

КОНХОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *XEROPICTA KRYNICKII* Kryn. (GEOPHILA: HYGROMIIDAE). (АНАЛИЗ ОБОБЩЕННЫХ ДИСПЕРСИЙ)

Л.Н. Хлус

Черновицкий национальный университет имени Юрия Федьковича

Украина, 58000, г. Черновцы, ул. Коцюбинского, 26

e-mail: khlus_k@rambler.ru

Изучена структура изменчивости метрических конхологических параметров 12 популяций наземного брюхоногого моллюска *Xeropicta krynickii* Kryn. (Geophila: Hygromiidae), населяющих урбанизированные и неурбанизированные биотопы юга Украины. Установлено, что в популяциях ксеропикт из биотопов с одинаковым уровнем урбогенной трансформации формируется близкая структура морфометрической изменчивости. Обобщенная дисперсия является информативным показателем конхологической изменчивости вида.

Ключевые слова: *Xeropicta krynickii* Kryn., конхологическая изменчивость, обобщенная дисперсия.

Введение

Важность изучения количественных признаков животных, в частности, скоррелированных параметров, при анализе структуры их популяций несомненна. Во многих случаях удобно использовать независимо варьирующие параметры, иначе говоря, выбирать по одному признаку из каждой корреляционной плеяды. В основе такого подхода лежит представление, что каждый из признаков плеяды несет значительную часть информации о ее изменчивости и другие признаки из этой плеяды для оценки характера изменчивости излишни. Однако в ряде популяционных исследований каждая плеяда должна быть представлена несколькими признаками, поскольку характер связей между ними является существенной популяционной характеристикой, возможно, более важной, чем характеристики отдельных признаков. В этой связи интересна «гипотеза корреляций», предложенная А.В. Северцовым [1], согласно которой прямые изменения в процессе эволюции касаются незначительного числа признаков, а все остальные особенности организма изменяются за счет функциональных корреляций и, что особенно важно, вся соответствующая система корреляций формируется в самом процессе эволюции. Исходя из этого, при межвидовых сравнениях абсолютно необходимо учитывать корреляции признаков. Не менее важен этот подход также при внутривидовых сравнениях, поскольку при переходе от одной популяции к другой наблюдается изменение не только средних значений параметров, но и характера их корреляционных связей. Л.А. Животовский [2] предложил использовать в качестве показателей изменчивости комплекса скоррелированных признаков «обобщенные» параметры: обобщенную дисперсию и обобщенный коэффициент вариации.

Руководствуясь вышеизложенным, мы применили упомянутый метод при изучении характера изменчивости пространственно разобщенных популяций наземного брюхоногого моллюска *Xeropicta krynickii* Kryn. (Mollusca: Gastropoda: Geophila: Hygromiidae).

Объект и методы исследования

X. krynickii распространена в Северо-Восточном Средиземноморье: на Балканском полуострове, в Греции, Малой Азии, Иране. Вид также широко распространен по территории Крымского полуострова; населяет отдельные места вдоль побережья Черного моря: городские биотопы и окрестности Одессы, Новороссийска, Анапы, обнаружен в окрестностях Астрахани. Встречается на Ленкоранской низменности, откуда по долинам горных рек поднимается до нагорно-степной зоны Талыша; описан в западной части Копетдага. Ксеропикт заселяет степные участки, преимущественно на морском побережье [3, 4]. Окраска раковин светлая однотонная или же с рисунком из темных лент и пятен. Количество и степень развития полос очень изменчивы.

Нами были проанализированы 12 выборок *X. krynickii* из пространственно разобщенных популяций из Крыма и Одесской обл. (табл. 1) по комплексу из пяти морфометрических конхологических параметров: высота (ВР), большой (БД) и малый (МД) диаметры раковины, высота (ВУ) и ширина (ШУ) ее устья. Измерения проводили штанген-



циркулем с точностью до 0,1 мм по описанной ранее схеме [5]. Всего измерено 5372 раковины.

Таблица 1

Характеристика выборок изученных популяций *Xeropicta krynickii* Krup.

