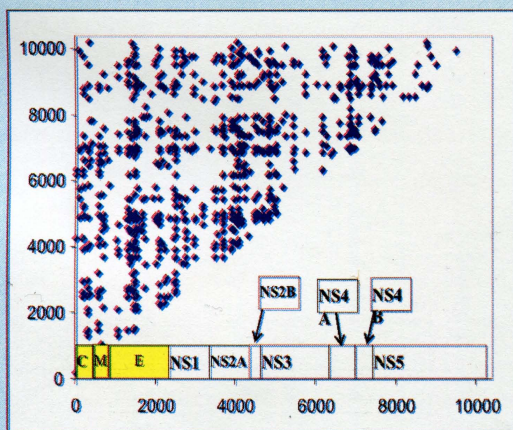


СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА В БИОЛОГИИ И МЕДИЦИНЕ



**СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА
В БИОЛОГИИ И МЕДИЦИНЕ**

Монография

«Вариант-Омск»
2012

УДК 311.2+57:616.1/9
ББК 28.0В6+51.(2Рос)02
С 78

Рецензенты: Романов Владимир Иванович, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой ихтиологии и гидробиологии ФГБОУ ВПО «Национальный исследовательский Томский государственный университет»

Павлова Вера Ивановна, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии естествознания, Заслуженный работник Высшей школы, руководитель научно-исследовательского центра «Адаптация организма спортсменов к физической нагрузке спортсменов разной интенсивности ФГБОУ ВПО «Челябинский государственный педагогический университет»;

С 78 Статистические методы анализа в биологии и медицине: монография / Под ред. А. Г. Патюкова. – Омск : Вариант-Омск, 2012. – 230 с.
ISBN 978-5-904754-49-5

Научный редактор: Патюков Александр Георгиевич, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой нормальной физиологии ФГБОУ ВПО «Омская государственная медицинская академия» Министерства здравоохранения и социального развития

Значительная математическая сложность современных статистических методов анализа затрудняет их применение, а недостаточное знание сущности, возможностей и ограничений этих методов приводит к ошибкам при интерпретации получаемых результатов. В монографии представлены практические разработки авторов по использованию этих методов в биологии и медицине, также анализируются ошибки, совершаемые при обработке экспериментальных данных фундаментальных и клинических исследований.

Предлагаемое издание предназначено для аспирантов и исследователей, занимающихся изучением биологических систем, а также для студентов вузов биологического и медицинского направлений, изучающих дисциплины, связанные с теорией вероятности, прикладной статистикой и математическим моделированием.

Рекомендовано редакционно-издательским советом ФГБОУ ВПО «Омская государственная медицинская академия» Министерства здравоохранения и социального развития (Протокол №1 от 12.12.2012 г.)

УДК 599:577.121
ББК 28.0В6+51.(2Рос)02

© Авторский коллектив, 2012
© Изд-во Вариант-Омск, 2012

Оглавление

Предисловие.....	4
Глава 1. Статистические методы в изучении континентальных моллюсков (<i>М. В. Винарский, С. С. Крамаренко, Е. А. Лазуткина, С. И. Андреева, Н. И. Андреев,</i>)	5
Глава 2. Использование статистического анализа в медико-биологических исследованиях (<i>В.Е. Высокогорский, Н.М. Курч</i>)	95
Глава 3. Поиск корреляций при возникновении нуклеотидных замен для определения нуклеотидов, участвующих в третичных взаимодействиях в вирусных РНК (<i>Ж. С. Тюлько.....</i>)	109
Глава 4. Статистические методы исследования в нейроморфологии (<i>Т. М. Лютикова, Е. Ю. Крысова, В. В. Александрова.....</i>)	141
Глава 5. Использование методов математического моделирования для оценки тяжести течения перинатальных поражений центральной нервной системы у детей грудного возраста (<i>А. Н. Налобина, Ж.С. Тюлько, А.Г. Патюков.....</i>)	151
Глава 6. Интегральные критерии интоксикаций (<i>А. Г. Патюков, К. А. Патюков, О. В. Атавина, И. П. Степанова, В. Е. Высокогорский.....</i>)	162
Глава 7. Математические критерии параметров микрокристаллизации ротовой жидкости спортсменов разных групп (<i>О. А. Голованова, Е. С. Чиканова.....</i>)	198

ГЛАВА 1

СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ИЗУЧЕНИИ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ МОЛЛЮСКОВ

*М. В. Винарский¹, С. С. Крамаренко², Е. А. Лазуткина³,
С. И. Андреева³, Н. И. Андреев⁴*

1 – ГБОУ ВПО «Омский государственный педагогический университет», Россия, 2 – «Николаевский государственный аграрный университет», Украина, 3 – ГБОУ ВПО «Омская государственная медицинская академия», Россия, 4 – ФГБОУ «Омский государственный университет путей сообщения», Россия

Изучение континентальных моллюсков (наземных, пресноводных и солоноватоводных) имеет большое теоретическое и практическое значение. Прикладной интерес к этой группе определяется важной ролью моллюсков в наземных и пресноводных экосистемах, а также их вовлеченностью в жизненные циклы паразитических Trematoda в качестве промежуточных хозяев. Решение многих частных вопросов биогеоценологии, паразитологии, гидробиологии невозможно без изучения видового состава и географического распространения моллюсков, их экологии.

Статистические методы находят самое разнообразное применение в современной малакологии. Наиболее часто и эффективно используются они при изучении систематики и экологии моллюсков. В данной статье рассматриваются некоторые аспекты применения статистики для решения задач в области таксономии и популяционной экологии континентальных моллюсков. В значительной степени содержание статьи основывается на личном опыте авторов по изучению различных групп моллюсков, преимущественно брюхоногих легочных (пресноводных и наземных) и брюхоногих жаберных (пресноводных).

1. Использование статистических методов в систематике пресноводных моллюсков

Применение статистических методов в работе практикующего систематика почти всегда связано с изучением изменчивости тех организмов, которые он классифицирует. Если говорить исключительно о малакологической систематике, то стоит упомянуть, что моллюски

являются классическим и очень удобным объектом изучения изменчивости [22, 70], что обусловлено целым рядом особенностей их морфологии и экологии. Так, 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 статистически репрезентативные выборки этих животных. Все континентальные моллюски характеризуются наличием твердого внешнего скелета – раковины, количественные признаки которой легко поддаются измерению и – в случае меристических признаков, таких как шипы, ребра, полосы – подсчету. Не случайно, что на начальном этапе развития биометрии как самостоятельной научной дисциплины на стыке биологии и математики ряд основополагающих работ был выполнен именно на малакологическом материале. Например, Рафаэль Уэлдон (1860–1906), один из представителей (наряду с Ф. Гальтоном и Р. Пирсоном) английской школы биометриков [65], занимался изучением изменчивости различных беспозвоночных, включая высших ракообразных и наземных моллюсков. Ему удалось с помощью статистических методов показать действие стабилизирующего отбора на раковины наземных улиток *Cochlodina laminata* [87, 118].

