. д.), которые можно рассматривать как условно чистые. И наоборот, из десяти местообитаний, расположенных в зонах, подверженных радиоактивному загрязнению, аномальные особи *L. fragilis* обнаружены только в трех. Следует отметить, что аномальные раковины этого вида из Яновского затона найдены только в 2005 и 2006 гг., тогда как в остальные годы наблюдений (1998–2010) особи с конхологическими отклонениями обнаружены не были (Zuykov et al., 2011). Таким образом, не удается выявить четкой тенденции к возрастанию числа аномальных особей в загрязненных местообитаниях.

Таблица 26

Частоты конхологических аномалий в условно чистых и импактных водоемах

*Расположение водоема**	*Средняя частота аномалий, % (в скобках – min – max)*
Lymnaea auricularia	
В населенных пунктах (11)	1,42 (0–4,2)
Вне населенных пунктов (17)	4,29 (0–21,4)
Lymnaea fragilis	
В населенных пунктах (31)	2,84 (0–17,9)
Вне населенных пунктов (46)	3,92 (0–13,8)
В зонах радиоактивного загрязнения (10)	5,97 (0–51,2)
Planorbarius corneus	
В населенных пунктах (11)	2,7 (0–11,3)
Вне населенных пунктов (9)	0,9 (0–3,8)

*В скобках – число просмотренных выборок.

Этому может быть несколько объяснений. Во-первых, химическое и физическое загрязнение водной среды – это только один из многих факторов, потенциально способных вызвать аномалии в строении раковины. Определенный процент особей с аномалиями в строении раковин отмечается даже в лабораторных популяциях, не испытывающих негативных внешних воздействий (Boycott, Diver, 1930). Во-вторых, загрязняющие вещества могут преимущественно концентрироваться в донных отложениях, в то время как все изученные виды моллюсков являются фитофилами и используют для дыхания атмосферный воздух, поэтому, вероятно, сравнительно слабо связаны с грунтом. В-третьих, если говорить конкретно о радионуклидах, то их концентрация в водной среде гораздо ниже, чем в донных отложениях. Так, концентрация ^{90}Sr в воде Яновского залива в 2005 г. составила 16 Бк/л, тогда как концентрация этого же радионуклида в донных отложениях достигала 210 кБк/кг сухой массы (Zuykov et al., 2011).

Обнаружение резких межвидовых различий в разнообразии и частоте проявления конхологических аномалий нельзя считать неожиданным. Установлено, что даже близкородственные виды пульмонат поразному реагируют на воздействие одного и того же внешнего фактора, в частности, они различаются по устойчивости раковинного материала к низким значениям pH (Круглов, Юрчинский, 2000б). Авторы объясняют это обстоятельство различиями в системе гомеостаза видов, что проявляется не только в неодинаковой подверженности коррозии раковины, но и в различном функционировании репродуктивной системы (Круглов, Юрчинский, 2000в). Для установления однозначной связи между возникновением аномалий раковины и тем или иным загрязняющим агентом необходимы лабораторные эксперименты (Zuykov et al., 2011).

Полученные нами результаты свидетельствуют об ограниченности использования конхологических аномалий легочных моллюсков в биоиндикации. Однако этот вывод является предварительным.

Тератологическая изменчивость интересна в эволюционном отношении. Не исключено, что некоторые формы конхологических аномалий, такие как скаляридность, вполне могут закрепиться в качестве видоспецифичных признаков в ходе видообразования. Некоторые примеры облигатно скаляридных представителей пресноводных жаберных гастропод приведены нами выше (см. раздел 2.3). У легочных Gastropoda ярким примером закрепления конхологических аномалий служит миоценовый вид *Gyraulus trochiformis* (Stahl, 1824) из Штайнхаймского бассейна в Германии. Современные представители рода *Gyraulus* характеризуются плоскоспиральной раковиной, завиток которой совсем не возвышается над последним оборотом или же возвышается очень слабо (Meier-Brook, 1983). *G. trochiformis* имеет турбоспиральную раковину почти кубаревидной формы с высоким завитком и мощным спиральным килем, хорошо выраженным на всех оборотах (Nützel, Bandel, 1993). Особи с такого рода аномалией изредка встречаются в природных популяциях видов Planorbidae с облигатно плоскоспиральными раковинами и даже могут быть получены искусственным путем (Checa, Jiménez-Jiménez, 1997). Несколько других штайнхаймских видов, например *G. denudatus* (Hilgendorf, 1867) и *G. distortus* (Hyatt, 1880), имели скаляридные раковины. Интересно, что в том же Штайнхаймском озере у некоторых представителей *Gyraulus* сформировалась *Armiger*-подобная раковина с ярко выраженными поперечными ребрами на поверхности (Nützel, Bandel, 1993), что также нетипично для рода *Gyraulus*. В целом для штайнхаймских гираулюсов характерна настолько высокая степень изменчивости раковины, что она вполне соответствует межродовым различиям у современных Planorbidae. Отмечено, что максимальное разнообразие конхологических форм в Штайнхайме, включая возникновение турбоспирального вида *G. trochiformis*, совпало по времени с сильным усыханием озера (Rasser, 2013). Можно предполагать, что резкие пертурбации в геологической истории водоема послужили «спусковым механизмом» для взрывного формообразования у моллюсков, которое напоминает описанные не так давно С. И. Андреевой и Н. И. Андреевым (2003) бурные формообразовательные процессы у двустворчатых моллюсков усыхающего и осолоняющегося Аральского моря.

По-видимому, история видо- и формообразования *Gyraulus* в Штайнхайме сродни другим хорошо изученным процессам адаптивной радиации пресноводных гастропод в гигантских древних озерах (Boss, 1978; Старобогатов, Ситникова, 1990), при которых размах конхологической изменчивости значительно превышает размах изменчивости признаков раковины у форм, обитающих в более мелких водоемах.

4.6. Проявления полиморфизма в строении раковины

Поскольку явление полиморфизма, то есть наличия в популяции двух и более альтернативных морфологических состояний признака без переходных или промежуточных форм между ними (Goodhart, 1987; Хохуткин, 1997)[21], не вошло в предложенную нами ранее комбинаторную схему проявлений изменчивости (см. табл. 2), здесь оно рассматривается в составе самостоятельного раздела в дополнение к описанным выше аспектам конхологической изменчивости.

У брюхоногих моллюсков полиморфизм в строении раковины затрагивает такие признаки, как направление навивания оборотов (хиральность), характер окраски периостракума, наличие или отсутствие отдельных элементов скульптуры (шипы, ребра и т. п.). Полиморфизм может быть не только фенотипическим (visible polymorphism в понимании Goodhart, 1987), он может затрагивать также генетические и биохимические признаки моллюсков (Städler, Jarne, 1997).

Раковина большинства Gastropoda асимметрична и, в зависимости от направления навивания оборотов, обозначается как правозавитая (*декстральная*) или левозавитая (*синистральная*). Асимметрично

---

[21] С. Дайвер (Diver, 1939: 101) определял полиморфизм как ситуацию, в которой «несколько дискретных [внутривидовых] форм или фаз встречаются совместно в одной и той же популяции или, по меньшей мере, в одной и той же местности».

и расположение внутренних органов животного (Grande, 2010), например, проксимальный отдел мужской половой системы, как и мужское и женское половые отверстия, у легочных моллюсков может располагаться либо с правой, либо с левой стороны тела. Возможен и такой вариант, что анатомически синистральные виды имеют правозавитую раковину, которая обозначается в таком случае как *псевдодекстральная*, или *гиперстрофная* (Старобогатов, 1967; Hubendick, 1978). Иногда гиперстрофия возникает как следствие травматического воздействия на развивающийся эмбрион (Harasewych, 1998).

В подавляющем большинстве случаев все особи данного вида единообразны по типу симметрии, причем в классе Gastropoda таксоны с декстральными раковинами заметно преобладают по числу над синистральными (Vermeij, 1993)[22]. В очень редких случаях наблюдается нормальное сосуществование лево- и правозавитых морф внутри одного вида (Clarke, Murray, 1980; Хохуткин, 1997; Hierck et al., 2005). Правозавитость нередко рассматривается как исходное состояние, присущее самым первым представителям гастропод (Ponder, Lindberg, 1997)[23], хотя левозавитость встречается у брюхоногих уже на самых ранних этапах становления класса – с раннего кембрия (Пархаев, 2007). Интересно, что левозавитые таксоны (виды, роды, иногда даже семейства) гораздо чаще возникают у континентальных (пресноводных и наземных), чем у морских гастропод, и практически неизвестны у форм со свободноплавающей личинкой (Vermeij, 1980, 1993).

Из семейств пресноводных гастропод облигатно левозавитыми (в норме) являются Physidae (Pulmonata), а исключительно правозавитыми – Bithyniidae и Valvatidae (Pectinibranchia). В пределах семейств Planorbidae и Lymnaeidae встречаются оба типа навивания оборотов. При этом у лимнеид для подавляющего большинства видов характерна облигатная правозавитость, а синистральность в норме встречается

---

[22] Интересно, что у тех видов ручейников, личинки которых строят спирально завитые домики, напоминающие по форме раковины плоскоспиральных улиток, тоже преобладают декстральные домики (Hinchliffe, Palmer, 2010). Предполагается, что постройка личинками ручейников спирально завитых домиков имеет приспособительное значение, так как является своеобразной формой мимикрии, спасающей от хищничества. Сходство с раковинами улиток настолько сильное, что домики некоторых видов ручейников (например, из рода *Helicopsyche* von Siebold, 1865) описывались как новые виды моллюсков (Hinchliffe, Palmer, 2010).

[23] Высказывалось и такое мнение, что самые первые представители Gastropoda имели колпачковидную раковину, к которой неприложимы понятия право- и левозавитости (Haszprunar, 1988).

только у представителей подрода *Lymnaea* (*Pseudobulinus* Kruglov et Starobogatov, 1993), населяющего Гавайские острова.

Внутривидовой полиморфизм по признаку направления навивания оборотов и расположения органов мягкого тела (хиральный диморфизм) известен как у наземных (включая слизней), так и у пресноводных легочных моллюсков (Bantock et al., 1973; Clarke, Murray, 1980; Freeman, Lundelius, 1982; Gould et al., 1985; Reise et al., 2002), однако обычно в природе абсолютно преобладают особи одного типа, а противоположная морфа встречается как крайне редкое исключение (Pelseneer, 1920). Пожалуй, лучше всего исследован хиральный диморфизм у представителей рода *Lymnaea*. Возникновение левозавитых особей в популяциях декстральных в норме прудовиков изучается уже почти столетие (Sturtevant, 1923; Boycott, Diver, 1923; Boycott et al., 1930), и к настоящему времени причины синистральности и характер наследования этого признака хорошо известны (Freeman, Lundelius, 1982; Schilthuizen, Davison, 2005). Возможно как мутантное возникновение левозавитости, так и эпигенетическая модификация дробления зародыша. Оба этих пути формирования синистральных особей представлены у лимнеид (Bantock et al., 1973). У Physidae также отмечены аномальные (в случае этого семейства – правозавитые) особи в природных популяциях (Pelseneer, 1920).

Нередко левозавитых особей рассматривают как зеркальные подобия правозавитых животных, однако это справедливо не во всех случаях. У пресноводных моллюсков рода *Campeloma* Rafinesque, 1819 (Viviparidae) и наземных моллюсков родов *Amphidromus* Albers, 1850 и *Cerion* Röding, 1798 левозавитые особи конхологически несколько отличаются от правозавитых (Gould et al., 1985; Vermeij, 1993; Schilthuizen, Haase, 2010).

Несмотря на то что в прошлом особи с нетипичным для вида направлением завитости иногда рассматривались как особые таксоны самого низкого ранга (см. раздел 1.2), сейчас инверсия завитости представляет интерес скорее для эволюционной биологии, чем для систематики. Предполагается, что она может выступать как механизм симпатрического неадаптивного видообразования у моллюсков (Александров, Сергиевский, 1979; Gittenberger, 1988; Анистратенко, Байдашников, 1991; Ueshima, Asami, 2003; Анистратенко, 2007; Hoso, 2011). Это связано с тем, что особи с противоположно завитыми раковинами испытывают затруднения при копуляции, что особенно характерно для видов с плоскоспиральной раковиной (Asami et al., 1998). Поэтому инверсия завитости может стать эффективным прекопуляционным барьером для скрещивания, а её носители – репродуктивно изолированными от особей с нормальным для вида направлением навивания оборотов.

Тем не менее заслуживает внимания вопрос о распространенности таких инверсий как на уровне популяций, так и среди надвидовых таксонов легочных моллюсков. Благодатный материал для исследований такого рода дают лимнеиды.

Для облигатно правозавитых видов прудовиков характерна крайняя редкость появления левозавитых мутантов, и в тех популяциях, где они возникают, их доля обычно не превышает 1–2 % (Freeman, Lundelius, 1982). Приведенные выше цифры (см. раздел 4.5) этому соответствуют. Однако есть и исключения. В свое время мне посчастливилось найти в коллекции Зоологического института РАН и описать интереснейшую выборку *L. stagnalis* из природного местообитания, в которой соотношение левозавитых и правозавитых особей составляло 35:8 (Vinarski, 2007). Можно предполагать, что оно близко к тому соотношению, которое было в природе в момент взятия выборки (июль 1917 г., оз. Плоское в Санкт-Петербургской губернии) или, во всяком случае, отражает довольно высокую представленность синистральных моллюсков в этой популяции. П. Пельзенеер упоминает несколько сходных случаев, когда в естественных местообитаниях, расположенных в Западной Европе, наблюдалась повышенная доля левозавитых особей. У вида *L. peregra* частота встречаемости синистральных особей достигала 15,5 %, у *L. stagnalis* – 23 % (Pelseneer, 1920).

Интересно, что до сих пор левозавитые особи обнаружены у крайне ограниченного числа видов лимнеид. Просмотр литературы показал, что все имеющиеся указания на появление синистральных прудовиков относятся всего к двум видам – *L. stagnalis* s.l. и *L. peregra* s.l., принадлежащим подродам *Lymnaea* s.str. и *Peregriana*. Недавно к этому списку добавился вид *L. saridalensis*, относящийся к подроду *Stagnicola* (Vinarski, Vodyanitskaya, 2008). У представителей других родов и подродов лимнеид (по крайней мере, палеарктических), включая такие широко распространенные таксоны, как *Galba* и *Radix*, синистральные особи до сих пор не отмечены. Причина такой «избирательности» непонятна и заслуживает особого исследования.

Окрасочный полиморфизм известен у некоторых видов наземных и морских моллюсков (Goodhart, 1987; Reise, 1997; Reid, 2008), хотя большинство моллюсков мономорфны в этом отношении (Goodhart, 1987). Проявляется он как в изменчивости общего фона окраски раковины, так и в наличии/отсутствии полос контрастного цвета на поверхности раковины (Хохуткин, 1997). Число таких полос на раковине может также меняться, как это имеет место у наземных улиток рода *Cepaea* (Cain, Sheppard, 1954). Последние представляют собой, пожалуй, наилучшим образом изученный пример окрасочного полиморфизма, который проявляется у этих моллюсков в самых разных аспектах, включая географический (Brussard, 1975). Исследования роли естественного отбора в поддержании окрасочного полиморфизма у *C. nemoralis* (Cain, Sheppard, 1954) давно признаны классическими.

Из пресноводных моллюсков это явление хорошо выражено у видов рода *Theodoxus*, для которых характерен внутрипопуляционный полиморфизм как по окраске раковины, так и по типу рисунка. Различия по этим признакам у теодоксусов определяются не генетически, а простым изменением внешних условий обитания, например температуры и pH воды, так что речь должна идти лишь о фенотипическом полиморфизме (Анистратенко, Анистратенко, 2001) или о сосуществовании в популяции дискретных адаптивных норм.

Высокая степень изменчивости окраски раковины у *Theodoxus* нередко вызывала трудности у систематиков (Анистратенко, Анистратенко, 2001). Аналогичные – довольно редкие – случаи окрасочного полиморфизма у пресноводных легочных, насколько мне известно, никогда не были причиной серьезных затруднений. Пожалуй, наиболее известным примером такого рода является полиморфизм по окраске раковины роговой катушки (*Planorbarius corneus*), которая может быть светло-роговой, темно-коричневой, иногда почти белой. В последнем случае речь идет об альбиносных особях, которые иногда в значительном числе встречаются в популяциях этого вида (Webster, 1919). Тело у альбиносов не черное или красновато-черное, как у нормально пигментированных особей, а ярко-красное, потому что сквозь бесцветные покровы тела просвечивает гемолимфа (Webster, 1919; Стадниченко, 1990). Альбинизм раковины и тела у *P. corneus* возникает в результате двух независимых генетических мутаций (Diver, 1939). Аналогичный феномен наблюдался и у других видов пресноводных легочных, например у *L. peregra* (Boycott, Diver, 1930).

По крайней мере для двух видов катушек рода *Armiger* [*A. crista* (L., 1758), *A. bielzi* (Kimakowicz, 1884)] характерен внутривидовой полиморфизм по характеру скульптуры раковины (Prozorova, Starobogatov, 1996). Он выражается в том, что в популяциях этих видов встречаются особи как с ребристой, так и с гладкой поверхностью раковины (рис. 38). Для последних в свое время было предложено особое таксономическое название – *Planorbis crista* var. *inermis* Lindholm, 1926.

По нашим данным, какой-либо четкой тенденции в соотношении гладких и ребристых особей в популяциях *A. crista* нет (табл. 27). Можно отметить только, что большинство выборок либо совершенно мономорфно, либо в них количественно доминирует одна из морф. При этом доля морфы, находящейся в меньшинстве, не превышает 25 %

(см. табл. 27). Однако число просмотренных выборок вида невелико (репрезентативные серии раковин *A. crista* вообще редки в музейных коллекциях), поэтому полученные результаты носят лишь предварительный характер и нуждаются в привлечении более обширных материалов.

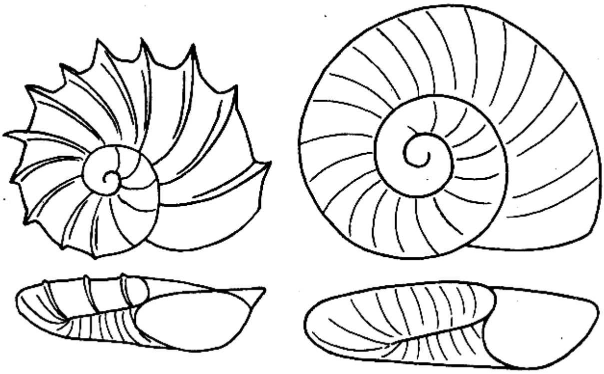


Рис. 38. Ребристая и гладкая раковины *A. crista* (по: Prozorova, Starobogatov, 1996)

Таблица 27

Соотношение гладких и ребристых раковин в выборках *Armiger crista* (все – из коллекции МВМС)

Местообитание	*Гладкие раковины*		*Ребристые раковины*	
	экз.	*%*	*экз.*	*%*
Германия, Гамбург, pond in Duvenstedter Brook	1	5,0	19	95,0
Казахстан, Кустанайская обл., оз. Шошхалы	2	12,5	14	87,5
Казахстан, Кустанайская обл., оз. Ойшумекты	20	100,0	0	0
Россия, Новосибирская обл., ручей, 20-й км трассы Куйбышев – Северное	28	75,7	9	24,3
Россия, Новосибирская обл., ручей, 73-й км трассы Куйбышев – Северное	11	24,4	34	75,6
Россия, Омская обл., ручей, впадающий в оз. Кривое	40	100,0	0	0
Россия, Омск, оз. Чередовое	3	2,8	105	97,2

4.7. Межвидовая дивергенция конхологических признаков

Все рассмотренные выше аспекты конхологической изменчивости пресноводных Pulmonata проявлялись на индивидуальном, внутри- или межпопуляционном уровнях. С точки зрения систематика, представляет интерес количественная оценка дивергенции конхологических признаков у близкородственных видов моллюсков, которая позволяет как выявить наиболее значимые для целей диагностики признаки, так и до некоторой степени решить вопросы, связанные с проведением границ между видами и определением видовой самостоятельности тех или иных форм моллюсков. Под близкородственными здесь понимаются виды, относящиеся к одному подроду (секции) и проявляющие сходство в экологическом отношении, то есть занимающие сходные экологические ниши и способные к синтопии.

Иногда близкие виды пресноводных пульмонат довольно хорошо отличаются между собой по качественным признакам раковины. Например, катушки *Anisus* (*Gyraulus*) *acronicus* (Férussac, 1807) и *A.* (*G.*) *stroemi* (Westerlund, 1881) отличаются по строению периферии раковины. У последнего вида по периферии проходит довольно широкий кожистый киль, тогда как у *A. acronicus* периферия или равномерно закруглена, или по ней проходит слабо выраженный угол (Glöer, Vinarski, 2009). Но такие случаи редки. Обычно близкородственные виды легочных моллюсков различаются между собой по количественным признакам, например по пропорциям раковины, скорости нарастания оборотов и т. п. (Prozorova, Starobogatov, 1996; Круглов, Солдатенко, 1997; 2000; Круглов, 2005).

Изучение межвидовой дивергенции признаков раковины проводилось на материале близкородственных видов Lymnaeidae, различающихся количественно (по пропорциям раковины). Были использованы выборки следующих групп видов: *Lymnaea fragilis* и *L. stagnalis*, *L. fontinalis* (Studer, 1820) и *L. lagotis* (Schrank, 1803), а также *L. ampullacea* (Rossmässler, 1835), *L. balthica* и *L. ovata* (Draparnaud, 1805). Во всех случаях выборки были взяты из постоянных непроточных водоемов юга Западной Сибири (для устранения возможного влияния географической и экофенотипической изменчивости). В качестве меры фенотипических различий использован показатель CD_5 (см. раздел 4.2). Число использованных выборок отдельных видов составило от 4 до 10.

В паре *L. fragilis* – *L. stagnalis* среднее межвидовое значение CD_5 оказалось чуть выше, чем средние внутривидовые значения для каждого из видов (рис. 39, А), однако данное различие статистически недостоверно

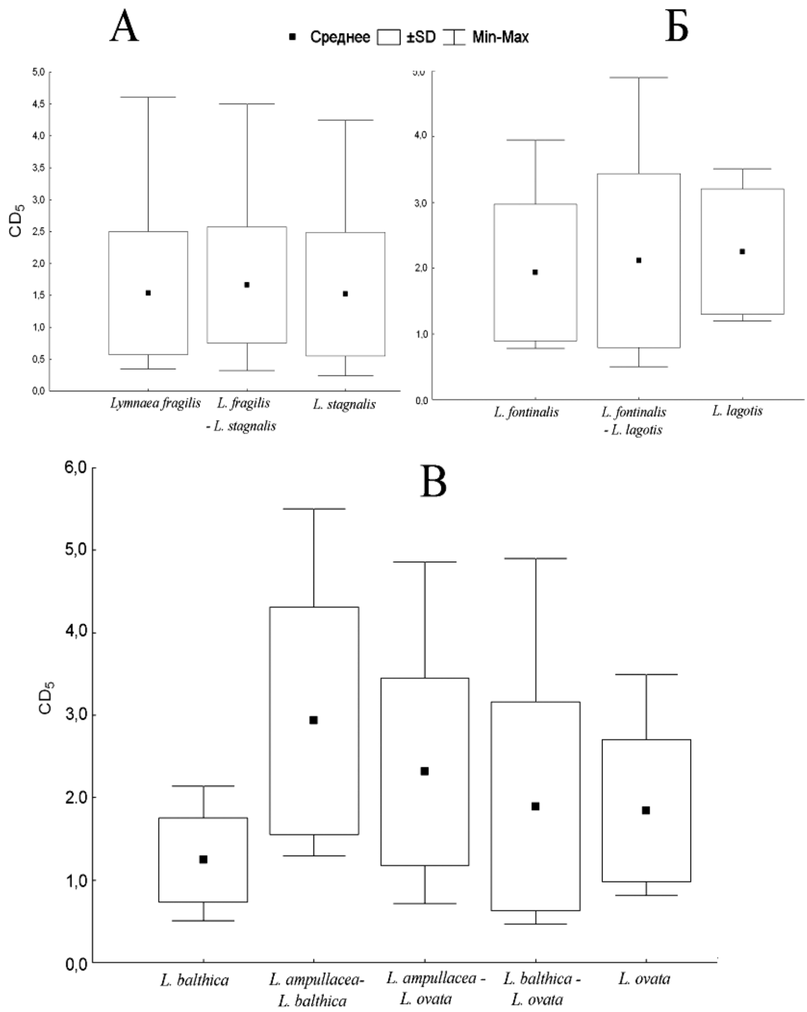


Рис. 39. Значения показателя CD_5 при сопоставлении меж- и внутривидовых выборок моллюсков рода *Lymnaea*. Объяснения в тексте

(t = 0,86, p = 0,39). Это означает, что межвидовая изменчивость пропорций раковины оказывается вполне сопоставима с внутривидовой.

Сходная картина наблюдается в паре видов *L. fontinalis – L. lagotis*, где средние значения CD_5 при сопоставлении выборок разных видов незначительно (но статистически недостоверно) превышают средние внутривидовые значения у *L. fontinalis* и оказываются несколько меньше средних внутривидовых значений у *L. lagotis* (см. рис. 39, Б).

Наконец, в группе видов *L. ampullacea – L. balthica – L. ovata* межвидовые значения CD_5 оказались достоверно выше, чем внутривидовые значения этого показателя у *L. balthica,* и недостоверно выше, чем внутривидовые показатели у *L. ovata* (см. рис. 39, В). Наиболее резко выделяется *L. ampullacea*, который дает наибольшие значения CD_5 при сопоставлении с *L. balthica* и *L. ovata.* Два последних вида различаются между собой гораздо слабее, так что значения CD_5 в межвидовых сопоставлениях лишь незначительно превосходят внутривидовые значения CD_5 у *L. ovata*.

Однако для адекватной интерпретации величины фенотипических различий между близкородственными видами лимнеид необходимо установить величину различий между видами более отдаленного родства, относящимся к разным подродам. Для этого сопоставим внутри- и межвидовые значения CD_5 у прудовиков *L.* (*Radix*) *auricularia* и *L.* (*Peregriana*) *balthica*. Как и следовало ожидать, межвидовые различия в этом случае оказались гораздо выше (рис. 40), в полтора раза превышая внутривидовые значения как у *L. auricularia*, так и у *L. balthica*

Однако близость значений CD_5 на внутри- и межвидовом уровнях сама по себе не означает конспецифичности сравниваемых форм, которые могут, например, достоверно отличаться по анатомическим или молекулярным признакам. Поэтому использовать такой подход можно только как вспомогательный признак при выделении видов.

Более эффективным представляется применение методов многомерной статистики, позволяющих редуцировать множество отдельных признаков к небольшому числу независимых переменных, а также визуализировать морфологическую дистанцию между таксонами, представляя отдельные особи как точки в многомерном пространстве. Визуализация такого рода возможна, к примеру, при использовании канонического анализа или метода главных компонент. При этом формирование более или менее обособленных облаков точек на графике может быть свидетельством в пользу существования морфологически дискретных групп (таксонов или же дискретных адаптивных норм внутри вида) в пределах исследуемого множества особей. Если вспомнить точку зрения А. П. Расницына (2002) на таксоны как на обособленные облака точек в многомерном пространстве (см. раздел 1.3), то анализ дискретности распределения таких точек может стать важным вспомогательным инструментом в повседневной практике таксономиста.

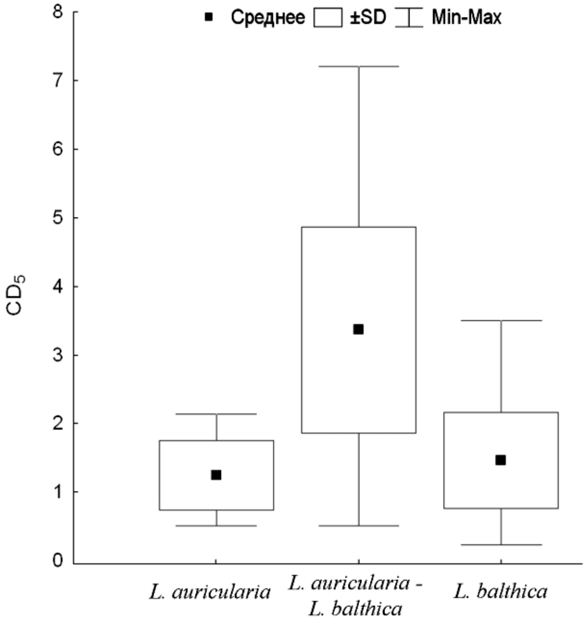


Рис. 40. Сопоставление внутри- и межвидовых показателей CD_5 у *L. auricularia* и *L. balthica*

Проведенный анализ конхологических признаков большого числа видов Pulmonata, различаюшихся по степени родства, методом главных компонент позволил выявить четыре основных ситуации, встречающихся при сравнении таксонов между собой.

I. Облака точек хорошо очерчены и отделены друг от друга значительной дистанцией. Такая ситуация характерна при сравнении видов, не находящихся в близком родстве и относимых к разным родам, подродам или даже семействам. При этом хабитус раковины у них может быть до некоторой степени схож. Например, такие хорошо обособленные облака возникают при сравнении видов рода *Ancylus* (Planorbidae) и *Acroloxus* (Acroloxidae), которые имеют колпачковидную раковину и в прошлом нередко помещались в состав одного рода (Geyer, 1927; Жадин, 1933). Тем не менее их обособленность по признакам раковины совершенно очевидна (рис. 41).

II. Облака точек хорошо обособлены и не перекрываются, но не разделены широким разрывом и практически соприкасаются между собой. Это характерно для пар «хороших», но очень близких видов, морфологическая дивергенция между которыми ещё не достигла высокого уровня. Таковы, по-видимому, два вида лимнеид подрода *Radix*: *L.* (*R.*) *auricularia* и *L.* (*R.*) *parapsilia* Vinarski et Glöer, 2009 (рис. 42), которые достоверно отличаются между собой в условиях синтопии (совместное обитание без видимых преград, ограничивающих поток генов). Однако в этом случае достоверно различаются только средние значения многих признаков, а полного хиатуса между видами нет (табл. 28), причем он отсутствует даже по анатомическим признакам (Vinarski, 2011).

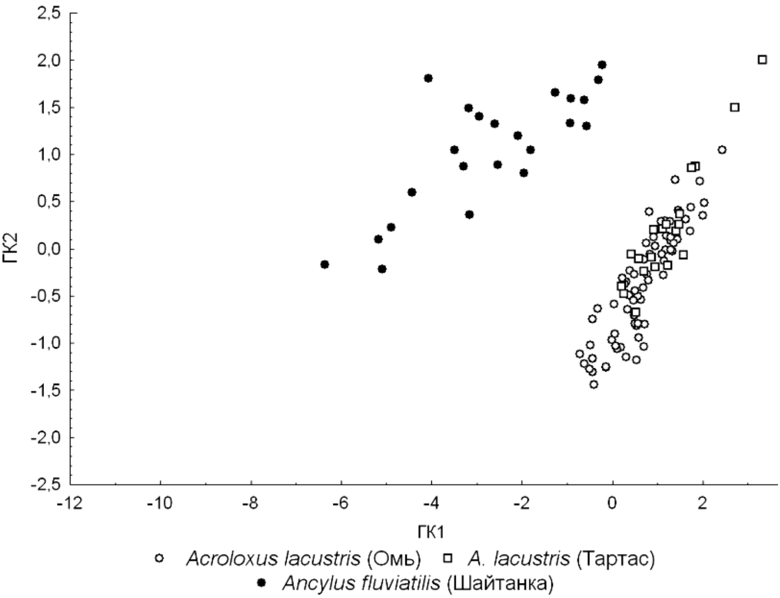


Рис. 41. Расположение особей *Ancylus fluviatilis* и *Acroloxus lacustris* в плоскости первой и второй ГК. ГК объясняют в сумме 95,5 % изменчивости. Использованы проанализированные ранее выборки (см. табл. 9).

Отсутствие хиатуса, однако, не означает конспецифичности сравниваемых форм (Загороднюк, 2004) и лишь затрудняет идентификацию видовой принадлежности моллюсков, но не делает её совершенно невозможной (см. раздел 1.3). Судя по всему, некоторая нечеткость, размытость морфологических границ между видами вообще характерна для представителей подрода *Radix* (Pfenninger et al., 2006; Schniebs et al., 2011).

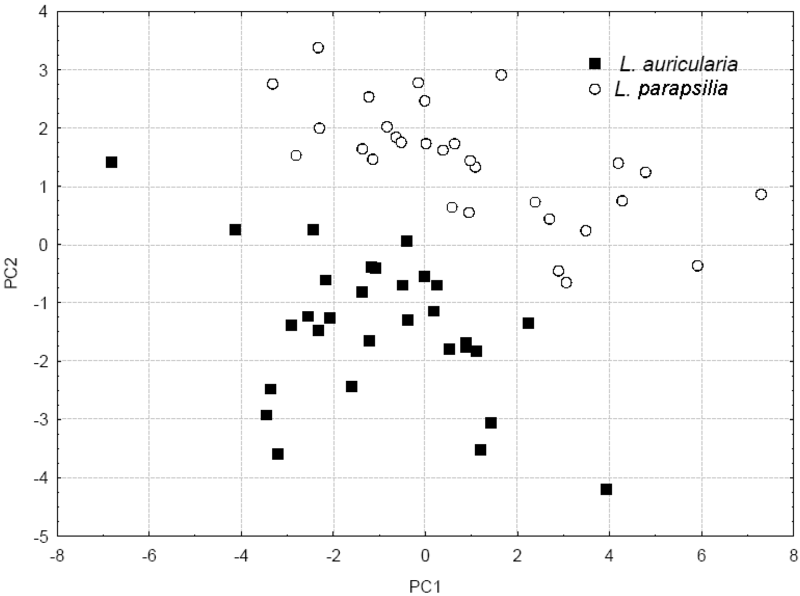


Рис. 42. Расположение особей *Lymnaea auricularia* и *L. parapsilia* в плоскости первой и второй ГК. ГК объясняют в сумме 90,7 % общей изменчивости. Использованы две синтопические выборки – из озера у д. Новомихайловка (Томская обл.). По: Vinarski, Glöer (2009), с изменениями

Таблица 28

Изменчивость моллюсков *L. auricularia* и *L. parapsilia* в условиях совместного обитания (08.08.2006. Томская обл., озеро у д. Новомихайловка)*

Признак	Вид		*t* (*p*)**
	L. auricularia (n = 30)	*L. parapsilia* (n = 30)	
Число оборотов	3,87–4,50*** / 4,19±0,06	3,75–4,50 / 4,06±0,06	1,33 (0,19)
Высота раковины (ВР)	20,2–34,5 / 25,3±1,3	15,7–22,0 / 18,0±0,9	**11,27 (0,0)**
Ширина раковины (ШР)	14,2–25,1 / 18,5±1,0	10,5–21,1 / 12,4±0,8	**12,32 (0,0)**

Признак	Вид		*t* (*p*)*
	L. auricularia (n = 30)	*L. parapsilia* (n = 30)	
Высота завитка (ВЗ)	3,6–8,0 5,6±0,4	4,2–7,0 5,4±0,3	–1,62 (0,11)
Высота последнего оборота (ВПО)	18,5–31,1 22,7±1,2	13,8–24,1 15,6±0,8	**12,47 (0,00)**
Высота устья (ВУ)	16,1–28,0 20,3±1,3	10,8–22,6 12,8±0,8	**12,81 (0,00)**
ШР/ВР	0,65–0,83 0,75±0,05	0,64–0,78 0,69±0,04	**6,68 (0,00)**
ВЗ/ВР	0,15–0,29 0,22±0,01	0,21–0,37 0,30±0,01	**–12,2 (0,00)**
ВПО/ВР	0,87–0,95 0,91±0,02	0,83–0,90 0,86±0,01	**12,7 (0,00)**
ВУ/ВР	0,72–0,92 0,82±0,05	0,65–0,83 0,71±0,04	**–11,6 (0,00)**
Индекс копулятивного аппарата (ИКА)	0,93–1,39 1,10±0,12	0,70–0,96 0,86±0,06	**9,2 (0,00)**

* Достоверность различий оценивалась с помощью критерия Стьюдента.