№	Место и время сбора	Характеристика биотопа	Объем выборки
1	АР Крым, г. Белогорск, 2002 г.	Пойма р. Биюк-Карасу, травянистая растительность	n=737
2	АР Крым, г. Белогорск, 2002 г.	Пустырь на ул. Мира (центр), травянистая растительность	n=563
3	г. Одесса, р-н пляжа «Аркадия», 2002 г.	Склоны, поросшие травой и кустарником	n=645
4	АР Крым, г. Феодосия, 2002 г.	Газон на ул. Крымской	n=827
5	АР Крым, г. Феодосия, 2003 г.	Газоны на ул. Гарнаева	n=276
6	АР Крым, г. Белогорск, 2004 г.	Велотрек, травянисто-кустарниковая растительность	n=289
7	АР Крым, г. Белогорск, 2002 г.	То же	n=98
8	АР Крым, Бахчисарайский р-н, 1998 г.	Долина р. Байчак	n=458
9	Одесская обл., Килийский р-н, 1997 г.	Залежь, травянистая растительность	n=117
10	АР Крым, г. Феодосия, 2003 г.	Р-н Генуэзской крепости (окраина)	n=442
11	АР Крым, г. Судак, 1998 г.	Пустырь у горы Алчак, граница пляжной зоны, травянистая растительность	n=491
12	АР Крым, г. Белогорск, 1998 г.	Велотрек, травянисто-кустарниковая растительность	n=429

Рассчитывали параметрические коэффициенты корреляции морфометрических параметров (r) [6]. Матрицы интеркорреляций использовали как первичный массив для расчета обобщенных дисперсий. Для комплекса из 5 признаков обобщенную дисперсию рассчитывали по формуле [2]:

$$\hat{\sigma}_5^2 = (\sigma_1^2 \cdot \sigma_2^2 \cdot \dots \cdot \sigma_i^2 \cdot \dots \cdot \sigma_5^2)^{1/5} \cdot (\text{Det}(R_5))^{1/5},$$

где σ_i^2 - дисперсия i -го конхиологического параметра (среднее квадратичное отклонение i -го признака для всей выборки); $i=1, 2, \dots, 5$;

$\text{Det}(R_5)$ – определитель корреляционной матрицы R .

Выборочные обобщенные дисперсии сравнивали с использованием значения критических точек F -распределения Фишера (F_{st}) со степенями свободы ($V_k; V_j$).

Число степеней свободы для k -той выборки определяли по формуле:

$$V_k = p_k / (\ln(n_k) - \ln(n_k - p_k - 1)),$$

где k – порядковый номер выборки;

p_k – число признаков, на основе которых рассчитывалась обобщенная дисперсия (в нашем случае $p=5$);

n_k – число животных в k -той выборке ($n_k \gg p_k$); $k=1, 2, 3, \dots, 12$.

Результаты и их обсуждение

Проведенный нами ранее корреляционный анализ конхиологических показателей ксеропикт из Судака и Белогорска (выборки 11 и 12 соответственно) выявил высокие положительные корреляционные зависимости между метрическими параметрами раковин [7]. Наибольшая теснота корреляций наблюдалась между габитуальными параметрами, в частности, большим диаметром и всеми остальными конхиологическими характеристиками раковин: ВР, МД, ВУ и ШУ [8]. Это и определило выбор показателей для расчета обобщенной дисперсии. Первичный массив данных (параметрические коэффициенты корреляции пластических признаков раковин) обобщен в табл. 2.

Обобщенная дисперсия является аналогом дисперсии единичного признака и оценивает изменчивость на уровне комплекса признаков. Этот показатель удовлетворяет следующим важным условиям [2]:

1) рассчитывается на основе корреляционной матрицы;



2) обобщенная дисперсия инвариантна относительно линейного преобразования признаков;

3) при увеличении / уменьшении масштаба всех признаков в одинаковое число раз (М) обобщенная дисперсия увеличивается / уменьшается в М² раз;