В наши дни данные об изменчивости используются в таксономической практике для решения ряда задач, из которых наиболее распространенной, вероятно, является проверка гипотезы о принадлежности двух или более сравниваемых выборок к разным видам. В свое время Б. Хубендик [84, р. 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 [52-55]. Сведения об изменчивости необходимы и для внутривидовой систематики, в частности, для решения вопроса о реальности подвидов [15, 45].

Не менее важной практической задачей является составление определительных таблиц и ключей, необходимых для качественной видовой диагностики 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.

Использование статистики в таксономической практике – 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 [31, 86].

Систематик должен четко понимать биологический смысл различий, выявляемых статистическим анализом. Результаты расчетов приобретают значимость только в результате 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.

В креационистской систематике XVIII в. возникла концепция хиатуса, то есть разрыва в морфологической изменчивости, который позволяет надежно и однозначно отделять один вид от другого. Считалось, что таксоны созданы в готовом виде и потому дискретны [66]. Это убеждение легло в основу так называемой типологической концепции вида, согласно которой виды определяются на основе хиатуса по одному или нескольким признакам [40]. Хиатус можно выявить, к примеру, изучая распределение точек, соответствующих отдельным особям, в многомерном пространстве признаков. Таксон, по мнению А.П. Расницына [47, стр. 89), это «континуум, сгущение точек, облако в многомерном пространстве признаков» (рис. 1). Хиатус отделяет облака-таксоны одно облако от другого, нарушает их непрерывность, определяет их целостность.

В постдарвиновской биологии принято, что между близкородственными таксонами могут существовать переходные формы, и не всегда можно провести четкую морфологическую границу между ними (особенно во времени). Кроме того, величина хиатуса, достаточного для определения видовой самостоятельности форм, всегда определяется субъективно. Как отмечал ещё Ч. Дарвин [27, стр. 64], «...размеры различия, признаваемые необходимыми для возведения двух форм в степень видов не поддаются определению».

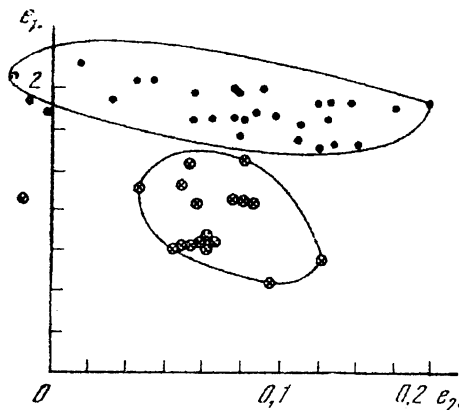


Рис. 1. Виды как «облака» точек в пространстве главных компонент (по: [47]).

Биологическая концепция вида, пришедшая на смену типологической, определяет виды не по степени их сходства или различия, а по наличию репродуктивной изоляции между ними [40]. Факты существования видов-двойников и естественной межвидовой гибридизации говорят о том, что хиатус между близкородственными видами может отсутствовать. Как подчеркивает К.М. Завадский [28, стр. 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 надежное определение видовой принадлежности животных возможно только путем анализа целых выборок, либо – вероятностным путем, с использованием дискриминантных функций [62, 101].

Так, например, было обнаружено значительное перекрывание конхологических признаков европейских пресноводных моллюсков рода *Radix* (семейство Lymnaeidae), видовая самостоятельность которых подтверждена методами молекулярной таксономии [105]. И.В. Загороднюк [29], обсуждая проблему хиатуса, указывает, что боль-

шинство близких видов млекопитающих Украины не разделены полным хиатусом, хотя средние значения их диагностических количественных признаков статистически достоверно разделяются.

Таким образом, сторонники типологической и биологической концепции неизбежно разойдутся в использовании статистических процедур и интерпретации полученных результатов даже если будут изучать одну и ту же группу животных.

* * *

Как правило, практикующий систематик использует общепринятые методы статистического анализа, как одномерные, так и многомерные. К первой группе относятся такие показатели, как коэффициент вариации (CV , %), линейный коэффициент корреляции Пирсона (r), непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (r_s), двухвыборочный t -критерий Стьюдента, коэффициент регрессии (k), критерий χ^2 . Их описания можно найти в любом руководстве по биометрии.

Ко второй группе относятся дискриминантный анализ, канонический анализ, кластерный анализ, анализ главных компонент и др. [30], которые находят самое широкое применение в современной зоологической систематике. Так, дискриминантный анализ неоднократно использовался для изучения внутривидовой изменчивости и поиска межвидовых различий в различных группах животных [101], включая наземных [62] и пресноводных легочных моллюсков [106, 116]. Кластерный анализ используется как для изучения морфологического сходства между таксонами [20], так и при изучении экологических особенностей пресноводных моллюсков, в частности их приуроченности к отдельным типам местообитаний [60, 67]. Использование кластерного анализа позволяет также визуализировать результаты статистических расчетов, делая их более удобными для интерпретации [59].

Число статистических алгоритмов, специально разработанных для нужд таксономии, невелико. Их обзор можно найти в руководстве Э. Майра [39]. Стоит, однако, упомянуть, что такой стандартный метод многомерной статистики, как линейный дискриминантный анализ, исходно был разработан Р. Фишером для нужд биологической классификации [75] и только потом нашел самое широкое применение в различных областях науки.

Одним из употребительных в систематике показателей для количественного выражения фенотипических различий между выборками (популяциями) является описываемый Майром [39] коэффициент различия (CD):

$$CD = \frac{\bar{x}_b - \bar{x}_a}{\sigma_a + \sigma_b}, \quad (1.1)$$

где \bar{x} – среднее значение признака, а и b – сравниваемые популяции (b – популяция с большим значением средней), σ – среднеквадратическое (стандартное) отклонение.