** Достоверные значения *p* выделены полужирным шрифтом.

*** В числителе – лимиты значений признаков, в знаменателе – среднее арифметическое ± среднеквадратическое отклонение.

Обособленность двух обсуждаемых видов подтверждается не только анализом достоверности различий средних, но и изучением особенности роста раковины. В частности, у *L. parapsilia* форма раковины мало меняется в онтогенезе, в то время как у *L. auricularia* она изменяется с возрастом от овально-яйцевидной до уховидной (Vinarski, Glöer, 2009), что находит отражение в графиках, описывающих зависимость между высотой раковины и числом оборотов (рис. 43).

III. Особи образуют обособленные, но заметно перекрывающиеся облака точек в многомерном пространстве. Степень перекрытия может достигать 50 %. Такая ситуация характерна для внутривидовых конхологических морф, как мы это видели ранее на примере внутривидовой изменчивости *Lymnaea taurica kazakensis* (см. рис. 19). Аналогичные результаты были получены при изучении конхологической изменчивости двух близкородственных видов «больших» прудовиков *L. fragilis* и *L. stagnalis* в условиях синтопии. Метод главных компонент показывает, что конхологически они отличаются между собой не более, чем внутривидовые морфы *L. t. kazakensis* (рис. 44; ср. рис. 19).

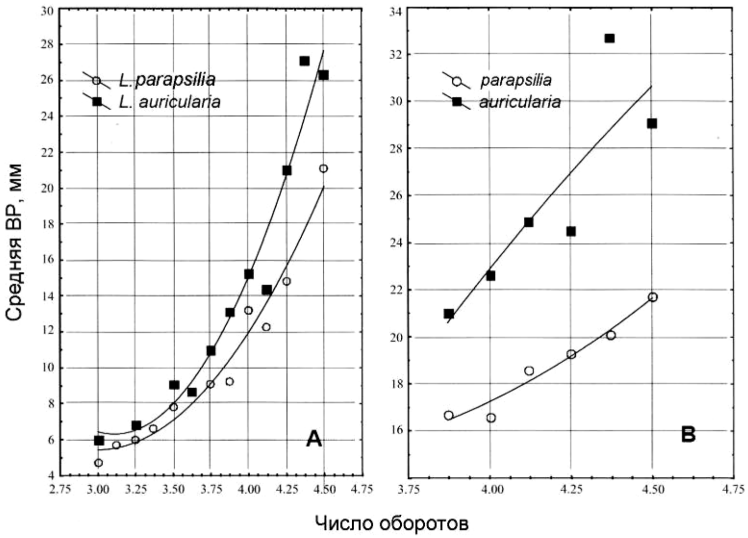


Рис. 43. Зависимость средней высоты раковины от числа оборотов у *L. auricularia* и *L. parapsilia*: А – Алтайский край, оз. Травное; В – Омская обл., оз. Кривое. По: Vinarski, Glöer (2009), с изменениями

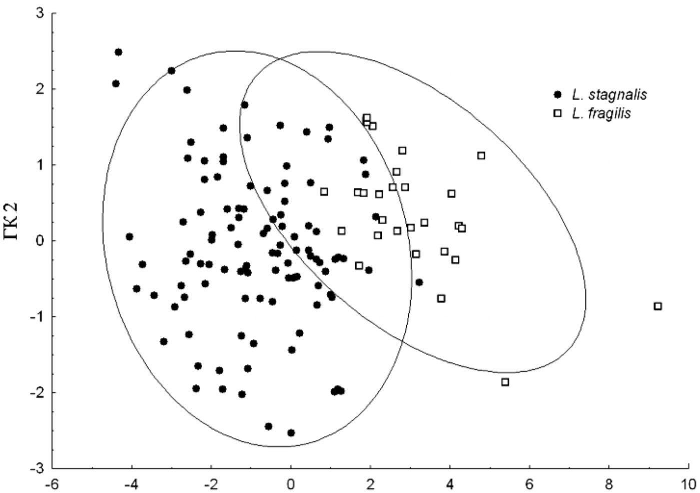


Рис. 44. Расположение особей *L. fragilis* и *L. stagnalis* в плоскости первой и второй ГК. ГК объясняют в сумме 86,5 % общей изменчивости. Использованы две синтопические выборки из оз. Тенис (Омская обл.)

Если учесть результаты изучения аллозимной изменчивости *Lymnaea fragilis* и *L. stagnalis*, проведенного недавно украинскими малакологами (Межжерин и др., 2008), а также наши предварительные данные о геносистематике и филогеографии комплекса *L. stagnalis* s.l., полученные методом секвенирования ДНК (Vinarski et al., 2012b), то можно высказать предположение, что два этих вида представляют собой не более, чем формы конхологической изменчивости изменчивого вида *L. stagnalis* s.l. Однако такое решение вопроса сталкивается с рядом трудностей. Не имея возможности разрешить их в рамках данной работы, ограничимся лишь их перечислением.

1. Репродуктивная изоляция между *Lymnaea fragilis* и *L. stagnalis* установлена экспериментально, что позволяет рассматривать их как биологические виды, между которыми невозможно плодовитое скрещивание (Давыдов и др., 1981; Круглов, 2005). Как отмечает А. В. Корнюшин (1996), этот результат до сих пор не получил независимого подтверждения, поэтому большинство малакологов за пределами бывшего СССР не выделяют *L. fragilis* в качестве самостоятельного вида (Jackiewicz, 1998; Falkner et al., 2001; Glöer, 2002).

2. Наклон линий регрессии, описывающих рост раковины *L. fragilis* и *L. stagnalis* в условиях синтопии, статистически достоверно различается (рис. 45). Иногда такой уровень различий между синтопическими популяциями рассматривается как свидетельство их принадлежности разным видам (Попов, Крамаренко, 1994).

3. В водоемах Западной Сибири и сопредельных территорий прослеживается явная зависимость в распределении видов *L. fragilis* и *L. stagnalis* от широты местности. В направлении с юга на север доля *L. stagnalis* в составе локальных фаун постепенно снижается и севернее 64° с.ш. встречается почти исключительно один *L. fragilis* (рис. 46).

Таким образом, если генетические данные, а также результаты анализа главных компонент говорят в пользу конспецифичности видов *L. fragilis* и *L. stagnalis*, вполне вероятно, что их можно рассматривать как *морфотипы*, обладающие определенной конхологической обособленностью. Внутривидовые морфотипы такого рода известны, в частности, у наземных Pulmonata (Weigand et al., 2012). Наличие географического тренда во встречаемости морфотипов указывает, вероятно, на то, что их возникновение хотя бы отчасти обусловлено генетическими причинами. Объяснять появление морфотипов экофенотипической изменчивостью вряд ли возможно, поскольку они иногда встречаются в одном и том же местообитании (Андреева и др., 1999).

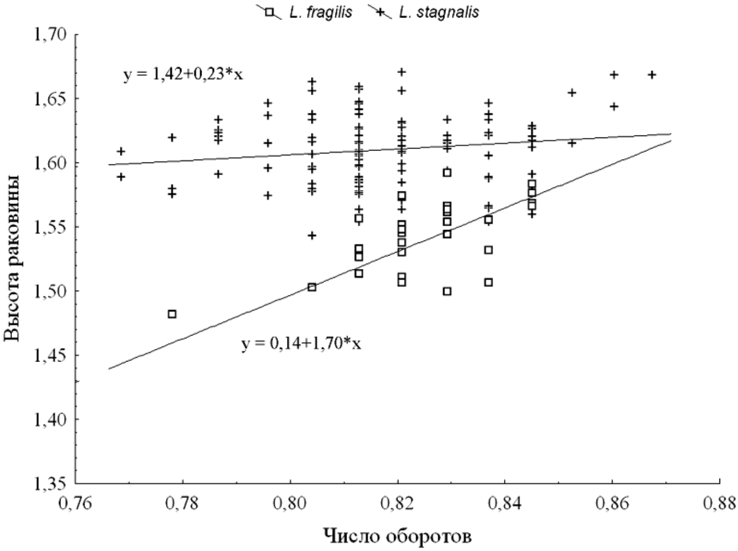


Рис. 45. Зависимость высоты раковины от числа оборотов у *L. fragilis* и *L. stagnalis* (оз. Тенис). Масштаб логарифмический. Приведены уравнения линейной регрессии. Различия между углами наклона линий регрессии статистически достоверны (p = 0,0001)

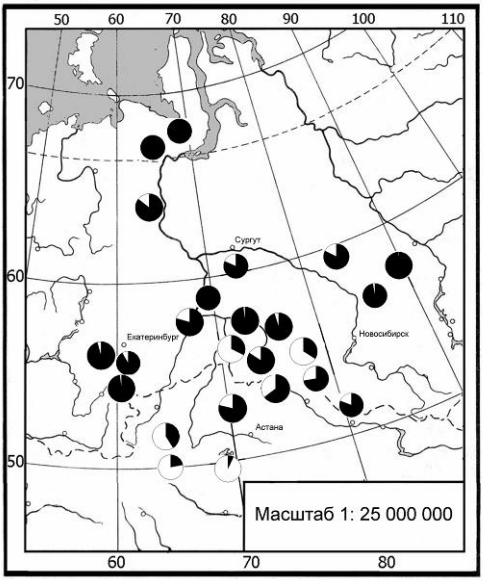


Рис. 46. Частоты встречаемости морфотипов *L. fragilis* и *L. stagnalis* в локальных фаунах Западной Сибири и Урала. Размеры черного сектора пропорциональны доле *L. fragilis*

IV. Дискретные облака точек, соответствующие морфологически обособленным группам, не образуются, и особи всех выборок формируют единое облако. Как правило, такая ситуация возникает при изучении внутривидовой изменчивости (см. рис. 28). Если подобный результат проявляется при сравнении выборок, предположительно относящихся к разным видам, это может свидетельствовать либо о том, что предполагаемые виды конспецифичны, либо о том, что они не диагностируемы по признакам раковины, но могут различаться по анатомическим и/или молекулярным признакам.

Рассмотрим ситуацию с таксономическим составом рода *Planorbarius* (роговые катушки) в водоемах Урала и Западной Сибири. По данным современных каталогов и определителей, наиболее обычными в этом регионе являются виды *P. corneus* и *P. purpura* (O. F. Müller, 1774) в трактовке Л. В. Кривошеиной и Я. И. Старобогатова (1973). Эти виды отличаются почти исключительно по строению раковины (Старобогатов и др., 2004), анатомические отличия между ними, по-видимому, отсутствуют (Стадниченко, 1990; Максимова, Яковлева, 1991), так же как и хромосомные (Гарбар, Гарбар, 2007). Анализ изменчивости конхологических признаков указанных видов методом главных компонент показал, что при совместном обитании эти виды связаны переходными формами и не образуют дискретных «облаков» в многомерном пространстве (рис. 47), что не дает возможности четко разграничить их и, следовательно, указать диагностические признаки, необходимые для составления определительных таблиц. Дискриминантный анализ обеспечивает надежное различение видов *P. corneus* и *P. purpura*, определенных по признакам раковины (Старобогатов и др., 2004), только в 62 % случаев (табл. 29). Для правильной интерпретации этой величины следует учесть, что при сравнении двух выборок, сформированных случайным образом, вероятность правильных предсказаний составляет 50 % (Ким и др., 1989). Таким образом, наблюдаемая точность классификации лишь незначительно превосходит критическое значение, и мы не способны четко различать предполагаемые виды, используя дискриминантный анализ.

Распределение значений индекса внутренних оборотов (ИВО), которые используются как диагностический признак для различения *P. corneus* и *P. purpura* (Старобогатов и др., 2004), не отличается от нормального и не является дискретным (рис. 48), что делает невозможным выделение видов по этому признаку.

Строение копулятивного аппарата *P. corneus* и *P. purpura*, как по нашим данным, так и по данным литературы (Стадниченко, 1990; Максимова, Яковлева, 1991), практически идентично, поэтому, вероятнее всего, эти виды следует считать синонимами, как ранее уже было предложено украинскими исследователями (Межжерин и др., 2005, 2008; Гарбар, Гарбар, 2007). По крайней мере, в водоемах Западной Сибири они полностью недиагностируемы при использовании крупных выборок из синтопических популяций.

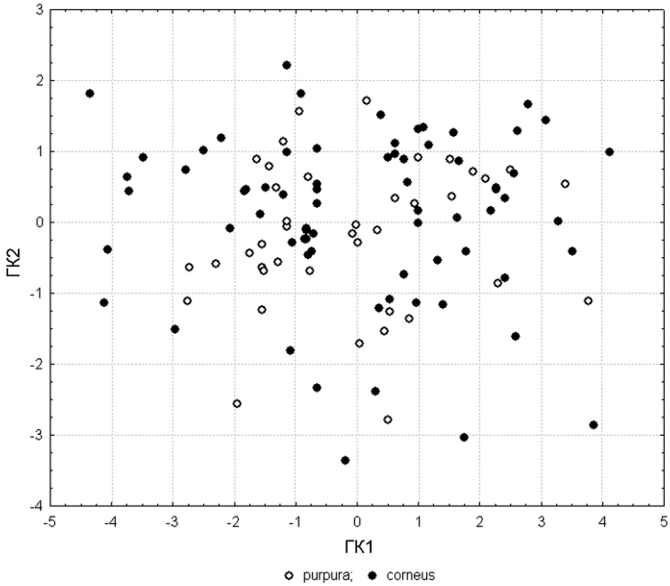


Рис. 47. Положение особей *Planorbarius corneus* и *P. purpura* (Новосибирская обл., оз. Малая Чича, n = 112) в пространстве двух первых ГК, которые объясняют 71,8 % общей изменчивости. Видовая диагностика проведена по Я. И. Старобогатову с соавторами (2004)

Таблица 29

Дискриминантный анализ раковин *P. corneus* и *P. purpura* в условиях совместного обитания (Новосибирская обл., оз. Малая Чича)*

Группа (фактическая)	Доля правильно классифицированных объектов, %	Группа (предсказанная)	
		P. corneus	*P. purpura*
P. corneus	88,4	61	8
P. purpura	18,6	35	8
В среднем: 61,6			

*Показатель точности дискриминации Уилкса (λ) равен 0,94.

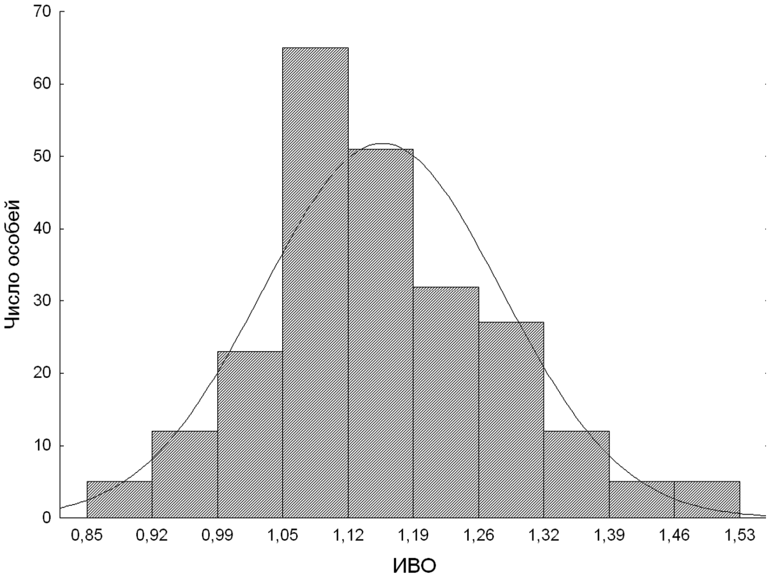


Рис. 48. Распределение значений ИВО (с базальной стороны) в выборке *Planorbarius* из оз. Малая Чича (n = 112). Приведена кривая нормального распределения

Заметим снова, что ни полное, ни даже частичное перекрывание облаков не является окончательным аргументом в пользу конспецифичности, как это хорошо показывает пример с тремя видами прудовиков, относящимися к разным родам – *Lymnaea* (*Omphiscola*) *glabra* (O.F. Müller, 1774), *Aenigmomphiscola europaea* Kruglov et Starobogatov, 1981 и *Ae. uvalievae* Kruglov et Starobogatov, 1981. Первые два из них, по данным Н. Д. Круглова и Я. И. Старобогатова (1981), по признакам раковины совершенно неотличимы, хотя резко различны по строению копулятивного аппарата. Виды рода *Aenigmomphiscola* отличаются между собой как по морфологическим (Круглов, Старобогатов, 1981), так и по генетическим признакам (Vinarski et al., 2011). Эти отличия прекрасно «улавливаются» методом главных компонент. Облака точек, соответствующие видам *L. glabra* и *Ae. europaea*, значительно перекрываются, в то время как точки, соответствующие особям *Ae. uvalievae*, кластеризуются в виде хорошо обособленного облака (рис. 49). Надежная идентификация видовой принадлежности *L. glabra* и *Ae. europaea* по раковине невозможна и требует изучения строения совокупительного органа.

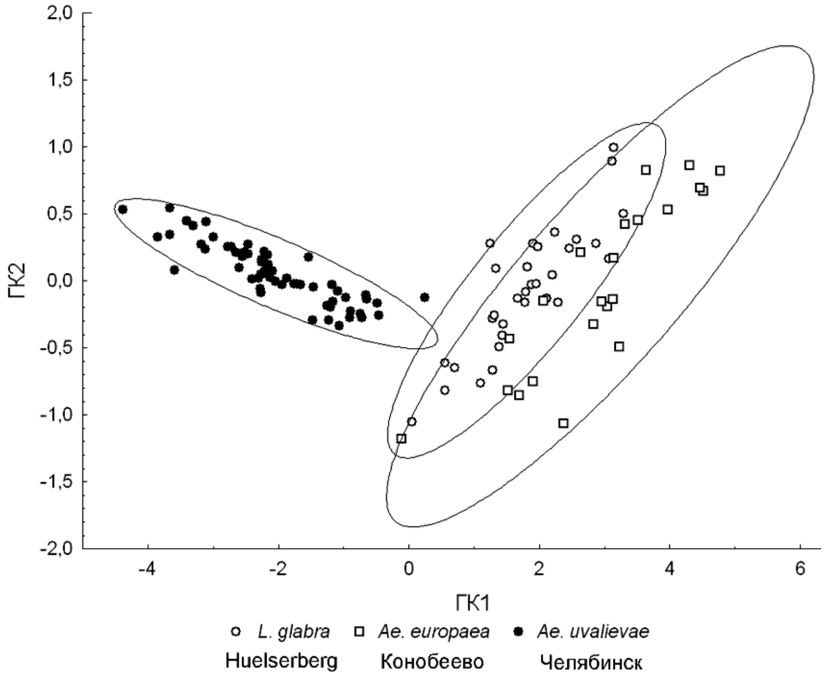


Рис. 49. Расположение особей *Ae. europaea, Ae. uvalievae* и *L. glabra* в пространстве двух первых ГК, которые объясняют 87,7 % общей изменчивости. Расшифровки названий местообитаний см. в приложении 1

Глава 5
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТАКСОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Из анатомических признаков в систематике пресноводных Pulmonata чаще всего используются признаки строения гениталий и радулы. Их сравнительная таксономическая ценность обсуждалась выше (раздел 2.2). В главе 5 представлены эмпирические данные об изменчивости ряда признаков мужской и женской половой системы Lymnaeiformes, а также – на материале близкородственных видов моллюсков – строения радулярного аппарата.

5.1. Индекс копулятивного аппарата (ИКА) и его изменчивость

Индекс копулятивного аппарата, рассчитываемый как соотношение длин препуциума и мешка пениса, является, пожалуй, самым популярным количественным признаком половой системы, используемым в систематике пресноводных Pulmonata преимущественно для разграничения близкородственных видов. Популярность этого индекса обусловлена как сравнительной простотой препарирования копулятивного аппарата (особенно у крупных форм), так и элементарной простотой расчетов. При этом авторы малакологических работ, где обсуждается и используется ИКА, нередко впадают в крайности в оценке его полезности. Одна из противоположных точек зрения представлена позицией Б. Хубендика (Hubendick, 1955: 458), согласно которому, совершенно «бессмысленно измерять различные части [копулятивного аппарата] и затем основывать сравнения [между видами] на значениях пропорций». Столь же скептически относится к полезности ИКА Р. Килиас (Kilias, 1992). Причиной указывается то, что пропорции копулятивного органа подвержены онтогенетическим и сезонным изменениям, а также зависят от избранного способа фиксации мягкого тела моллюска (Hubendick, 1955; Meier-Brook, 1976; Emberton, 1989). Ответом на эту критику стали работы К. Майер-Брука (Meier-Brook, 1983) и М. Яцкевич (Jackiewicz, 1996), в которых содержатся аргументы в пользу использования ИКА для целей систематики.

Противоположной крайностью можно считать приписывание определенным значениям ИКА фиксированных видоспецифичных значений, что приводит авторов (сознательно или неосознанно) к использованию таких значений как своего рода «эталонных». При этом изменчивость ИКА на внутри- и межпопуляционном уровнях обычно не анализируется. Естественно, что в таком случае разные авторы могут приводить неодинаковые значения индекса для одних и тех же видов. Например, М. Яцкевич (Jackiewicz, 1998) указывает значение ИКА для прудовика *Lymnaea glabra* равным 1, в то время как Н. Д. Круглов (2005) для того же вида дает значение 0,81. Это близкие величины, но оба автора не приводят никаких количественных данных об изменчивости ИКА, что неявно предполагает «эталонность» указанных величин.

Таким образом, для уяснения закономерностей изменчивости ИКА и перспектив его использования для целей таксономии и видовой диагностики необходимо рассмотреть вопрос об изменчивости этого индекса у разных видов пресноводных пульмонат и в разных аспектах (онтогенетическом, географическом и т. д.).

Внутрипопуляционная изменчивость. На внутрипопуляционном уровне ИКА оказался довольно изменчивым у представителей всех семейств легочных моллюсков (приложение 2). В большинстве случаев максимальное значение индекса в исследуемой выборке в 1,50–2,00 раза превышает минимальное значение. По значениям коэффициента вариации изменчивость ИКА в большинстве выборок можно оценить как среднюю (C_v от 10 до 20 %) или низкую ($C_v < 10$ %). Только в четырех выборках из 58 (6,9 %) выявлен высокий уровень изменчивости этого индекса ($C_v > 20$ %). Средние значения ИКА, определенные нами, в целом близки значениям, приводимым для соответствующих видов другими авторами (Стадниченко, 1990, 2004; Круглов, 2005; и др.), но это соответствие является лишь приблизительным. Например, для прудовика *Lymnaea fragilis* Н. Д. Круглов (2005) приводит среднее значение ИКА, равное 4,37 ± 0,31. У изученных нами выборок того же вида только в одном случае среднее значение индекса равно 4,37 (см. приложение 2).

Размах внутрипопуляционной изменчивости ИКА неодинаков в разных таксонах моллюсков. У прудовиков минимальные значения C_v отмечены у подродов *Corvusiana*, *Peregriana* и *Radix*, а максимальные – у подрода *Stagnicola*. Имеющиеся в нашем распоряжении данные не позволяют дать сколько-нибудь вероятное объяснение этим различиям.

В двух исследованных выборках обнаружены в заметном числе особи с нетипичными для вида значениями ИКА. В обоих случаях найдены моллюски с необычно длинными мешками пениса, что отражается в крайне низких значениях их ИКА. Так, в выборке *L. auricularia* из Новосибирского водохранилища наряду с типичными по этому признаку особями обнаружено 7 экземпляров с длинным мешком пениса, так что ИКА у них не превышает 0,61 (табл. 30). Такие же анатомически различимые внутривидовые морфы выявлены у *L. zazurnensis* из оз. Телецкое (см. табл. 30). Примечательно, что по строению раковины особи с нормальными и нетипично длинными мешками пениса никак не отличаются (рис. 50). Отсутствие различий подтверждает и статистический анализ (рис. 51). Раковины обеих морф не различаются достоверно ни по размерам, ни по числу оборотов, что не позволяет считать различия ИКА проявлением возрастной изменчивости.

Таблица 30

Внутрипопуляционный полиморфизм значений ИКА у Lymnaeidae

Вид (форма). В скобках – число вскрытых экз.	*Местообитание*	*Лимиты*	*Среднее ± σ*	*R**	*Cv*
L. auricularia, с длинным препуцимом (18)	Новосибирское водохр.	0,91–1,31	1,06 ± 0,10	1,44	9,4
L. auricularia, с коротким препуциумом (7)		0,34–0,61	0,52 ± 0,09	1,79	17,3
L. zazurnensis, с длинным препуциумом (43)	Оз. Телецкое	1,17–1,87	1,46 ± 0,19	1,60	13,0
L. zazurnensis, с коротким препуциумом (5)		0,78–1,03	0,89 ± 0,09	1,32	10,1

*R – соотношение максимального и минимального значений (см.: Яблоков, 1966).

Таким образом, можно предполагать факт внутрипопуляционного полиморфизма по пропорциям копулятивного органа у прудовиков. Насколько нам известно, это явление не описано в литературе, и причины его остаются невыясненными. Отдельные особи с аномальными значениями ИКА изредка обнаруживаются и у других видов прудовиков, таких как *L. ampullacea*, *L. fontinalis*, *L. lagotis*, *L. tumida*. Примечательно, что внутривидовой полиморфизм по ИКА обнаружен пока исключительно у лимнеид, относящихся к подродам *Peregriana* и *Radix*.

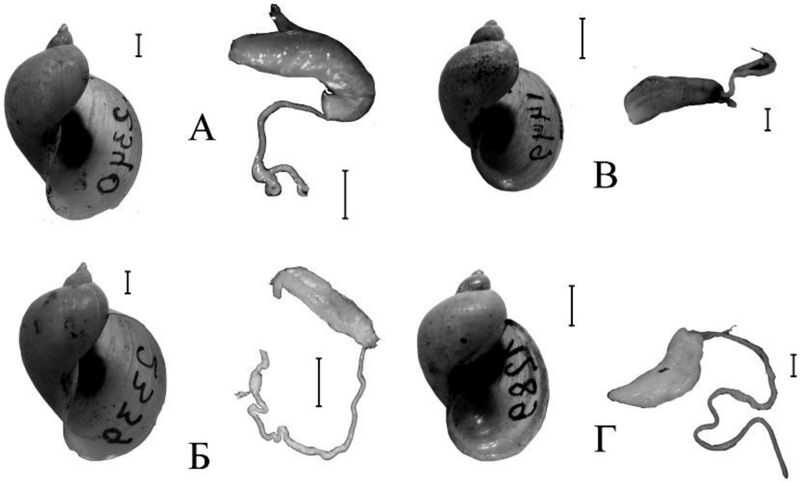


Рис. 50. Внутрипопуляционный полиморфизм по значениям ИКА у *L. auricularia* из Новосибирского водохранилища (А, Б) и *L. zazurnensis* из оз. Телецкое (В, Г): А, В – особи с типичными для вида пропорциями; Б, Г – особи с удлиненным мешком пениса. Масштабная линейка – 1 мм (раковины), 2 мм (гениталии)

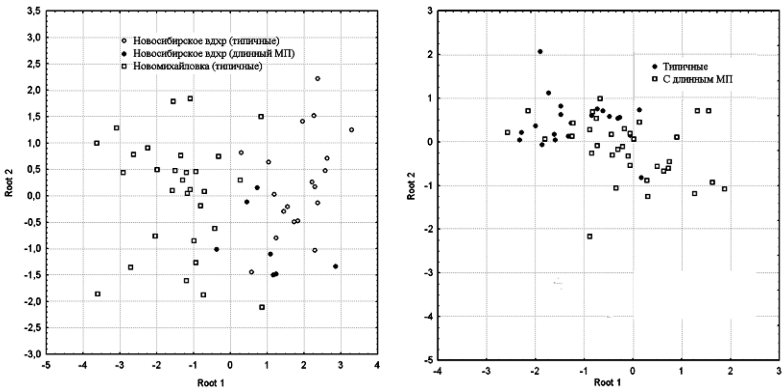


Рис. 51. Канонический анализ конхологических различий между типичными особями и особями с длинным мешком пениса у *L. auricularia* (слева) и *L. zazurnensis* (справа). Все особи образуют единое облако точек в многомерном пространстве (по: Vinarski, 2011)

Межпопуляционная изменчивость ИКА ещё более значительна. Для большинства изученных видов характерны сильные колебания значений индекса. Например, у *L. fragilis* в изученных нами выборках ИКА варьирует от 3,45 до 6,64; у *L. stagnalis* – от 2,86 до 5,90; у *L. terebra* – от 0,77 до 1,84 и т. д. (см. приложение 2). К. Шнибс и соавторы (Schniebs et al., 2011, 2013) изучали изменчивость ИКА у видов прудовиков подрода *Peregriana*, причем принадлежность особей к одному виду была подтверждена генетическими методами. По данным авторов, внутривидовые значения ИКА у *L. balthica* в Европе изменяются от 0,7 до 1,3, а у вида *L. peregra* (= *Radix labiata* auct.) – ещё сильнее: от 0,58 до 2,53.

Оценка достоверности различий средних значений ИКА между выборками (попарные сравнения с помощью критерия Стьюдента) показала, что у некоторых видов выборки из разных популяций достоверно не различаются по этому показателю (например, у *L. auricularia*), а у других видов процент достоверных различий между выборками составляет от 33,0 до 76,1 (табл. 31). Таким образом, популяции одного вида из разных мест обитания могут достоверно различаться по пропорциям копулятивного аппарата, хотя во всех случаях диапазоны изменчивости ИКА перекрываются (см. приложение 2).

Таблица 31

Оценка достоверности различий средних значений ИКА на внутривидовом уровне (использован t-критерий Стьюдента)*

Вид	*n**	*Доля попарных сравнений, в которых установлено достоверное различие средних ИКА, %*
L. auricularia	10	0
L. fragilis	36	33,3
L. saridalensis	21	76,1
L. terebra	45	60,0
P. planorbis	10	0

** Рассчитано по данным из работы Vinarski (2011).

** n – число попарных сравнений между выборками.

Тератологическая изменчивость. Подобно другим морфологическим признакам моллюсков, копулятивный аппарат Lymnaeiformes подвержен тератологической изменчивости, которая была изучена нами на материале двух видов прудовиков – *L. fragilis* и *L. stagnalis*.

Вскрыто 297 экз. из 12 местообитаний. Выявлены два типа аномалий в строении этого органа (рис. 52): 1) укороченный и вздутый на проксимальном конце препуциум, приобретающий булавовидную форму (в норме препуциум цилиндрический); 2) препуциум с продольными перетяжками, число которых может достигать 3–4.

Частота встречаемости этих аномалий изучалась на выборках из водоемов, расположенных в зонах радиоактивного загрязнения (Восточно-Уральский радиоактивный след, зона аварии на Чернобыльской АЭС, окрестности Семипалатинского ядерного полигона). Контролем служили выборки из районов, где загрязнения радионуклидами не было. Полученные данные (табл. 32) показывают, что частота аномалий копулятивного органа не связана с радиоактивным загрязнением, поскольку аномальные особи встречаются как в импактных, так и в контрольных водоемах, а в ряде местообитаний, расположенных в импактной зоне, аномалий вообще не было выявлено. Это хорошо согласуется с данными об отсутствии прямой взаимосвязи между радионуклидным загрязнением и тератологической изменчивостью раковины *Lymnaea* (см. раздел 4.5).

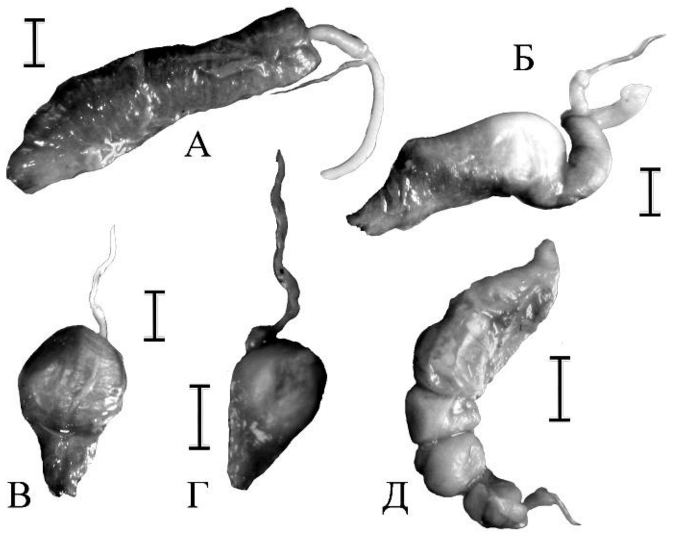


Рис. 52. Строение копулятивного аппарата *L. fragilis*:
А, Б – типичное для вида; В, Г – булавовидный препуциум;
Д – препуциум с перетяжками. Масштабная линейка – 2 мм

Можно выделить несколько причин, вносящих вклад в изменчивость ИКА на внутрипопуляционном и внутривидовом уровнях.

1. Возрастные изменения. Изменения пропорций копулятивного аппарата в онтогенезе у водных Pulmonata описаны неоднократно (Березкина, Старобогатов, 1988; Максимова, Солдатенко, 2004; Круглов, 2005). Например, у *Lymnaea* (*Stagnicola*) *atra* среднее значение ИКА возрастает от 0,55 до 0,91 (Березкина, Старобогатов, 1988). Подобные возрастные изменения прослеживаются и на нашем материале (рис. 53). Вероятно, они обусловлены аллометрическим характером роста совокупительного органа. Зависимость ИКА от относительного показателя возраста (высота раковины) является статистически достоверной (см. рис. 53). Однако в стадии половозрелости рост копулятивного органа становится изометрическим, так что соотношение длин препуциума и мешка пениса далее не изменяется (Максимова, Солдатенко, 2004).

Таблица 32

Частота встречаемости аномалий копулятивного органа у прудовиков из импактных и контрольных водоемов

Водоем (см. приложение 1)	Вид	n	Тип аномалии*	
			Булавовидный препуциум	Препуциум с перетяжками
Контрольные водоемы				
Большой Ишкуль	*L. stagnalis*	10	0 (0)	0 (0)
Вилино	*L. fragilis*	11	2 (18,2)	0 (0)
Омск	*L. fragilis*	26	0 (0)	0 (0)
Тобольск–2	*L. fragilis*	22	1 (4,5)	0 (0)
Шимолино	*L. fragilis*	26	0 (0)	2 (7,7)
	L. stagnalis	4	0 (0)	0 (0)
Бурла	*L. fragilis*	29	0 (0)	0 (0)
	L. stagnalis	3	0 (0)	0 (0)
Импактные водоемы				
Теча	*L. fragilis*	19	0 (0)	0 (0)
Кожаны	*L. fragilis*	25	2 (8,0)	2 (8,0)
	L. stagnalis	13	3 (23,1)	1 (7,7)
Новенькое	*L. fragilis*	25	0 (0)	1 (4,0)
Угловское	*L. fragilis*	20	1 (5,0)	0 (0)
Валовое	*L. stagnalis*	32	0 (0)	0 (0)
Кузнецово	*L. stagnalis*	32	0 (0)	0 (0)

*Дано число особей в выборке с аномалией данного типа (в скобках – доля в процентах).

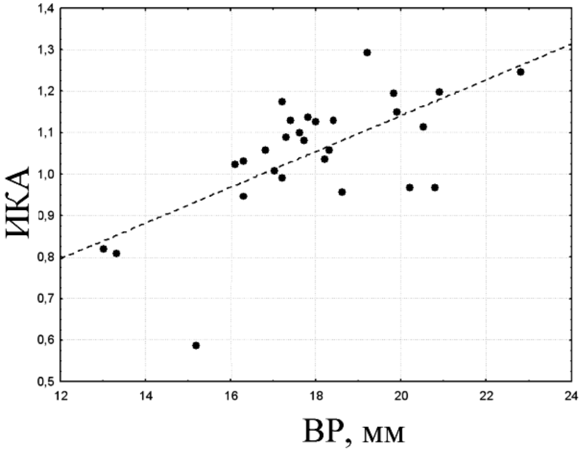


Рис. 53. Зависимость ИКА от высоты раковины у *L. auricularia* из оз. Кузнецово, Алтайский край. $r_S = 0{,}57$, $p = 0{,}001$ (ориг.)

2. Географическая изменчивость. По крайней мере у одного вида лимнеид (*L. terebra*) межпопуляционные различия средних значений ИКА могут быть обусловлены географическим фактором. Установлено, что пропорции копулятивного аппарата в популяциях этого вида в Западной Сибири достоверно изменяются с широтой местности, поэтому ИКА сокращается в северном направлении (рис. 54). Это прослеживается как при анализе отдельных выборок, так и при использовании средних значений по широтным интервалам (табл. 33). У других видов *Lymnaea*, исследованных в этом отношении, широтная изменчивость ИКА не выявлена (см. табл. 33).