Таблица 2

**Матрица интеркорреляций пластических конхологических параметров
*X. krynickii***

Выборки ^а	Параметры	ВР	БД	МД	ШУ	ВУ
		1				
2	ВР	-	0,736	0,760	0,718	0,491
	БД	0,859	-	0,958	0,862	0,536
	МД	0,858	0,988	-	0,825	0,514
	ШУ	0,876	0,874	0,859	-	0,495
	ВУ	0,805	0,702	0,681	0,828	-
		3				
4	ВР	-	0,938	0,952	0,955	0,872
	БД	0,909	-	0,990	0,912	0,863
	МД	0,903	0,984	-	0,924	0,864
	ШУ	0,906	0,947	0,929	-	0,853
	ВУ	0,807	0,764	0,752	0,797	-
		5				
6	ВР	-	0,894	0,901	0,799	0,837
	БД	0,891	-	0,981	0,895	0,778
	МД	0,892	0,972	-	0,888	0,773
	ШУ	0,815	0,881	0,863	-	0,764
	ВУ	0,710	0,657	0,656	0,721	-
		7				
8	ВР	-	0,881	0,900	0,826	0,569
	БД	0,739	-	0,965	0,859	0,629
	МД	0,748	0,753	-	0,844	0,580
	ШУ	0,719	0,779	0,722	-	0,514
	ВУ	0,511	0,459	0,454	0,529	-
		9				
10	ВР	-	0,943	0,949	0,919	0,782
	БД	0,781	-	0,980	0,947	0,772
	МД	0,193	0,212	-	0,943	0,772
	ШУ	0,757	0,920	0,208	-	0,752
	ВУ	0,411	0,559	0,090	0,536	-
		11				
12	ВР	-	0,805	0,899	0,595	0,744
	БД	0,883	-	0,914	0,819	0,786
	МД	0,880	0,971	-	0,705	0,787
	ШУ	0,758	0,748	0,750	-	0,713
	ВУ	0,802	0,773	0,767	0,803	-

^а – выборки пронумерованы в соответствии с табл. 1.

4) обобщенная дисперсия нормирована на количество признаков, что позволяет использовать ее для анализа выборок с различным числом признаков.

Существенно еще одно свойство обобщенной дисперсии: поскольку всегда определитель корреляционной матрицы ($\text{Det}(R_p) < 1$), наличие корреляционных связей уменьшает ее. Это важно в связи с тем, что признаки комплекса изменяются не независимо друг от друга, а в рамках связей, ограничивающих их вариацию.

Результаты вычисления обобщенных дисперсий на основе корреляционных матриц для избранного комплекса признаков (табл. 3) свидетельствуют о достоверных различиях между животными разных выборок за исключением групп {2, 4, 5, 6}, {1, 10}, {7, 12}, {8, 11}, различия между показателями которых по F-критерию Фишера (табл. 4) оказались статистически недостоверными.

Необходимо отметить также особенности 7, 8, 11 и 12 выборок, в которых наблюдается значительная изменчивость комплекса анализируемых метрических конхологиче-



ских параметров по сравнению с остальными изученными группами. Из них выборки 7 и 12 собраны из одной популяции в разные годы, характеризовавшиеся схожими погодноклиматическими условиями (1998 и 2002). Полученные результаты позволяют заключить, что популяции ксеропикт, населяющих биотопы с близким уровнем урбанизационного влияния (напр., выборки 1 и 10; 2, 4 и 5), а также выборки разных лет из одного местообитания (напр., 7 и 12) характеризуются одинаковой изменчивостью. В то же время, выборка 6 из той же популяции, собранная в 2004 г. с дождливым и прохладным летом достоверно отличается от обеих других (1998 и 2002 гг.). Упомянутые комплексы существенно различаются как между собой, так и от выборок из других популяций.

Таблица 3

Обобщенная дисперсия для комплекса метрических конхологических признаков *Xeropicta krynickii*

№	$\Sigma_1^2 \dots \Sigma_5^2$	Det (R_5)	$M_5\#$	\bar{T}_5	N	v_i	$Cv_5, \%$
1	0.174	0.005747	9.340	0.062	733	3647	2.67
2	0.181	0.000273	9.439	0.035	563	2797	1.99
3	0.148	0.000034	9.240	0.019	645	3207	1.49
4	0.205	0.000161	8.650	0.036	827	4117	2.18
5	0.171	0.000371	9.969	0.035	276	1362	1.88
6	0.130	0.000992	9.141	0.033	289	1427	1.98
7	1.010	0.001819	9.655	0.286	98	472	5.54
8	0.381	0.036277	10.607	0.196	457	2267	4.18
9	0.162	0.000134	9.181	0.027	117	567	1.80
10	0.224	0.001273	9.568	0.059	441	2187	2.54
11	0.709	0.003101	7.269	0.223	491	2437	6.50
12	1.158	0.001251	9.158	0.304	429	2127	6.02