И.В. Загороднюк [29] приводит целый ряд модификаций этого индекса, отмечая, что между ними нет принципиальных различий. В своих работах по изучению млекопитающих этот автор использует следующий вариант:

$$CD = \frac{\bar{x}_b - \bar{x}_a}{\sigma_a + \sigma_b}, \quad (1.2)$$

где $\sigma = \frac{\sqrt{\sigma_a^2 + \sigma_b^2}}{2}$ (σ_a , σ_b – значения среднеквадратического отклонения 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 наличие перекрывания 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. [29]). Нулевое значение CD соответствует равенству выборочных средних.

Для оценки величины межвыборочной трансгрессии по нескольким признакам может использоваться производный коэффициент CD5, определяемый как среднее арифметическое из 5 наибольших значений CD, рассчитанных для отдельных признаков [29].

При использовании показателя CD в любой модификации следует помнить, что это довольно грубый показатель, используемый ради простоты расчетов. Существуют гораздо более точные меры фенотипического расстояния, такие как расстояние Махаланобиса [39, 59].

В качестве интегральной меры морфологических различий между отдельными особями, популяциями может применяться метрика фенотипического расстояния, предложенная Н. Бейли [8]. Расстояние между двумя особями в n-мерном пространстве признаков определяется по следующей формуле:

$$\Delta_{jk}^2 = \sum_{i=1}^n (x_{ij} - x_{ik})^2, \quad (1.3)$$

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 [8]:

$$d_{jk}^2 = \frac{\Delta_{jk}^2}{m}, \quad (1.4)$$

где m – 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 [59].

Естественно, что все подобные величины носят вспомогательный характер при принятии таксономических решений, поскольку мера различий, необходимая для придания популяциям ранга самостоятельных видов (или подвидов) всегда будет по необходимости произвольной (см. выше).

Использование статистических методов для разграничения видов

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 [82], концептуальный подход к проблеме вида возник только в середине XX века, когда Э. Майр [38] впервые поставил вопрос о существовании нескольких альтернативных концепций вида и дал их первую классификацию. В 1960-е гг. Майр [40] различал три основных концепции вида: номиналистическую, типологическую и биологическую. При этом биологическая концепция вида (BSC) во второй половине XX века стала наиболее влиятельной и практически общепринятой в систематике [28, 40, 53, 54], тогда как типологическая концепция нередко рассматривалась как не соответствующая достигнутому уровню знаний в генетике и эволюционной теории.

Теоретический анализ BSC в 1970-1990е гг. показал, что она не свободна от многих недостатков, которые ранее приписывались типологической концепции [58], и не может претендовать на статус универсальной концепции вида, применимой ко всем организмам [37, 68, 100]. Это привело к попыткам разработки новых, альтернативных

BSC, концепций вида, число которых в наши дни достигло 26 [119]. Эти концепции вида возникают на разных основаниях, соответствующих различным аспектам видовой категории в систематике [44].

Однако количество не обязательно предполагает качество, и многие современные авторы прямо говорят о “кризисе проблемы вида” [14, 100], а также о явной неспособности «концептуального» подхода решить проблему вида [82], которая имеет не только теоретическую, но и практическую значимость, например, для охраны исчезающих видов животных и растений.

Альтернативным решением проблемы может стать отказ от внедрения новых концепций вида в пользу разработки так называемых операциональных критериев, предлагающих «более или менее формализованные методы распознавания видов» [44, стр. 268]. Такой подход представляет собой неизбежное упрощение ситуации, но это упрощение оправдано практическими соображениями [83]. Как подчеркивает Дж. Хей [82], несмотря на приверженность разным концепциям вида, большинство биологов более или менее согласны меж 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, см. [40], что они возникают в результате эволюционного процесса, что их представители 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 дерева [82, 108]. Этот консенсус относительно свойств видов позволяет отказаться от бесплодных дебатов о «сущности» вида и перейти к обсуждению конкретных критериев для распознавания видов и проверки их реальности в отдельных группах животных. Эти критерии могут быть основаны на конвенции – согласии между систематиками, работающими с одной и той же группой животных, например, птиц [81]. При этом ни один из отдельно взятых критериев не может считаться достаточным для однозначного решения проблемы видового статуса [108] – необходимо привлечение нескольких независимых критериев одновременно, и только их взаимное согласие позволит делать достоверные выводы [16]. Подобный подход не так давно получил обозначение «интегративная таксономия» [69].

Единство видового генофонда и его защищенность от ассимиляции с генофондами других видов могут иметь место только при наличии полной или частичной репродуктивной изоляции, наличие которой рассматривается как один из наиболее фундаментальных критериев видового статуса. Из этого вытекает ещё одно важнейшее – с точки зрения систематики – свойство видов, 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 – на уровне аналитическом, способном оценивать значимость различий и отвергать ложные гипотезы, основанные на конвергентном сходстве или полиморфизме (самцы и самки многих видов визуально очень отличны, но тем не менее принадлежат одному виду).

Резонно предположить, что если виды не обладают свойством диагностируемости, то сам процесс биологической классификации оказывается невозможен. Диагностируемость означает наличие устойчивых фенотипических различий между видами, которые сохраняются при совместном обитании и в тех условиях, когда физические преграды к свободному скрещиванию отсутствуют. Иными словами, виды сохраняют свою целостность и присущую им морфологическую специфичность, будучи либо полностью репродуктивно изолированными друг от друга [39], 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 достаточно широко, в том числе и среди пресноводных моллюсков [18, 74, 112], но они не нарушают целостность скрещивающихся видов. С генетической точки зрения сохранение видами своей фенотипической обособленности означает, что в условиях синтопичности [16], то есть сосуществования в одном местообитании, где устранены физические преграды к обмену генами, виды репродуктивно изолированы и та-

ким образом являются «биологическими видами» в смысле, предложенном Э. Майром [39, 40].

Установить наличие репродуктивной изоляции можно с помощью прямого операционального критерия – экспериментального скрещивания. Как отмечает Я.И. Старобогатов [53], 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» [13]. Далее, искусственная гибридизация проводится в лабораторных условиях. При этом скрещиваться могут такие виды, которые в природных условиях, даже при синтопическом сосуществовании, этого не делают [71, 91]. Естественные изолирующие механизмы в условиях лаборатории могут нарушаться. Точно также, плодовитые и жизнеспособные гибриды могут образовываться между близкими аллопатричными видами, которые в природных условиях никогда не встречаются [71]. Например, пять видов моллюсков юго-восточноазиатского рода *Oncomelania* (семейство Pomatiopsidae) хорошо дифференцированы морфологически и полностью аллопатричны. Но при этом они свободно скрещиваются и дают плодовитое потомство в лабораторных условиях [98].