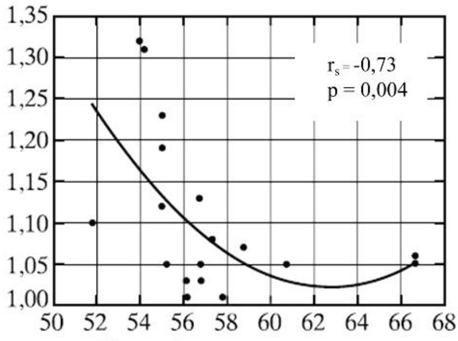


Рис. 54. Зависимость значений ИКА *L. terebra* от географической широты местности в Западной Сибири. Каждая точка соответствует среднему значению в отдельной выборке. Приведено значение коэффициента корреляции Спирмена

Таблица 33

Значения коэффициентов корреляции (r_S) между значениями ИКА и географической широтой местности у некоторых видов Lymnaeidae в Западной Сибири*

Вид	Среднее значение ИКА	Максимальное значение ИКА
Lymnaea fragilis, ШИ**	–0,17 (0,67)	–0,38 (0,31)
L. fragilis, ОМ	–0,30 (0,40)	–0,57 (0,09)
L. saridalensis, ШИ	–0,18 (0,70)	–0,02 (0,97)
L. saridalensis, ОМ***	0,46 (0,11)	–0,15 (0,63)
L. terebra, ШИ	**–0,84 (0,004)**	**–0,80 (0,004)**
L. terebra, ОМ	**–0,57 (0,01)**	**–0,73 (0,0005)**

* Достоверные значения r_S выделены полужирным.
** ШИ – широтные интервалы.
*** ОМ – отдельные местообитания.

Непосредственным механизмом географической изменчивости ИКА у *L. terebra* является клинальное уменьшение размеров препуциума в северном направлении (зависимость достоверна: r_S = –0,58, p = 0,01), в то время как размеры мешка пениса с широтой никак не коррелируют (r_S = –0,09; p = 0,72).

У другого вида лимнеид, *L. balthica*, значения ИКА увеличиваются в долготном направлении. Особи данного вида из Центральной и Восточной Европы (Германия, Европейская Россия) имеют значительно более низкие значения ИКА, чем особи из Сибири (табл. 33). Корреляция между долготой и ИКА достоверна (r_S = 0,80; p = 0,002), однако этот результат нельзя считать окончательным ввиду того, что некоторые из изученных выборок представлены очень малым числом особей.

Таблица 34

Средние значения ИКА в выборках *L. balthica* из водоемов Европы и Сибири

Страна, местообитание, число вскрытых особей (в скобках)	Долгота	Среднее значение ИКА*
Германия, Гамбург (10)	10º 00´	1,00 (0,69–1,24)
Германия, Саксония, оз. Хертазее (6)	12º 44´	1,17 (0,91–1,51)
Германия, Саксония, ручей Кранихбах (5)	12º 44´	1,12 (0,99–1,38)
Россия, Псковская обл., р. Плисса (3)	29º 53´	1,29 (1,21–1,34)

Окончание таблицы 34

Страна, местообитание, число вскрытых особей (в скобках)	Долгота	Среднее значение ИКА*
Россия, Удмуртия, р. Убыть (12)	52º 28´	1,27 (1,00–1,67)
Россия, Омская обл., пойма р. Иртыш (8)	73º 00´	1,37 (0,96–1,76)
Россия, Алтайский край, р. Бурла (15)	78º 14´	1,78 (1,47–2,26)
Россия, Новосибирская обл., оз. Малая Чича (12)	78º 35´	1,22 (0,98–1,66)
Россия, Алтайский край, оз. Кабанье (4)	78º 46´	1,36 (1,16–1,59)
Россия, Алтайский край, залив р. Кулунда у Шимолино (23)	80º 00´	1,71 (1,18–2,29)
Россия, Алтайский край, р. Склюиха (20)	81º 13´	1,38 (1,05–1,88)
Россия, Иркутская обл., залив р. Киренга (3)	108º 06´	1,50 (1,36–1,58)

* В скобках даны минимальное и максимальное значения ИКА в выборке.

Рассмотрим несколько вероятных причин, обуславливаюших широтно или долготно ориентированные тренды изменения ИКА.

Согласно Г. Арнквисту (Arnquist, 1997), все гипотезы, выдвинутые для объяснения изменчивости гениталий животных, можно разделить на три группы:

– гипотезы «ключа-и-замка», предполагающие, что «видоспецифичные гениталии возникают путем отбора на прекопулятивную репродуктивную изоляцию (т. е. на избегание гибридизации), поэтому мужские половые органы эволюционируют к видоспецифичному, инвариантному и уникальному (“ключ”) строению, чтобы полностью соответствовать женским гениталиям (“замку”)» (Arnquist, 1997: 367). Гипотезы этого типа предсказывают, что признаки строения половых органов должны варьировать независимо от признаков других функциональных систем организма, например от размеров и пропорций тела животных;

– плейотропные гипотезы, которые постулируют, что «эволюция половых органов есть непрямой результат эволюции генетически скоррелированных с ними признаков» (Arnquist, 1997: 367). Это означает, что внутри- и межвидовые различия в морфологии гениталий в значительной степени являются селективно нейтральными (Майр, 1968), а их изменчивость есть не что иное, как побочный продукт изменчивости других признаков. Подобные гипотезы предполагают, что эволюция гениталий (а также формирование географических клин) возникает вследствие накопленного плейотропного действия генов, кодирующих как признаки половых органов, так и другие морфоструктуры. Поскольку строение половых органов признается неадаптивным, они вряд ли подвержены действию тех же селективных факторов, что и другие признаки фенотипа (Bond et al., 2003);

– гипотезы полового отбора, увязывающие эволюцию и изменчивость гениталий с неслучайным репродуктивным успехом самцов. Половой отбор выражается во взамосвязи между строением половых органов самца и количеством оплодотворенных им яйцеклеток (Arnquist, 1997).

По нашему мнению, географическая изменчивость пропорций копулятивного аппарата *L. terebra* хорошо соответствует плейотропной гипотезе и вряд ли может быть объяснена двумя оставшимися. Нельзя указать пространственно ориентированный селективный фактор в Западной Сибири, который мог бы вызвать клинальное сокращение размеров препуциума этого вида в северном направлении. Вероятно, это сокращение является следствием общего сокращения размеров тела моллюсков в Западной Сибири (см. раздел 4.4). Корреляционный анализ выявляет слабую, но статистически значимую связь между размерами раковины и копулятивного органа у прудовиков (рис. 55), в то время как гипотеза «ключа-и-замка» предполагает, что размеры гениталий не скоррелированы с размерами тела животных. Стабильность размеров мешка пениса может быть связана с тем, что сокращение их ниже определенной величины сказывается на функциональности органа (например, на успешности копуляции).

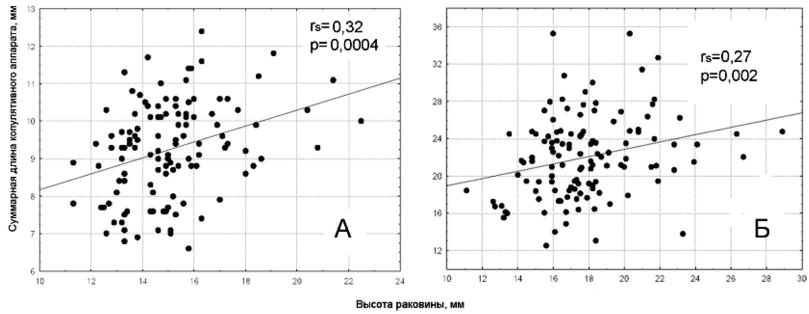


Рис. 55. Зависимость размера копулятивного аппарата от высоты раковины у *L. terebra* (А) и *L. saridalensis* (Б) из водоемов Западной Сибири. Приведены значения коэффициента корреляции Спирмена. По: Vinarski, 2009 (с изменениями)

Все версии гипотезы полового отбора также должны быть отвергнуты. Во-первых, все водные легочные моллюски являются гермафродитами, способными к автогамии даже в присутствии потенциальных половых партнеров (Березкина, Старобогатов, 1991; Jordaens et al., 2007). Частота самооплодотворения неодинакова у разных видов; некоторые пресноводные пульмонаты размножаются преимущественно автогамным путем, другие – облигатные аллогамы, у третьих встречаются оба способа оплодотворения (Jordaens et al., 2007). К примеру, речная чашечка (*Ancylus fluviatilis*) производит большую часть потомства путем самооплодотворения, даже если аллосперма доступна (Städler et al., 1993). У прудовиков усредненная частота автогамии при разведении в лаборатории составляет около 40 % (Березкина, Старобогатов, 1988), поэтому сильное селективное давление на морфологию мужских гениталий вследствие полового отбора представляется маловероятным. Кроме того, в эксперименте прудовики не проявляют никаких признаков ассортативного скрещивания, то есть прекопулятивного выбора полового партнера (Koene et al., 2008), и, скорее всего, это же характерно и для естественных условий[24]. Поскольку направленный выбор партнера для скрещивания является одним из базовых положений гипотезы полового отбора (Hosken, Stockley, 2004), она вряд ли может быть приложима к объяснению географической изменчивости пропорций копулятивного аппарата.

Таким образом, клинальная изменчивость ИКА у *L. terebra* – это результат сокращения величины препуциума в северном направлении, в то время как размер мешка пениса остается практически неизменным. Изменение коэффициентов аллометрических уравнений с широтой характерно и для географической изменчивости формы раковины, которая определяется аналогичным механизмом (Терентьев, 1970а).

3. Паразитарная инвазия. Как отмечено выше (см. раздел 2.2), воздействие личинок трематод на половую систему моллюсков нередко выражается в явлении паразитарной кастрации – частичного или полного разрушения некоторых частей половой системы, включая и совокупительный орган. Впрочем, подобный эффект можно рассматривать как крайне негативный результат взаимоотношений в системе «паразит – хозяин». Во многих случаях инвазия трематодами не приводит к явному подавлению репродуктивной функции, хотя и оказывает некоторое воздействие на размеры и пропорции копулятивного аппарата.

[24] Однако у некоторых групп наземных легочных моллюсков явление полового отбора, вероятно, встречается (Schilthuizen, 2003).

Воздействие заражения личинками трематод на ИКА изучено нами на материале вида *Anisus* (*Gyraulus*) *stroemi*, который выступает как первый промежуточный хозяин трематоды *Quinqueserialis quinqueserialis* (Barker et Laughlin, 1911)[25]. Дефинитивным хозяином этого вида является ондатра (*Ondatra zibethica*). Сравнивались размеры и пропорции копулятивного аппарата моллюсков, свободных от инвазии, а также с разной интенсивностью зараженных личинками трематод[26]. Вскрытые моллюски просматривались визуально, и степень их инвазированности определялась в баллах (0 баллов – отсутствие личинок; 1 балл – умеренная инвазия; 2 балла – средняя инвазия; 3 балла – сильная инвазия). Использованы сборы *A. stroemi* из двух регионов – бассейна реки Большой Юган (Западная Сибирь) и прибрежно-соровой зоны озера Байкал (дельта реки Селенги и Чивыркуйский залив).

Число вскрытых особей из озера Байкал составило 58 экз. Незараженные моллюски из двух пунктов (Селенга, Чивыркуй) достоверно не отличались между собой по значениям ИКА (t_{st} = –0,03; p = 0,97) и были объединены для расчетов в одну группу (n = 23). Среднее значение ИКА в ней составило 0,71 ± 0,10. Значения ИКА в этой группе варьируют от 0,54 до 0,93 и близки значениям ИКА, приведенным в статье с переописанием вида *A. stroemi* (Glöer, Vinarski, 2009).

Все особи, у которых была установлена инвазия трематодами, обладали нормально развитыми копулятивными аппаратами. Не удалось наблюдать никаких признаков редукции совокупительного аппарата, например, в виде сокращения его размеров или недоразвития отдельных его частей. На то, что инвазия трематодами не обязательно оказывает эффект полной «кастрации» хозяина, указывает и тот факт, что при лабораторном содержании некоторые из зараженных особей (14,6 %) успешно отложили синкапсулы.

Однако пропорции копулятивного аппарата у зараженных улиток оказались измененными по сравнению с незараженными особями. Инвазированные особи как из Чивыркуйского залива, так и из дельты Селенги имели средние значения ИКА достоверно ниже, чем у особей, свободных от инвазии (рис. 56). Кроме того, внутригрупповой размах изменчивости у зараженных катушек оказался значительно выше, чем

---

[25] Исследование проведено совместно с аспиранткой Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Улан-Удэ) И. И. Шишмаревой.

[26] Термин «интенсивность» употребляется здесь не в строгом значении и не связан с вычислением показателя интенсивности инвазии, применяемого в паразитологических исследованиях и определяемого как абсолютное число особей паразитов на одну особь хозяина.

у интактных. Значения ИКА варьировали у них почти в три раза – от 0,32 до 0,95[27]. Это гораздо выше, чем у незараженных животных, где максимальное и минимальное значения индекса отличались в 1,72 раза. Коэффициент вариации ИКА у зараженных особей составил 32,8 % против 12,5 % у незараженных. Это очень высокое значение, превышающее все зафиксированные ранее внутрипопуляционные значения у разных видов пресноводных Lymnaeiformes (см. приложение 2).

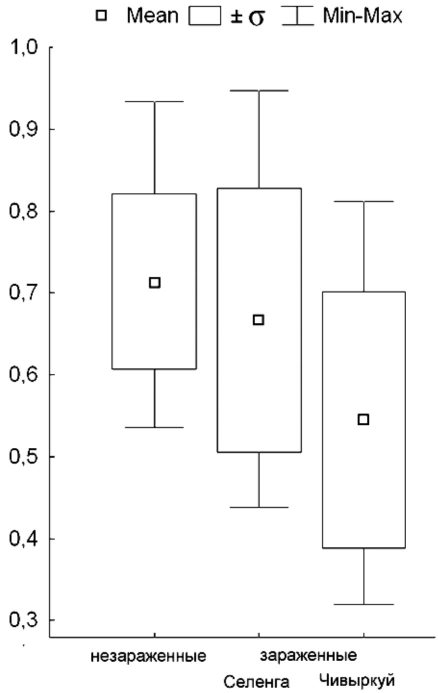


Рис. 56. Значения ИКА у инвазированных и интактных особей *A. stroemi* из прибрежно-соровой зоны оз. Байкал

При этом достоверная взаимосвязь между между величиной ИКА и степенью инвазированности моллюсков личинками трематод не выявлена (рис. 57), хотя прослеживается слабая тенденция к снижению ИКА с возрастанием интенсивности инвазии.

---

[27] У одной из зараженных особей обнаружен очень короткий мешок пениса, что привело к увеличению ИКА до 1,25. Однако этот моллюск был заражен трематодами, не относящимися к виду *Q. quinqueserialis*, поэтому в расчеты данные по нему не вошли.

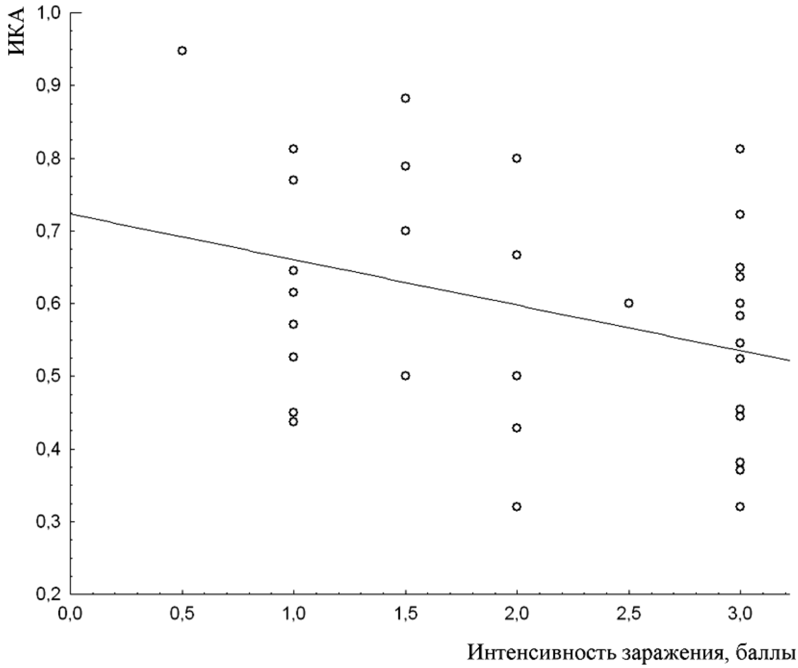


Рис. 57. Зависимость значений ИКА от степени инвазированности моллюсков личинками трематод. Корреляция статистически незначима ($r_S = -0{,}29$; $p = 0{,}11$)

В выборке *A. stroemi* из окрестностей поселка Угут ($n = 20$), использованной для сравнения, большинство особей (17) оказались свободны от инвазии. Среднее значение ИКА для этой группы незараженных моллюсков составило 0,67 ± 0,06 (лимиты 0,57–0,75), что достоверно не отличается от среднего ИКА у незараженных катушек из озера Байкал ($t_{st} = 1{,}45$; $p = 0{,}16$). Коэффициент вариации также невелик: 8,9 %. Три особи оказались заражены личинками трематод с невысокой интенсивностью (1 балл). Значения ИКА у них колебались от 0,45 до 0,65, что заметно ниже, чем у незараженных моллюсков. Таким образом, результаты изучения этой выборки соответствуют результатам, полученным при изучении байкальских катушек.

Итак, несмотря на то, что в исследованном нами случае влияние личинок трематод на организм моллюска не выражается в паразитарной кастрации и, видимо, не снижает кардинально репродуктивный потенциал популяции хозяев, налицо определенное «расшатывающее» воздействие инвазии на процесс формирования копулятивного аппарата. Повышенный размах изменчивости ИКА в выборке зараженных моллюсков может указывать на нарушение параметров «нормальных» для вида аллометрических уравнений, описывающих рост совокупительного органа в онтогенезе. Разнонаправленность изменчивости ИКА в группе зараженных катушек заставляет предполагать, что воздействие паразита носит скорее хаотический характер и не выражается в общей для вида реакции на инвазию.

Степень универсальности выявленного эффекта и конкретные механизмы (физиологические, биохимические) воздействия личинок трематод на рост и развитие совокупительного аппарата нуждаются в дальнейшем изучении.

4. Различные способы фиксации мягкого тела. К. Эмбертон (Emberton, 1989) на примере наземного моллюска *Ningbingia dentiens* Solem, 1985 показал зависимость мерных признаков (включая диагностически значимые промеры отделов половой системы) от степени ретракции тела животного в раковину во время фиксации. Показано, что при этом разные особи в неодинаковой степени сокращают тело, что обусловлено различной работой отдельных мускулов. Это служит очевидным источником изменчивости диагностически значимых признаков гениталий. Можно, таким образом, говорить об искусственной изменчивости, или изменчивости артефакта. Для сокращения влияния этого фактора можно порекомендовать использование как можно более однородных условий фиксации (единообразие времени, места, типа фиксирующей жидкости и её концентрации). В литературе предложены различные химические вещества (хлоралгидрат, нембутал, пентобарбитал, ментол, хлороформ, эфир и т. п.) для наркотизации моллюсков перед фиксацией, что, предположительно, способствует расслаблению мягких тканей и облегчает вскрытие (Meier-Brook, 1976, 1983; Barker, 1981; Kunigelis, Saleuddin, 1984; Стадниченко, 2006). Однако нельзя исключать, что при этом разные типы тканей будут релаксированы в разной степени, что повлияет на измеряемые пропорции.

5. Физиологическое состояние животного. Хотя сезонные изменения значений ИКА у водных Pulmonata не обнаружены (Березкина, Старобогатов, 1988), физиологические различия в организме моллюска на разных стадиях репродуктивного цикла могут влиять на пропорции копулятивного органа. Так, положение препуциального органа в препуциуме у видов рода *Planorbarius* зависит от физиологического состояния животного (степень готовности к совокуплению), что влияет на величину ИКА (Максимова, Яковлева, 1991; Максимова, Солдатенко, 2004).

6. Погрешность измерения. Значения ИКА являются крайне чувствительными даже к небольшим (и вполне допустимым в метрологической практике) погрешностям измерения, обусловленным субъективным фактором. Рассмотрим гипотетический пример. Измеряются пропорции копулятивного аппарата особи *Lymnaea fragilis*, у которой препуциум имеет длину 10 мм, а мешок пениса – 2,3 мм (ИКА в этом случае равен 4,30). При этом даже очень малая ошибка измерения последней величины (±0,3 мм) оказывает существенное влияние на значения ИКА (табл. 35). Ошибка измерения, равная 0,6 мм, приводит к изменению ИКА в 1,3 раза (от 3,85 до 5,00).

Самым простым, хотя и трудоемким способом, позволяющим сократить влияние погрешности измерений на результаты, является выполнение одного и того же промера в нескольких повторностях (3–5 раз), а затем вычисление среднего арифметического значения, которое и используется в расчетах ИКА.

Таблица 35

Возможные изменения ИКА вследствие погрешности измерения (объяснение в тексте)

Длина препуциума, мм	Длина мешка пениса, мм	ИКА
10,0	2,0	5,00
	2,1	4,76
	2,2	4,55
	2,3	**4,30**
	2,4	4,17
	2,5	4,00
	2,6	3,85

Межвидовая изменчивость. Близкородственные виды моллюсков достоверно различаются по средним значениям ИКА, но хиатус по значениям этого индекса, как правило, отсутствует. Это проявляется как при сопоставлении синтопических выборок двух видов (табл. 36), так и в том случае, когда данные по всем особям из всех выборок объединены в один массив данных. Например, у *L. auricularia* минимальное значение ИКА составляет 0,91, в то время как у близкого вида *L. parapsilia* максимальное значение индекса равно 0,96. Таким образом, имеется небольшое перекрывание между диапазонами изменчивости ИКА данных видов (рис. 58), так что 17,6 % особей попадают в промежуточную зону (0,91 ≤ ИКА ≥ 0,96), и их видовая принадлежность не может быть однозначно определена, исходя из пропорций копулятивного аппарата. Ещё более велика зона перекрывания между видами *L. fragilis* и *L. stagnalis* (рис. 59). Хотя средние значения ИКА в объединенных выборках достоверно различаются (см. табл. 36), число особей, попадающих в зону перекрывания, составляет 89,2 % (!)

Не удалось обнаружить достоверных различий по значениям ИКА между несколькими близкородственными видами подрода *Peregriana* – *L. ampullacea, L. balthica* и *L. ovata*, относящимися к секции *Ampullaceana* Servain, 1881, а также между видами *L. fontinalis* и *L. lagotis* из секции *Bouchardiana* Servain, 1881 (см. табл. 36). Два других вида последней секции, *L. fontinalis* и *L. tumida*, хорошо различающиеся по форме раковины (у первого она овально-яйцевидная, у второго – уховидная), достоверно различаются и по пропорциям копулятивного аппарата в условиях совместного обитания (см. табл. 36).

Таблица 36

Значения ИКА у близкородственных видов Lymnaeidae*

Вид (в скобках – число особей)	Местообитание**	Лимиты значений ИКА	Среднее значение ИКА ± σ	t (p)***
L. auricularia (40)	Новомихайловка	0,93–1,39	1,10 ± 0,12	**–7,02 (0,000)**
L. psilia (40)		0,70–0,96	0,86 ± 0,06	
L. auricularia (117)	Все местообитания	0,91–1,41	1,09 ± 0,11	**16,4 (0,000)**
L. psilia (53)		0,62–0,96	0,82 ± 0,09	
L. fontinalis (30)	Чернолучье	1,02–1,72	1,30 ± 0,18	**–10,3 (0,000)**
L. tumida (30)		1,58–2,24	1,85 ± 0,17	
L. fragilis (350)	Все местообитания	3,45–6,90	4,62 ± 0,65	**8,77 (0,000)**
L. stagnalis (146)		2,37–5,92	3,99 ± 0,87	
L. fontinalis (62)	Все местообитания	1,02–1,73	1,33 ± 0,21	–1,32 (0,19)
L. lagotis (46)		0,98–1,79	1,38 ± 0,21	
L. ampullacea (50)	Все местообитания	0,92–2,29	1,44 ± 0,35	–0.95 (0,34)
L. balthica (123)		0,85–2,87	1,50 ± 0,44	
L. ampullacea (50)	Все местообитания	0,92–2,29	1,44 ± 0,35	–1,64 (0,10)
L. ovata (35)		0,85–2,11	1,56 ± 0,35	
L. balthica (123)	Все местообитания	0,85–2,87	1,50 ± 0,44	–0,79 (0,43)
L. ovata (35)		0,85–2,11	1,56 ± 0,35	

* Достоверность различий оценена с помощью t-критерия Стьюдента.

** Данные о водоемах приведены в приложении 1.

*** Достоверные значения t выделены полужирным.

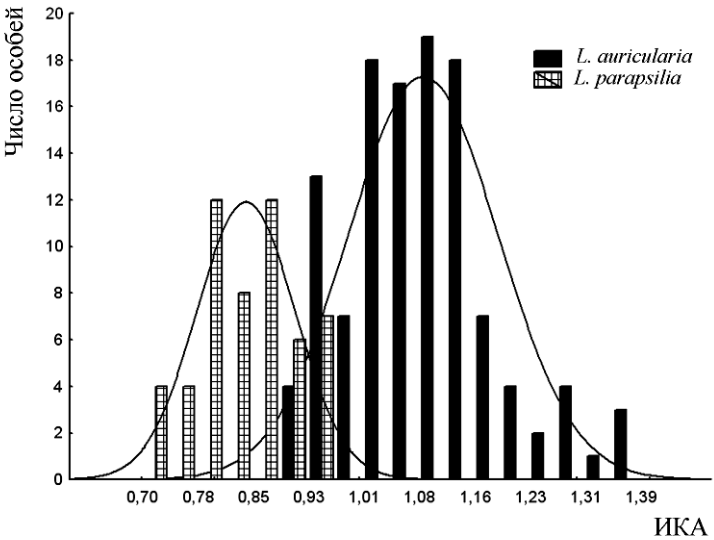


Рис. 58. Распределение значений ИКА у *L. auricularia* и *L. parapsilia*. Объединены особи из всех выборок каждого вида

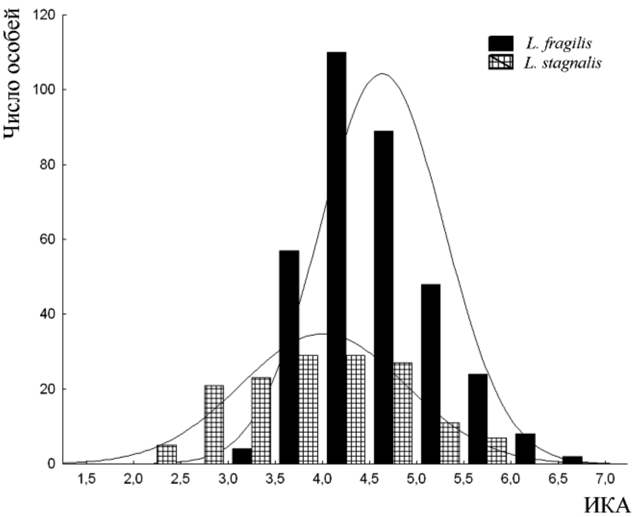


Рис. 59. Распределение значений ИКА у *L. fragilis* и *L. stagnalis*. Объединены особи из всех выборок каждого вида

Таким образом, эффективность применения ИКА для разграничения близких видов оказывается ограниченной. Размах внутривидовой изменчивости этого индекса велик (см. приложение 2), а отсутствие хиатуса не дает возможности однозначного определения видовой принадлежности отдельно взятой особи. Надежное видовое определение возможно только при учете признаков раковины, а также при использовании более или менее крупных выборок моллюсков. Это справедливо не только для лимнеид, но и для других семейств водных Pulmonata. Наши результаты полностью согласуются с выводами, полученными ранее при изучении изменчивости ИКА моллюсков рода *Bulinus* (Stiglingh et al., 1962). Было установлено, что индекс «варьирует так значительно в каждой из выборок, что соотношение, полученное на одной особи, невозможно использовать ни для характеристики вида, ни для идентификации отдельно взятого экземпляра» (Stiglingh et al., 1962: 103). Однако средние выборочные значения ИКА, по нашему мнению, вполне пригодны для характеристики отдельных видов и, при учете данных по строению раковины, служат важным средством видовой идентификации моллюсков. В первую очередь это справедливо применительно к выборкам из синтопических популяций.

5.2. Изменчивость признаков женской половой системы

Г. Арнквист (Arnquist, 1997, 1998) отмечает, что мужские гениталии у беспозвоночных, как правило, более изменчивы, чем женские, быстрее эволюционируют и несут больше таксономически значимых признаков. У легочных гастропод более высокий уровень изменчивости органов мужского отдела половой системы по сравнению с органами женскими обнаружен у наземных моллюсков рода *Leptaxis* (Jordaens et al., 2009). Однако аналогичных данных для представителей Lymnaeiformes в доступной нам литературе нет.

Из признаков женской половой системы в систематике Lymnaeiformes чаще всего используются форма и размеры семяприемника, длина протока семяприемника и провагины (см. рис. 11). Эти признаки применяются для построения системы как на видовом, так и на надвидовом уровне, например, при разграничении подродов рода *Lymnaea* (Kruglov, Starobogatov, 1993).

Уровень изменчивости размеров и пропорций семяприемника и провагины, выявленный нами у лимнеид, примерно соответствует уровню изменчивости копулятивного аппарата. На это указывают как размах абсолютных значений признаков внутри выборок (табл. 37), так и близкие значения коэффициентов вариации (табл. 38). Практически во всех случаях изменчивость характеризуется как низкая или средняя, исходя из значений C_V. Следует отметить внутривидовую стабильность средних значений индекса ШПС/ДПС у *L. fragilis* (см. табл. 37). Эти данные не позволяют утверждать, что изменчивость признаков мужской половой системы у прудовиков выше, чем признаков женской.

Таблица 37

Изменчивость длины провагины (ДП), протока семяприемника (ДПС) и ширины семяприемника (ШПС) у Lymnaeidae

Вид, местообитание*, объем выборки	ДП, мм	ДПС, мм	ШПС, мм	ШПС/ ДП	ШПС/ ДПС
L. fragilis, Тобольск–2 (23)	5,3–8,4** / 6,7±0,8	6,3–13,8 / 9,2±2,0	1,8–3,2 / 2,4±0,4	0,25–0,51 / 0,36±0,07	0,08–0,46 / 0,28±0,08
L. fragilis, Кожаны (25)	6,4–10,6 / 8,2±1,2	8,4–13,4 / 10,8±1,4	2,2–3,6 / 2,8±0,4	0,25–0,48 / 0,36±0,06	0,21–0,34 / 0,27±0,04
L. fragilis, Омск (26)	6,3–8,3 / 7,2±0,6	8,6–10,8 / 9,7±0,6	2,1–3,5 / 2,6±0,3	0,29–0,46 / 0,36±0,05	0,23–0,32 / 0,27±0,03
L. fragilis, Теча (19)	6,3–7,9 / 6,9±0,5	8,6–11,2 / 9,7±0,9	2,4–3,1 / 2,7±0,3	0,37–0,46 / 0,42±0,03	0,26–0,34 / 0,30±0,03
L. stagnalis, Челябинск (10)	6,3–8,8 / 7,4±0,8	8,3–10,1 / 9,1±0,7	2,2–2,9 / 2,6±0,3	0,32–0,40 / 0,36±0,03	0,25–0,31 / 0,27±0,02
L. auricularia, Тобольск (15)***	4,5–8,1 / 6,7±1,2	2,8–6,5 / 4,7±1,4	2,0–4,8 / 3,2±0,9	0,33–0,68 / 0,48±0,11	0,52–0,89 / 0,69±0,09
L. balthica, Склюиха (20)***	–	1,5–3,3 / 2,4±0,5	1,5–2,5 / 1,7±0,4	–	0,61–0,85 / 0,71±0,07

* Информация о местообитаниях дана в приложении 1.

** В числителе – диапазон изменчивости признака, в знаменателе – среднее значение ± σ.

*** У *L. auricularia* и *L. balthica* вместо протока семяприемника измерялась длина семяприемника (ДСП).

Высокая степень межпопуляционной изменчивости размеров и формы семяприемника установлена на материале вида *L. balthica* из водоемов Западной Европы (рис. 60). Принадлежность изученных особей к одному виду подтверждена генетически (Schniebs et al., 2011). Относительно постоянной у *L. balthica* остается только длина протока семяприемника, в то время как форма семяприемника варьирует от почти округлой до мешкообразной. При этом на внутрипопуляционном уровне соотношение ширины и длины семяприемника варьирует значительно меньше (см. табл. 37, 38).

Таблица 38

Коэффициенты вариации признаков мужской и женской половой системы Lymnaeidae, %

Вид, местообитание	Признак (индекс)				
	ДП	ДПС	ШС	ИКА	ШПС/ДП
L. fragilis, Тобольск–2	11,9	21,7	16,7	9,5	19,4
L. fragilis, Кожаны	14,6	13,0	14,3	9,9	16,7
L. fragilis, Омск	8,3	6,2	11,5	12,5	13,9
L. fragilis, Теча	7,2	9,3	11,1	12,0	7,1
L. stagnalis, Челябинск	10,8	7,7	11,5	15,1	8,3
L. auricularia, Тобольск	17,9	29,8	28,1	9,6	13,0
L. balthica, Склюиха	–	20,8	23,5	15,9	9,9
В среднем:	**11,8**	**15,5**	**16,7**	**12,1**	**12,6**

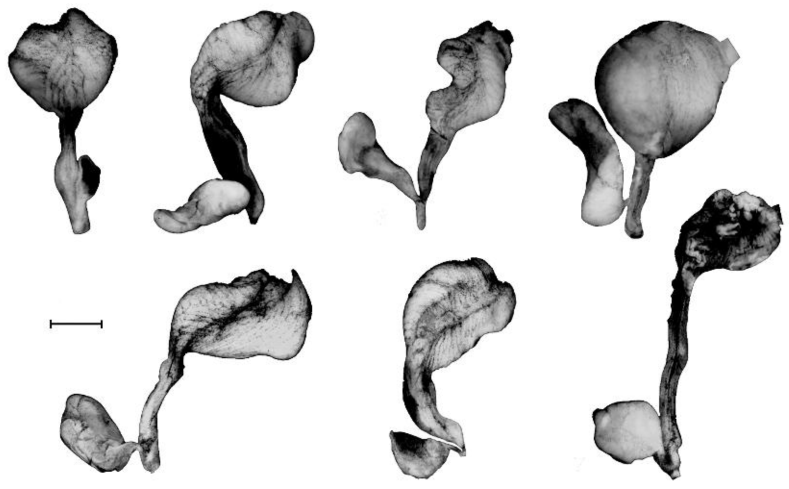


Рис. 60. Внутривидовая изменчивость формы и размеров семяприемника у *L. balthica* из водоемов Западной Европы (по: Schniebs et al., 2011, с изменениями). Масштабная линейка – 1 мм

5.3. Изменчивость радулярного аппарата

Изучение изменчивости радулярного аппарата Lymnaeidae подтвердило неоднократно высказанное в литературе убеждение о низкой таксономической значимости признаков радулы для построения системы на видовом уровне (Hubendick, 1954; Шилейко, 1972; Круглов, 2005).

Так, не удалось обнаружить различий в строении и форме зубов радулы у представителей как разных подродов, так и разных родов лимнеид. Например, радула видов *Aenigmomphiscola* не имеет никаких качественных отличий от радулы вида *Lymnaea* (*Omphiscola*) *glabra*. У представителей обоих таксонов центральный зуб имеет два зубчика, резко различающихся по размеру, а латеральные зубы несут по три зубчика, из которых крайний отличается от остальных небольшими размерами (рис. 61).