Таблица 4

Фактические значения F-критерия Фишера для обобщенных дисперсий

	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2
1	4.90	3.60	1.05^a	2.27	3.17	4.62	1.89	1.76	1.74	3.28	1.77
2	8.70	6.36	1.68	1.29	5.59	8.15	1.07	1.00	1.02	1.86	-
3	16.00	11.80	3.13	1.45	10.40	15.16	1.73	1.86	1.89	-	-
4	8.50	6.26	1.66	1.31	5.50	8.01	1.09	1.02	-	-	-
5	8.70	6.36	1.68	1.29	5.59	8.14	1.07	-	-	-	-
6	9.30	6.83	1.81	1.20	6.00	8.74	-	-	-	-	-
7	1.10	1.28	4.84	10.48	1.46	-	-	-	-	-	-
8	1.60	1.14	3.32	7.19	-	-	-	-	-	-	-
9	11.00	8.18	2.17	-	-	-	-	-	-	-	-
10	5.10	3.78	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	1.40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

^a – Полу жирным курсивом выделены значения F-критерия для пар сравнения, различия между которыми недостоверны. $F_{st}(v_1=200; v_2=\infty)$ для 5% = 1.19; для 1% = 1.28; $F_{st}(v_1=\infty; v_2=\infty)$ для 5% = 1.00; для 1% = 1.00.

Заключение

Таким образом, результаты расчета обобщенных дисперсий на основе корреляционных матриц для выбранного комплекса признаков продемонстрировали достоверные различия между большинством выборок (выявленные ранее методами корреляционного и факторного анализов) и позволили, в частности, предположить, что в популяциях ксеропикт, населяющих биотопы с одинаковым уровнем урбанизации, формируется близкая структура морфометрической изменчивости, стойко сохраняющаяся во времени.

Благодарности. Животный материал из Килийского р-на Одесской обл. и Бахчисарайского р-на АР Крым любезно предоставлен для анализа А.Н. Шкляруком, за что автор ему искренне благодарен.

Список литературы

1. Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 5. – С. 579-589.



2. Животовский Л.А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журн. общ. биол. – 1980. – Т. 41. – № 2. – С. 177-191.
3. Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. – М.:Л., 1952. – 512 с.
4. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidae / Фауна СССР. Моллюски. – Т.3, вып.6. – Л.: Наука, 1978. – 384 с.
5. Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной бреде. – Львов, 2006. – 226 с.
6. Лакин Г.В. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
7. Хлус Л.М., Олійник О.Д. Конхологічна мінливість *Xeropicta krynickii* Кryn. (кореляційний аналіз) // Біорізноманіття як ключовий елемент збалансованого розвитку: регіональний аспект. Матер.Всеукр. конф. молодих вчених. Миколаїв, 30-31 жовтня 2003 р. – Миколаїв: МДУ, 2003. – С.210-213.
8. Хлус Л.М., Олійник О.Д. Структура конхологічної мінливості локальної популяції *Xeropicta krynickii* (Geophila: Hygromiidae) в урболандшафті // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Матер. III Междунар. науч. конф. – Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2005. – С. 225-227.

KONCHOLOGICAL VARIABILITY OF *XEROPICTA KRYNICKII* KRYN. (ANALYSIS OF GENERALIZED DISPERSIONS)

L.N. Khlus

*Chernovtsy National
University named after
Yuriy Fedkovich*

*Chernovtsy, Kotsyubinskiy Str., 2,
58000, Ukraine,*

e-mail: khlus_k@rambler.ru

The structure of variability of metrical konchological parameters of 12 populations of land mollusk *Xeropicta krynickii* Kryn. (Geophila: Hygromiidae) from urban and non urban biotopes of the southern part of Ukraine has been studied. As it has been established in the populations from the biotopes with the similar level of urban transformation the similar structure of morfometrical variability is formed. Generalized dispersion is proven to be an informative exponent of konchological variability of the species.

Key words: *Xeropicta krynickii* Kryn., konchological variability, generalized dispersion.