Особые ограничения имеет метод экспериментальной гибридизации применительно к гермафродитным организмам, способным к самооплодотворению. Среди пресноводных моллюсков это все брюхоногие легочные, а также многие двустворчатые (например, представители семейства Sphaeriidae). Поэтому метод гибридизации при работе с такими организмами требует применения генетического маркера позволяющего отличить в потомстве гибридных особей от особей, возникших в результате автогамии [26, 98]. Таким маркером могут служить, например, гены, вызывающие альбинизм у моллюсков [98].

Поэтому в зоологической систематике в целом и в систематике пресноводных моллюсков использование экспериментальной гибридизации применяется довольно редко. Гораздо более распространены не прямые способы определения репродуктивной изоляции между сравниваемыми формами, и не последнюю роль в этом играет биометрический анализ.

У пресноводных моллюсков проблема обоснования видового статуса возникает обычно при изучении групп близких видов, морфологические различия между которыми сводятся к количественным различиям пропорций раковины или отделов 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, под родам или даже родам [32]. Поэтому наиболее важным критерием видовой самостоятельности оказывается критерий достоверности морфологических различий (или эмпирический критерий, см. [16]), который используется для подтверждения видовой самостоятельности сравниваемых форм путем статистического изучения их изменчивости в условиях синтопии. Он восходит к дарвинову “материалистическому, морфологическому определению вида” [95, р. 294]. С точки зрения Ч. Дарвина, “независимо от того, смешиваются ли они при перекрестном скрещивании, полное отсутствие в хорошо исследованном районе вариантов, связывающих вместе две близкородственные формы, является, вероятно, наиважнейшим критерием их видовой самостоятельности” [цит. по 95, р. 294]. В статье Дж. Мэллета [95] дается обоснование этой позиции с популяционно-генетической точки зрения.

В отечественной малакологии алгоритм применения этого критерия был подробно рассмотрен в статьях Я.И. Старобогатова [53-55]. 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” [49]. Разумеется, что это относится только к синтопичным выборкам [49, 55], поскольку обнаружение достоверных различий между аллотопичными (или аллопатричными) выборками может быть следствием экофенотипической изменчивости, либо результатом длительной изоляции и накопления межпопуляционных различий вследствие мутагенеза, дрейфа генов или иных популяционно-генетических процессов.

По мнению Я.И. Старобогатова [53-55], нахождение статистически достоверных различий между синтопичными выборками даже по одному признаку указывает на их принадлежность к разным видам.

Сделать это можно, используя, например, критерий Стьюдента. В качестве примера Я.И. Старобогатов приводит статью А.И. Лазаревой [36], в которой именно таким способом 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 [46].

Для эффективного использования 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. [92]). 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.**

Для иллюстрации использования этого критерия рассмотрим несколько примеров, связанных с определением видовой самостоятельности пресноводных легочных (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) и гребнежаберных (Gastropoda: Pectinibranchia) моллюсков.

1. Пара близкородственных видов *Lymnaea auricularia* – *L. parapsilia* (семейство *Lymnaeidae*).

При анализе изменчивости основных конхологических и анатомических признаков этих видов установлено, что хиатуса при совместном обитании нет ни по одному из них, хотя средние значения по многим признакам достоверно отличаются (табл. 1).

Изменчивость моллюсков *L. auricularia* и *L. parapsilia* в условиях совместного обитания (08.08.2006. Томская обл., оз. у дер. Новомихайловка). Достоверность различий оценивалась с помощью критерия Стьюдента

Признак	Вид		<i>t</i> (<i>p</i>)*
	<i>L. auricularia</i> (<i>n</i> =30)	<i>L. parapsilia</i> (<i>n</i> =30)	
Число оборотов	<u>3,87–4,50</u> ** 4,19±0,06	<u>3,75–4,50</u> 4,06±0,06	1,33 (0,19)
Высота раковины (ВР)	<u>20,2–34,5</u> 25,3±1,3	<u>15,7–22,0</u> 18,0±0,9	11,27 (0,0)
Ширина раковины (ШР)	<u>14,2–25,1</u> 18,5±1,0	<u>10,5–21,1</u> 12,4±0,8	12,32 (0,0)
Высота завитка (ВЗ)	<u>3,6–8,0</u> 5,6±0,4	<u>4,2–7,0</u> 5,4±0,3	-1,62 (0,11)
Высота последнего оборота (ВПО)	<u>18,5–31,1</u> 22,7±1,2	<u>13,8–24,1</u> 15,6±0,8	12,47 (0,0)
Высота устья (ВУ)	<u>16,1–28,0</u> 20,3±1,3	<u>10,8–22,6</u> 12,8±0,8	12,81 (0,0)
ШР/ВР	<u>0,65–0,83</u> 0,75±0,05	<u>0,64–0,78</u> 0,69±0,04	6,68 (0,00)
ВЗ/ВР	<u>0,15–0,29</u> 0,22±0,01	<u>0,21–0,37</u> 0,30±0,01	-12,2 (0,00)
ВПО/ВР	<u>0,87–0,95</u> 0,91±0,02	<u>0,83–0,90</u> 0,86±0,01	12,7 (0,00)
ВУ/ВР	<u>0,72–0,92</u> 0,82±0,05	<u>0,65–0,83</u> 0,71±0,04	-11,6 (0,00)
Индекс копулятивного аппарата (ИКА)	<u>0,93–1,39</u> 1,10±0,12	<u>0,70–0,96</u> 0,86±0,06	9,2 (0,00)

* Достоверные значения *p* выделены полужирным; ** в числителе – лимиты значений признаков, в знаменателе – среднее арифметическое ± среднеквадратическое отклонение.

Использование дискриминантного анализа (табл. 2) дает возможность с высокой степенью надежности диагностировать виды этой пары. Отдельные особи образуют два практически обособленных «облака» в многомерном пространстве признаков (в плоскости двух

первых главных компонент), что также указывает на достоверность различий между видами (рис. 2).