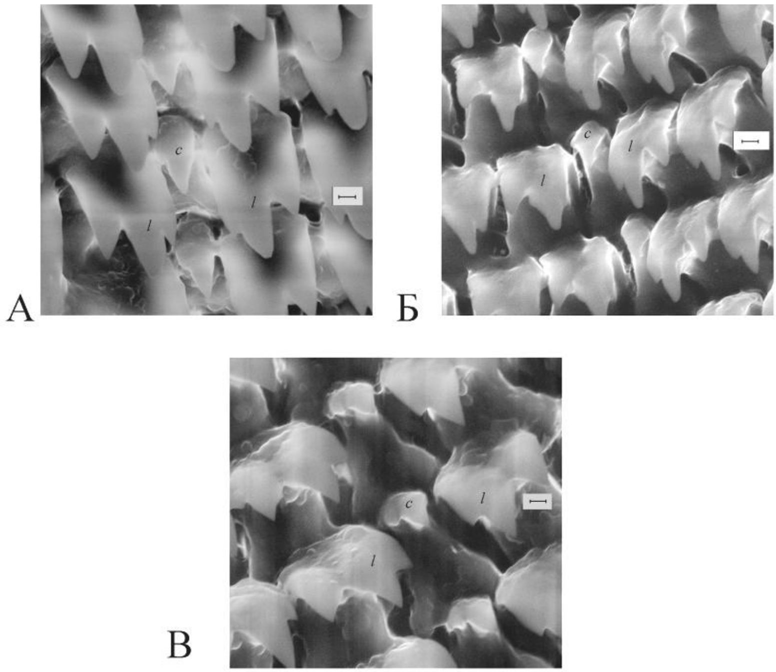


Рис. 61. Строение центрального и латеральных зубов радулы *Aenigmomphiscola kazakhstanica* (А), *Ae. europaea* (Б) и *Lymnaea glabra* (В): c – центральный зуб; l – латеральные зубы. Масштабная линейка – 2 мкм (по: Vinarski et al., 2011)

Отсутствуют значимые различия в строении радулы у пары близких видов *L. fragilis* и *L. stagnalis*. У обоих видов центральный зуб монокуспидный, а латеральные зубы несут три зубчика, из которых внешний настолько мал, что бывает очень слабо заметен (рис. 62, В, Г). Аналогичное строение имеют зубы подвидов *L. taurica taurica* и *L. t. kazakensis*, относящихся, по Н. Д. Круглову (2005), к другому подроду (*Corvusiana*).

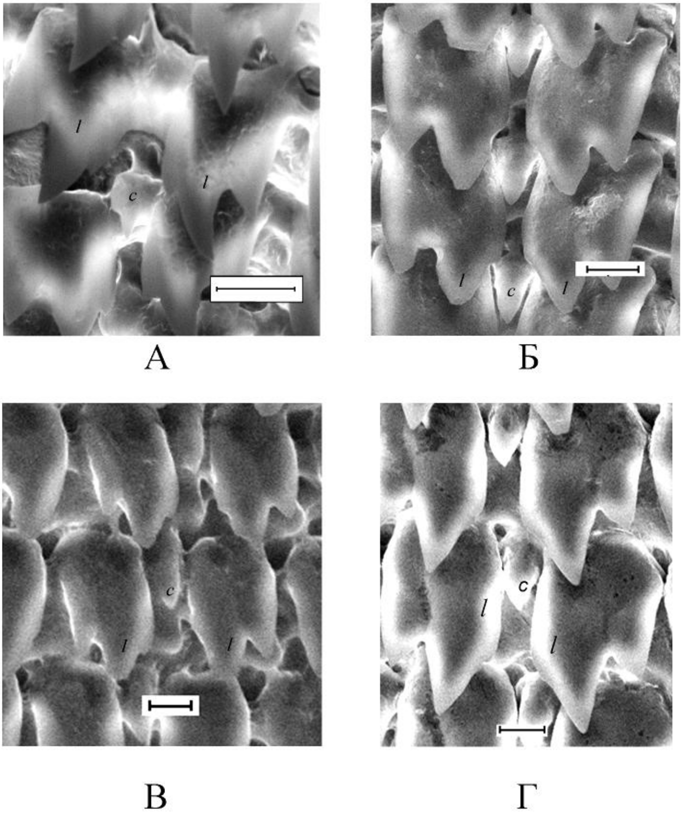


Рис. 62. Строение центрального и латеральных зубов радулы *Lymnaea taurica taurica* (А), *L. taurica kazakensis* (Б), *L. fragilis* (В) и *L. stagnalis* (Г). Условные обозначения см. на рис. 61. Масштабная линейка – 10 мкм (по: Vinarski et al., 2012a)

Глава 6
ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

6.1. Генетическая изменчивость пресноводных Pulmonata

Методы расшифровки первичных последовательностей ДНК, ставшие в конце XX – начале XXI в. фактически стандартными в зоологической систематике (Lee, 2004; Pisani et al., 2007), позволили напрямую оценить размах генетической изменчивости животных, определяемой как степень различий в нуклеотидных последовательностях конкретных генов или целых геномов организмов, принадлежащих разным популяциям, видам или таксонам более высокого ранга. В пределе генетическая изменчивость может проявляться даже на уровне отдельной особи именно в случае *гетероплазмии*, то есть наличия в одной клетке двух различных вариантов митохондриальной ДНК (мтДНК). Гетероплазмия встречается, хотя и довольно редко, в самых разных группах растений и животных (Kmiec et al., 2006; Avise, 2009), включая пресноводных моллюсков (Hoeh et al., 1996). Статистический анализ сходства (или различия) нуклеотидных последовательностей на межпопуляционном или межвидовом уровнях позволяет выдвигать и тестировать филогенетические и таксономические гипотезы. Величина генетического расстояния[28], разделяющего таксоны, может использоваться для определения их ранга в системе (Боркин, Литвинчук, 2010).

Внутривидовая генетическая изменчивость изучена нами на модельных видах прудовиков *L. balthica* и *L. peregra*, широко распространенных в Западной Палеарктике.

При изучении *L. balthica* использованы выборки этого вида из водоемов Европы (включая Швецию, откуда вид был описан) и Западной Сибири, от Испании на западе и до бассейна Оби на востоке. В генетическом отношении все изученные особи (n = 58) оказались весьма близки и формируют единый кластер на кладограммах, четко обособ-

[28] То есть выражаемой в процентах меры количественных различий между двумя парами гомологичных последовательностей ДНК (Абрамсон, 2009). Эти дистанции фактически соответствуют «количеству эволюции», определяемому числом мутаций, разделяющих сравниваемые организмы (Павлинов, 2005: 242).

ленный от кластеров, соответствующих другим видам подрода *Peregriana* (Schniebs et al., 2011).

Отдельные особи внутри этого кластера либо полностью идентичны по нуклеотидным последовательностям, либо отличаются между собой небольшим числом (1–13) нуклеотидных замещений. Изучение митохондриального генома (по гену цитохром b) выявило в указанной выборке 26 различных гаплотипов, мутационное расстояние между которыми составляет 1–5 замещений (рис. 63). При этом наивысшая степень генетической дивергенции разделяет особи, происходящие из одного региона (Германия, земля Баден-Вюрттемберг), в то время как один и тот же гаплотип встречается у моллюсков из очень удаленных местообитаний. Так, один и тот же гаплотип мтДНК имеют 14 особей, происходящих из водоемов Германии, Казахстана, а также Швеции (см. рис. 63). Заметим, что особи из Казахстана (озеро Копа у Кокчетава) оказались полностью идентичны по мтДНК особям из Швеции, обитающим вблизи типового местонахождения вида *L. balthica*. Моллюски этого вида из Томской области отличаются от особей, собранных в водоемах Франции и Швейцарии, только одним нуклеотидным замещением (Schniebs et al., 2011).

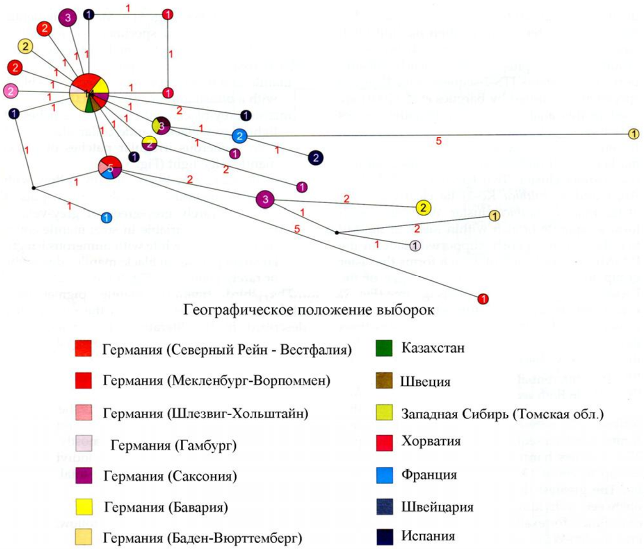


Рис. 63. Генеалогическая сеть гаплотипов мтДНК *Lymnaea balthica*. Окружности соответствуют отдельным гаплотипам. Цифры внутри окружностей соответствуют числу особей – носителей данного гаплотипа. Цифры над ветвями соответствуют числу мутационных замещений между гаплотипами (по: Schniebs et al., 2011, с изменениями)

Таким образом, внутривидовая генетическая изменчивость *L. balthica* оказывается сравнительно слабой и никак не коррелирует с расстоянием между водоемами. Географический компонент этой изменчивости не выражен.

Сходные результаты получены и на материале близкого вида *L. peregra* (Schniebs et al., 2013). Четкая географическая структура в распределении гаплотипов отсутствует и в этом случае (рис. 64), хотя можно заметить, что ядро генеалогической сети образуют особи из различных районов Германии и прилегающих стран (Австрия, Чехия), в то время как моллюски из географически наиболее удаленных водоемов (Черногория, Испания, Италия, Франция) отдалены от этого ядра заметным числом нуклеотидных замещений (6–13). По всей видимости, у изучаемого вида все же имеется определенная филогеографическая структура, но достоверно она пока не выявлена ввиду малого числа использованных в работе особей (n = 26).

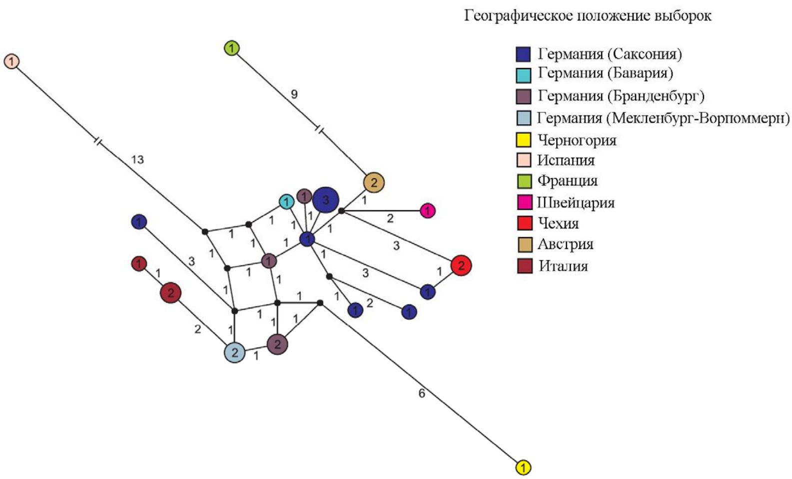


Рис. 64. Генеалогическая сеть гаплотипов мтДНК *Lymnaea peregra*. Обозначения см. на рис. 63 (по: Schniebs et al., 2013, с изменениями)

Возможность существования географической изменчивости в нуклеотидных последовательностях у Lymnaeiformes доказывается недавно полученными предварительными данными о филогеографии вида *L. stagnalis* s.lato в Палеарктике (Vinarski et al., 2012b). По результатам изучения как митохондриальной, так и ядерной ДНК выявлено существование трех более или менее самостоятельных филогрупп в пределах ареала этого вида. Одна из них распространена в водоемах Западной и Восточной Европы, другая занимает относительно небольшой ареал на юге Европы (Балканы, Италия), в то время как ареал третьей охватывает всю Сибирь, Центральную (Монголия, Таджикистан) и Малую (Армения, Азербайджан) Азию. Четких морфологических различий между особями этих филогрупп не выявлено, хотя уровень генетической дивергенции между ними соответствует уровню, разделяющему «хорошие» и четко различимые по морфологии виды прудовиков. В случае *L. stagnalis* пространственное распределение гаплотипов выявляет четкую филогеографическую структуру внутри вида, которую не удалось обнаружить у *L. balthica* и которая едва намечена у *L. peregra*. Таким образом, даже виды одного семейства могут значительно отличаться по степени их внутривидовой генетической изменчивости. Впрочем, объем доступной информации по этому вопросу пока ещё очень невелик, и только тщательное филогеографическое исследование большого числа видов Lymnaeiformes позволит выявить закономерности внутривидовой генетической изменчивости у видов этой группы.

Сопоставление генетических дистанций, разделяющих таксоны разного ранга у Lymnaeiformes, позволяет рассматривать эту величину как удобный, хотя и не вполне точный индикатор таксономического ранга.

По нашим данным, наибольшие генетические дистанции разделяют виды, принадлежащие разным семействам пресноводных пульмонат. Эволюционное расстояние между ними, рассчитанное на основе последовательностей митохондриального гена цитохром b, составляет в среднем 28,8 % (табл. 39, рис. 65). Аналогичная дистанция, рассчитанная по результатам секвенирования гена COI, составляет 17,4 %.

Виды, принадлежащие разным родам семейства Lymnaeidae (*Aenigmomphiscola* и *Lymnaea*), оказались разделены относительно небольшой дистанцией, которая сопоставима с дистанцией между видами, принадлежащими не только разным подродам рода *Lymnaea*, но и одному подроду (см. табл. 39). Ещё меньшая дистанция (8 %) отмечена между близкородственными видами прудовиков, относящимися к одной секции по классификации Н. Д. Круглова (2005): *Lymnaea fragilis* и *L. stagnalis*. Наконец, подвиды одного вида характеризуются минимальным генетическим расстоянием, около 2 % (см. табл. 39).

Основным ограничением использования данных о генетической дистанции в систематике является то, что в принципе не существует никаких фиксированных значений этой величины, позволяющих однозначно устанавливать ранг сравниваемых таксонов. Нельзя, например, установить пороговый уровень генетического расстояния, разделяющий, скажем, рода, подрода, виды и другие таксоны равного ранга (см. раздел 1.3). Попытки определить подобного рода значения немногочисленны (Baker, Bradley, 2006; Lefébure et al., 2006) и не получили широкого признания среди практикующих систематиков. Диапазоны величин генетического расстояния между таксонами разного ранга заметно перекрываются (см. рис. 65) и потому сами эти величины могут иметь лишь вспомогательное значение в систематике Lymnaeiformes. К сходным выводам приходят систематики, работающие с другими группами животных, например с амфибиями (Боркин, Литвинчук, 2008).

Таблица 39

Генетические расстояния между таксонами Lymnaeiformes, имеющими разную степень родства*

Таксономический уровень	Маркер	Генетическое расстояние	Источник данных
Подвиды *Lymnaea taurica*	cyt-b	0,02	Vinarski et al., 2012a
Виды подрода *Corvusiana*	cyt-b	0,175	
Виды подрода *Lymnaea*	cyt-b	0,08	
Виды подрода *Peregriana*	cyt-b	0,09–0,14** 0,11±0,02	Schniebs et al., 2011
Виды подрода *Stagnicola*	cyt-b	0,160–0,194 0,174±0,02	Schniebs et al., 2012
Виды разных подродов рода *Lymnaea*	cyt-b	0,166–0,280 0,231±0,03	Vinarski et al., 2011
	COI	0,143–0,199 0,165±0,02	
Виды разных родов Lymnaeidae	cyt-b	0,131–0,283 0,218±0,05	
	COI	0,121–0,172 0,152±0,02	
Виды рода *Aenigmomphiscola*	cyt-b	0,09	
Виды разных семейств Lymnaeiformes	cyt-b	0,260–0,331 0,288±0,02	
	COI	0,158–0,190 0,174±0,01	

* Рассчитаны на основе митохондриальных генов cyt-b и COI.

** В числителе – диапазон изменчивости признака, в знаменателе – среднее значение ± σ.

Интересно, что генетические дистанции между таксонами одного ранга у водных легочных моллюсков ниже, чем у пресноводных двустворчатых. По данным О. П. Кодоловой с соавторами (2000), средние значения внутривидового генетического сходства у последних находятся в пределах от 75 до 100 % (соответственно генетические дистанции составляют 0–25 %), средние значения межвидового сходства – от 40 до 60 %, межродового – от 15 до 35 %.

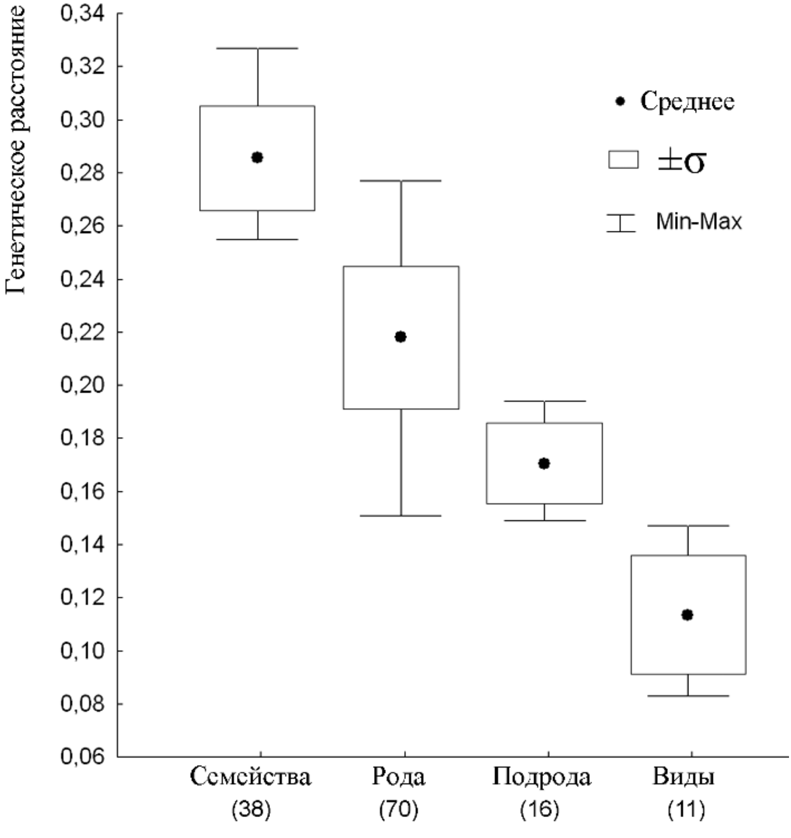


Рис. 65. Генетические расстояния (рассчитаны на основе гена cyt-b) между таксонами Lymnaeiformes разного ранга. В скобках – число пар таксонов, использованных в расчетах (по данным из работ: Schniebs et al., 2011, 2012; Vinarski et al., 2011, 2012a)

6.2. Хромосомная изменчивость пресноводных Pulmonata[29]

Начало изучения хромосом пресноводных Pulmonata восходит к 1896 г., когда были опубликованы первые, ещё не очень точные, сведения о хромосомном наборе *Physa fontinalis* (Kostanecki, Wierzejski, 1896). Накопленные к настоящему времени в литературе данные о хромосомных числах пресноводных легочных моллюсков суммированы в приложении 3. Анализ этих данных показывает, что большинство Lymnaeiformes характеризуются низким гаплоидным числом, не превышающим 19. Это является плезиоморфным признаком, так как унаследовано от вероятных предков подкласса Pulmonata (Nordsieck, 1992). Гаплоидное число хромосом, равное 18, характерно для всех низших представителей отряда (Burch, 1967a; Patterson, Burch, 1978), таких как виды семейств Chilinidae и Latiidae, а кроме того – для ещё более примитивных семейств Amphibolidae Gray, 1840 и Salnatoridae Starobogatov, 1970, родственных Lymnaeiformes, но во всех системах (Голиков, Старобогатов, 1988; Bouchet, Rocroi, 2005) образующих обособленную группу[30].

Очень стабильны хромосомные числа у лимнеид в пределах целых родов и подродов. Например, почти все представители (под-)родов *Lymnaea* Lamarck, 1799; *Galba* Schrank, 1803; *Stagnicola* Leach in Jeffreys, 1830 и многих других имеют гаплоидное число, равное 18, в то время как виды (под-)родов *Peregriana* Servain, 1881; *Radix* Montfort, 1810; *Myxas* Sowerby, 1822 имеют 17 хромосом в гаплоидном наборе (Ponder, Waterhouse, 1997; Круглов, 2005). В пределах всего огромного семейства Lymnaeidae гаплоидные числа варьируют в очень узком диапазоне ($n = 15–19$). Однако при равенстве хромосомных чисел близкородственные виды прудовиков нередко различаются по основному числу (NF, nombre fundamental), определяемому как число хромосомных плеч в кариотипе.

Представители рода *Lanx* Clessin, 1880 (Lancidae) характеризуются 18 парами хромосом (см. приложение 3).

Семейство Physidae до сих пор сравнительно слабо изучено в кариологическом отношении. У большинства видов обнаружено 18 пар хромосом в диплоидном наборе (Patterson, Burch, 1978), хотя имеются данные о полиплоидных видах. Так, у вида *Physa chukchensis* Starobogatov

[29] Раздел написан исключительно по литературным данным и носит обзорный характер.

[30] По А. Н. Голикову и Я. И. Старобогатову (1988), эти семейства входят в состав отряда Amphiboliformes Starobogatov, 1976.

et Budnikova, 1976 обнаружены особи с очень высокой степенью плоидности, 10–12 n (Baršiene et al., 1996).

Большинство видов семейства Planorbidae также имеют 18 пар хромосом (Burch, 1967a; Patterson, Burch, 1978). В этом семействе, однако, также известна полиплоидия, отмеченная у представителей родов *Ancylus* O. F. Müller, 1774 (Burch et al., 1960), *Bulinus* O. F. Müller, 1781 (Burch, 1967b; Goldman et al., 1983), (под-)рода *Gyraulus* (Burch, Yung, 1993). Иногда полиплоидия обнаруживается на внутривидовом уровне. Особи *Ancylus fluviatilis* из Испании имеют 2n = 90, а из Англии: 2n = 120 (Burch et al., 1960; Baršiene et al., 1996). Возможно, однако, это свидетельствует о принадлежности исследованных особей к разным видам рода *Ancylus*. В большинстве случаев полиплоиды относятся к разным видам, что, очевидно, связано с невозможностью плодовитого скрещивания между особями с резко различными хромосомными числами. Прекрасный пример дают африканские моллюски рода *Bulinus*, в котором возникла целая серия близкородственных видов, различающихся по степени плоидности (они образуют комплекс видов *Bulinus truncatus/tropicus*): диплоидные (2n = 36), тетраплоидные (2n = 72), гексаплоидные (2n = 108) и даже октоплоидные (2n=144) (Burch, 1967b; Goldman et al., 1983; Brown, Shaw, 1989; Mimpfoundi, Greer, 1990; Brown et al., 1991). При этом некоторые полиплоидные виды достоверно не различимы по морфометрии раковины, хотя различаются по аллозимному составу белков и экологии, а также по восприимчивости к инвазиям трематод рода *Schistosoma* (Brown, Shaw, 1989; Brown et al., 1991; Brown, 1994). Предполагается, что полиплоидные виды *Bulinus* имеют гибридное происхождение (Goldman et al., 1983).

Полиплоидность иногда возникает и у прудовиков, но имеет характер явной аномалии и не приводит к видообразованию. Например, у полиплоидных особей *L. peregra* происходит дегенерация клеток и формирование добавочных ядер – микронуклеусов (Baršiene et al., 1996). Кроме того, даже у одной особи клетки могут нести разный набор хромосом. Например, у *L. peregra* в Испании видоспецифичное число хромосом (2n = 34) отмечено в большинстве клеток, но в 29,7 % случаев наблюдалась гипоплоидность (2n = 30–33), что также рассматривается как аномалия (Baršiene et al., 1996). У нескольких видов эндемичных байкальских акролоксид рода *Pseudancylastrum* Lindholm, 1909 отмечена миксоплоидия – сочетание клеток разной плоидности у одной и той же особи, например: 2n/3n, 2n/3n/4n и т. д. (Ostrovskaya et al., 2004).

Приспособительное значение полиплоидии у пресноводных моллюсков рассмотрено в работе Й. Баршене с соавторами (Baršiene et al., 1996). Они считают, что полиплоидия дает адаптивные преимущества в небольших популяциях, так как генетический груз и инбредная депрессия у них ниже, чем у диплоидов. Это может быть выгодным при заселении моллюсками новых мест обитания, что, вероятно, чаще происходит при участии небольшого числа особей-основателей. По некоторым данным, изменения плоидности могут быть вызваны загрязнением среды обитания моллюсков, то есть индуцированно (Baršiene et al., 1996).

Эволюционное значение полиплоидности состоит в том, что кратное увеличение числа хромосом может стать механизмом быстрого, возможно сальтационного, видообразования (Старобогатов, 1985). Вероятно также, повышение плоидности позволяет организмам успешнее завоевывать новые экологические ниши, на что косвенно указывает высокая доля полиплоидов в арктических флорах и фаунах (Comai, 2005). Однако до сих пор отсутствует общее мнение о том, насколько полиплоидия повышает эволюционную успешность видов (Madlung, 2013).

Хромосомная эволюция в разных семействах Lymnaeiformes была предметом длительных дискуссий (Inaba, 1969; Patterson, Burch, 1978; Гарбар и др., 2004). А. Инаба (Inaba, 1969) полагал, что в ходе эволюционного развития число хромосом увеличивается, поэтому в пределах семейства Lymnaeidae роды и подроды с 16–17 парами хромосом являются наиболее примитивными. В последнее время доминирует противоположный взгляд, согласно которому в филогенезе лимнеид происходило прогрессивное сокращение числа хромосом от 18 пар у групп, наиболее близких к предполагаемому предку семейства (то есть к видам семейства Chilinidae), к 17 и даже 16 парам у продвинутых таксонов (Гарбар и др., 2004). Я. И. Старобогатов (1985) выдвинул гипотезу о том, что редукция числа хромосом у лимнеид происходила сальтационным путем, то есть за счет возникновения геномных мутаций и связанных с ними хромосомных перестроек. Такой механизм видообразования облегчается способностью прудовиков к самооплодотворению (Старобогатов, 1985).

Последние исследования филогенеза Lymnaeidae молекулярными методами, в которых был использован наиболее широкий набор таксонов (Correa et al., 2010), показали, что в составе семейства четко выделяются две монофилетические клады, одна более примитивная (18 пар хромосом), другая продвинутая (16–17 пар хромосом). По нашему мнению, это указывает на состоятельность гипотезы Я. И. Старобогатова и дает возможность разделить семейство на два подсемейства (Lymnaeinae, Radicinae), главным диагностическим признаком которых является различие в числе хромосом (Vinarski, 2013). Косвенным подтверждением этому является и то, что на филогенетической схеме, разработанной Н. Д. Кругловым (2005, рис. 294) и основанной преимущественно на признаках макроморфологии, группы с разным числом хромосом также формируют обособленные клады.

В целом хромосомная изменчивость на надвидовом уровне у водных Pulmonata не проявляет какой-либо общей тенденции, что, по данным Ю. С. Миничева (1974), характерно и для класса Gastropoda в целом. Как отмечалось выше, близкородственные виды могут различаться как по числу хромосом (полиплоидная серия в роде *Bulinus*), так и по основному числу (NF). Но и последний признак не всегда видоспецифичен. Например, виды прудовиков *Lymnaea balthica* и *L. ampla* имеют одинаковое значение NF (Гарбар и др., 2004), хотя их видовая самостоятельность доказана не только морфологическими, но и молекулярно-генетическими методами исследования (Schniebs et al., 2011). Есть и более впечатляющие примеры. Для четырех «малых» видов рода *Planorbarius*, самостоятельность которых признается в отечественной системе (Максимова, 1995; Старобогатов и др., 2004), не удалось обнаружить различий ни по числу хромосом, ни по основному числу (NF), ни по одному из других количественных признаков, характеризующих хромосомные наборы (Гарбар, Гарбар, 2007). Однако, в отличие от *Lymnaea balthica* и *L. ampla*, эти «малые» виды, скорее всего, конспецифичны, так как генетическая (аллозимная) и морфологическая дискретность между ними отсутствует.

Разумеется, идентичность хромосомных наборов не означает сама по себе конспецифичности. У беспозвоночных известны примеры близкородственных видов насекомых (божьих коровок рода *Epilachna*), которые репродуктивно изолированы и не способны к плодовитому скрещиванию, но их хромосомные наборы неразличимы даже на микроскопическом уровне (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Из приведенных выше данных следует, что кариологический критерий в систематике пресноводных Lymnaeiformes имеет лишь вспомогательное значение и сам по себе не является достаточным для надежного разграничения видов. Примеры эффективного использования хромосомных чисел для классификации на надвидовом уровне весьма редки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Победа популяционного мышления в биологии XX в. и создание большого числа разнообразных биометрических алгоритмов позволили систематике животных, в том числе и моллюсков, максимально приблизиться к статусу «точной» науки. Количественные методы анализа изменчивости хотя и не могут решить всех проблем, встающих перед систематиками, но помогают уменьшить элемент субъективизма при выработке таксономических решений, сделать процесс классификации более прозрачным в методологическом отношении, а также обеспечить до известной степени воспроизводимость результатов, получаемых конкретным специалистом. Популяционный подход изменил и принципы доказательства в систематике. Рассматривая биологические классификации как продукт интуитивного познания, личностного «видения» (своего рода «шаманства») систематика, мы решаем старинную дилемму «систематика – наука или искусство» в пользу второй альтернативы. Доказательства в этом случае носят крайне нестрогий и слабо верифицируемый характер, что было характерно для систематики классической эпохи. Количественный подход к изучению изменчивости позволил разработать более формализованную, но одновременно и более объективную систему доказательств, основанную на выдвижении и проверке статистических гипотез. Из отечественных малакологов об этом неоднократно писал Я. И. Старобогатов (1968, 1977, 1996).

Конечно, статистические методы в систематике – это не панацея. Их популярность оборачивается опасностью впасть в своего рода математический редукционизм, когда сами живые организмы перестают быть истинным объектом изучения, а их место занимают абстрактные математические модели. Рассмотрение видов и родов как сгущений точек в многомерном пространстве признаков (Расницын, 2002) позволяет решить многие практические вопросы, но не должно подменять собой изучение таксонов во всех их полноте. Статистика – это полезный и эффективный рабочий инструмент, но принцип его действия – это работа скальпеля, а не отбойного молотка. Это же касается и сверхпопулярных ныне молекулярно-филогенетических методов, порождающих соблазн свести процесс классификации к построению кладограмм (по сути, «родословных генов») и на основе тех или иных алгоритмов переводить такие кладограммы в иерархические системы таксонов «линнеевского» типа. Такой подход очень операционален, моден (во всех оттенках значений этого слова) и крайне востребован в нынешней науке, но без предварительного и грамотного морфологического анализа сравниваемых таксонов приводит порой к нелепейшим ошибкам (Walther et al., 2006; Groeneberg et al., 2011).

Если обратиться к пресноводным Pulmonata, то можно указать немало примеров неспособности количественных методов дать окончательный и однозначный ответ на поставленный систематиком вопрос. Например, очень часто между близкородственными видами пульмонат отсутствует хиатус по значениям ИКА (см. раздел 4.2); также не существует фиксированных величин генетической дистанции, коррелирующих с тем или иным таксономическим рангом. Перекрывания рядов изменчивости по признакам раковины у близкородственных видов тоже не редкость. Лучшим выходом из этой ситуации видится прием, известный ныне как интегративная таксономия (Dayrat, 2005; Haase et al., 2007), предписывающий применять как можно больше признаков, принадлежащих разным функциональным системам, что сводит к минимуму число таксономических ошибок. В этом случае изучение изменчивости моллюсков количественными методами – это один из возможных исследовательских подходов, согласующийся с другими по принципу дополнительности. Окончательное таксономическое решение принимается по совокупности данных и допускает определенный элемент субъективности, если угодно – творческого произвола систематика, особенно в тех ситуациях, когда данные, полученные разными методами, противоречат друг другу. Например, при неконгруэнтности морфологических и молекулярных филогений (Pisani et al., 2007) вопрос о том, чему верить, морфологии или молекулам, решается, по сути, субъективно, в зависимости от теоретических взглядов или практического опыта систематика. Объективных причин предпочесть одно другому, по-видимому, не существует (Lee, 2004). Вероятностные методы определения достоверности количественных различий или же достоверности кладограмм играют при этом скорее вспомогательную, а не решающую роль.

Отсутствие хиатуса между таксонами по многим значимым признакам серьезно ограничивает, но не уничтожает полностью возможность создания определительных ключей и таблиц. Но здесь мы должны перейти от определения видовой принадлежности отдельной особи к определению целых серий, или выборок из природных популяций, предварительно проверив их на принадлежность одной генеральной совокупности.

Наиболее сложным вопросом, связанным с изменчивостью пресноводных легочных моллюсков, является вопрос о порождающих её механизмах. Его решение не затрагивает напрямую деятельность таксономиста, но имеет значение для эволюционной теории. В этой работе использованы преимущественно выборки из музейных коллекций, что позволяет обычно лишь выдвигать гипотезы о механизмах изменчивости, но не проверять их опытным путем. Например, только с помощью эксперимента можно выявить связь между подвижностью водных масс и определенными изменениями пропорций раковины (Lam, Calow, 1988) или между частотой уродств у моллюсков и воздействием поллютантов (Zuykov et al., 2011). К сожалению, работы такого рода до сих пор редки.

Это же относится и к издавна обсуждаемой дилемме адаптивности или неадаптивности изменчивости. Так, для объяснения онтогенетической и географической изменчивости раковин моллюсков применимы обе модели (Vermeij, 1980). В рамках неадаптивных гипотез изменчивость рассматривается как продукт модифицирующего воздействия среды обитания на признаки животных (например, на размер тела) либо как результат ограничений, накладываемых на параметры роста геометрией самой раковины как внешнего скелета (Gould, 1966). В этом случае возможна вероятностная проверка гипотез, например, методами многомерной статистики.

Известно, что различия в пропорциях раковины определяются различиями в скорости роста раковинной трубки, которые, в свою очередь, обусловлены интенсивностью метаболизма животного (Vermeij, 1980, 2002). Изменение последнего показателя в онтогенезе или – на межпопуляционном уровне – на различных широтах обуславливает такие явления, как онтогенетическая и географическая изменчивость относительных размеров завитка и устья. К примеру, увеличение относительной высоты завитка в северном направлении, отмеченное нами у лимнеид (см. раздел 4.1), прослеживается у некоторых видов морских гастропод, что объясняется замедлением скорости роста при низких температурах (Vermeij, 1980). Вероятно, подобный – неадаптивный по сути – механизм можно допустить и для объяснения географической изменчивости пропорций раковины пресноводных Pulmonata в Западной Сибири.

Адаптивные же гипотезы чаще всего требуют экспериментальной проверки (Stillwell, 2010), что более доступно экологу, чем «музейному» систематику.

Наиболее общий вывод, который можно сделать из представленных в книге материалов по изменчивости различных признаков пресноводных легочных моллюсков, состоит в том, что изменчивость эта хотя и велика, но не хаотична и подчиняется определенным закономерностям, обусловленным действием как внешних, так и внутренних (то есть связанных с организмом животных) факторов. Тщательное изучение изменчивости на межвидовом уровне выявило недостаточную обоснованность некоторых видов Lymnaeiformes, выделенных на основе небольших выборок и без учета вариации таксономически значимых признаков. Вероятно, в ближайшее время число видов и отчасти надвидовых таксонов пресноводных моллюсков, принимаемых в отечественной системе, заметно сократится как за счет более совершенного статистического анализа[31], так и за счет возрастающей популярности молекулярно-генетических методов, позволяющих провести независимую проверку гипотез о видовой самостоятельности тех или иных групп. Это естественный процесс оптимизации системы, делающий её более операциональной и адекватной реальному биологическому разнообразию пресноводных моллюсков (двустворчатых и брюхоногих).

[31] Хороший пример такого рода дает недавно вышедшая статья Е. М. Саенко с соавторами (2009), посвященная ревизии ряда групп дальневосточных двустворок семейства Unionidae.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамсон Н. А., 2009. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов. *Труды Зоологического института РАН*, прил. 1: 185–198.

Александров Д. А., Сергиевский С. О., 1979. Об одном варианте симпатрического видообразования у брюхоногих моллюсков. *Моллюски: основные результаты их изучения. Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Авторефераты докладов*. Л.: Наука, 6: 153–154.

Алимов А. Ф., 1976. Заметки по изменчивости некоторых моллюсков сем. Sphaeriidae. *Гидробиологические исследования самоочищения водоемов*. Л., 119–128.

Алимов А. Ф., 1981. *Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков.* Л.: Наука, 248 с.