Таблица 2

Результаты дискриминантного анализа синтопичных выборок *L. auricularia* и *L. parapsilia* (08.08.2006. Томская обл., оз. у дер. Новомихайловка)

Группа (фактическая)	% правильных определений	Группа (предсказанная)	
		<i>L. auricularia</i>	<i>L. parapsilia</i>
<i>L. auricularia</i>	100,0	30	0
<i>L. parapsilia</i>	100,0	0	30
Wilk's $\lambda = 0,11$			

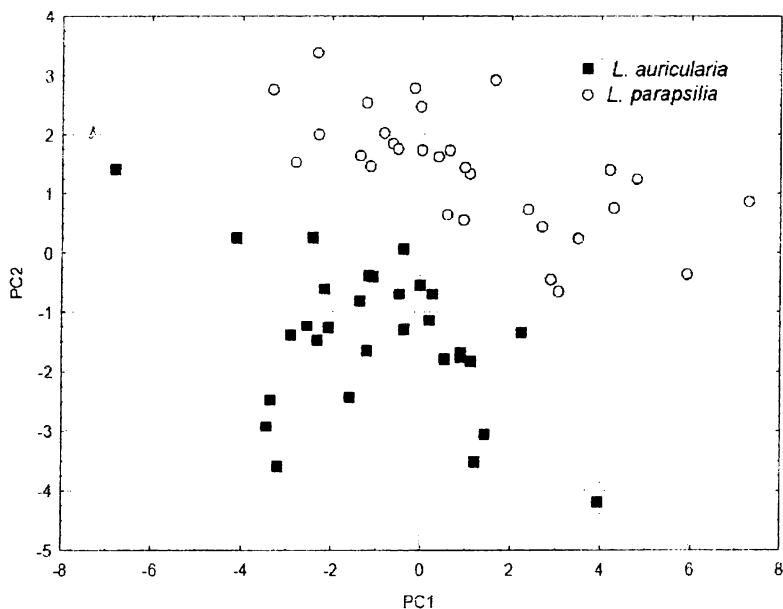


Рис. 2. Изучение изменчивости *L. auricularia* и *L. parapsilia* (оз. у дер. Новомихайловка) методом главных компонент. Использованы 11 конхологических и 1 анатомический признак. Первые две ГК в сумме объясняют 90,7% общей изменчивости. (Из: [116], с изменениями).

Недостоверность различий по числу оборотов между видами при резких различиях в абсолютных размерах раковины (см. табл. 1) яв-

ляется следствием заметных различий в параметрах роста этих видов (рис. 3).

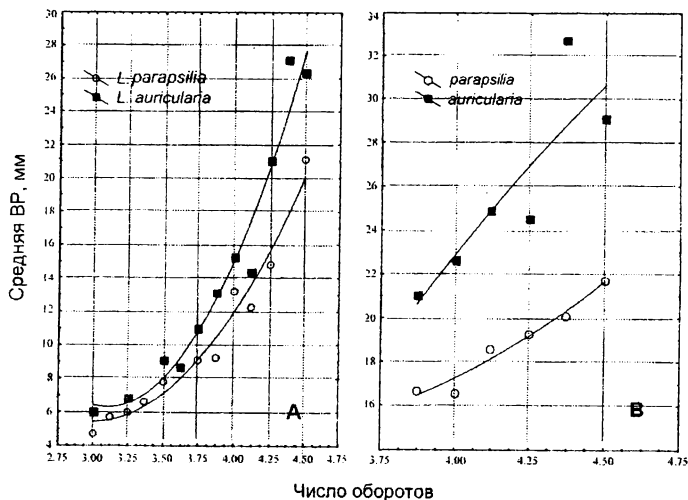


Рис. 3. Зависимость средней высоты раковины от числа оборотов у *L. auricularia* и *L. parapsilia*. А – 24.07.1974. Алтайский край, оз. Травное. В – 04.08.2002. Омская обл., оз. Кривое. (Из: [116], с изменениями).

Большое значение в видовой диагностике прудовиков и других групп водных легочных моллюсков имеет индекс копулятивного аппарата (ИКА), который рассчитывается как отношение длин препуциума и мешка пениса [32, 115]. По нашим данным, 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. 1), 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 – 0,91, в то время как у близкого вида *L. psilia* максимальное значение индекса равно 0,96. Таким образом, имеется небольшое перекрытие между диапазонами изменчивости ИКА данных видов, так что 17,6% особей попадают в промежуточную зону ($0,91 \leq \text{ИКА} \leq 0,96$) и их видовая принадлеж-

ность не может быть однозначно определена, исходя из пропорций копулятивного аппарата (рис. 4).

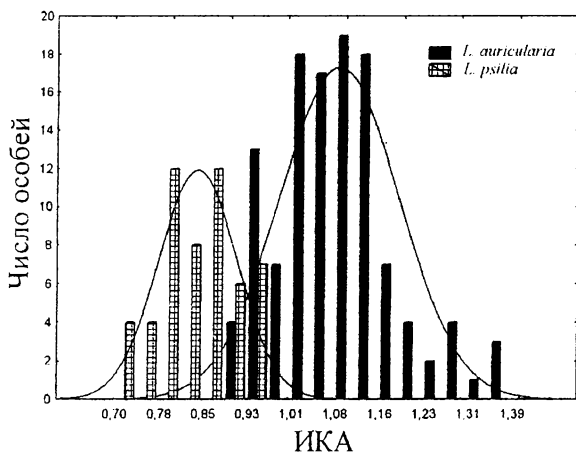


Рис. 4. Распределение значений ИКА у *L. auricularia* и *L. parapsilia*. Объединены особи из всех выборок каждого вида.

Таким образом, эффективность применения ИКА для разграничения близких видов оказывается ограниченной. Размах внутривидовой изменчивости этого индекса весьма велик [115], 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 работе с более или менее крупными выборками моллюсков. Это справедливо не только для лимнеид, но и для других семейств Pulmonata. Наши результаты полностью согласуются с выводами, полученными ранее при изучении изменчивости ИКА моллюсков рода *Bulinus* (семейство *Bulinidae*). 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» [111, р. 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.

2. Пара близкородственных видов *Lymnaea fragilis* – *L. stagnalis*. Репродуктивная изоляция между этими видами была установлена экспериментально А.Ф. Давыдовым с соавторами [26], однако их определение по раковине оказывается весьма затруднительным. Как уже отмечалось, изменчивость раковины этих видов так широка, что их не всегда удается надежно отличить друг от друга, используя общеупотребительные индексы, такие, например, как соотношение ширины и высоты раковины [26]. Наши данные полностью подтверждают это.

В паре *L. fragilis* – *L. stagnalis* среднее межвидовое значение CD_5 (рассчитанное по формуле 1.2) оказалось чуть выше, чем средние внутривидовые значения для каждого из видов (рис. 5), однако это различие статистически недостоверно ($t = 0,86$, $p = 0,39$). Это означает, что по пропорциям раковины межвидовая изменчивость оказывается вполне сопоставима с внутривидовой. Средние значения морфометрических индексов синтопических популяций очень близки и только в двух случаях различаются достоверно (табл. 3). Перекрытие диапазонов значений всех индексов очень высоко, что делает практически невозможным их использование для видовой диагностики.

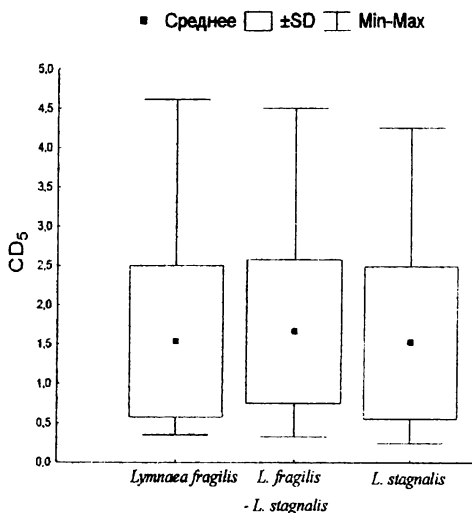


Рис. 5. Значения показателя CD_5 при сопоставлении меж- и внутривидовых выборок моллюсков рода *Lymnaea*

Значения морфометрических индексов *L. fragilis* и *L. stagnalis* в условиях совместного обитания (09.07.2001. оз. Тенис, Омская обл.)

Индекс	<i>L. fragilis</i> (n=30)	<i>L. stagnalis</i> (n=36)	<i>t</i> (<i>p</i>)**
ШР/ВР	<u>0,46–0,56*</u>	<u>0,44–0,52</u>	1,26 (0,21)
	0,50±0,02	0,50±0,02	
ВЗ/ВР	<u>0,48–0,55</u>	<u>0,45–0,53</u>	0,29 (0,72)
	0,51±0,02	0,50±0,03	
ВПО/ВР	<u>0,71–0,81</u>	<u>0,74–0,80</u>	3,01 (0,003)
	0,76±0,03	0,78±0,02	
ВУ/ВР	<u>0,51–0,61</u>	<u>0,53–0,61</u>	1,99 (0,048)
	0,56±0,03	0,58±0,02	
ШУ/УУ	<u>0,54–0,74</u>	<u>0,59–0,69</u>	–0,77 (0,44)
	0,64±0,04	0,64±0,03	
ВЗ/ВУ	<u>0,79–1,05</u>	<u>0,75–0,98</u>	–0,87 (0,38)
	0,89±0,06	0,88±0,07	

*В числителе – лимиты изменчивости индекса, в знаменателе – среднее значение ± среднеквадратическое отклонение; **Достоверные значения *t* выделены полужирным (в скобках даны значения *p*).

Анализ изменчивости признаков раковины методом главных компонент (рис. 6) показывает более значительное перекрытие между «облаками» точек, чем в предыдущем примере (рис. 2). При этом «облака», соответствующие обоим видам, сохраняют свою самостоятельность, но довольно значительная доля особей попадает в зону перекрытия и не может быть однозначно определена на основе значений стандартных морфометрических индексов.

Наши данные показывают, что *L. fragilis* и *L. stagnalis* различаются не по форме и пропорциям раковины (а именно эти признаки берутся при расчете CD5), а по скорости нарастания оборотов, что обнаруживается даже визуально при сопоставлении завитков раковин (рис. 7). Нарастание оборотов у *L. fragilis* происходит медленнее, чем у *L. stagnalis*, что ясно видно при сравнении углов наклона линий регрессии (рис. 8).

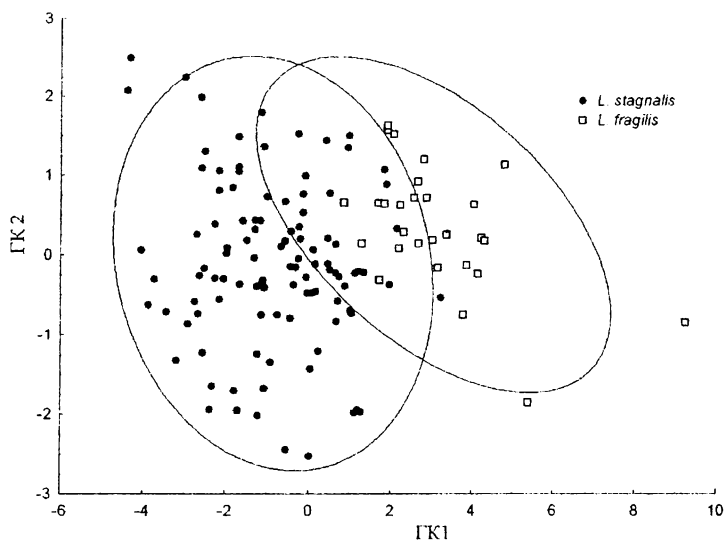


Рис. 6. Изучение изменчивости *L. fragilis* и *L. stagnalis* (09.07.2001. Омская обл.. оз. Тенис) методом главных компонент. Использованы 7 конхологических признаков. Первые две ГК в сумме объясняют 86,5% общей изменчивости.

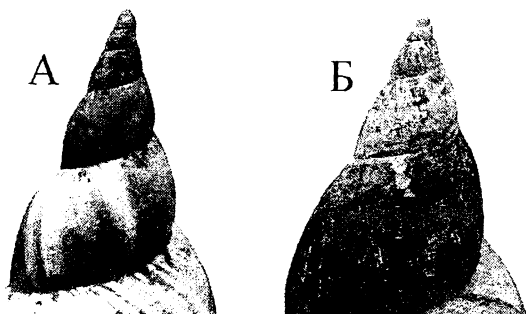


Рис. 7. Завиток *L. fragilis* (А) и *L. stagnalis* (Б). Оз. Тенис.

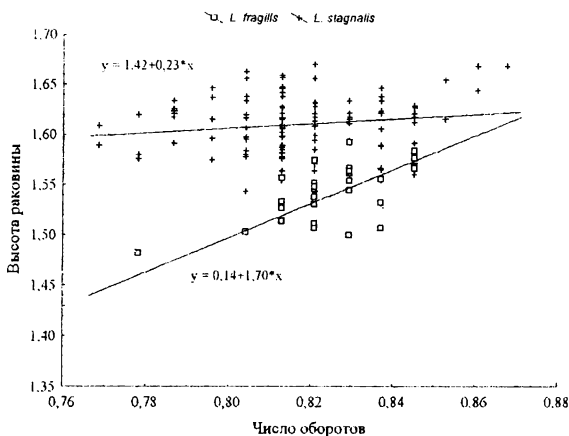


Рис. 8. Зависимость высоты раковины от числа оборотов у *L. fragilis* и *L. stagnalis* (09.07.2001, Омская обл., оз. Тенис). Масштаб логарифмический. Приведены уравнения линейной регрессии.