Алимов А. Ф., Аракелова Е. С., 1983. Плодовитость и развитие пресноводных моллюсков. *Моллюски: систематика, экология и приспособления к размножению. Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Авторефераты докладов.* Л.: Наука, 7: 212–213.

Амитров О. В., 1961. О возрастных изменениях у нового вида трохид. *Палеонтологический журнал*, 3(4): 40–49.

Амитров О. В., 1971. Применение количественных методов при изучении раковины гастропод. *Современные проблемы палеонтологии. Труды Палеонтологического института АН СССР*, 130: 231–245.

Андреева С. И., Андреев Н. И., 2003. *Эволюционные преобразования двустворчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса*. Омск: Изд-во ОмГПУ, 382 с.

Андреева С. И., Андреев Н. И., Винарский М. В., 1999. О прудовике обыкновенном *Lymnaea stagnalis* L. (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae) водоемов г. Омска. *Естественные науки и экология: ежегодник ОмГПУ.* Омск: Изд-во ОмГПУ, 4: 145–152.

Андреева С. И., Андреев Н. И., Винарский М. В., 2010. *Определитель пресноводных брюхоногих моллюсков* (Mollusca: Gastropoda) *Западной Сибири. Ч. 1. Gastropoda: Pulmonata. Вып. 1. Семейства Acroloxidae и* Lymnaeidae. Омск: [Б. и.], 200 с.

Андреева С. И., Андреев Н. И., Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., 1988. *Особенности развития кормовой базы периодически зарастающих водоемов Северного Казахстана (на примере озера Половинное)*. Рукопись деп. КазНИТИ. № 2197 от 16.06.1988. 30 с.

Андреенкова И. В., Круглов Н. Д., Федченкова Л. В., Юрчинский В. Я., 1995. Особенности использования метода экспериментальной гибридизации в систематике брюхоногих легочных моллюсков. *Чтения памяти профессора В. В. Станчинского.* Смоленск, 2: 83–87.

Анистратенко В. В., 2007. Происхождение видов у моллюсков путем образования форм. *Материалы конференции «Современные проблемы биологической эволюции». К 100-летию Государственного Дарвиновского музея (17–20 сентября 2007)*. М., 77–78.

Анистратенко В. В., 2010. Переключение типа раннего онтогенеза, его механизм и роль в эволюции моллюсков. *Известия РАН. Сер. биологическая*, 2: 167–176.

Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю., 2001. Класс Панцирные или Хитоны. Класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectinibranchia (часть). *Фауна Украины. Т. 29. Моллюски.* Киев: Велес, 1, кн. 1: 1–240.

Анистратенко В. В., Байдашников А. А., 1991. Эволюционное значение инверсии завитости раковин у моллюсков. *Вестник зоологии*, 2: 10–14.

Аракелова Е. С., 1982. Эффективность и тип роста у двух видов пресноводных легочных моллюсков. *Журнал общей биологии*, 43 (4): 553–559.

Аракелова Е. С., 1986. Влияние температуры на продолжительность эмбрионального развития пресноводных легочных гастропод. *Журнал общей биологии*, 47 (1): 128–135.

Аракелова Е. С., 1999. Экология двух близкородственных видов пресноводных гастропод в условиях частичного перекрывания ниш. *Труды Зоологического института РАН*, 279: 7–17.

Аристотель, 1996. *История животных*. М.: Изд-во РГГУ, 528 с.

Арутюнова Л. Д., 1977. Афаллия в одной популяции *Radix* (Gastropoda; Lymnaeidae) из Армении. *Биологический журнал Армении*, 30(3): 89–90.

Байдашников А. А., 2006. Изменчивость наземных моллюсков крымского рода *Mentissa* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae). *Вестник зоологии*, 40 (4): 297–310.

Бейли Н., 1970. *Математика в биологии и медицине*. М.: Мир, 327 с.

Берг Л. С., 1977. *Труды по теории эволюции*. Л.: Наука, 388 с.

Береговой В. Е., 1969. Географическая изменчивость и популяционная структура вида. *Труды Института экологии растений и животных АН СССР.* Свердловск: УНЦ АН СССР, 71: 16–27.

Березкина Г. В., 2002. Некоторые направления адаптивной эволюции кладок яиц пресноводных брюхоногих моллюсков. *Вісник Житомирського педагогічного університету,* 10: 55–57.

Березкина Г. В., 2006. Внутрипопуляционная изменчивость морфологии раковины у *Lymnaea atra* (Schrank, 1803) (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae). *Естественные науки и экология: ежегодник ОмГПУ.* Омск: Изд-во ОмГПУ, 10: 86–90.

Березкина Г. В., Зотин А. А., 2012. Изменение диаметров оборотов раковины в онтогенезе живородок (Gastropoda, Pectinibranchia, Viviparidae). *Известия РАН. Сер. биологическая*, 6: 630–634.

Березкина Г. В., Старобогатов Я. И., 1988. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, 174: 1–306.

Березкина Г. В., Старобогатов Я. И., 1991. Системы размножения пресноводных легочных моллюсков. *Размножение и кладки яиц моллюсков*. Л., 130–139.

Березкина Г. В., Старобогатов Я. И., 2004. К вопросу об определении кладок яиц моллюсков семейства Lymnaeidae. *Научные чтения памяти профессора В. В. Станчинского*. Смоленск, 4: 334–337.

Боркин Л. Я., 2009. Карл Линней как зоолог. *Труды Зоологического института РАН,* прил. 1: 9–78.

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., 2008. Генетические дистанции и видообразование у амфибий. *Вопросы герпетологии: материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского*. СПб, 41–52.

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., 2010. Вид и видообразование у животных: молекулярно-генетическая оценка (генетические расстояния). *Чарлз Дарвин и современная биология: труды Международной научной конференции 21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург*. СПб: Нестор-история, 236–250.

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. И., Скориков Д. В., 2004. О криптических видах (на примере амфибий). *Зоологический журнал*, 83 (8): 936–960.

Брагина Т. М., Брагин Е. А., 2002. *Важнейшие водно-болотные угодья Северного Казахстана (в пределах Костанайской и западной части Северно-Казахстанской областей)*. М.: Русский университет, 156 с.

Брангье Ж.-К., 2000. Беседы с Жаном Пиаже (часть 1). *Психологический журнал*, 21 (2): 138–144.

Васильев А. Г., Васильева И. А., 2009. *Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 512 с.

Васильева Л. Н., 2002. Кризис проблемы вида: причины и следствия. *Эволюционная биология*. Томск: Изд-во ТГУ, 2: 31–50.

Винарский М. В., 2003. *Прудовики (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae) Западной Сибири: систематика, зоогеография, формирование фауны*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 25 с.

Винарский М. В., 2005. Строение синкапсул двух сибирских видов прудовиков (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae) и некоторые вопросы систематики подрода *Stagnicola*. *Ruthenica*, 15(2): 143–148.

Винарский М. В., 2009 (2008). Вероятные пути видообразования пресноводных легочных моллюсков (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata), обитающих вне гигантских озер. *Естественные науки и экология: ежегодник ОмГПУ*, 13: 13–22.

Винарский М. В., 2012. Географическая изменчивость пресноводных моллюсков. *Журнал общей биологии*, 73(2): 125–137.

Винарский М. В., Андреев Н. И., 2003. О таксономическом статусе *Lymnaea terebra lindholmi* (W. Dybowski, 1913) (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae). *Ruthenica*, 13(2): 153–156.

Винарский М. В., Андреев Н. И., Каримов А. В., 2007. Широтная изменчивость размеров пресноводных легочных моллюсков (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) в Западной Сибири. *Экология*, 5: 369–374.

Винарский М. В., Андреев Н. И., Андреева С. И., Каримов А. В., Лазуткина Е. А., 2012. Широтная изменчивость разнообразия пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) водоемов Западной Сибири. *Биология внутренних вод*, 1: 75–83.

Винарский М. В., Андреева С. И., 2007. К проблеме вида у пресноводных моллюсков. *Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я. И. Старобогатова*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 130–147.

Воронцов Н. Н., 1980. Синтетическая теория эволюции: её источники, основные постулаты и нерешенные проблемы. *Журнал Всесоюзного химического общества им. Д. И. Менделеева*, 25(3): 295–314.

Ворошилова И. С., Артамонова В. С., Махров А. А., Слынько Ю. В., 2010. Гибридизация двух видов дрейссен *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897) в естественных условиях. *Известия РАН. Сер. биологическая*, 5: 631–636.

Вуколов Э. А., 2004. *Основы статистического анализа: практикум по статистическим методам и исследованию операций с использованием пакетов STATISTICA и EXCEL*. М.: ФОРУМ, ИНФРА-М, 464 с.

Гайденко П. П., 1980. *Эволюция понятия науки. Становление и развитие первых научных программ.* М.: Наука, 568 с.

Галкин Ю. И., 1986. Температурный режим и изменение подвидовых категорий у моллюсков *Margarites groenlandicus* и *M. costalis*

(Gastropoda: Trochidae). *Морфологические и экологические основы систематики моллюсков.* Л.: Зоологический институт АН СССР, 158–168.

Галл Я. М., 2004. Генетика, динамичная экология и таксономия в «зрелой» теории Ч. Дарвина (принцип дивергенции). *Вестник ВОГиС*, 8(3): 151–163.

Гарбар Д. А., Гарбар А. В., 2007. Кариологические особенности рода *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata, Bulinidae) фауны Украины. *Цитология и генетика*, 41 (2): 49–55.

Гарбар А. В., Манило В. В., Корнюшин А. В., 2004. Вероятные направления эволюции кариотипов европейских представителей Lymnaeidae (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в свете современных представлений о филогении семейства. *Вестник зоологии*, 38 (2): 29–37.

Гинецинская Т. А., 1968. *Трематоды – их жизненные циклы, биология и эволюция*. М.: Наука, 411 с.

Голиков А. Н., 1976. Некоторые закономерности роста и изменчивости на примере моллюсков. *Гидробиологические исследования самоочищения водоемов.* Л., 97–118.

Голиков А. Н., Старобогатов Я. И., 1988. Вопросы филогении и системы брюхоногих моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, 187: 4–77.

Голубовский М. Д., 2000. *Век генетики: эволюция идей и понятий*. СПб.: Борей-Арт, 262 с.

Гречко В. В., 2002. Молекулярные маркеры ДНК в изучении филогении и систематики. *Генетика*, 38(8): 1013–1033.

Гродницкий Д. Л., 2002. *Две теории биологической эволюции*. Саратов: Научная книга, 160 с.

Громов И. М., Баранова Г. И. (ред.), 1981. *Каталог млекопитающих СССР (плиоцен – современность)*. М.: Наука, 456 с.

Давыдов А. Ф., Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И., 1981. Экспериментальное скрещивание двух форм *Lymnaea stagnalis* и вопросы систематики подрода *Lymnaea s. str.* (Gastropoda, Pulmonata). *Зоологический журнал*, 60(9): 1325–1337.

Дарвин Ч., 2001. *Происхождение видов путем естественного отбора.* СПб: Наука, 568 с.

Доманицкий А. П., Дубровина Р. Г., Исаева А. И., 1971. *Реки и озера Советского Союза (справочные данные)*. Л.: Гидрометеоиздат, 104 с.

Друщиц В. В., 1974. *Палеонтология беспозвоночных*. М.: Изд-во МГУ, 528 с.

Жадин В. И., 1923. Изменчивость *Limnaea stagnalis* L. в водоемах окрестностей г. Мурома. *Русский гидробиологический журнал*, 2 (5–7): 97–106.

Жадин В. И., 1928а. К изучению изменчивости пресноводных моллюсков. *Limnaea stagnalis* L. var. *goktschana*. *Русский гидробиологический журнал*, 7 (5–7): 146–150.

Жадин В. И., 1928б. Исследования по морфологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Müll. *Монографии Волжской биологической станции*, 3: 1–94.

Жадин В. И., 1938. Сем. Unionidae. *Фауна СССР. Моллюски*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, IV(1): 1–170.

Завадский К. М., Георгиевский А. Б., 1977. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга. В: Берг Л. С. *Труды по теории эволюции*. Л.: Наука, 7–42.

Загороднюк І. В., 2004. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу. *Вісник Львівського университету. Сер. біологічна*, 38: 21–42.

Заика В. В., 1993. Термозависимость процессов на организменном уровне у эктотермов. *Биофизика*, 38 (5): 837–842.

Засыпкина М. О., 2006. Влияние остатков ракетного топлива на фауну водных моллюсков. *Вестник ДВО РАН*, 6: 79–82.

Затравкин М. Н., Лобанов А. Л., 1986. Морфометрические характеристики раковин двустворчатых моллюсков рода *Nodularia* (Unionidae) фауны СССР и возможности их использования для идентификации видов. *Морфологические и экологические основы систематики моллюсков. Труды Зоологического института АН СССР*, 148: 39–45.

Захаров Б. П., 2005. *Трансформационная типологическая систематика*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 164 с.

Зернов С. А., 1934. *Общая гидробиология*. М.: Биомедгиз, 504 с.

Зотин А. А., 2009. Индивидуальный рост *Lymnaea stagnalis* (Lymnaeidae: Gastropoda). II. Поздний постличиночный онтогенез. *Известия РАН. Сер. биологическая*, 6: 695–702.

Иванов А. И., 1940. Класс Брюхоногих моллюсков (Gastropoda). *Руководство по зоологии*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 2: 323–455.

Кантор Ю. И., Сысоев А. В., 2005. *Каталог моллюсков России и сопредельных стран*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 527 с.

Каримов А. В., 2004. Моллюски подрода *Gyraulus* (Mollusca, Gastropoda, Planorbidae) Западной Сибири. *Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: материалы конференции молодых ученых.* Екатеринбург: Академкнига, 97–98.

Каримов А. В., 2005. *Фауна и распространение моллюсков семейств Bulinidae и Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata) в водоемах Западной Сибири*: дис. … канд. биол. наук. Омск, 180 с.

Ким Дж.-О., Мьюллер Ч. У., Клекка У. Р. и др., 1989. *Факторный, дискриминантный и кластерный анализ*. М.: Финансы и статистика, 215 с.

Кодолова О. П., Жуковская Е. А., Правдухина О. Ю., Симдянов Т. Г., Болотецкий Н. М., 2000. О генетических дистанциях между зоологическими таксонами разного ранга. *Моллюски: проблемы систематики, экологии и филогении. Авторефераты докладов 4 (13) совещания по изучению моллюсков*. СПб, 59–61.

Кожов М. М., 1962. *Биология озера Байкал*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 315 с.

Козлов М. В., 2006. В паутине цифр: критический анализ статьи А. Г. Карташева и А. А. Карташевой. *Сибирский экологический журнал*, 13 (2): 219–225.

Козминский Е. В., 2006. Определение возраста у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). *Зоологический журнал*, 85 (2): 146–157.

Колчинский Э. И., 2002. *Неокатастрофизм и селекционизм: вечная дилемма или возможность синтеза (историко-критические очерки)?* СПб: Наука, 554 с.

Колчинский Э. И., 2006. *Эрнст Майр и современный эволюционный синтез*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 149 с.

Комаров В. Л., 1901. Флора Манчжурии. *Труды Императорского Санкт-Петербургского ботанического сада*, 20: 1–559.

Коржинский С. И., 1893. Флора востока Европейской России в её систематическом и географическом отношении. *Известия Томского университета*, 5: 71–299.

Корнюшин А. В., 1996. *Двустворчатые моллюски надсемейства* Pisidioidea *Палерктики. Фауна, систематика, филогения*. Киев, 176 с.

Коробков И. А., 1954. *Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Брюхоногие*. Л.: Гостоптехиздат, 786 с.

Кривошеина Л. В., Старобогатов Я. И., 1973. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны горной части бассейна Верхнего Иртыша. *Зоологический журнал*, 52 (3): 348–355.

Круглов Н. Д., 2005. *Моллюски семейства прудовиков Европы и Северной Азии*. Смоленск: Изд-во СГПУ, 508 с.

Круглов Н. Д., 2007. Особенности стабилизации основных таксономических параметров у легочных моллюсков (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) и ошибки систематиков. *Моллюски: морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. Седьмое (XVI) совещание по изучению моллюсков: сборник научных работ*. СПб., 143–145.

Круглов Н. Д., Максимова Т. Я., 1995. Особенности использования метода экспериментальной гибридизации в систематике брюхоногих легочных моллюсков. *Чтения памяти профессора В. В. Станчинского*. Смоленск, 2: 141–148.

Круглов Н. Д., Солдатенко Е. В., 1997. Ревизия рода *Segmentina* (Planorbidae). *Ruthenica*, 7 (2): 111–132.

Круглов Н. Д., Солдатенко Е. В., 2000. Новые данные о видах подрода *Gyraulus* рода *Anisus* европейской части России и сопредельных территорий (Gastropoda, Pulmonata). *Ruthenica*, 10 (2): 113–120.

Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И., 1981. Новый род лимнеид и система подрода *Omphiscola* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata). *Зоологический журнал,* 60 (7): 965–972.

Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И., 1986. Моллюски подрода *Stagnicola* рода *Lymnaea* фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биологический*, 91 (2): 59–72.

Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И., 1987. Жизненные формы лимнеид и некоторые проблемы построения системы. *Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. Всесоюзное совещание по изучению моллюсков: автореф. докладов.* Л.: Наука, 8: 68–70.

Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И., 1991. Неизвестные кладки яиц моллюсков рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae). *Труды Зоологического института АН СССР*, 228: 111–129.

Круглов Н. Д., Юрчинский В. Я., 2000а. Особенности действия лимитирующего фактора на расселение и жизнедеятельность пресноводных брюхоногих моллюсков. *Моллюски. Проблемы систематики, экологии и филогении*: *авторефераты докладов*. СПб, 4 (13): 65–68.

Круглов Н. Д., Юрчинский В. Я., 2000б. Механизм разрушения раковин пресноводных гастропод под воздействием низких значений рН. *Чтения памяти профессора В. В. Станчинского*. Смоленск, 3: 328–333.

Круглов Н. Д., Юрчинский В. Я., 2000в. Особенности нарушения жизненно важных функций у пресноводных брюхоногих моллюсков в экстремальных условиях среды. *Чтения памяти профессора В. В. Станчинского*. Смоленск, 3: 333–337.

Куприянов А. В., 2005. *Предыстория биологической систематики: «народная таксономия» и развитие представлений о методе в естественной истории конца XVI – начала XVIII вв.* СПб: Изд-во Европейского университета в Санкт-Петербурге, 60 с.

Лазарева А. И., 1967. О систематике прудовиков Казахстана из группы *Lymnaea palustris* Müller (Gastropoda, Pulmonata). *Зоологический журнал*, 46 (9): 1340–1349.

Лакин Г. Ф., 1990. *Биометрия*. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Линней К., 1989. *Философия ботаники*. М.: Наука, 456 с.

Логвиненко Б. М., Старобогатов Я. И., 1968. Тип Моллюски. Mollusca. *Атлас беспозвоночных Каспийского моря*. М.: Пищевая промышленность, 308–385.

Лукин Е. И., 1940. *Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, 310 с.

Лысенко Т. Д., 1952. *Агробиология*. М.: Сельхозгиз, 783 с.

Любарский Г. Ю., 1991. Изменение представлений о типологическом универсуме в западноевропейской науке. *Журнал общей биологии*, 52 (3): 319–333.

Любарский Г. Ю., 1992. Биостилистика и проблема классификации жизненных форм. *Журнал общей биологии*, 53 (5): 649–661.

Любарский Г. Ю., 1996. *Архетип, стиль и ранг в биологической систематике*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 434 с.

Любарский Г. Ю., 2007. Память, фенотип, генотип, гомология. *Линнеевский сборник*. М.: Изд-во МГУ, 318–380.

Любищев А. А., 1959. О применении биометрии в систематике. *Вестник ЛГУ,* 9: 128–136.

Любищев А. А., 1982. Программа общей систематики. В: Любищев А. А. *Проблемы формы, систематики и эволюции организмов.* М.: Наука, 36–67.

Майр Э., 1947. *Эволюция и происхождение видов (с точки зрения зоолога)*. М.: Изд-во иностранной литературы, 504 с.

Майр Э., 1968. *Зоологический вид и эволюция.* М.: Мир, 597 с.

Майр Э., 1971. *Принципы зоологической систематики*. М.: Мир, 454 с.

Максимова Н. В., Ситникова Т. Я., Мизандронцев И. Б., 2007. Рост байкальской эндемичной улитки *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) (Caenogastropoda: Baicaliidae). *Зоология беспозвоночных*, 4 (1): 45–63.

Максимова Т. А., 1995. *Морфологический и генетический анализ моллюсков сем. Bulinidae (Gastropoda, Pulmonata) фауны России и сопредельных территорий*: автореф. дис. … канд. биол. наук. СПб., 28 с.

Максимова Т. А., Солдатенко Е. В., 2004. Функциональная морфология и онтогенез копулятивного аппарата некоторых пресноводных гастропод. *Научные чтения памяти профессора В. В. Станчинского*, 4: 414–420.

Максимова Т. А., Яковлева Ж. А., 1991. Морфофункциональные аспекты физиологии копуляции моллюсков рода *Planorbarius* (Gastropoda Pulmonata Bulinidae). *Труды Зоологического института АН СССР*, 228: 49–60.

Мартынов А. В., 2011. *Онтогенетическая систематика и новая модель эволюции Bilateria*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 286 с.

Медников Б. М., 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы. *Журнал общей биологии*, 48 (1): 15–26.

Медников Б. М., 2005. *Избранные труды: организм, геном, язык*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 452 с.

Межжерин С. В., Гарбар Д. А., Гарбар А. В., 2005. Систематическая структура комплекса *Planorbarius corneus* s.l. (Gastropoda, Pulmonata): анализ аллозимных маркеров и морфометрических признаков. *Вестник зоологии*, 39 (6): 11–17.

Межжерин С. В., Гарбар А. В., Коршунова Е. Д., Гарбар Д. А., Жалай Е. И., 2008. Генетическая изменчивость и филогеография двух видов пресноводных легочных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины. *Вісник Украинського товарищества генетиків і селекціонерів*, 6 (1): 82–87.

Мина М. В., Клевезаль Г. В., 1976. *Рост животных: анализ на уровне организма*. М.: Наука, 291 с.

Миничев Ю. С., 1974. Хромосомные числа и систематика брюхоногих моллюсков. *Зоологический журнал*, 53 (8): 1255–1257.

Мордкович В. Г., Баркалов А. В., Василенко С. В. и др., 2002. Видовое богатство членистоногих Западно-Сибирской равнины. *Евроазиатский энтомологический журнал*, 1 (1): 3–10.

Наумов А. Д., Нинбург Е. А., Ростова Н. С., 1983. Изменчивость формы раковины *Portlandia arctica* (Mollusca, Bivalvia) из Белого моря. *Зоологический журнал*, 62 (1): 45–50.

Павлинов И. Я., 2005. *Введение в современную филогенетику*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 392 с.

Павлинов И. Я., 2009. Проблема вида в биологии – ещё один взгляд. *Труды Зоологического института РАН*, прил. 1: 250–271.

Павлинов И. Я., Любарский Г. Ю., 2011. *Биологическая систематика: эволюция идей*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 632 с.

Павлинов И. Я., Микешина Н. Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии. *Журнал общей биологии*, 63 (6): 473–493.

Панова М. В., Сергиевский С. О., Гранович А. И., 1999. Изменение формы раковины литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *Littorina obtusata* при зараженности партенитами трематод. *Паразитология*, 33 (1): 13–25.

Пантелеев П. А., 1992. Концепция подвида в систематике. *Успехи современной биологии*, 112 (3): 350–358.

Пантелеев П. А., 2010. *Родентология*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 224 с.

Парамонова Н. П., 1979. О классификации явлений внутривидовой изменчивости. *Палеонтологический журнал*, 3: 12–21.

Пархаев П. Ю., 2007. Хиральность раковин кембрийских брюхоногих и синистральные представители рода *Aldanella* Vostokova, 1962. *Палеонтологический журнал*, 41 (3): 3–9.

Плохинский Н. А., 1980. *Алгоритмы биометрии*. М.: Изд-во МГУ, 150 с.

Поздняков А. А., 2009. Критика эпигенетической теории эволюции. *Журнал общей биологии*, 70 (5): 383–395.

Попов И. Ю., 2008. *Периодические системы и периодический закон в биологии*. СПб; М.: Товарищество научных изданий КМК, 223 с.

Попов В. Н., Крамаренко С. С., 1994. О межвидовых различиях характера роста раковин наземных моллюсков рода *Brephulopsis* (Gastropoda, Buliminidae) Крыма. *Вестник зоологии*, 28 (4–5): 3–7.

Поползин А. Г., 1967. *Озера юга Обь-Иртышского бассейна (зональная комплексная характеристика)*. Новосибирск: Западно-Сибирское книжное издательство, 350 с.

Прозорова Л. А., 2003. Таксономическая структура и видовой состав рода *Anisus* Studer (Gastropoda, Planorbidae) в фауне России. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 7: 99–115.

Прозорова Л. Я., Ситникова Т. Я., Засыпкина М. О., Матафонов П. В., Дулмаа А., 2009. Пресноводные брюхоногие моллюски (Gastropoda) бассейна озера Байкал и прилегающих территорий. *Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2. Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии*. Новосибирск: Наука, 1: 170–188.

Пузаченко А. Ю., 2003. Энтропия как мера морфологического разнообразия. *Териологические исследования*. СПб, 3: 60–81.

Пузаченко Ю. Г., 2004. *Математические методы в экологических и географических исследованиях*. М.: Академия, 416 с.

Расницын А. П., 2002. Процесс эволюции и методология систематики. *Труды Русского энтомологического общества.* СПб, 73: 1–107.

Рауп Д., Стенли С., 1974. *Основы палеонтологии*. М.: Мир, 390 с.

Рижинашвили А. Л., Орлова М. И., 2005. Использование морфометрических дистанций в систематике рода *Dreissena* Van Beneden, 1835 (Bivalvia: Dreissenidae). *Ruthenica*, 14 (2): 161–168.

Рихтер Г. Д. (ред.), 1963. *Западная Сибирь*. М.: Изд-во АН СССР, 488 с.

Рябцева Ю. С., Анистратенко В. В., 2012. Морфологические особенности эмбриональной раковины моллюсков рода *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae): попытка разграничения близких видов, обитающих в Украине. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 15–16: 117–128.

Саенко Е. М., Богатов В. В., Зайкин Д. В., 2009. О систематическом положении дальневосточных родов *Kunashiria* и *Arsenievinaia*. *Зоологический журнал*, 88 (11): 1298–1310.

Салазкин А. А., 1969. О некоторых особенностях распределения брюхоногих моллюсков в разнотипных озерах гумидной зоны Западной Сибири. *Вопросы малакологии Сибири.* Томск: Изд-во ТГУ, 57–60.

Семёнов-Тян-Шанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений: опыт точной категоризации низших систематических единиц. *Записки Академии наук по физико-математическому отделению*, 25 (1): 1–29.

Сидоров С. А., 1929. Моллюски Арала и его ближайших окрестностей. *Русский гидробиологический журнал,* 8 (1–3): 13–37.

Симпсон Дж. Г., 1948. *Темпы и формы эволюции*. М.: Изд-во иностранной литературы, 358 с.

Симпсон Дж. Г., 2006. *Принципы таксономии животных*. М.: Товарищество научных изданий КМК, XX + 293 с.

Ситникова Т. Я., Шимараев М. Н., 2001. О глубоководных «карликах» и «гигантах» среди байкальских эндемичных гастропод. *Журнал общей биологии*, 62 (3): 226–238.

Скарлато О. А., Старобогатов Я. И., Антонов П. И., 1990. Морфология раковины и макроанатомия. *Методы исследования двустворчатых моллюсков*. Л., 4–31.

Скворцов А. К., 1967. Основные этапы развития представлений о виде. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 72 (5): 11–27.

Солдатенко Е. В., 2007. Онтогенез копулятивного аппарата у моллюсков рода *Segmentina* (Gastropoda: Pulmonata: Planorbidae). *Моллюски: Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. Седьмое (XVI) совещание по изучению моллюсков: сборник научных работ*. СПб, 246–248.

Солдатенко Е. В., 2009. Развитие копулятивного аппарата в постэмбриогенезе у представителей трех родов семейства Planorbidae (Gastropoda: Pulmonata). *Труды Зоологического института РАН*, 313 (2): 168–182.

Солдатенко Е. В., Ситникова Т. Я., 2009. Особенности строения стилетов моллюсков родов *Gyraulus* и *Choanomphalus* (Pulmonata: Planorbidae). *Труды Зоологического института РАН*, 313 (1): 68–73.

Солдатенко Е. В., Стыгар Л. В., 2006. Методика анатомирования моллюсков семейств Planorbidae и Succineidae. *Естественные науки и экология: ежегодник ОмГПУ.* Омск: Изд-во ОмГПУ, 10: 76–80.

Стадниченко А. П., 1977. Патогенное воздействие партенит трематод на пресноводных моллюсков. *Гидробиологический журнал*, 13 (1): С. 117–124.

Стадниченко А. П., 1990. Прудовикообразные (пузырчиковые, витушковые, катушковые). *Фауна Украины*. Киев: Наукова думка, 29 (4): 1–292.

Стадниченко А. П., 2004. *Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Acroloxidae) Украины*. Киев: Центр учебной литературы, 327 с.

Стадниченко А. П., 2006. *Lymnaeidae и Acroloxidae Украины: Методы сбора и изучения, биология, экология, полезное и вредное значение*. Житомир: Рута, 168 с.

Старобогатов Я. И., 1967. К построению системы пресноводных легочных моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, 42: 280–304.

Старобогатов Я. И., 1968. Практические вопросы систематики и вопрос о критерии вида. *Зоологический журнал*, 47 (6): 875–886.

Старобогатов Я. И., 1970. *Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара*. Л.: Наука, 372 с

Старобогатов Я. И., 1976. Система и филогения Lymnaeidae. *Проблемы зоологии*. Л., 79–81.

Старобогатов Я. И., 1977. О соотношении биологической и типологической концепций вида. *Журнал общей биологии*, 38 (2): 157–166.

Старобогатов Я. И., 1985. Проблема видообразования. *Итоги науки и техники. Общая геология*. М.: ВИНИТИ, 20: 1–95.

Старобогатов Я. И., 1994. Биологическое разнообразие моллюсков континентальных водоемов и состояние его изученности в Российской Федерации и соседних независимых государствах. *Биоразнообразие: степень таксономической изученности*. М.: Наука, 60–65.

Старобогатов Я. И., 1996. Вид в теории и в природе. *Современная систематика: методологические аспекты*. М.: Изд-во МГУ, 165–181.

Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., 1990. Видовой состав семейства Bulinidae (Gastropoda, Pulmonata) в водоемах СССР (с замечаниями по системе Camptoceratinae). *Зоологический журнал*, 69 (4): 27–37.

Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Затравкин М. Н., 1989. Состав семейства Physidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes) Сибири и Дальнего Востока СССР (с замечаниями о европейских физидах). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биологический*, 94 (1): 62–76.

Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Богатов В. В., Саенко Е. М., 2004. Моллюски. В: Цалолихин С. Я. (ред.). *Определитель пресновод-*

ных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб: Наука, 6: 6–492.

Старобогатов Я. И., Ситникова Т. Я., 1990. Пути видообразования моллюсков озера Байкал. *Журнал общей биологии*, 51 (4): 499–512.

Старобогатов Я. И., Толстикова Н. В., 1986. Моллюски. *Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер*. Л.: Гидрометеоиздат, 156–165.

Стекольников А. А., 2001. Новые виды и симпатрические отношения клещей-краснотелок группы *talmiensis* (Trombiculidae*, Neotrombicula*). *Паразитология*, 35 (6): 496–518.

Стекольников А. А., 2004. Изменчивость *Leptotrombidium europaeum* и двух близких к нему новых видов клещей-краснотелок (Acari: Trombiculidae) с Кавказа. *Паразитология*, 38 (5): 388–405.

Суворов А. Н., 2002. Перспективы изучени морфологического разнообразия наземных легочных моллюсков. *Известия РАН. Сер. биологическая*, 5: 561–575.

Терентьев П. В., 1928. Изменчивость раковин *Limnaea* (*Limnus*) *stagnalis* L. из окрестностей г. Чердыни. *Русский гидробиологический журнал*, 7 (3–4): 81–86.

Терентьев П. В., 1961. Систематика рода Жаба с биометрической точки зрения. *Вестник Ленинградского университета*, 15: 85–91.

Терентьев П. В., 1968. В защиту вида как конечного таксона. *Зоологический журнал*, 47 (6): 887–900.

Терентьев П. В., 1970а. Географическая изменчивость раковины большого прудовика. *Вестник ЛГУ. Биология*, 4 (21): 146–154.

Терентьев П. В., 1970б. Влияние климатической температуры на размеры раковин наземных моллюсков. *Зоологический журнал*, 49 (1): 5–10.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В., 1977. *Краткий очерк теории эволюции*. М.: Наука, 297 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В., 1973. *Очерк учения о популяции*. М.: Наука, 280 с.

Толстикова Н. В., Македонов А. В., Кривулина Ю. А., 1983. Некоторые итоги биофациального анализа современных лагунных и озерных осадков. *Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества*, 26: 295–308.

Филиппенко Д. П., 2012. *Фауна и экология моллюсков эстуарных водоемов юго-восточной части Балтийского моря*: автореф. дис. … канд. биол. наук. Калининград, 23 с.

Филипченко Ю. А., 1977. *Эволюционная идея в биологии*. М.: Наука, 228 с.

Филипченко Ю. А., 1978. *Изменчивость и методы её изучения.* М.: Наука, 238 с.

Филонец П. П., Омаров Т. Р., 1974. *Озера Северного, Западного и Восточного Казахстана: справочник*. Л.: Гидрометеоиздат, 138 с.

Фридман В. С., 1996. Типологическая и биологическая концепция вида: поглощающий антагонизм или дополнительность? *Современная систематика: методологические аспекты*. М.: Изд-во МГУ, 183–212.

Хлебович В. В., 2002. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции. *Успехи современной биологии*, 122 (1): 16–25.

Хохуткин И. М., 1975. Полиморфизм и структура таксонов наземных моллюсков фауны СССР. *Популяционная изменчивость животных*. Свердловск: УНЦ АН СССР, 116–138.

Хохуткин И. М., 1985. О находке скаляридий у большого болотного прудовика *Lymnaea stagnalis* (L.). *Экологическое изучение гидробионтов Урала*. Свердловск, 17–20.

Хохуткин И. М., 1997. *Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков*. Екатеринбург: [Б. и.], 176 с.

Цихон-Луканина Е. А., 1987. *Трофология водных моллюсков*. М.: Наука, 176 с.

Черепанов В. В., 1986. *Эволюционная изменчивость водных и наземных животных*. Новосибирск: Наука, 240 с.

Чернов Ю. И., 1989. Тепловые условия и биота Арктики. *Экология*, 2: 49–57.

Шаталкин А. И., 1996. Эссенциализм и типология. *Современная систематика: методологические аспекты.* М.: Изд-во МГУ, 123–154.

Шаталкин А. И., 2007. От Линнея и Ламарка к современности. Типология и эволюция – две линии развития в систематике. *Линнеевский сборник*. М.: Изд-во МГУ, 25–100.

Шванский В. П., 1928. К вопросу об изменчивости *Lymnaea stagnalis* L. *Труды Смоленского общества естествоиспытателей и врачей*. Смоленск, 2: 51–76.

Шилейко А. А., 1967. К вопросу об изменчивости лимнеид (Gastropoda, Mollusca) Кольского полуострова. *Гидробиологический журнал*, 3: 77–80.

Шилейко А. А., 1972. Морфология радулы Helicidae и таксономическое значение радулярных признаков. *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*, 12: 157–168.

Шилейко А. А., 1984. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). *Фауна СССР. Новая серия.* Л.: Наука, 130: 1–400.

Шишкин М. А., 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория. *Эволюция и биоценотические кризисы*. М.: Наука, 76–124.

Шишкин М. А., 1988. Эволюция как эпигенетический процесс. *Современная палеонтология*. М.: Недра, 2: 142–168.

Шмальгаузен И. И., 1946. *Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора)*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 396 с.

Эйхлер В., 1977. Критерий подвида у эктопаразитов (на примере пухоедов). *Паразитология*, 11 (6): 467–473.

Юнкер Т., Хоссфельд У., 2007. *Открытие эволюции: Революционная теория и её история.* СПб: Изд-во СПбГУ, 219 с.