Различия между углами наклона линий регрессии статистически достоверны ($p=0,0001$).

Отсутствие хиатуса и достоверных различий практически по всем индексам раковины, обычно используемым в таксономии пресноводных легочных моллюсков, не является доказательством синонимичности *L. fragilis* и *L. stagnalis*. Их видовая самостоятельность подтверждается не только методом экспериментальной гибридизации, но также с помощью методов молекулярной систематики [17] и анализом ареалов. В частности, в Западной Сибири вид *L. stagnalis* встречается только в южной части региона, в то время как *L. fragilis* распространен гораздо шире, достигая на севере Полярного круга.

3. Близкородственные виды рода *Acroloxus* (семейство *Acroloxidae*).

К этому роду принадлежит около двух десятков видов, имеющих колпачковидную раковину и обитающих преимущественно на листьях водных растений и на погруженных в воду предметах. В результате ревизии рода, проведенной Н.Д. Кругловым и Я.И. Старобогатовым [35], было установлено, что в водоемах Западной Сибири обитают три вида *Acroloxus*: *A. lacustris*, *A. oblongus* и *A. shadini*. При этом конхологические различия между видами очень невелики и сводятся в основном к незначительным различиям по ряду индексов, таких как

соотношение высоты и ширины раковины (ВР/ШР) и соотношение удаленности вершины раковины от её левого края к ширине раковины (УЛК/ШР). Статистический анализ достоверности этих различий между видами не проводился [35], а высокая степень их сходства по раковине заставляет проверить гипотезу об их самостоятельности методами биометрии.

В нашем распоряжении была крупная выборка *Acroloxus* sp. (14.08.2005, Новосибирская обл., р. Омь у г. Куйбышев), в которой, следуя ключам, опубликованным Н.Д. Кругловым и Я.И. Старобогатовым [35], можно обнаружить все три западносибирских вида данного рода. Анализ изменчивости раковины, проведенный методом главных компонент, показал, что распределение особей в многомерном пространстве не подтверждает гипотезу о видовой самостоятельности указанных форм, поскольку обособленные или слабо перекрывающиеся «облака» точек, которые соответствовали бы отдельным видам, в данном случае не образуются (рис. 9). Особенно сильно перекрываются между собой *A. lacustris* и *A. oblongus*. Аналогичный результат получен и при объединении всех промеренных особей *Acroloxus* из разных местообитаний (рис. 10). Распределение значений двух диагностически значимых индексов не отличается от нормального, что говорит об однородности выборки по этим показателям (рис. 11) и невозможности выделения обособленных группировок.

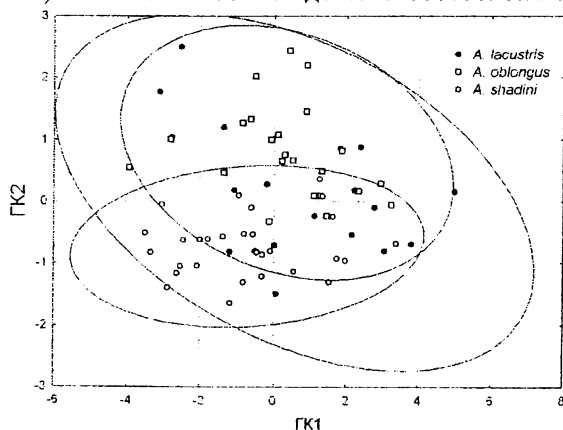


Рис. 9. Изучение изменчивости видов *Acroloxus* (р. Омь у г. Куйбышев) методом главных компонент. Использованы 6 конхологиче-

ских признаков. Первые две ГК в сумме объясняют 81,3% общей изменчивости.

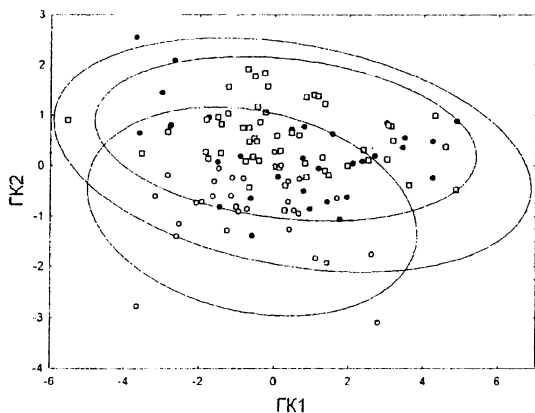


Рис. 10. Изучение изменчивости видов *Acroloxus* (объединены данные по ряду выборок) методом главных компонент. Использованы 6 конхологических признаков. Первые две ГК в сумме объясняют 85,2% общей изменчивости.

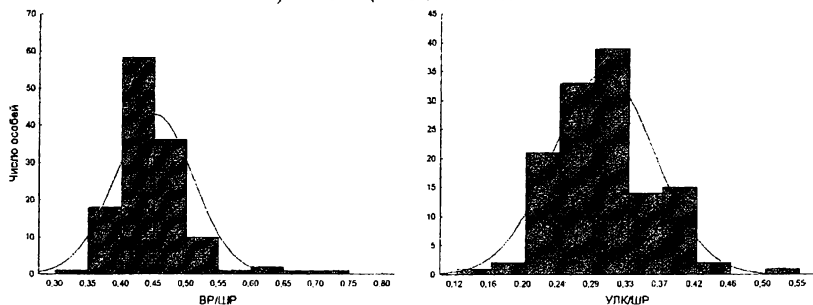


Рис. 11. Распределение значений индексов ВР/ЦР и УЛК/ЦР в популяциях *Acroloxus* водоемов Западной Сибири (объединены данные по ряду выборок). Приведена линия кривой нормального распределения.

Все представленные выше результаты указывают на высокую степень однородности западносибирских представителей рода *Acroloxus* по признакам раковины и на невозможность выделения среди них дискретных группировок, которые могли бы быть соотне-

сены с реальными биологическими видами. Дополнительным аргументом в пользу такого решения может быть экологический критерий: особи, которые формально могут быть отнесены к трем разным видам, нередко сосуществуют друг с другом на небольшом пространстве, и нет никаких данных о том, что их экологические ниши расходятся меж собой, как это предполагает правило Гаузе. Использование этого критерия для установления видовой самостоятельности близкородственных видов моллюсков продемонстрировано в работе Т.Я. Ситниковой [48]. Те механизмы избегания конкуренции, которые известны для пресноводных легочных моллюсков [5], вряд ли действуют среди акролоксид, различные «виды» которых могут встречаться поверхности одного и того же листа кубышки желтой, как это наблюдалось нами в р. Омь.