Юрлова Н. И., Водяницкая С. Н., Глупов В. В., 2000. Анализ взаимоотношений в системе паразит – хозяин (на примере моллюсков и трематод). *Успехи современной биологии*, 120 (6): 573–580.

Яблоков А. В., 1966. *Изменчивость млекопитающих*. М.: Наука, 362 с.

Akbayin H., Hevedanli M., Şeşen R., 2001. Some *Assyriella* species in South East Anatolia in Turkey differentiated by multivariate statistical analysis (Gastropoda: Pulmonata, Helicidae). *Turkish Journal of Zoology*, 25: 1–9.

Albrecht C., Glaubrecht M., 2006. Brood care among basommatophorans: a unique reproductive strategy in the freshwater limpet snail *Protancylus* (Heterobranchia: Protancylidae), endemic to ancient lakes on Sulawesi, Indonesia. *Acta Zoologica*, 87: 49–58.

Aldrovandi U., 1606. *De reliquis animalibus exanguibus libri quatuor, post mortem eius editi: nempe de mollibus, crustaceis, testaceis, et zoophytis*. Bologna: Giovanni Battista Bellagamba, 593 p.

Alkins W. E., 1928. The conchometric relationship of *Clausilia rugosa* (Drap.) and *Clausilia cravenensis*, Taylor. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 18 (2): 50–69.

Alonso M. R., Nogales M., Ibañez M., 2006. The use of the computer-assisted measurements utility. *Journal of Conchology*, 39 (1): 41–48.

Angiletta M. J., 2009. *Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis*. New York: Oxford University Press, 290 p.

Angiletta M. J., Todd D., Sears M. W., 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and Comparative Biology*, 44: 498–509.

Arnquist G., 1997. The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species studies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 365–379.

Arnquist G., 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature,* 393: 784–786

Arthur W., 1982. Control of shell shape in *Lymnaea stagnalis*. *Heredity*, 49 (2): 153–161.

Asami T., Cowie R., Ohbayashi K., 1998. Evolution of mirror images by sexually asymmetric mating behavior in hermaphroditic snails. *The American Naturalist*, 152 (2): 225–236.

Ashton K. G., 2004. Sensitivity of intraspecific latitudinal clines of body size for tetrapods to sampling, altitude and body size. *Integrative and Comparative Biology*, 44: 403–412.

Atkinson D., 1994. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25: 1–58.

Atkinson D., 1995. Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: Exceptions to the general rule. *Journal of Thermal Biology*, 20: 61–74.

Atkinson D., Sibly R. M., 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology & Evolution*, 12: 235–239.

Baker F. C., 1911. The Lymnaeidae of North and Middle America, recent and fossil. *Special Publications of the Chicago Academy of Science*, 3: 1–539.

Baker F. C., 1928. Influence of a changed environment in the formation of new species and varieties. *Ecology,* 9: 271–283.

Baker F. C., 1945. *Molluscan family Planorbidae*. Urbana: Illinois University Press, 530 p.

Baker R. J., Bradley R. D., 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy*, 87: 643–662.

Ball G. H., 1922. Variation in fresh-water mussels. *Ecology,* 3: 93–121.

Ballabeni P., 1995. Parasite-induced gigantism in a snail: a host adaptation? *Functional Ecology*, 9: 887–893.

Bantock C. R., Noble K., Ratsey M., 1973. Sinistrality in *Cepaea hortensis*. *Heredity*, 30 (3): 397–398.

Barker G. M., 1981. Nembutal for narcotisation of mollusks. *Veliger*, 24 (1): 76.

Baršiene J., Tapia G., Barsyte D., 1996. Chromosomes of molluscs inhabiting some mountain springs of eastern Spain. *Journal of Molluscan Studies*, 62: 539–543.

Bateson P., 2002. William Bateson: a biologist ahead of his time. *Journal of Genetics*, 81 (2): 49–58.

Bateson W., 1894. *Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity of the origin of species.* London: Macmillan & Co, 598 p.

Baudoin M., 1975. Host castration as a parasitic strategy. *Evolution*, 29 (2): 335–352.

Baur B., 1988. Microgeographical variation in shell size of the land snail *Chondrina clienta*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35 (3): 247–259.

Beriozkina G. V., Starobogatov Ya. I., 1995. Inheritance of pigmentation in some freshwater pulmonate snails. *Ruthenica*, 5 (1): 39–43.

Bertin A., Ruíz V. H., Figueroa R., Gouin N., 2012. The role of spatial processes and environmental determinants in microgeographic shell variation of the freshwater snail *Chilina dombeyana* (Bruguière, 1789). *Naturwissenschaften*, 99: 225–232.

Blanckenhorn W. U., Demont M., 2004. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integrative and Comparative Biology*, 44: 413–424.

Bloomer H. H., 1927. *Margaritifera margaritifera*. Notes on the variation of the British and Irish forms. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 17 (5–6): 208–216.

Boag D. A., 1986. Dispersal in pond snails: potential role of waterfowl. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 904–909.

Boettger O., 1893. Die Verhältnisszahlen der paläarktischen Najaden. *Nachrichtsblatt der deutschen Malakozoologischen Gesellschaft*, 25 (5–6): 65–79.

Bond J. E., Beamer D. A., Hedin M. C., Sierwald P., 2003. Gradual evolution in male genitalia in a sibling species complex of millipedes (Diplopoda: Spirobolida: Rhinocricidae: *Anadenobolus*). *Invertebrate Systematics*, 17: 711–717.

Boss K. J., 1978. On the evolution of gastropods in ancient lakes. *Pulmonates. Vol. 2A. Systematics, Evolution and Ecology*, 385–428.

Bouchet Ph., 2006. Valid until synonymyzed, or Invalid until proven valid? A response to Davis (2004) on species check-lists. *Malacologia*, 48 (1–2): 311–319.

Bouchet Ph., Rocroi J.-P., 2005. Classification and Nomenclator of Gastropod families. *Malacologia,* 47: 1–397.

Bourguignat J.-R., 1885. *Notice prodromique sur les mollusques terrestres et fluviatiles recueiliis par M. Victor Giraud dans la région méridionale du lac Tanganika*. Paris: Tremblay, 110 p.

Bowler P. J., 1974. Darwin's concepts of variation. *Journal of the History of Medicine and Allied Sciences*, 29: 196–212.

Bowler P. J., 1983. *The eclipse of darwinism: Anti-Darwinian evolution theories in the decades around 1900*. Baltimore-London: The John Hopkins University Press, 292 p.

Bowler P. J., 2005. Variation from Darwin to the Modern Synthesis. *Variation – A central concept in biology*. Amsterdam: Elsevier Academic press, 9–27.

Boycott A. E., 1928. Conchometry. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 18: 8–31.

Boycott A. E., 1936. The habitats of freshwater molluscs in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 5: 118–186.

Boycott A. E., 1938. Experiments on the artificial breeding of *Limnaea involuta, Limnaea burnetti* and other forms of *Limnaea peregra. Proceedings of the Malacological Society of London*, 23 (2): 101–108.

Boycott A. E., Diver C., 1923. On the inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 95: 207–213.

Boycott A. E., Diver C., 1930. Abnormal forms of *Limnaea peregra* obtained in artificial breeding and their inheritance. *Proceedings of the Malacological Society in London*, 19: 141–146.

Boycott A. E., Diver C., Gerstang S. L., Turner F. M., 1930. The inheritance of sinistrality in *Lymnaea peregra* (Mollusca, Pulmonata). *Philosophical Transactions of the Royal Society in London. Series B*, 219: 51–131.

Brown D. S., 1994. *Freshwater snails of Africa and their medical importance*. London: Taylor & Francis, 674 p.

Brown D. S., Schutte C. H. J., Burch J. B., Natarajan R., 1967. Chromosome numbers in relation to other morphological characters of some Southern African *Bulinus* (Basommatophora: Planorbidae). *Malacologia*, 6 (1–2): 175–188.

Brown D. S., Shaw K. M., 1989. Freshwater snails of the *Bulinus truncatus/tropicus* complex in Kenya: Tetraploid species. *Journal of Molluscan Studies*, 55: 509–532.

Brown D. S., Shaw K. M., Rollinson D., 1991. Freshwater snails of the *Bulinus truncatus/tropicus* complex (Basommatophora: Planorbidae) in Kenya: Diploid populations. *Journal of Molluscan Studies*, 57: 143–166.

Brown K. M., 1985. Intraspecific life history in a pond snail: the roles of population divergence and phenotypic plasticity. *Evolution*, 39: 387–395.

Browne R. A., 1981. Lakes as islands: biogeographic distribution, turnover rates, and species composition in the lakes of central New York. *Journal of Biogeography*, 8: 75–83.

Brussard P. F., 1975. Geographic variation in North American colonies of *Cepaea nemoralis*. *Evolution*, 29: 402–410.

Bruyndonckx L., Jordaens K., Ysebaert T., Meire P., Backeljau Th., 2002. Molluscan diversity in tidal marshes along the Scheldt estuary (The Netherlands, Belgium). *Hydrobiologia*, 474: 189–196.

Buhay J. E., 2009. "COI-like" sequences are becoming problematic in molecular systematic and DNA barcoding studies. *Journal of Crustacean Biology*, 29 (1): 96–110.

Bulmer M., 2003. *Francis Galton: pioneer of heredity and biometry*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 357 p.

Bumpus H. C. 1898. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow, *Passer domesticus. Biological Lectures, Marine Biological Laboratory Wood's Hole*: 209–226.

Burch J. B., 1960. Chromosome studies of aquatic pulmonate snails. *The Nucleus*, 3 (2): 177–208.

Burch J. B., 1967a. Cytological relationships of some Pacific Gastropods. *Venus*, 25 (3–4): 118–135.

Burch J. B., 1967b. Chromosomes of intermediate hosts of human bilharziasis. *Malacologia*, 5 (2): 127–135.

Burch J. B., Basch P. F., Bush L. L., 1960. Chromosome numbers in ancylid snails. *Revista Portuguesa de Zoologia e Biologia geral*, 2 (3/4): 199–204.

Burch J. B., Jung Y., 1993. Polyploid chromosome numbers in the *Torquis* group of the freshwater snail genus *Gyraulus* (Mollusca: Pulmonata: Planorbidae). *Cytologia*, 58: 145–149.

Burch J. B., Patterson C. M., 1963. Cytotaxonomic studies of freshwater limpets (Gastropoda: Basommatophora). II. The New Zealand river limpet, *Latia neritoides*. *Malacologia*, 1 (2): 313–319.

Burch J. B., Patterson C. M., 1971. Chromosome numbers of Hawaiian Lymnaeidae. *Malacological Revie*w, 4: 209–210.

Byrne R. A., Reynolds J. D., McMahon R. F., 1989. Shell growth, reproduction and life cycles of *Lymnaea peregra* and *L. palustris* (Pulmonata: Basommatophora) in oligotrophic turloughs (temporary lakes) in Ireland. *Journal of Zoology*, 217: 321–329.

Cabanita R., Atkinson D., 2006. Seasonal time constraints do not explain exception to the temperature-size rule in ectotherms. *Oikos*, 114: 431–440.

Cain A. J., 1956. The genus in evolutionary biology. *Systematic Zoology*, 5 (3): 97–109.

Cain, A. J. 1958. Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. *Proceedings of the Linnean Society in London,* 169: 144–163.

Cain A. J., Sheppard P. M., 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics*, 39 (1): 89–116.

Carlsson R., 2001. Freshwater snail communities and lake classification. An example from the Åland Islands, southwestern Finland. *Limnologica*, 31: 129–138.

Chapuis E., Trouve S., Facon B., Degen L., Goudet J., 2007. High quiantitative and no molecular differentiation of a freshwater snail (*Galba truncatula*) between temporary and permanent water habitats. *Molecular Ecology*, 16: 3484–3496.

Checa A. G., Jiménez-Jiménez A. P., 1997. Regulation of spiral growth in planorbid gastropods. *Lethaia*, 30: 257–269.

Chiu Y.-W., Chen H.-Ch., Lee S.-Ch., Chen Ch. A., 2002. Morphometric analysis of shell and operculum variations in the viviparid snail, *Cipangopaludina chinensis* (Mollusca: Gastropoda), in Taiwan. *Zoological Studies*, 41 (3): 321–331.

Clarke J., Murray B., 1980. The genus *Partula* on Moorea: speciation in progress. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 211: 83–117.

Clench W. J., 1954. The occurrence of clines in molluscan populations. *Systematic Zoology*, 3 (3): 122–125.

Clessin S., 1887. *Die Molluskenfauna Österreich-Ungarns und der Schweiz*. Nürnberg: Bauer et Raspe, 858 S.

Climo F. M., Pullan N. B., 1972. A taxonomic review of the family Lymnaeidae (Mollusca: Gastropoda) in New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 2 (1): 5–13.

Cock A. G., 1973. William Bateson, mendelism and biometry. *Journal of the History of Biology,* 6 (1): 1–36.

Colton H. S., 1915. On classification in general, and the genus *Lymnaea* in particular. *The Nautilus*, 28 (10): 116–119.

Comai L., 2005. The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews in Genetics*, 6: 836–846.

Correa A. C., Escobar J. C., Durand P., Renaud F., David P., Jarne Ph., Pointier J.-P., Hurtrez-Boussèz S., 2010. Bridging gaps in the molecular phylogeny of the Lymnaeidae (Gastropoda: Pulmonata), vectors of fascioliasis. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 381. [http://www.biomedcentral.com/1471–2148/10/381].

Coutellec-Vreto M. A., Guiller A., Daguzan J., 1994. Allozyme variation in some populations of the *Lymnaea peregra*, *L. auricularia* and *L. stagnalis* (Gastropoda: Pulmonata). *Journal of Molluscan Studies*, 60: 393–403.

Cox L. R., 1960. General characteristics of Gastropoda. In: Moore R. C., Pitrat Ch. W. (eds). *Treatise on invertebrate paleontology. Part I. Mollusca 1.* Lawrence: Kansas University Press, 84–169.

Cracraft J., 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornitology*, 1: 159–187.

Da Costa E. M., 1778. *Historia naturalis testaceorum Britanniae* etc. London: Millan, White, Elmsley & Robson, printed for the author, XII + 254 + VII p.

Dalesman S., Lukowiak K., 2010. Effect of acute exposure to low environmental calcium on respiration and locomotion in *Lymnaea stagnalis* (L.). *Journal of Experimental Biology*, 213: 1471–1476.

Dance S. P. 1970. «Le fanatisme du nobis»: a study of J.-R. Bourguignat and the «Nouvelle École». *The Journal of Conchology*, 27: 65–86.

Darwin Ch., 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. London: J. Murray, 502 p.

Davis G. M., 1994. Molecular genetics and taxonomic discrimination. *The Nautilus*, suppl. 2: 3–23.

Dawkins R., 2010. *The greatest show on Earth: The evidence for evolution*. London: Black swan, 470 p.

Dayrat B., 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 407–415.

De Baets K., Klug Ch., Monnet C., 2013. Intraspecific variability through ontogeny in early ammonoids. *Paleobiology*, 39 (1): 75–94.

DeJong R. J., Emery A. M., Adema C. M., 2004. The mitochondrial genome of *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda: Basommatophora), intermediate host of *Schistosoma mansoni*. *Journal of Parasitology*, 90: 991–997.

De Magalhães C. A., 1998. Density and shell-size variation of *Nodilittorina lineolata* (Orbigny, 1840) in the intertidal region in southeastern Brazil. *Hydrobiologia*, 378: 143–148.

Di Cesnola A. P., 1907. A first study of natural selection in *Helix arbustorum. Biometrika*, 5: 387–399.

Dillon R. T., 2000. *The ecology of freshwater molluscs*. Cambridge: Cambridge University Press, xii + 509 p.

Dillon R. T., 2011. Robust shell phenotype is a local response to stream size in the genus *Pleurocera* (Rafinesque, 1818). *Malacologia*, 53 (2): 265–277.

Dillon R. T., Herman J. J., 2009. Genetics, shell morphology, and life history of the freshwater pulmonate limpets *Ferrissia rivularis* and *Ferrissia fragilis*. *Journal of Freshwater Ecology*, 24: 261–271.

Dillon R. T., Jacquemin S. J., Pyron M., 2013. Cryptic phenotypic plasticity in populations of the freshwater prosobranch snail, *Pleurocera canaliculata*. *Hydrobiologia*, 709: 117–127.

Diver C., 1931. A method of determining the number of the whorls of a shell and its application to *Cepaea hortensis* (Müller) and *C. nemoralis* L. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 19: 234–239.

Diver C., 1939. Aspects of the study of variation in snails. *Journal of Conchology*, 21 (4–5): 91–141.

Diver C., 1940. The problem of closely related species living in the same area. In: Huxley J. (ed.) *The New Systematics*. Oxford: Clarendon Press, 303–328.

Drés M., Mallet J., 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*, 357: 471–492.

Dubois A., 1988. The genus in zoology: A contribution to the theory of evolutionary systematics. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (A)*, 140: 1–124.

Duncan C. J., 1960. The genital systems of the freshwater Basommatophora. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 135: 339–356.

Dussart G. B. J., 1976. The ecology of freshwater molluscs in north-west England in relation to water chemistry. *Journal of Molluscan Studies*, 42: 181–198.

Emberton K. C., 1989. Retraction / extension and measurement error in a land snail: effects on systematic characters. *Malacologia*, 31 (1): 157–173.

Ereshefsky M., 2001. *The poverty of Linnaean hierarchy: A philosophical study of biological taxonomy*. Cambridge: Cambridge University press, 316 p.

Falniowski A., Kozik A., Szarowska M., 1993. Two common European viviparid species hybridize. *American Malacological Bulletin*, 10: 161–164.

Falniowski A., Fiałkowski W., Szarowska A., Mazan K., 1998. Shell biometry characters in species discrimination and classification within the genus *Viviparus* (Gastropoda: Architaenioglossa: Viviparidae). *Malakologische Abhandlungen / Museum für Tierkunde Dresden*, 19 (4): 29–45.

Feldmeyer B., Hoffmeier K., Pfenninger M., 2010. The complete mitochondrial genome of *Radix balthica* (Pulmonata, Basommatophora), obtained by low coverage shot gun next generation sequencing. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57: 1329–1333.

Ferguson J. W. H., 2002. On the use of genetic divergence for identifying species. *Biological Journal of Linnaean Society*, 75: 509–516.

Filipchenko Yu. A., 1927. *Variabilität und variation*. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 101 S.

Forbes G. S., Crampton H. E., 1942. The differentiation of geographical groups in *Lymnaea palustris*. *Biological Bulletin*, 82: 26–46.

Forbes E., Hanley S., 1852–1853. *A History of British Mollusca and their shells*. London: J. van Voorst, IV: 1–301.

Frank P. W., 1975. Latitudinal variation in the life history features of the black turban snail *Tegula funebralis* (Prosobranchia: Trochidae). *Marine Biology*, 31: 181–192.

Franz V., 1932. *Viviparus*. Morphometrie, Phylogenie und Geographie der europäischen, fossilen und rezenten Paludinen. *Denkschriften der Medizinisch-Natur-wissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena*, 18 (1): 1–160.

Freeman G., Lundelius J. W., 1982. The developmental genetics of dextrality and sinistrality in the gastropod *Lymnaea peregra. Wilhelm Roux's Archives of Developmental Biology*, 191: 69–83

Geyer D., 1923. Zwergschnecken. *Archiv für Molluskenkunde*, 55 (6): 231–235.

Geyer D., 1927. *Unsere Land- und Süsswasser-mollusken*. Stuttgart: Lutz, XI + 224 S.

Geyer D., 1929a. Die Molusken des Bodenseestrandes. *Zoologischer Jahrbucher. Abteilung für Systematik, Ökilogie und Geographie der Tiere*, 58: 135–172.

Geyer D., 1929b. Zur Biologie der Mollusken des Bodensees. *Aus der Heimat*, 42 (7): 201–216.

Gillham N., 2001. Evolution by jumps: Francis Galton and William Bateson and the mechanism of evolutionary change. *Genetics*, 159 (4), 1383–1392.

Gittenberger E., 1988. Sympatric speciation in snails: A largely neglected model. *Evolution*, 42: 826–828

Glöer P., 2002. *Die Sußwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungschlussel, Lebenweise, Verbreitung*. Hackenheim: Conchbooks, 327 S.

Glöer P., Meier-Brook C., 2008. Redescription of *Anisus septemgyratus* (Rossmässler, 1835) and *Anisus leucostoma* (Millet, 1813) (Gastropoda: Planorbidae). *Mollusca*, 26 (1): 89–94.

Glöer P., Pešić V., 2008. *Radix skutaris* n.sp., a new species from Montenegro (Gastropoda: Lymnaeidae). *Mollusca*, 26 (1): P. 83–88.

Glöer P., Vinarski M. V., 2009. Taxonomic notes on Euro-Siberian freshwater molluscs. 2. Redescription of *Planorbis* (*Gyraulus*) *stroemi* Westerlund, 1881 (Mollusca: Gastropoda: Planorbidae). *Journal of Conchology*, 39 (6): 717–725.

Goldman M. A., LoVerde Ph. T., Chrisman C. L., 1983. Hybrid origin of polyploidy in freshwater snails of the genus *Bulinus* (Mollusca, Planorbidae). *Evolution*, 37 (3): 592–600.

Golikov A. N., Sirenko B. I., 1988. The naticid gastropods in the boreal waters of the western Pacific and Arctic oceans. *Malacological Review*, 21: 1–41.

Goodhart C. B., 1987. Why are some snails visibly polymorphic, and others not? *Biological Journal of the Linnean Society*, 31 (1): 35–58.

Goodrich C., 1937. Studies of the gastropod family Pleuroceridae – VI. *Occasional papers of the Museum of Zoology, Michigan University*, 347: 1–12.

Gorbushin A. M., 1997. Field evidence of trematode-induced gigantism in *Hydrobia* spp. (Gastropoda: Prodobranchia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 77: 785–800.

Gorbushin A. M., Levakin I. A., 1999. The effect of trematode parthenitae on the growth of *Onoba aculeus, Littorina saxatilis* and *L. obtusa* (Gastropoda, Prosobranchia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79: 273–279.

Gorthner A., Meier-Brook C., 1985. The Steinheim Basin as a paleo-ancient lake. *Lecture Notes in Earth Sciences*, 1: 322–334.

Gotthard K., 2001. Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments. In: Atkinson D., Thorndyke M. (eds.) *Animal developmental ecology*. Oxford: BIOS Sci. Publ., 287–304.

Gould S. J., 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41: 587–640.

Gould S. J., 2005. *Life's grandeur: The spread of excellence from Plato to Darwin*. L.: Vintage Books, 244 p.

Gould S. J., Young N. D., Kasson B., 1985. The consequence of being different: sinistral coiling in *Cerion*. *Evolution*, 39: 1364–1379.

Graf D. L., 2010. Funeral for the *Nouvelle École -iana* Generic Names Introduced for Freshwater Mussels (Mollusca: Bivalvia: Unionoida). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 159: 1–23.

Grande C., 2010. Left-right asymmetries in Spiralia. *Integrative and Comparative Biology*, 50 (5): 744–755.

Graveland J., van der Wal R., 1996. Decline in snail abundance due to soil acidification causes eggshell defects in forest passerines. *Oecologia*, 105: 351–360.

Groenenberg D. S. J., Neubert E., Gittenberger E., 2011. Reappraisal of the "Molecular phylogeny of Western Palaearctic Helicidae s.l. (Gastropoda: Stylommatophora)": When poor science meets GenBank. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 914–923.

Grossu A. V., 1987. *Gastropoda Romaniae. 2. Subclasa Pulmonata. I Ordo Basommatophora. II Ordo Stylommatophora. Superfamaiile: Succinacea, Cochlicopacea, Pupillacea*. Bucureşti: Editura litera, 443 p.

Guex J., 2003. A generalization of Cope's rule. *Bulletin de la Societe Geologique de France*, 174 (5): 449–452.

Gulick J. T., 1905. *Evolution, racial and habitudinal*. Washington: Carnegie Institution, xii + 267 p.

Haase M., Wilke Th., Mildner P., 2007. Identifying species of *Bythinella* (Caenogastropoda: Rissooidea): A plea for an integrative approach. *Zootaxa*, 1563: 1–16.

Hadžišče S., Patterson C. M., Burch J. B., LoVerde P. T., 1976. The embryonic shell surface sculpture of *Gocea* and *Valvata*. *Malacological Review*, 9: 1–14.

Hall B. K., 2006. "Evolutionist and missionary", The Reverend John Thomas Gulick (1832–1923). Part I: cumulative segregation-geographical isolation. *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and developmental evolution*, 306 (5): 407–418.

Hallgrímsson B., Hall B. K., 2005. Variation and variability: Central concepts in biology. *Variation – A central concept in biology*. Amsterdam: Elsevier Academic press, 1–7.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D., 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1): 1–9.

Harasewych M. G., 1998. Trauma-induced, in utero hyperstrophy in *Melanoides tuberculata* (Müller, 1774). *Journal of Molluscan Studies*, 64: 404–405.

Hartmann J. D. W., 1840–1844. *Erd- und Süsswassergastropoden der Schweiz. Mit Zugabe einiger merkwürdigen exotischen Arten*. St. Gallen: Scheitlin und Zollikofer, 227 S.

Haszprunar G., 1988. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura. *Journal of Molluscan Studies*, 54: 367–441.

Hausdorf B., 2001. Macroevolution in progress: competition between semislugs and slugs resulting in ecological displacement and ecological release. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74 (3): 387–395/

Hausdorf B., 2003. Latitudinal and altitudinal body size variation among north-west European land snail species. *Global Ecology & Biogeography*, 12: 389–394.

Hausdorf B., 2011. Progress toward a general species concept. *Evolution*, 65 (4): 923–931.

Hawkins B. A., Diniz-Filho J. A., 2004. 'Latitude' and geographic patterns in species richness. *Ecography*, 27 (2): 268–271.

Hawkins B. A., Field R., Cornell H. V. и др., 2003. Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84: 3105–3117.

Hay K. B., Fredensborg B. L., Poulin R., 2005. Trematode-induced alterations in shell shape of the mud snail *Zeacumanthus subcarinatus* (Prosobranchia: Batillariidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 989–992.

Hebert P. D. N., Cywinska A., Ball S. L., de Waard J. R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society in London. Series B*, 270: 313–321.

Heinze J., Foitzik S., Fischer B., Wanke T., Kipyatkov V. E., 2003. The significance of latitudinal variation in body size in a holarctic ant, *Leptothorax acervorum*. *Ecography*, 26: 349–355.

Heppel D., 1966. The dates of publication of J. D. W. Hartmann's 'Erd- und Süsswasser-Gasteropoden'. *Journal of Conchology,* 26: 84–87.

Hey J., 2006. On the failure of modern species concepts. *Trends in Ecology & Evolution*, 21 (8): 447–450.

Hey J., Waples R. S., Arnold M. L., Butlin R. K., Harrison R. G., 2003. Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18 (11): 597–603.

Hierck B. P., Witte B., Poelmann R. E., Gittenberger-de-Groot A. C., Gittenberger E., 2005. Chirality in snails is determined by highly conserved asymmetry genes. *Journal of Molluscan Studies*, 71 (2): 192–195.

Hinchliffe R., Palmer A. R., 2010. Curious chiral cases of caddisfly larvae: Handed behavior, asymmetric forms, evolutionary history. *Integrative and Comparative Biology*, 50 (4): 606–618.

Hoeh W. R., Stewart D. T., Sutherland B. W., Zouros E., 1996. Multiple origins of gender-associated mitochondrial DNA lineages in bivalves (Mollusca: Bivalvia). *Evolution*, 50: 2276–2286.

Hosken D. J., Stockley P., 2004. Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19 (2): 87–93.

Hoso M., 2011. Non-adaptive speciation of snails by left-right reversal is facilitated on oceanic islands. *Contributions to Zoology*, 81 (2): 79–85.

Hoverman J. T., Relyea R. A., 2007. How flexible is phenotypic plasticity? Developmental windows for trait induction and reversal. *Ecology*, 88: 693–705.

Hubendick B., 1945. Die Artabgrenzung dei den schwedischen Lymnaeidae der *Radix*-Gruppe. *Arkiv för Zoologi,* 37A (10): 1–57.

Hubendick B., 1951a. Recent Lymnaeidae. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution. *Kunglike Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, series 4*, 3 (1): 1–223.

Hubendick B., 1951b. *Anisus spirorbis* and *A. leucostomus* (Mollusca, Pulmonata) a critical comparison. *Arkiv för Zoologi, Series 2*, 2 (9): 551–557.

Hubendick B., 1954. Viewpoints on species discrimination with special attention to medically important snails. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 31: 6–11.

Hubendick B., 1955. Phylogeny in the Planorbidae. *Transactions of the Zoological Society of London,* 28: 453–542.

Hubendick B., 1958. Factors conditioning the habitat of freshwater snails. *Bulletin of the World Health Organisation,* 18 (4): 1072–1080.

Hubendick B., 1963. The male copulatory organ in *Planorbarius metidjensis* (Forbes). *Proceedings of the Malacological Society of London*, 35 (2–3): 64–66.

Hubendick B., 1972. The European freshwater limpets (Ancylidae and Acroloxidae). *Informations de la Société Belge de Malacologie*, 1 (8–9): 109–128.

Hubendick B., 1978. Systematics and comparative morphology of the Basommatophora. In: Fretter V., Peake J. (eds.). *Pulmonates*. London: Academic Press, 2A: 1–47.

Hurlbert S. H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54 (2): 187–211.

Hutchinson J. M. C., 1990. Stabilizing selection in Weldon's snails: a reappraisal. *Heredity*, 64: 113–120.

Huxley J. C., 1938. Clines: An auxiliary taxonomic principle. *Nature*, 142: 219–220.

Huxley J., 1940 (ed.). *The New Systematics*. Oxford: Clarendon Press, 584 p.

Inaba A., 1969. Cytotaxonomic studies of lymnaeid snails. *Malacologia*, 7 (2/3): 143–168

Jablonski D., Roy K., 2003. Geographical range and speciation in fossil and living molluscs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 270: 401–406.

Jackiewicz M., 1959. Badania nad zmiennością i stanowiskiem systematycznym *Galba palustris* O. F. Müll. *Prace komissii biologicznej, wydział matematiczno-przyrodniczy. Poznańske towarzystwo przyjaciol nauk*, 19 (3): 1–86.

Jackiewicz M., 1993. Die Mantelpigmentation als Diagnosemerkmal bei Schlammschnecken (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae). *Malakologische Abhandlungen / Museum für Tierkunde Dresden*, 16 (2): 165–172.

Jackiewicz M., von Proschwitz T., 1991. *Lymnaea (Stagnicola) occulta* (Jack.), *Lymnaea (Lymnaea) vulnerata* Küst. und *Lymnaea (Lymnaea) corvus* (Gmel.) – drei für Schweden neue Schlammschneckenarten (Gastropoda, Basommatophora: Lymnaeidae). *Malakologische Abhandlungen / Museum für Tierkunde Dresden*, 15: 125–132.

Jackiewicz M., 1988. The penis as a valuable diagnostic feature in lower taxonomic units of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata).

Malakologische Abhandlungen / Museum für Tierkunde Dresden, 13 (1): 23–26.

Jackiewicz M., 1996. Concerning Hungarian populations of *"Galba palustris*" studied by Kilias (1992) (Gastropoda; Pulmonata: Lymnaeidae). *Malakologische Abhandlungen / Museum für Tierkunde Dresden*, 18: 165–172.

Jackiewicz M., 1998. European species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Basommatophora). *Genus*, 9 (1): 1–93.

Jaeckel S. H., 1961. Mollusca – Weichtiere. *Exkursionsfauna von Deutschland. Wirbellose I*. Berlin: Volk und Wissen, 102–230.

Jeffreys J. G., 1862. *British Conchology* etc. London: John van Voorst, 1: 1–341.

Jennings J. H., Etges W. J., 2009. Species hybrids in the laboratory but not in nature: A reanalysis of premating isolation between *Drosophila arizonae* and *D. mojavensis*. *Evolution*, 64 (2): 587–598.

Johnson M. S., Black R., 1999. *Nodilittorina nodosa* (Gray, 1839) is a plastic morphotype of *Nodilittorina australis* (Gray, 1826). *Journal of Molluscan Studies*, 65: 111–119.

Jordaens K., Dillen L., Backeljau Th., 2007. Effects of mating, breeding system and parasites on reproduction in hermaphrodites: pulmonate gastropods. *Animal Biology*, 57 (2): 137–195.

Jordaens K., Van Riel P., Frias Martins A. M., Backeljau T., 2009. Speciation on the Azores islands: congruent patterns in shell morphology, genital anatomy and molecular markers in endemic land snails (Gastropoda, Leptaxinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 97: 166–176.

Jung Y., Park G. M., Chung P. R., 2002. Chromosome study of two similar lymnaeid snail species, Korean *Austropeplea ollula* and an exotic species in Australia (Pulmonata: Lymnaeidae). *Korean Journal of Malacology*, 18 (1): 61–65.

Kemp P., Bertness M. D., 1984. Snail shape and growth rates: Evidence for plastic shell allometry in *Littorina littorea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 81: 811–813.

Kilias R., 1992. Vergleichend-anatomische Untersuchungen an "*Galba palustris* (O. F. Müller)" von ungarischen Fundorten als beitrag zur *palustris*-Problematik (Gastropoda, Basommatophora: Lymnaeidae). *Malakologische Abhandlungen / Museum für Tierkunde Dresden*, 16: 25–29.

Klug Ch., 2002. Conch parameters and habitats of Emsian and Eifelian ammonoids from the Tafilalt (Morocco) and their relation to global events. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*. Wien, 57: 523–538.

Kmiec B., Woloszynska M., Janska H., 2006. Heteroplasmy as a common state of mitochondrial genetic information in plants and animals. *Current Genetics*, 50: 149–159.

Kobelt W., 1871. Zur Kenntniss der europäischen Limnäen. II. *L. stagnalis* Linné. *Malakozoologischer Blätter*, 18: 108–119.

Kobelt W., 1910. *E. A. Rossmaessler's Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken*. *Neue Folge.* Wiesbaden: C. W. Kreidel's Verlag, 15: 1–84.

Koene J. M., Ter Maat A., 2004. Energy budgets in the simultaneously hermaphroditic pond snail, *Lymnaea stagnalis*: A trade-off between growth and reproduction during development. *Belgian Journal of Zoology*, 134 (2/1): 41–45.

Koene J. M., Loose M. J., Wolters L., 2008. Mate choice is not affected by mating history in the simultaneously hermaphroditic snail *Lymnaea stagnalis*. *Journal of Molluscan Studies*, 74: 331–335.

Köhler F., Johnson M. S., 2012. Species limits in molecular phylogenies: a cautionary tale from Australian land snails (Camaenidae: *Amplirhagada* Iredale, 1933). *Biological Journal of the Linnean Society*, 165: 337–362.

Körner Ch., 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22 (11): 589–594.

Kostanecki K. V., Wierzejski A., 1896. Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen in befruchtetet Ei. Nach Beobachtungen an *Physa fontinalis*. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 47 (2): 309–386.

Kottelat M., 1995. Systematic studies and biodiversity: the need for a pragmatic approach. *Journal of Natural History*, 29: 565–569.

Kottelat M., Freyhof J., 2007. *Handbook of freshwater fishes of Europe*. Cornol: Publications Kottelat, X + 646 p.

Krausp C., 1936. Beitrag zur estländischen Molluskenfauna. *Archiv für Molluskenkunde*, 68: 16–61.

Kristensen T. K., Christensen A. G., 1989. *Bulinus africanus*-group in West Africa differentiated by morphometric analysis (Gastropoda, Planorbidae). *Journal of Molluscan Studies*, 55 (1):103–110.

Kruglov N. D., Starobogatov Ya. I., 1993. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part I. *Ruthenica,* 3 (1): 65–92.

Kunigelis S. C., Saleuddin A. S. M., 1984. Anesthetization of Planorbidae (Mollusca): methodology and pharmacology. *Experientia*, 40: 584–585.

Lakowitz T., Brönmark Ch., Nyström P., 2008. Tuning in to multiple predators: conflicting demands for shell morphology in a freshwater snail. *Freshwater Biology*, 53: 2184–2191.

Lam P. K. S., Calow P., 1988. Differences in the shell shape of *Lymnaea peregra* (Müller) (Gastropoda: Pulmonata) from lotic and lentic habitats; environmental or genetic variance? *Journal of Molluscan Studies*, 54: 197–207.

Lam P. K. S., Calow P., 1990. Interpopulation variation in juvenile survival and growth rates of *Lymnaea peregra* (Gastropoda: Pulmonata); temperature at recruitment as a selection pressure? *Journal of Molluscan Studies*, 56: 17–23.

Lee H. J., Boulding E. G., 2010. Latitudinal clines in body size, but not in thermal tolerance or heat-shock cognate 70 (HSC70), in the highly-dispersing intertidal gastropod *Littorina keenae* (Gastropoda: Littorinidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 494–505.

Lee M. S. Y., 2004. The molecularisation of taxonomy. *Invertebrate Systematics*, 18: 1–6.

Lefébure T., Douady C. J., Gouy M., Gibert J., 2006. Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within Crustacea: Proposal of a molecular threshold to help species delimitation. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 40: 435–447.

Levit G. S., Meister K., 2006. The history of essentialism vs. Ernst Mayr's "Essentialism Story": A case study of German idealistic morphology. *Theory in Biosciences*, 124: 281–307.

Linnaeus C., 1746. *Fauna Suecica, sistens Animalia Sueciae Regni: Quadrupedia, Aves, Amphibia, Insecta, Vermes* etc. Lugdun: C. Wishoff et G. J. Wishoff, 411 p.

Linnaeus C., 1758. *Systema naturae, per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Ed. 10, reformata*. Holmiae: L. Salvius, 1: II + 1–823.

Linnaeus C., 1767. *Systema naturae. Ed. 12, reformata*. Holmiae: L. Salvius, 1 (2): 533–1327.

Lisický M., 1973. Bemerkungen zur Auswirkung der Fluorexhalationen auf die Malakofauna in der Umgebung von Žiar nad Hronom. *Biologia (Bratislava)*, 28 (11): 919–924.

Lister M., 1678. *Historiæ animalium Angliæ tres tractatus* etc. London: Joh. Martyn, 250 p.

Locard A., 1893. *Coquilles des eaux douces et saumâtres de France. Desctiption des familles, genres et espéces*. Lyon: Imp. Alexandre Rey, 327 p.

Love A. C., 2002. Darwin and Cirripedia prior to 1846: Exploring the origins of the barnacle research. *Journal of the History of Biology*, 35: 251–289.

Ma X., Lu X., Merilä J., 2009. Altitudinal decline of body size in a Tibetan frog. *Journal of Zoology*, 364–371.

Macko J. K., 1983. On the subspecies in parasites with respect to helminths. *Folia Parasitologica*, 30: 107–116.

Madlung A., 2013. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity*, 110: 99–104.

Mallet J., 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 294–299.

Manger W. L., Meeks L. K., Stephen D. A., 1999. Pathologic gigantism in Middle Carboniferous cephalopods, Southern Midcontinent, United States. *Advancing research on living and fossil cephalopods*. New York, 77–90.

Márkuez-García M., Correa-Solis M., Sallaberry M., Méndez M. A., 2009. Effects of pond drying on morphological and life-history traits in the anuran *Rhinella spinulosa* (Anura: Bufonidae). *Evolutionary Ecology Research*, 11: 803–815.

Mayr E., 1982. *The growth of biological thought*. Cambridge (MA): The Belknap Press. 974 p.

Maximova N. V., Sitnikova T. Ya., 2006. Size, age and sex ratio in *Maackia herderia*na (Gerstfeldt, 1859) (Gastropoda: Caenogastropoda: Baicaliidae) from South Baikal Lake. *Ruthenica*, 16 (1–2): 97–104.

McNab B. K., 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52: 845–854.

McNair C., Kier W. M., LaCroix P. D., Linsley R. M., 1981. The functional significance of aperture form in gastropods. *Lethaia*, 14 (1): 63–70.

Meier-Brook C., 1976. The influence of varied relaxing and fixing conditions on anatomical characters in a Planorbis species. *Basteria*, 40 (4/6): 101–106.

Meier-Brook C., 1983. Taxonomic studies in *Gyraulus*. *Malacologia*, 24 (1–2): 1–113.

Meier-Brook C., 1993. Artauffassung im Bereich der limnischen Mollusken und ihr Wandel im 20. Jahrhundert. *Archiv für Molluskenkunde*, 122: 133–147.

Meiri Sh., Yom-Tov Y., Geffen E., 2007. What determines conformity to Bergmann's rule? *Global Ecology & Biogeography*, 16: 788–794.

Middendorff A. Th., 1851. Mollusken. (in) Middendorff A. Th. *Reise in der ausserten Norden und Osten Sibiriens*. SPb, 2 (1): 163–465.

Miegel H., 1931. Über Formveründerungen bei Mollusken aus einigen ostholsteinischen Seen. *Archiv für Hydrobiologie*, 23: 391–462.

Mimpfoundi R., Greer G. J., 1990. Allozyme comparisons and ploidy levels among species of the *Bulinus truncatus/tropicus* complex in Cameroon. *Journal of Molluscan Studies*, 56: 63–68.

Minton R. L., Wang L. L., 2011. Evidence of sexual shape dimorphism in *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae). *Journal of Molluscan Studies*, 77: 315–317.

Mishler B. D., 1999. Getting rid of species? *Species. New interdisciplinary essays*. Cambridge (MA): MIT Press, 307–315.

Miura O., Chiba S., 2007. Effects of trematode double infection on the shell size and distribution of snail hosts. *Parasitology International*, 56: 19–22.

Moder K., Schlick-Steiner B. C., Steiner F. M., Cremer S., Christian E., Seifert B., 2007. Optimal species distinction by discriminant analysis: comparing established methods of character selection with a combination procedure using ant morphometrics as a case study. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45 (1): 82–87.

Mooi R. D., Gill A. C., 2010. Phylogenetics without synapomorphies – A crisis in fish systematics: time to show some character. *Zootaxa*, 2450, 26–40.

Moquin-Tandon A., 1855. *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France contenant des études générales sur leur anatomie et leur physiologie et la description particuliére des genres, les espéces et des varietés*. Paris: J.-B. Bailliére, 2: 1–646.

Mouritsen K. N., Jansen K. Th., 1994. The enigma of gigantism: effect of larval trematodes on growth, fecundity, egestion and locomotion in *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 181 (1): 53–66.

Mozley A., 1935. The variation of two species of *Lymnaea*. *Genetics*, 20: 452–465.

Mozley A., 1937. A biological study of the Sub-Arctic Mollusca. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 78 (1): 147–189.

Mozley A., 1939. The variation of *Lymnaea stagnalis* (Linné). *Proceedings of the Malacological Society of London*, 23 (5): 267–269.

Müller O. F., 1774. *Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusoriorum, helminthicorum et testaceorum, non marinorum, succincta historia*. Hafniae et Lipsiae: Heineck et Faber, 2: XXXVI + 214 S.

Nekola J. C., 2005. Geographic variation in richness and shell size of eastern North American land snail communities. *Records of the Western Australian Museum, supplement*, 68: 39–51.

Nekola J. C., Barthel M., 2002. Morphometric analysis of the genus *Carychium* in the Great Lakes region of North America. *Journal of Conchology*, 37: 515–531.

Newkirk G. F., Doyle R. W., 1975. Genetic analysis of shell-shape variation in *Littorina saxatilis* on an environmental cline. *Marine Biology*, 30 (3): 227–237.

Nomura E., 1926. Further studies of the applicability of $a = kb^x$ in expressing the growth relations in molluscan shells. *Scientific Reports of the Tohoku Imperial University. Biology*, 2 (1): 63–84.

Nordsieck H., 1992 (1990). Phylogeny and system of the Pulmonata. *Archiv für Molluskenkunde,* 121 (1/6): 31–52.

Norton B. J., 1973. The biometric defense of Darwinism. *Journal of the History of Biology*, 6 (2): 283–316.

Nützel A., Bandel K., 1993. Studies on the side-branch planorbids (Mollusca, Gastropoda) of the Miocene crater lake of Steinheim am Albuch (southern Germany). *Scripta Geologica*, Special Issue 2: 313–357.

Ocaña A., Sánchez-Tocino L., García F. J., 2004. Ontogenetic radular variation in species of *Tambja* Burn, 1962 (Gastropoda, Opisthobranchia, Polyceratidae), from the eastern Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 68 (2): 205–210.

Oehlmann J., Schulte-Oehlmann U., 2003. Molluscs as biondicators. *Trace Metals and other Contaminants in the Environment*, 6: 577–635.

O'Hara R., 1997. Population thinking and tree thinking in systematics. *Zoologica Scripta*, 26 (4): 323–329.

Olabarria C., Thurston M. H., 2003. Latitudinal and bathymetric trends in body size of the deep-sea gastropod *Troschelia berniciensis* (King). *Marine Biology*, 143: 723–730.

Oldham C., 1931. Some scalariform examples of *Arianta arbustorum* infested by parasitic mites. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 18: 240–243.

Ortmann A. E., 1920. Correlation of shape and station in fresh-water mussels (naiades). *Proceedings of the American Philosophical Society*, 59: 268–312.

O'Shea S., 1997. A new technique for assessing fixation-induced morphological variation in octopus (Mollusca: Cephalopoda). *New Zealand Journal of Zoology*, 24: 163–166.

Ostrovskaya R. M., Sayarova N. S., Shirokaya A. A., Sitnikova T. Ya., 2004. The elements of karyotype instability in representatives of baikalian malacofauna. *Abstracts of the Conference «Mollusks of the Northeastern Asia and Northern Pacific: Biodiversity, Ecology, Biogeography and Faunal History», October 4–6, 2004, Vladivostok, Russia*. Vladivostok: Dalnauka, 106–107.

Ostrowski M.-F., Jarne P., David P., 2003. A phallus for free? Quantitative genetics of sexual trade-offs in the snail *Bulinus truncatus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 7–16.

Økland J., 1990. *Lakes and snails. Environment and Gastropoda in 1,500 Norwegian lakes, ponds and rivers*. Oegstgeest: Universal Book Services; Dr. W. Backhuys Publ., 516 p.

Padial J. M., Miralles A., De la Riva I., Vences M., 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7: 16 [http://www. frontiersinzoology.com /content/7/1/16].

Park G. M., Kim J. J., 1996. Studies on the chromosomes of *Fossaria truncatula* (Müller). *Korean Journal of Malacology*, 12 (2): 141–145.

Park G. M., Kwon O. K., Chung P. R., 1992. Cytotaxonomic studies of two freshwater snail species of the family Lymnaeidae in Korea. *Journal of Science and Technics of the Kangweon National University*, 31: 171–177.

Partridge L., Coyne J. A., 1997. Bergmann's rule in ectotherms: is it adaptive? *Evolution*, 51 (2): 632–635.

Patterson C. M., Burch J. B., 1978. Chromosomes of pulmonate molluscs. In: Fretter V., Peake J. (eds.). *Pulmonates*. L.: Academic Press, 2A: 171–217.

Pavlova V., 2012. First finding of deepwater profunda morph of quagga mussel *Dreissena bugensis* in the European part of its range. *Biological Invasions*, 14: 509–514.

Peile A. J., 1932. Radular malformations and abnormalities. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 20: 103–104.

Pelseneer P., 1920. *Les variations et leur hérédité chez le Mollusques*. Bruxelles: Hayez, 826 p.

Pennant T., 1777. *The British Zoology. Vol. IV. Crustacea, Mollusca, Testacea*. London: Benjamin White, 136 p.

Perry R., Arthur W., 1991. Shell size and population density in large helicid land snails. *Journal of Animal Ecology*, 60: 409–421.

Peters B. G., 1938. Biometrical observations on shells of *Limnaea* species. *Journal of Helminthology*, 16: 181–212.

Peterson E. L., 2008. William Bateson from *Balanoglossus* to *Materials for the Study of Variation*: The transatlantic roots of discontinuity and the (un)naturalness of selection. *Journal of the History of Biology*, 41: 267–305.

Pfeiffer C., 1821. *Naturgeschichte Deutscher Land- und Süßwasser-Mollus-ken*. Weimar: Weiner und Cassel, 1: 1–134.

Pfenninger M., Cordellier M., Streit B., 2006. Comparing the efficacy of morphological and DNA-based taxonomy in the freshwater gastropod genus *Radix* (Basommatophora, Pulmonata). *BMC Evolutionary Biology*, 6: 100 [http://www.biomedcentral.com/1471–2148/6/100].

Piaget J., 1929a. Les races lacustres de la *Lymnaea stagnalis. Bulletin de Biologie, France et Belgique*, 63: 424–455.

Piaget J., 1929b. L'adaptation de la *Limnaea stagnalis* aux milieux lacustres de la Suisse romande. *Revue Suisse de Zoologie*, 36 (17): 263–531.

Pierce G. J., Thorpe R. S., Hastie L. S., Brierley A. S., Guerra A., Boyle P. R., Jamieson R., Avila P., 1994. Geographic variation in *Loligo forbesi* in the Northeast Atlantic Ocean: analysis of morphometric data and tests of causal hypotheses. *Marine Biology*, 119: 541–547.

Pip E., 1983. Variability in North American *Lymnaea stagnalis*. *The Nautilus*, 97 (2): 77–79.

Pisani D., Benton M. J., Wilkinson M., 2007. Congruence of morphological and molecular phylogenies. *Acta Biotheoretica*, 55: 269–281.

Ponder W. F., Lindberg D. R., 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 119: 83–265.

Ponder W. F., Waterhouse J., 1997. A new genus and species of Lymnaeidae from the lower Franklin River, south western Tasmania. *Journal of Molluscan Studies*, 63: 441–468.

Prozorova L. A, Starobogatov Ya. I., 1996. Guide to recent molluscs of northern Eurasia. 6. Genus *Armiger* Hartmann, 1840 (Planorbidae). *Ruthenica*, 5 (2): 167–175.

Rasser M. W., 2013. Darwin's dilemma: The Steinheim snails' point of view. *Zoosystematics and Evolution*, 89 (1): 13–20.

Raup D. M., 1966. Geometric analysis of shell coiling: General problems. *Journal of Paleontology*, 40 (5): 1178–1190.

Rees W. J., 1965. The aerial dispersal of Mollusca. *Proceedings of the Malacological Society in London*, 36: 269–282.

Reeve M. W., Fowler K., Partridge L., 2000. Increased body size confers greater fitness of lower experimental temperature in male *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 836–844.

Reid D. G., 2008. Natural selection for apostasy and crypsis acting on the shell colour polymorphism of a mangrove snail, *Littoraria filosa* (Sowerby) (Gastropoda: Littorinidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 30 (1): 1–24.

Reischütz P. L., 1994. Beiträge zur Molluskenfauna Niederösterreichs. XI. Ist Starobogatovismus die Steigerung von Bourguignatismus? *Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologische Gesellschaft*, 2: 51–52.

Reise H., 1997. *Deroceras juranum* – a Mendelian colour morph of *D. rodnae* (Gastropoda: Agriolimacidae). *Journal of Zoology*, 241: 103–115.

Reise H., Benke M., Hutchinson J. M. C., 2002. A sinistral specimen of the terrestial slug *Arion lusitanicus* (Gastropoda: Pulmonata: Arionidae). *Malakologische Abhandlungen / Museum für Tierkunde Dresden*, 20: 247–252.

Rex M., Etter R. J. 1998. Bathymetric patterns of body size: implications for deep-sea biodiversity. *Deep Sea Research. Part II*, 45 (1–3): 103–127.

Rex M., Etter R. J., Clain A. J., Hill M. S., 1999. Bathymetric patterns of body size in deep-sea gastropods. *Evolution*, 53 (4): 1298–1301.

Rice S.H., 1998. The bio-geometry of mollusc shells. *Paleobiology*, 24 (1): 133–149.

Riedel F., 1993. Early ontogenetic shell formation in some freshwater gastropods and taxonomic inmplication of the protoconch. *Limnologica*, 23 (4): 349–368.

Robson G. C., Richards O. W., 1936. *The variation of animals in Nature.* London etc: Longmans, Green and Co, 425 p.

Roper C. F. E., Boss K. J., 1982. The giant squid. *Scientific American*, 246: 96–105.

Röpstorf P., Sitnikova T. Ya., 2006. On the reproduction and growth of some endemic gastropods of Lake Baikal. *Hydrobiologia*, 568 (Suppl. 1): 115–127.

Rosenzweig M. L., 1968. The strategy of body size in mammalian carnivores. *American Midland Naturalist*, 80 (2): 299–315.

Rossmässler E. A., 1835a. *Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken*. Dresden und Leipzig: Arnoldische Buchhandlung, 1 (1): 1–134.

Rossmässler E. A., 1835b. *Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken*. Dresden und Leipzig: Arnoldische Buchhandlung, 1 (2): 1–28.

Roszkowski W., 1912. Notes sur les Limnées de la faune profonde du lac Leman. *Zoologischer Anzeiger*, 40 (13): 375–381.

Roszkowski, W. 1914a. Contribution a l'étude des limnées du Lac Léman. *Revue Suisse de Zoologie*, 22: 457–539.

Roszkowski, W. 1914b. Note sur l'appareil génital de *Limnaea auricularia* L. et de *Limnaea ovata* Drap. *Zoologischer Anzeiger*, 44 (4): 175–179.

Rundle S. D., Spicer J. I., Coleman R. A., Vosper J., Soane J. 2004. Environmental calcium modifies induced defences in snails. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 271: S67–S70.

Russell-Hunter W. D., 1964. Physiological aspects of ecology in nonmarine mollusks. In: Wilbur K. M., Yonge C. M. (eds.). *Physiology of Mollusca*. L.: Academic press, 83–125.

Russell-Hunter W. D., 1978. Ecology of freshwater pulmonates. In: Fretter V., Peake J. (eds.). *Pulmonates*. L.: Academic Press, 2A: 335–383.

Ruse M., 2008. *Charles Darwin*. Oxford: Blackwell Publishing, 337 p.

Sauer J., Hausdorf B., 2012. A comparison of DNA-based methods for delimiting species in a Cretan land snail radiation reveals shortcomings of exclusively molecular taxonomy. *Cladistics*, 28: 300–316.

Saura M., Rivas M. J., Diz A. P., Caballero A., Rolan-Alvarez E., 2012. Dietary effects on shell growth and shape in an intertidal marine snail, *Littorina saxatilis*. *Journal of Molluscan Studies*, 78: 213–216.

Schilthuizen M., 2003. Sexual selection on land snail shell ornamentation: a hypothesis that may explain shell diversity. *BMC Evolutionary Biology*, 3: 13 [http://www.biomedcentral.com/1471–2148/3/13].

Schilthuizen M., Davison A. 2005. The convoluted evolution of snail chirality. *Naturwissenschaften*, 92: 504–515.

Schilthuizen M., Haase M., 2010. Disentangling true shape differences and experimenter bias: are dextral and sinistral snail shells exact mirror images? *Journal of Zoology*, 282: 191–200.

Schlesch H., 1932. *Planorbarius corneus* (L.) *albina* Moquin-Tandon in Dänemark. *Archiv für Molluskenkunde*, 64: 27–36.

Schlick-Steiner B. C., Steiner F. M., Seifert B., Stauffer Ch., Christian E., Crozier R. H., 2010. Integrative taxonomy: A multisource approach to exploring biodiversity. *Annual Review of Entomology*, 55: 421–438.

Schniebs K., Glöer P., Georgiev D., Hundsdoerfer A., 2012. First record of *Stagnicola montenegrinus* Glöer & Pešić, 2009 (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) in Bulgaria and its taxonomic relationship to other European lymnaeids based on molecular analysis. *North-Western Journal of Zoology*, 8 (1): P. 164–171.

Schniebs K., Glöer P., Vinarski M. V., Hundsdoerfer A. K., 2011. Intraspecific mophological and genetic variability in *Radix balthica* (Linnaeus 1758) (Gastropoda: Basommatophora: Lymnaeidae) with morphological comparison to other European *Radix* species. *Journal of Conchology*, 40 (6): 657–678.

Schniebs K., Glöer P., Vinarski M. V., Hundsdoerfer A. K., 2013. Intraspecific morphological and genetic variability in the European freshwater snail *Radix labiata* (Rossmaessler, 1835) (Gastropoda: Basommatophora: Lymnaeidae). *Contributions to Zoology*, 82 (1): 55–68.

Schnitter H., 1922. *Die Najaden der Schweiz*. Aarau: Sauerlander Verlag, xi + 201 S.

Schrag S. J., Read A. F., 1996. Loss of male outcrossing ability in simultaneous hermaphrodites: phylogenetic analyses of pulmonate snails. *Journal of Zoology*, 238: 287–299.

Schwartz J. H., Maresca B., 2006. Do molecular clocks run at all? A critique of molecular systematics. *Biological Theory*, 1 (4): 357–371.

Sepúlveda R., Jara C. G., Gallardo C. S., 2012. Morphological analysis of two sympatric ecotypes and predator-induced phenotypic plasticity in *Acanthina monodon* (Gastropoda: Muricidae). *Journal of Molluscan Studies*, 78: 173–178.

Shirokaya A. A., Röpstorf P., 2003. Morphology of syncapsules and the duration of embryogeny of Baikalian endemic limpets (Gastropoda, Pulmonata, Acroloxidae). *Berliner Paläobiologische Abhandlungen*, 4: 183–192.

Sites J. W., Marshall J. C., 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 199–227.

Sitnikova T. Ya., Fialkov V. A., Starobogatov Ya. I., 1993. Gastropoda from underwater hydrothermal vent of Baikal lake. *Ruthenica*, 3 (2): 133–136.

Skeldon M., Vadeboncoeur M. A., Hamburg S. P., Blum J. D., 2007. Terrestrial gastropod responses to an ecosystem-level calcium manipulation in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Zoology,* 85 (9): 994–1007.

Slotten R. A., 2004. *The heretic in Darwin's court: the life of Alfred Russel Wallace*. New York: Columbia University press, 602 p.

Sorensen R. E., Minchella D. J., 1998. Parasite influences on host life history: *Echinostoma revolutum* parasitism of *Lymnaea elodes* snails. *Oecologia*, 115: 188–195.

Sorensen R. E., Minchella D. J., 2001. Snail-trematode life history interactions: past trends and future directions. *Parasitology*, 123: S1–S18.

Städler T., Jarne P., 1997. Population biology, genetic structure, and mating system parameters in freshwater snails. *Evolutionary Ecology of Freshwater Animals.* Basel: Birkhäuser Verlag, 231–262.

Städtler T., Loew M., Streit B., 1993. Genetic evidence for low out-crossing rates in polyploid freshwater snails (*Ancylus fluviatilis*). *Proceedings of the Royal Society in London. Series B*, 251: 207–213.

Stamos D. N., 2005. Pre-Darwinian taxonomy and essentialism – A reply to Mary Winsor. *Biology and Philosophy*, 20: 79–96.

Stevens P. F., 1994. *The development of biological systematics*: *Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*. New York: Columbia University Press, 616 p.

Streit B., Städler T., Schwenk K., Ender A., Kuhn K., Schierwater B., 1994. Natural hybridization in freshwater animals: Ecological implications and molecular approaches. *Naturwissenschaften*, 81: 65–73.

Stiglingh J. R., van Eeden J. A., Ryke P. A. J., 1962. Contributions to the morphology of *Bulinus tropicus* (Gastropoda: Basommatophora: Planorbidae). *Malacologia*, 1 (1): 73–114.

Stillwell R. C., 2010. Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos*, 119: 1387–1390.

Stillwell R. C., Morse G. E., Fox Ch. W., 2007. Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *The American Naturalist*, 170 (3): 358–369.

Strong E. E., Gargominy O., Ponder W. F., Bouchet Ph., 2008. Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 149–166.

Stroud C. P., 1953. An application of factor analysis to the systematics of *Kalotermes*. *Systematic Zoology*, 2 (2): 76–92.

Sturrock B. M., 1966. The influence of infection of *Schistosoma mansoni* on the growth rate and reproduction of *Biomphalaria pfeifferi*. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 60: 187–197.

Sturrock B. M., Sturrock R. F., 1971. Shell abnormalities in *Biomphalaria glabrata* infected with *Schistosoma mansoni* and their significance in field transmission studies. *Journal of Helminthology*, 45: 201–210.

Sturtevant A., 1923. Inheritance of direction of coiling in *Limnaea*. *Science (new series)*, 58: 269–270.

Szymanek M., 2011. Climate oscillations of the Holsteinian (Mazovian) Interglacial recorded in shell morphometry of *Viviparus diluvianus* (Kunth, 1865) from eastern Poland. *Quarternary International*, 241 (1–2): 143–159.

Szymanek M., Nitychoruk J., Trammer J., Bińka K., 2005. Influence of climat on the variability of snails of the genus *Viviparus* in deposits of the Holsteinian (Mazovian) Interglacial from Ortel Królewski, eastern Poland. *Boreas*, 34: 335–344.

Tattersfield P., 1981. Density and environmental effects on shell size in some sand dune snail populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16: 71–81.

Taylor D. W., 2003. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophyla): Biogeography, classification, morphology. *Revista de biología tropica,* 51 (suppl. 1): 1–300.

Thiel H., 1975. The size structure of deep-sea benthos. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, 60: 575–606.

Thielgtes D. W., Saldanha I., Leung T. L. F., Poulin R., 2009. Contribution of parasites to intra- and inter-site variation in shell morphology of a marine gastropod. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89 (3): 563–568.

Thiriot-Quiévreux K., 2003. Advances in chromosomal studies of gastropod molluscs. *Journal of Molluscan Studies*, 69: 187–201.

Thorpe R. S., 1987. Geographic variation: a synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenies. *Bolletino di Zoologia*, 54: 3–11.

Thorpe R. S., Brown R. P., Malhotra A., Wuster W., 1991. Geographic variation and population systematics: distinguishing between ecogenetics and phylogenetics. *Bolletino di Zoologia*, 58: 329–335.

Tobias J. A., Seddon N., Spottiswoode C. N., Pilgrim J. D., Fishpool L. D. C., Collar N. J., 2010. Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis*, 152: 724–726.

Turesson G. 1922a. The species and the variety as ecological units. *Hereditas*, 3 (1): 100–113.

Turesson G. 1922b. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*, 3 (3): 211–350.

Udalov A. A., Azovsky A. I., Mokievsky V. O., 2005. Depth-related pattern in nematode size: What does the depth itself really mean? *Progress in Oceanography*, 67 (1–2): 1–23.

Ueshima R., Asami T., 2003. Single-gene speciation by left-right reversal. *Nature*, 425: 679.

Valentine D. H., 1949. The units of the experimental taxonomy. *Acta Biotheoretica*, 9 (1–2): 75–88.

Valovirta I., Väisänen R. A., 1986. Multivariate morphological discrimination between *Vitrea contracta* (Westerlund) and *V. crystallina* (Müller) (Gastropoda: Zonitidae). *Journal of Molluscan Studies*, 52: 62–67.

Van Damme D., Pickford M., 2003. The late Cenozoic Thiaridae (Mollusca, Gastropoda, Cerithioidea) of the Albertine Rift Valley (Uganda-Congo) and their bearing on the origin and evolution of the Tanganyikan thalassoid malacofauna. *Hydrobiologia*, 498: 1–83.

Van Stone J. H., 1903. Note on the embryonic shell of *Planorbis*. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 5: 344.

Vermeij G. J., 1979. The architectural geography of some gastropods. *Historical Biogeography: Plate tectonics and the changing environment.* Corvallis: Oregon State University Press, 427–433.

Vermeij G. J., 1980. *Biogeography and adaptation: Patterns of marine life*. Cambridge (MA): Harvard University Press, 322 p.

Vermeij G. J., 1983. Shell-breaking predation throuh time. *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities.* New York: Plenum Publishing Corporation, 649–669.

Vermeij G. J., 1993. *A natural history of shells*. Princeton: Princeton University Press, 208 p.

Vermeij G. J., 2002. Characters in context: molluscan shells and the forces that mold them. *Paleobiology*, 28 (1): 41–54.

Vermeij G. J., Covich A. P., 1978. Coevolution of freshwater gastropods and their predators. *The American Naturalist*, 112: 833–843.

Vidal F., 1994. *Piaget before Piaget*. Cambridge (MA): Harvard University Press, 276 p.

Vinarski M. V., 2007. An interesting case of predominantly sinistral population of *Lymnaea stagnalis* (L.) (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). *Malacologica Bohemoslovaca*, 6: 17–21.

Vinarski M. V., 2009. Geographical variability in the male genitalia in two stagnicoline species (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). *Mollusca*, 27 (2): 149–156.

Vinarski M. V., 2011. The “index of the copulatory apparatus” and its application to the systematics of freshwater pulmonates (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata). *Zoosystematica Rossica*, 20 (1): 11–27.

Vinarski M. V., 2012. The problem of geographical variation in freshwater gastropods. *Mollusks: Morphology, Behavior and Ecology*. Hauppauge (NY): Nova Science Publishers, 181–208.

Vinarski M. V., 2013. One, two, or several? How many lymnaeid genera are there? *Ruthenica*, 23 (1): 41–58.

Vinarski M. V., Glöer P., 2009. Taxonomical notes on Euro-Siberian freshwater molluscs. 4. Re-examination of *Limnaea psilia* Bourguignat, 1862, with the description of *Radix parapsilia* n.sp. (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). *Archiv für Molluskenkunde*, 138 (2): 123–136.

Vinarski M. V., Karimov A. V., 2008. Geographic variation of *Planorbis planorbis* shells in the waterbodies of Western Siberia (Gastropoda: Pulmonata: Planorbidae). *Mollusca* (Dresden), 26 (2): 195–206.

Vinarski M. V., Karimov A. V., Andreeva S. I., 2006. Does *Gyraulus rossmaessleri* inhabit Siberia? *Malakologische Abhandlungen / Museum für Tierkunde Dresden,* 24: 65–76.

Vinarski M., Schniebs K., Glöer P., Hundsdoerfer A., 2011. The taxonomic status and phylogenetic relationships of the genus *Aenigmomphiscola* Kruglov and Starobogatov, 1981 (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). *Journal of Natural History*, 33–34: 2049–2068.

Vinarski M. V., Schniebs K., Glöer P., Son M. O., Hundsdoerfer A. K., 2012a. The steppe relics: taxonomic study on two lymnaeid species endemic to the former USSR (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). *Archiv für Molluskenkunde*, 141 (1): 67–85.

Vinarski M. V., Schniebs K., Glöer P., Hundsdoerfer A., 2012b. Preliminary phylogeography of *Lymnaea stagnalis*: are there cryptic species of the great pond snail? *XI International Congress on Medical and Applied Malacology: Abstracts book*. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Malacologia, 66.

Vinarski M. V., Vodyanitskaja S. V., 2008. Sinistral individuals of *Lymnaea* (*Stagnicola*) *saridalensis* Mozley, 1934 found in Western Siberia (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). *Mollusca* (Dresden), 26 (2): 187–194.

Voight J. R., 1991. Morphological variation in octopod specimens: Reassessing the assumption of preservation-induced deformation. *Malacologia,* 33 (1–2): 241–253.

Voultsiadou E., Vafidis D., 2007. Marine invertebrate diversity in Aristotle's zoology. *Contribution to Zoology*, 76 (2): 103–120.

Wagner J., 1927. Újabb adatok a Magyarorszagi limnaeák ivarszerveinek anatómiájához. *Allattani Közlemények*, 24 (1–2): 29–39.

Wagner A. J., 1930. Adatok a magyarországi Limnaeák anatomiai, élettani és rendszertani ismeretéhez. *Annales Historico-Naturalis Musei Nationalis Hungarici*, 27: 71–157.

Wallace A. R., 1858. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. *Journal of Proceedings of the Linnaen Society in London, Zoology*, 3: 54–62.

Wallace A. R., 1889. *Darwinism: An exposition of the theory of Natural Selection with some of its applications*. London: Macmillan & Co, 494 p.

Walther A. C., Lee T. W., Burch J. B., O'Foighil D., 2006. *Acroloxus lacustris* is not an ancylid: A case of misidentification involving the cryptic invader *Ferrissia fragilis* (Mollusca: Pulmonata: Hygrophila). *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 39 (1): 271–275.

Ward P. I., Goater C. P., Mikos M., 1997. Shell variation in sympatric freshwater *Lymnaea peregra* and *L. ovata* (Gastropoda: Lymnaeidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 139–149.

Warén A., 1990. Ontogenetic changes in the trochoidean (Archaeogastropoda) radula, with some phylogenetic interpretations. *Zoologica Scripta*, 19 (2): 179–187.

Webster W. T., 1919. Notes on the red variety of *Planorbis corneus* L., and some other freshwater Mollusca. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 13 (3–4): 85–88.

Weigand A. M., Götze M.-C., Jochum A., 2012. Outdated but established?! Conchologically driven species delineations in microgastropods (Carychiidae, Carychium). *Organisms, Diversity & Evolution*, 377–386.

Weldon W. F. R., 1901. A first study of natural selection in *Clausilia laminata* (Montagu). *Biometrika*, 1: 109–124.

West G. B., Brown J. H., Enquist B. J., 2001. A general model for ontogenetic growth. *Nature*, 413: 628–631.

Westerlund C. A., 1885. *Fauna der in der Paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. V. Fam. Succineidae, Auriculidae, Limnaeidae, Cyclostomidae und Hydrocenidae*. Lund: Ohlsson, 135 + 14 p.

Wheeler Q. D., 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 359: 571–583.

Wheeler W. C., 2012. *Systematics: A course of lectures*. Chichester: J. Wiley & Sons, 446 p.

White M., Gribbin J., 2009. *Darwin: A life in science*. London: Pocket Books, 336 p.

Wiens J. J., 2007. Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology*, 56 (6): 875–878.

Wiens J. J., Servedio M. R., 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 267: 631–636.

Wilkins J. S., 2009. *Defining species: a sourcebook from antiquity to today*. New York etc: Peter Lang, 224 p.

Wilkins J. S. 2010. *Species: A history of the idea*. Berkeley etc: University of California Press, 304 p.

Wilson E. O., Brown W. L., 1953. The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology*, 2 (3): 97–111.

Wilson R. A., Denison J., 1980. The parasitic castration and gigantism of *Lymnaea truncatula* infected with the larval stages of *Fasciola hepatica*. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 61: 109–119.

Winsor M. P., 2003. Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy. *Biology and Philosophy*, 18: 387–400.

Winsor M. P., 2006. Linnaeus's biology was not essentialist. *Annals of the Missouri botanical garden*, 93: 2–7.

Winther R. G., 2000. Darwin on variation and heredity. *Biology and Philosophy*, 33: 425–455.

Wullschleger E. B., Ward P. I., 1997. Shell form and habitat choice in *Lymnaea*. *Journal of Molluscan Studies*, 64 (3): 402–404.

Yap C. K., Ismail A., Tan S. G., Omar H., 2002. Occurrence of shell deformities in green-lipped mussel *Perna viridis* (Linnaeus) collected from Malaysian coastal waters. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 69: 877–884.

Zieritz A., Aldridge D. C., 2009. Identification of ecophenotypic trends within three European freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoidae) using traditional and modern morhpometric techniques. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 814–825.

Zieritz A., Aldridge D. C., 2011. Sexual, habitat-constrained and parasite-induced dimorphism in the shell of a freshwater mussel (*Anodonta anatina*, Unionidae). *Journal of Morphology*, 272: 1365–1375.

Zuykov M., Gudkov D., Vinarski M., Pelletier E., Harper D. A. T., Demerse S., 2011. Does radioactive contamination affect the shell morphology of the pond snail *Lymnaea stagnalis* in the exclusion zone of the Chernobyl NPP (Ukraine)? *The Environmentalist*, 31 (4): 369–375.

Zuykov M., Vinarski M., Pelletier E., Demers S., Harper D. A. T., 2012. Shell malformations in seven species of pond snail (Gastropoda, Lymnaeidae): analysis of large museum collections. *Zoosystematics and Evolution*, 88 (2): 365–368.

Żbikowska E., Żbikowski J., 2005. Differences in shell shape of naturally infected *Lymnaea stagnalis* (L.) individuals as the effect of the activity of digenetic trematode larvae. *Journal of Parasitology*, 91 (5): 1046–1051.

Приложение 1

Перечень крупных выборок пресноводных легочных моллюсков, использованных при изучении изменчивости

Сокращенное наименование местообитания	Данные о местообитании*	n
	Acroloxus lacustris	
Омь	14.08.2005. Россия, Новосибирская обл., р. Омь выше г. Куйбышева. 55º 28' с.ш., 76º 28' в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 10–013	71
Тартас	12.08.2005. Россия, Новосибирская обл., р. Тартас у д. Венгерово. 55º 41' с.ш., 76º 24' в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 10–014	20
	Aenigmomphiscola europaea	
Конобеево	01.05.2009. Россия, Московская обл., пойма р. Москва у д. Конобеево. 55º 28' с.ш., 38º 34' в.д. leg. Д. М. Палатов. МВМС 15–1890	22
	Aenigmomphiscola uvalievae	
Челябинск	Россия, Челябинская обл., leg. Ю. С. Крестьянинов. ИЭРЖ 12313 (дата и точное место сбора неизвестны)	42
	Ancylus fluviatilis	
Шайтанка	30.07.2007. Россия, Свердловская обл., р. Шайтанка у пос. Хомутовка. 56º 52' с.ш., 58º 48' в.д. leg. Е. В. Голованова. МВМС 14–668	24
	Anisus acronicus	
Пышма	28.06.1999. Россия, Свердловская обл., р. Пышма у Белоярской АЭС. 56º 50′ с.ш., 61º 20′ в.д. leg. А. В. Купцов, В. С. Микрюков. ИЭРЖ 3390	120
	Anisus contortus	
Громыч	08.08.1972. Россия, Тюменская обл., протока Громыч. 63º 56′ с.ш., 65º 04′ в.д. leg. В. Н. Долгин. МВМС 14–293	127
	Anisus stroemi	
Селенга	07.2012. Россия, Республика Бурятия, дельта р. Селенга. 52º 09′ с.ш., 106º 19′ в.д. leg. Д. В. Матафонов, И. И. Шишмарева	25
Чивыркуй	10.2012. Россия, Республика Бурятия, оз. Байкал, Чивыркуйский залив, бухта Змеиная. 53º 46′ с.ш., 109º 01′ в.д. leg. Д. В. Матафонов, И. И. Шишмарева	33
Школьный Урий	11.08.2012. Россия, Тюменская обл., протока Школьный Урий у пос. Угут. 60º 28′ с.ш., 74º 00′ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 14–1268	27
	Anisus vortex	
Миассово	29.07.2005. Россия, Челябинская обл., заболоченный водоем на берегу оз. Большое Миассово. 55º 10′ с.ш., 60º 17′ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 14–934	20
Урляда	15.05.2007. Россия, Челябинская обл., р. Урляда в пос. Урлядинский. 54º 02′ с.ш., 59º 25′ в.д. leg. Н. Г. Ерохин. ИЭРЖ 12970.	214

Сокращенное наименование местообитания	Данные о местообитании*	n
Aplexa turrita		
Ичуг	19.06.2010. Россия, Омская обл., заболоченный водоем в пойме р. Ичуг. 56º 57′ с.ш., 74º 55′ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 13–181	8
Вылпосл	19.07.2007. Россия, Тюменская обл., заболоченный водоем за протокой Вылпосл у г. Лабытнанги. 66º 39´ с.ш., 66º 26´ в.д. leg. М. В. Винарский и др. MBMC 13–076	8
Armiger eurasiaticus		
Кривое	16.05.2004. Россия, Омская обл., устье ручья, впадающего в оз. Кривое. 56º 49´ с.ш., 74º 38´ в.д. leg. А. В. Каримов. MBMC 14–625	140
Costatella integra		
Магнитогорск	06.2010. Россия, Челябинская обл., г. Магнитогорск, заводской пруд. 53º 21´ с.ш., 59º 02´ в.д. leg. О. С. Шишкоедова. MBMC 13–189	10
Lymnaea ampla		
Миасс	24.07.2005. Россия, Челябинская обл., р. Миасс у г. Миасса. 54˚ 57´ с.ш., 60˚ 02´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–869	21
Lymnaea auricularia		
Кривое	04.08.2002. Россия, Омская обл., оз. Кривое. 56º 49´ с.ш., 74º 38´ в.д. leg. М. В. Винарский и др. MBMC 15–412	40
Кузнецово	03.07.2010. Россия, Алтайский край, оз. Кузнецово у д. Озерно-Кузнецово. 51º 30´ с.ш., 80º 22´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–2208	30
Новомихайловка	06.08.2006. Россия, Томская обл., озеро у д. Новомихайловка. 56º 32´ с.ш., 85º 09´ в.д. leg. Н. И. Андреев и др. MBMC 15–858	30
Тобольск	12.08.2009. Россия, Тюменская обл., озеро в пойме р. Иртыш у Тобольского речного порта. 58º 18´ с.ш., 68º 11´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–2092	15
Травное	24.07.1974. Россия, Алтайский край, оз. Травное. 53º 32′ с.ш., 78º 33′ в.д. leg. С. И. Андреева, Н. И. Андреев. MBMC 15–407	155
Lymnaea balthica		
Бурла	02.07.2010. Россия, Алтайский край, р. Бурла у д. Притыка. 53º 17´ с.ш., 78º 15´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–2101	28
Склюиха	05.07.2010. Россия, Алтайский край, р. Склюиха у г. Рубцовска. 51º 28´ с.ш., 81º 13´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–2310	20
Шимолино	06.07.2010. Россия, Алтайский край, залив р. Кулунда у д. Шимолино. 53º 00´ с.ш., 80º 00´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–2131	23

Сокращенное наименование местообитания	Данные о местообитании*	n
	Lymnaea dolgini	
Ананьевское	07.06.2004. Россия, Омская обл., оз. Ананьевское. 56º 51´ с.ш., 74º 35´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 15–1562	20
	Lymnaea fontinalis	
Чернолучье	30.06.2005. Россия, Омская обл., протока р. Иртыш у с. Чернолучье. 55º 17´ с.ш., 73º 00´ в.д. leg. М. В. Винарский. МВМС 15–2158	30
	Lymnaea fragilis	
Атачка	25.08.2006. Россия, Омская обл., р. Атачка. 56º 47′ с.ш., 74º 36′ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 15–927	22
Вилино	07.08.2006. Украина, Крым, Бахчисарайский р-н, с. Вилино, пруд, соединенный с р. Альма протоком. 44º 51′ с.ш., 33º 44′ в.д. leg. С. С. Крамаренко. МВМС 15–928	11
Выпосл	17.07.2007. Россия, Тюменская обл., протока Вылпосл у г. Лабытнанги. 66º 39´ с.ш., 66º 26´ в.д. leg. М. В. Винарский и др. МВМС 15–1954	15
Кожаны	07.06.2009. Россия, Брянская обл., мелиоративные каналы у д. Кожаны. 52º 48′ с.ш., 31º 42′ в.д. leg. М. В. Винарский. МВМС 15–1933	25
Новенькое	04.07.2010. Россия, Алтайский край, оз. у д. Новенькое. 51º 04′ с.ш., 81º 09′ в.д. leg. М. В. Винарский. МВМС 15–2111	62
Омск	02.08.2007. Россия, Омская обл., г. Омск, озеро в микрорайоне Московка. 55º 54′ с.ш., 73º 26′ в.д. leg. М. В. Винарский. МВМС 15–2004	26
Охлым	21.07.1972. Россия, Тюменская обл., р. Охлым. 61º 28′ с.ш., 68º 23′ в.д. leg. В. Н. Долгин. МВМС 15–1127	10
Петропавловск	1989. Казахстан, Северо-Казахстанская обл., временный водоем в г. Петропавловска. 54º 53′ с.ш., 69º 31′ в.д. leg. С. И. Андреева, Н. И. Андреев. МВМС 15–338	35
Тенгиз	27.10.2002. Казахстан, Кустанайская обл., оз. Тенгиз. 54º 04′ с.ш., 64º 35′ в.д. leg. М. В. Винарский. МВМС 15–1881	40
Теча	07.2007. Россия, Челябинская обл., ручей, впадающий в р. Теча у д. Султаново. 55º 40′ с.ш., 61º 50′ в.д. leg. Ю. Давыдова. ИЭРЖ 13937	20
Тобольск	18.08.2009. Россия, Тюменская обл., г. Тобольск, озеро в пойме р. Иртыш. 58º 12´ с.ш., 68º 19´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 15–924	44
Тобольск–2	12.08.2009. Россия, Тюменская обл., озеро в пойме р. Иртыш у Тобольского речного порта. 58º 18´ с.ш., 68º 11´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 15–1919	22
Угловское	03.07.2010. Россия, Алтайский край, полупроточный водоем у пос. Угловское. 51º 20´ с.ш., 80º 22´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 15–2205	20

Сокращенное наименование местообитания	Данные о местообитании*	n
Шимолино	06.07.2010. Россия, Алтайский край, водоем в пойме р. Кулунда у д. Шимолино. 53º 00´ с.ш., 80º 00´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–2118	26
Lymnaea glabra		
Huelserberg	08.05.1940. Германия, г. Хюльзерберг, маленький пруд к югу от вокзала. Координаты неизвестны. leg. A. Schlechter. SNSD 23542	32
Lymnaea lagotis		
Омск	16.06.2006. Россия, Омская обл., г. Омск, пойменный водоем в районе Самарка. 54º 56´ с.ш., 73º 20´ в.д. leg. О. И. Коробов. MBMC 15–1047	23
Lymnaea parapsilia		
Новомихайловка	06.08.2006. Россия, Томская обл., озеро у д. Новомихайловка. 56º 32´ с.ш., 85º 09´ в.д. leg. Н. И. Андреев и др. MBMC 15–857	30
Lymnaea saridalensis		
Вылпосл	19.07.2007. Россия, Тюменская обл., оз. № 1 за протокой Вылпосл у г. Лабытнанги. 66º 39´ с.ш., 66º 26´ в.д. leg. М. В. Винарский и др. MBMC 15–1791	35
Кабанкуль	24.07.2002. Россия, Омская обл., оз. Кабанкуль. 56º 10´ с.ш., 72º 05´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–1406	54
Каргат	09.10.2002. Россия, Новосибирская обл., водоем в пойме р. Каргат. 54º 37´ с.ш., 78º 12´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–1339	40
Мурзинка	26.06.1971. Россия, Свердловская обл., р. Мурзинка. 57º 11´ с.ш., 60º 06´ в.д. leg. А. И. Лазарева. ИЭРЖ 7603	28
Омск	21.05.2004. Россия, Омская обл., г. Омск, пойменный водоем на левом берегу р. Иртыш. 55º 00´ с.ш., 73º 18´ в.д. leg. А. В. Каримов. MBMC 15–1375	78
Траулы	24.07.2002. Россия, Омская обл., оз. Траулы. 56º 06´ с.ш., 72º 06´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–1600	37
Фадиха	10.10.2002. Россия, Новосибирская обл., оз. Фадиха. 54º 36´ с.ш., 78º 15´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–982	32
Lymnaea stagnalis		
Боденское	1927. Германия, Боденское озеро у г. Нуссдорф. 47º 45´ с.ш., 09º 12´ в.д. leg. Büttner. SNSD 18670.	19
Большой Иш-куль	01.08.2005. Россия, Челябинская обл., Ильменский заповедник, оз. Большой Ишкуль. 55º 06′ с.ш., 60º 03′ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–384	10
Бурла	02.07.2010. Россия, Алтайский край, р. Бурла у д. Притыка. 53º 17´ с.ш., 78º 15´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–2099	29
Валовое	03.07.2010. Россия, Алтайский край, оз. Валовое у д. Валовой Кордон. 51º 45′ с.ш., 80º 22′ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–2114	32

Сокращенное наименование местообитания	Данные о местообитании*	n
Киренск	17.07.2003. Россия, Иркутская обл., озеро в пойме р. Лены у г. Киренска. 57º 48′ с.ш., 108º 05′ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–306	118
Кожаны	07.06.2009. Россия, Брянская обл., мелиоративные каналы у д. Кожаны. 52º 48′ с.ш., 31º 42′ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–1933	13
Копа	25.07.2004. Казахстан, Акмолинская обл., оз. Копа у г. Кокчетава. 53º 18´ с.ш., 69º 20´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–135	60
Кузнецово	03.07.2010. Россия, Алтайский край, оз. Кузнецово у д. Озерно-Кузнецово. 51º 30´ с.ш., 80º 22´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–2124	30
Кумшик	19.10.2002. Казахстан, Кустанайская обл., временный водоем у дер. Кумшик. 50º 08´ с.ш., 64º 10´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–219	75
Пресное	1982. Казахстан, Кустанайская обл., оз. Пресное. 51º 24´ с.ш., 64º 28´ в.д. leg. С. И. Андреева, Н. И. Андреев. MBMC 15–323	50
Тенис	09.07.2001. Россия, Омская обл., оз. Тенис. 56º 05´ с.ш., 71º 53´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–322	52
Теренколь	01.09.1999. Россия, Омская обл., оз. Теренколь. 54º 18´ с.ш., 75º 21´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–228	32
Чулым	15.08.2005. Россия, Новосибирская обл., заболоченный водоем в пойме р. Чулым. 54º 36´ с.ш., 78º 18´ в.д. leg. Н. И. Андреев и др. MBMC 15–522	85
Шимолино	06.07.2010. Россия, Алтайский край, водоем в пойме р. Кулунда у д. Шимолино. 53º 00´ с.ш., 80º 00´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–2118	24
Lymnaea taurica kazakensis		
Сары-Копа	17.10.2002. Казахстан, Кустанайская обл., оз. Сары-Копа. 50º 14´ с.ш., 64º 07´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–010	548
Сары-Моин	16.08.1982. Казахстан, Кустанайская обл., оз. Сары-Моин. 51º 37´ с.ш., 64º 30´ в.д. leg. С. И. Андреева, Н. И. Андреев. MBMC 15–004	200
Шимолино	06.07.2010. Россия, Алтайский край, временный водоем в пойме р. Кулунда у д. Шимолино. 53º 00´ с.ш., 80º 00´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–2117	31
Lymnaea terebra		
Вылпосл	17.07.2007. Россия, Тюменская обл., окрестности г. Лабытнанги, протока Вылпосл. 66º 39´ с.ш., 66º 26´ в.д. leg. М. В. Винарский и др. MBMC 15–1949	29
Киргап	05.06.2004. Россия, Омская обл., заболоченный водоем у д. Киргап. 56º 44´ с.ш., 72º 07´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–1705	31
Кривое	15.05.2004. Россия, Омская обл., заболоченный водоем у оз. Кривое. 56º 49´ с.ш., 74º 38´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–1568	29

Сокращенное наименование местообитания	Данные о местообитании*	n
Лабытнанги	19.07.2007. Россия, Тюменская обл., заболоченный водоем у г. Лабытнанги. 66º 38´ с.ш., 66º 30´ в.д. leg. М. В. Винарский и др. MBMC 15–1797	31
Ласкино	12.05.2003. Россия, Томская обл., водоем в пойме р. Оби у д. Ласкино. 58º 43´ с.ш., 81º 47´ в.д. leg. А. С. Панин. MBMC 15–1635	35
Малые Бодачи	22.07.2002. Россия, Омская обл., заболоченный водоем у оз. Малые Бодачи. 56º 08´ с.ш., 74º 38´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–066	29
Никольское	30.05.2004. Россия, Томская обл., водоем в пойме р. Оби у пос. Никольское. 57º 13´ с.ш., 84º 22´ в.д. leg. А. С. Панин. MBMC 15–1647	30
Омск	07.05.2004. Россия, г. Омск, озерко на восточной окраине города. 55º 01´ с.ш., 73º 29´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–099	50
Северное	19.08.2005. Россия, Новосибирская обл., водоток у трассы Куйбышев – Северное. 56º 00´ с.ш., 78º 26´ в.д. leg. Н. И. Андреев, М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–999	24
Таксика	12.08.1972. Россия, Тюменская обл., протока Таксика. 65º 35´ с.ш., 63º 47´ в.д. leg. В. Н. Долгин. MBMC 15–1300	38
Телецкое	21.09.2007. Россия, Республика Алтай, оз. Телецкое у пос. Артыбаш. 51º 48´ с.ш., 87º 16´ в.д. leg. М. В. Винарский, Н. П. Винарская, А. В. Каримов. MBMC 15–1678	30
Тургай	31.08.1962. Казахстан, Тургайская обл., р. Кабырга. Координаты неизвестны. leg. У. Н. Мадерни. ЗИН № 7.	10
Шимолино	06.07.2010. Россия, Алтайский край, водоем в пойме р. Кулунда у д. Шимолино. 53º 00´ с.ш., 80º 00´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–2116	31
Черлак	07.09.2003. Россия, Омская обл., придорожная канава у пос. Черлак. 54º 12´ с.ш., 74º 52´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–172	23
Lymnaea tumida		
Карачино	14.08.2009. Россия, Тюменская обл., протока в пойме р. Тобол у д. Карачино. 58º 02´ с.ш., 68º 06´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. MBMC 15–2078	30
Чернолучье	30.06.2005. Россия, Омская обл., протока р. Иртыш у с. Чернолучье. 55º 17´ с.ш., 73º 00´ в.д. leg. М. В. Винарский. MBMC 15–2158	30
Шайтанка	09.07.2006. Россия, Свердловская обл., р. Шайтанка у д. Хомутовка. 56º 52´ с.ш., 59º 48´ в.д. leg. М. Е. Гребенников, Е. В. Голованова. MBMC 15–1637	30
Physa fontinalis		
Вылпосл	19.07.2007. Россия, Тюменская обл., оз. № 2 за протокой Вылпосл у г. Лабытнанги. 66º 39´ с.ш., 66º 26´ в.д. leg. М. В. Винарский и др. MBMC 13–163	9

Сокращенное наименование местообитания	Данные о местообитании*	n
	Planorbarius corneus	
Ананьевское	25.08.2006. Россия, Омская обл., оз. Ананьевское. 56º 51´ с.ш., 74º 35´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 12–013	75
Аракаево	09.07.2009. Россия, Свердловская обл., водоем в пойме р. Серга у п. Аракаево. 56º 26´ с.ш., 59º 13´ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 12–194	39
Вылпосл	17.07.2007. Россия, Тюменская обл., окрестности г. Лабытнанги, рукав протоки Вылпосл. 66º 39´ с.ш., 66º 26´ в.д. leg. М. В. Винарский и др. МВМС 12–134	33
Кривое	04.08.2002. Россия, Омская обл., оз. Кривое. 56º 49´ с.ш., 74º 38´ в.д. leg. М. В. Винарский и др. МВМС 12–009	204
Малая Чича	16.08.2005. Россия, Новосибирская обл., протока, вытекающая из оз. Малая Чича. 55º 19´ с.ш., 77 43´ в.д. leg. Н. И. Андреев и др. МВМС 12–003	112
	Planorbis planorbis	
Вылпосл	17.07.2007. Россия, Тюменская обл., окрестности г. Лабытнанги, протока Вылпосл. 66º 39´ с.ш., 66º 26´ в.д. leg. М. В. Винарский и др. МВМС 14–870	20
Кабанкуль	23.07.2002. Россия, Омская обл., Тюкалинский р-н, оз. Кабанкуль. 56º10′ с.ш., 72º04′ в.д. leg. М. В. Винарский. МВСМ 14–046	158
Ласкино	12.05.2003. Россия, Томская обл., водоем в пойме р. Оби у д. Ласкино. 58º 43´ с.ш., 81º 47´ в.д. leg. А. С. Панин. МВМС 14–1631	62
Маралды	2004. Казахстан, Павлодарская обл., оз. Маралды. 52º 18´ с.ш., 77º 46´ в.д. leg. А. В. Убаськин. МВМС 15–047	27
Омск	21.05.2004. Россия, Омская обл., г. Омск, пойменный водоем на левом берегу р. Иртыш. 55º 00´ с.ш., 73º 18´ в.д. leg. А. В. Каримов. МВМС 14–750	25
Сары-Копа	17.10.2002. Казахстан, Кустанайская обл., оз. Сары-Копа. 50º14′ с.ш., 64º06′ в.д. leg. М. В. Винарский. МВМС 14–022	300
Таксика	12.08.1972. Россия, Тюменская обл., протока Таксика. 65º 35´ с.ш., 63º 47´ в.д. leg. В. Н. Долгин. МВМС 14–101	46
Тенис	27.07.2002. Россия, Омская обл., оз. Тенис. 56º 05´ с.ш., 71º 53´ в.д. leg. М. В. Винарский. МВМС 14–023	42
Хомутное	07.07.2010. Россия, Алтайский край, оз. Хомутное. 53º24′ с.ш., 78º34′ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 14–739	30
Чулым	15.08.2005. Россия, Новосибирская обл., водоем в пойме р. Чулым у д. Чулым. 54º35′ с.ш., 78º14′ в.д. leg. М. В. Винарский, А. В. Каримов. МВМС 14–882	26
Шийли	22.10.2002. Казахстан, Кустанайская обл., оз. Шийли. 52º08′ с.ш., 64º25′ в.д. leg. М. В. Винарский. МВМС 14–034	200

* Приведены: дата сбора, наименование водоема, его географическое положение, координаты, тип, фамилия сборщика(-ов) материала, музейный номер.

Приложение 2

Внутрипопуляционная изменчивость индекса копулятивного аппарата пресноводных легочных моллюсков

Вид, местообитание, число вскрытых особей (в скобках)*	Лимиты	Среднее ± σ	R**	Cv
Семейство Lymnaeidae				
Lymnaea (*Corvusiana*) *taurica kazakensis*, Шимолино (31)	2,06–2,88	2,48 ± 0,22	1,39	8,9
L. (*Galba*) *truncatula*, Ломаево (10)	2,62–3,00	2,85 ± 0,13	1,15	4,6
L. (*Lymnaea) fragilis*, Шимолино (26)	3,52–5,91	4,83 ± 0,64	1,67	13,3
L. (*L.*) *fragilis*, Новенькое (25)	3,83–5,93	4,63 ± 0,61	1,55	13,2
L. (L.) *fragilis*, Угловское (20)	3,70–6,33	4,59 ± 0,74	1,71	16,1
L. (*L.*) *fragilis*, Атачка (22)	3,45–5,48	4,37 ± 0,51	1,59	11,7
L. (*L.*) *fragilis*, Омск (26)	4,23–6,64	5,19 ± 0,65	1,57	12,5
L. (*L.*) *fragilis*, Тобольск–2 (22)	3,95–5,75	4,74 ± 0,45	1,46	9,5
L. (*L.*) *stagnalis,* Валовое (30)	3,77–5,90	4,73 ± 0,56	1,56	11,8
L. (L.) stagnalis, Кузнецово (30)	3,48–5,74	4,56 ± 0,57	1,65	12,5
L. (*L.*) *stagnalis*, Бурла (29)	2,86–5,80	4,33 ± 0,68	2,02	15,7
L. (*Peregriana*) *ampla*, Миасс (21)	0,68–1,20	0,92 ± 0,15	1,78	8,3
L. (*P.*) *balthica*, Шимолино (21)	1,45–2,29	1,87 ± 0,24	1,58	12,8
L. (*P.*) *balthica*, Склюиха (20)	1,05–1,88	1,38 ± 0,22	1,79	15,9
L. (*P.*) *balthica*, Бурла (24)	1,47–2,26	1,78 ± 0,36	1,54	20,2
L. (*P.*) *dolgini*, Ананьевское (20)	0,75–1,27	1,03 ± 0,13	1,69	12,6
L. (*P.*) *fontinalis*, Чернолучье (30)	1,02–1,72	1,30 ± 0,18	1,69	13,9
L. (*P.*) *lagotis*, Омск (23)	1,15–1,79	1,44 ± 0,20	1,56	13,9
L. (*P.*) *tumida,* Карачино (30)	1,62–2,38	1,96 ± 0,21	1,47	10,7
L. (*P.*) *tumida,* Чернолучье (30)	1,58–2,24	1,85 ± 0,17	1,42	9,2
L. (*P.*) *tumida,* Шайтанка (30)	1,37–2,09	1,75 ± 0,21	1,53	12,0
L. (*Radix*) *auricularia*, Кривое (21)	1,02–1,36	1,12 ± 0,09	1,36	8,0
L. (*R.*) *auricularia*, Новомихайловка (30)	0,93–1,39	1,10 ± 0,12	1,49	10,9
L. (*R.*) *auricularia*, Кузнецово (30)	0,95–1,29	1,09 ± 0,09	1,36	8,3
L. (R.) psilia, Новомихайловка (30)	0,70–0,96	0,86 ± 0,06	1,37	7,0
L. (*Stagnicola*) *saridalensis*, Фадиха (32)	0,08–0,18	0,12 ± 0,03	2,25	25,0
L. (*S.*) *saridalensis*, Каргат (40)	0,09–0,22	0,12 ± 0,03	2,44	25,0
L. (*S.*) *saridalensis*, Омск (78)	0,12–0,24	0,17 ± 0,03	2,33	17,7
L. (*S.*) *saridalensis*, Траулы (37)	0,10–0,21	0,14 ± 0,02	2,10	14,2
L. (*S.*) *saridalensis*, Кабанкуль (54)	0,10–0,23	0,16 ± 0,03	2,30	18,8
L. (*S.*) *saridalensis*, Мурзинка (28)	0,11–0,24	0,18 ± 0,04	2,18	22,2
L. (*S.*) *saridalensis*, Вылпосл (35)	0,10–0,19	0,14 ± 0,02	1,90	14,3
L. (*S.*) *terebra*, Шимолино (31)	1,00–1,68	1,29 ± 0,22	1,68	17,1
L. (*S.*) *terebra*, Телецкое (30)	0,91–1,50	1,10 ± 0,14	1,65	12,7
L. (*S.*) *terebra*, Северное (24)	0,82–1,20	1,01 ± 0,13	1,46	12,9

Вид, местообитание, число вскрытых особей (в скобках)*	Лимиты	Среднее ± σ	R**	Cv
L. (*S.*) *terebra*, Кривое (29)	0,83–1,36	1,05 ± 0,13	1,64	12,4
L. (*S.*) *terebra*, Черлак (23)	1,04–1,84	1,31 ± 0,23	1,72	17,6
L. (*S.*) *terebra*, Малые Бодачи (29)	0,77–1,38	1,03 ± 0,16	1,79	15,6
L. (*S.*) *terebra*, Омск (36)	0,95–1,55	1,19 ± 0,12	1,63	10,1
L. (*S.*) *terebra*, Киргап (31)	0,87–1,35	1,13 ± 0,13	1,55	11,5
L. (*S.*) *terebra*, Никольское (30)	0,88–1,35	1,08 ± 0,13	1,53	12,0
L. (*S.*) *terebra*, Выплосл (30)	0,78–1,32	1,06 ± 0,14	1,69	13,2
L. (*S.*) *terebra*, Лабытнанги (37)	0,81–1,30	1,05 ± 0,13	1,61	12,4
Семейство Planorbidae				
Anisus (*Gyraulus*) *stroemi*, Чивыркуй (10)***	0,46–0,76	0,63 ± 0,09	1,65	14,3
A. (*G.*) *stroemi*, Селенга (9)	0,53–0,80	0,65 ± 0,08	1,51	12,3
A. (*G.*) *stroemi*, Школьный урий (17)	0,57–0,75	0,67 ± 0,06	1,32	8,9
A. (*Disculifer*) *vortex*, Миассово (20)	0,40–0,81	0,61 ± 0,12	2,03	19,6
Planorbarius corneus, Ананьевское (25)	4,80–7,69	6,37 ± 0,71	1,60	11,1
P. corneus, Выплосл (30)	4,72–6,86	5,84 ± 0,66	1,45	11,3
P. corneus, Аракаево (34)	4,89–8,54	5,95 ± 0,89	1,75	15,0
Planorbis planorbis, Чулым (20)	2,22–3,38	2,73 ± 0,31	1,52	11,4
P. planorbis, Омск (25)	1,95–3,11	2,61 ± 0,30	1,59	11,5
P. planorbis, Хомутное (30)	1,88–3,06	2,57 ± 0,29	1,63	11,3
P. planorbis, Выплосл (20)	2,00–3,07	2,66 ± 0,27	1,53	10,1
Семейство Physidae				
Aplexa turrita, Ичуг (8)	1,02–1,23	1,10 ± 0,06	1,21	5,5
A. turrita, Выплосл (8)	0,96–1,17	1,03 ± 0,08	1,22	7,8
Costatella integra, Магнитогорск (10)	0,94–1,38	1,13 ± 0,14	1,47	12,4
Ph. fontinalis, Выплосл (9)	0,41–0,60	0,51 ± 0,06	1,46	11,8

* Информация о местообитаниях приведена в приложении 1.

** R – соотношение максимального и минимального значений (см. Яблоков, 1966).

*** При расчетах для *A. stroemi* учтены только свободные от инвазии трематодами особи.

Приложение 3

Хромосомные числа отдельных видов пресноводных легочных моллюсков

Вид	Гаплоидное число хромосом (n)	Источник
Семейство Chilinidae*		
Chilina fluviatilis	18	Burch, 1967a
Семейство Latiidae		
Latia neritoides	18	Burch, Patterson, 1963
Семейство Acroloxidae		
Pseudancylastrum aculiferum	18	Ostrovskaya et al., 2004
P. sibiricum	18	
P. werestschagini	18	
Acroloxus lacustris	18	Burch et al., 1960
Семейство Lymnaeidae		
Lymnaea (*Acella*) *haldemani*	18	Burch, 1960
L. (*Austropeplea*) *lessoni*	16	Inaba, 1969
L. (*A.*) *tomentosa*	16	
L. (*Bulimnea*) *megasoma*	18	Burch, 1960
L. (*Corvusiana*) *corvus*	18	Гарбар и др., 2004
L. (*C.*) *guertiniana*	18	
L. (*Erinna*) *newcombi*	18	Burch, Patterson, 1971
L. (*Galba*) *modicella*	18	Burch, 1960
L. (*G.*) *parva*	18	
L. (*G.*) *rustica*	19	
L. (*G.*) *subangulata*	18	Гарбар и др., 2004
L. (*G.*) "*truncatula*"	15	Park, Kim, 1996
L. (*Hinkleyia*) *caperata*	18	Burch, 1960
L. (*Lymnaea*) *stagnalis stagnalis*	18	Гарбар и др., 2004
L. (*L.*) *s. jugularis*	18	Burch, 1960
L. (*Orientogalba*) *ollula*	16	Jung et al., 2002
L. (*O.*) *viridis*	15	
L. (*Peregriana*) *ampla*	17	Гарбар и др., 2004
L. (*Peregriana*) *balthica*	17	
L. (*Peregriana*) *fontinalis*	17	
L. (*Peregriana*) *monnardi*	17	
L. (*Peregriana*) *ovata*	17	
L. (*Peregriana*) *peregra*	17	
L. (*Pseudosuccinea*) *columella*	18	Burch, 1960
L. (*Radix*) *auricularia*	17	Гарбар и др., 2004
L. (*R.*) *coreana*	17	Park et al., 1992

Вид	Гаплоидное число хромосом (n)	Источник
L. (*R.*) *japonica*	17	Inaba, 1969
L. (*R.*) *luteola*	17	
L. (*R.*) *natalensis*	17	
L. (*R.*) *onychia*	17	
L. (*R.*) *swinhoei*	17	
L. (*Stagnicola*) *atra*	18	Гарбар и др., 2004
L. (*S.*) *catascopia*	18	Burch, 1960
L. (*S.*) *elodes*	18	
L. (*S.*) *emarginata*	18	
L. (*S.*) *exilis*	18	
L. (*S.*) *hinkleyi*	18	Inaba, 1969
L. (*S.*) *idahoensis*	18	
L. (*S.*) *lanceata*	18	Burch, 1960
L. (*S.*) *occulta* (= *L. terebra*)	18	Гарбар и др., 2004
L. (*S.*) *palustris*	18	
L. (*S.*) *reflexa*	18	Burch, 1960
L. (*S.*) *turricula*	18	Гарбар и др., 2004
L. (*S.*) *umbrosa*	18	Burch, 1960
Семейство Lancidae		
Lanx sp.	18	Patterson, Burch, 1978
Семейство Physidae		
*Aplexa hypnorum***	18	Burch, 1960
Costatella acuta	18	Thiriot-Quiévreux, 2003
C. anatina	18	Burch, 1960
C. heterostropha	18	
Physa fontinalis	18	
Physella gyrina	18	
Ph. sayii	18	
Семейство Rhodacmeidae		
Rhodacmea canawbensis	18	Burch, 1967a
Семейство Planorbidae s.l. (включая Ancylidae, Bulinidae)		
Amerianna carinata	18	Brown, 1994
Ancylus fluviatilis	45, 60	Burch et al., 1960 Baršiene et al., 1996
Anisus vortex	18	Burch, 1960
Armiger crista	18	
Australorbis glabratus	18	
Biomphalaria alexandrina	18	Burch, 1967b
B. choanomphala	18	

Вид	Гаплоидное число хромосом (n)	Источник
B. glabrata	18	Thiriot-Quiévreux, 2003
B. pfeifferi	18	Burch, 1967b
B. sudanica	18	
B. tenagophila	18	Thiriot-Quiévreux, 2003
Bulinus abyssinicus	18	Brown, 1994
B. africanus	18	
B. barthi	18	
B. bavayi	18	
B. beccarii	18	
B. brownii	18	
B. canescens	18	
B. cernicus	18	
B. crystallinus	18	
B. depressus	36	
B. forskalii	18–19	
B. globosus	18	
B. hexaploidus	54	
B. hightoni	18	
B. jousseaumei	18	
B. liratus	18	
B. nasutus	18	
B. natalensis	18–21	
B. nyassanus	18	
B. obtusispira	18	
B. octoploidus	72	
B. permembranaceus	36	
B. reticulatus	18	
B. scalaris	18	
B. senegalensis	18	
B. succinoides	18	
B. transversalis	36	
B. tropicus	18	
B. truncatus	36	
B. ugandae	18	
B. umbilicatus	18	
B. wrightii	18	
B. yemenensis	36	
Burnupia sp.	17	Burch, 1967a
Ceratophallus natalensis	18	Thiriot-Quiévreux, 2003

Окончание приложения 3

<table>
<tr><th>Вид</th><th>Гаплоидное число хромосом (n)</th><th>Источник</th></tr>
<tr><td>Ferrissia parallela</td><td>30</td><td rowspan="2">Burch, 1967a</td></tr>
<tr><td>F. tarda</td><td>30</td></tr>
<tr><td>Gundlachia japonica</td><td>18</td><td>Burch, 1967a</td></tr>
<tr><td>Gyraulus circumstriatus</td><td>36</td><td>Burch, Jung, 1993</td></tr>
<tr><td>G. deflectus</td><td>18</td><td>Burch, 1960</td></tr>
<tr><td>G. huronensis</td><td>36</td><td rowspan="2">Burch, Jung, 1993</td></tr>
<tr><td>G. parvus</td><td>36</td></tr>
<tr><td>Helisoma anceps</td><td>18</td><td>Burch, 1960</td></tr>
<tr><td>H. duryi</td><td>18</td><td>Thiriot-Quiévreux, 2003</td></tr>
<tr><td>H. trivolvis</td><td>18</td><td>Burch, 1960</td></tr>
<tr><td>“Hippeutis” cantori</td><td>18</td><td rowspan="2">Thiriot-Quiévreux, 2003</td></tr>
<tr><td>Indoplanorbis exustus</td><td>18</td></tr>
<tr><td>Laevapex fuscus</td><td>17</td><td rowspan="3">Burch, 1967a</td></tr>
<tr><td>Pettancylus japonica</td><td>18</td></tr>
<tr><td>P. nipponica</td><td>17</td></tr>
<tr><td>Planorbarius banaticus</td><td>18</td><td rowspan="4">Гарбар, Гарбар, 2007</td></tr>
<tr><td>P. corneus</td><td>18</td></tr>
<tr><td>P. grandis</td><td>18</td></tr>
<tr><td>P. purpura</td><td>18</td></tr>
<tr><td>Planorbula crassilabris</td><td>19</td><td rowspan="2">Burch, 1960</td></tr>
<tr><td>Promenetus exacuosus</td><td>18</td></tr>
</table>

* Порядок расположения семейств соответствует порядку в табл. 1.

** Данные по материалам из Северной Америки. Скорее всего, под названием “*A. hypnorum*” имеется в виду какой-то из представителей рода *Sibirenauta*.

Научное издание

Винарский Максим Викторович

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

(таксономический аспект)

МОНОГРАФИЯ

Редактор *И. И. Бабикова*
Технический редактор *Д. В. Пискарев*

Подписано в печать 05.06.2013. Формат 60×84/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Печ. л. 16,6. Уч.-изд. л. 18,0.
Тираж 100 экз. Заказ П-1095.

Издательство ОмГПУ.
Отпечатано в типографии ОмГПУ,
Омск, наб. Тухачевского, 14, тел./факс: (3812) 23-57-93