Таким образом, мы можем констатировать, что в водоемах Западной Сибири обитает единственный вид рода *Acroloxus*, который, в строгом соответствии с номенклатурным правилом приоритета, следует именовать *A. lacustris* (L., 1758). Вопрос о таксономическом статусе двух других видов методами биометрического анализа окончательно решен быть не может. Необходимо изучение типовых серий этих видов, а в их отсутствие – топотипов из водоемов Европы, откуда были описаны *A. oblongus* и *A. shadini*.

4. Близкородственные виды семейства *Bithyniidae*. До сих пор среди специалистов нет единого мнения о числе видов в роде *Bithynia*, относящемся к пресноводным жаберным моллюскам (подкласс *Pectinibranchia*). Европейские авторы [76] выделяют в водоемах Европы (кроме юга) и Западной Сибири всего два вида: *B. tentaculata* (L., 1758) и *B. leachii* (Schepard, 1823). Отечественные специалисты [55] рассматривают второй из этих видов в составе рода *Codiella* Monterosato in Locard, 1884, а первый разделяют на целую серию самостоятельных видов, которые в европейской малакологии традиционно рассматриваются как синонимы *B. tentaculata*.

Проведенный нами биометрический анализ изменчивости признаков раковины трех из этих видов – *B. tentaculata*, *B. curta* (Garnier in Picard, 1840), *B. decipiens* (Millet, 1843) – показал, что ни по стандартным промерам раковины, ни по их соотношениям (индексам) достоверно различить эти виды невозможно. В многомерном пространстве признаков «облака», соответствующие трем указанным видам, практически полностью перекрываются (рис. 12).

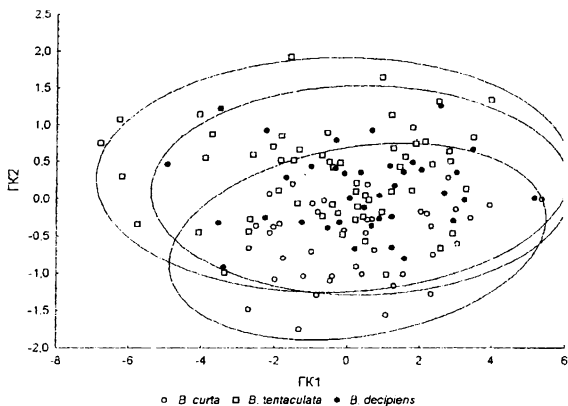


Рис. 12. Изучение изменчивости видов *Bithynia* из водоемов юга Западной Сибири (объединены данные по ряду выборок) методом главных компонент. Использованы 6 конхологических признаков.

Первые две ГК в сумме объясняют 93,8% общей изменчивости.

При этом, все три вида, практически не различающиеся по «хорошим» для пресноводных моллюсков признакам, четко отличаются по морфологическим особенностям копулятивного аппарата (рис. 13). Так, у *B. curta* пенис самый массивный среди видов этого рода, дистальный конец его практически не изогнут и лишь слегка заострен. Для *B. tentaculata* и *B. decipiens* характерна иная форма пениса – он вытянут, длина его пальцевидного отростка значительно превышает ширину пениса в месте его прикрепления, у *B. decipiens* дистальная часть слегка изгибается и незначительно заострена, у *B. tentaculata* дистальный конец заострен и значительно загибается на внутреннюю сторону (рис. 13).



Рис. 13. Копулятивные аппараты моллюсков рода *Bithynia*: А – *B. tentaculata*, Б – *B. decipiens*, В – *B. curta*. Масштаб 1 мм.

Таким образом, надежная идентификация трех «малых» видов рода *Bithynia* возможна только при учете признаков половой системы.

Аналогичная ситуация обнаружена нами в роде *Digyracidum* Locard, 1882, также относящемся к семейству Bithyniidae. Два вида этого рода из водоемов Западной Сибири, *D. bourguignati* (Paladilhe, 1869) и ещё не описанный *Digyracidum* sp., по признакам раковины оказались очень близки. Хотя средние значения по ряду морфометрических индексов при совместном обитании различаются достоверно, диапазоны их значений перекрываются так сильно, что хиатуса ни по одному из них не обнаружено (табл. 4). Это означает невозможность составления эффективных определительных ключей для этих видов с использованием только признаков раковины.

Таблица 4

Абсолютные размеры раковины (в мм) и относительные индексы *Digyracidum bourguignati* и *Digyracidum* sp. из ручья, вытекающего из оз. Кривое (Омская обл., Тарский р-н, 20.10.2011)

Признак	<i>Digyracidum bourguignati</i> (n=14)	<i>Digyracidum</i> sp. (n=16)	<i>t</i> (p)*
Число оборотов	<u>5,3–5,7</u> 5,5±0,1	<u>5,5–5,8</u> 5,5±0,1	1,73 (p= 0,09)
ВР	<u>11,3–13,3</u> 12,1±0,4	<u>11,7–14,6</u> 13,0±0,5	3,24 (p= 0,01)
ШР	<u>7,1–8,2</u> 7,6±0,2	<u>7,0–9,3</u> 7,9±0,3	1,58 (p= 0,12)
ВЗ	<u>5,8–7,4</u> 6,4±0,3	<u>6,2–8,2</u> 7,2±0,3	4,08 (p= 0,01)
ВПО	<u>8,3–9,7</u> 8,8±0,3	<u>8,3–11,0</u> 9,5±0,4	2,54 (p= 0,01)
ВПО (над устьем)	<u>2,8–3,7</u> 3,2±0,1	<u>3,0–4,3</u> 3,6±0,2	3,63 (p= 0,01)
ВУ	<u>5,1–6,0</u> 5,6±0,2	<u>5,0–6,7</u> 5,8±0,2	1,64 (p= 0,11)
ШУ	<u>3,7–4,5</u> 4,0±0,1	<u>3,7–4,8</u> 4,3±0,2	2,36 (p= 0,03)
ШР/ВР	<u>0,61–0,68</u> 0,63±0,01	<u>0,58–0,64</u> 0,61±0,01	- 4,33 (p= 0,01)
ВЗ/ВР	<u>0,51–0,56</u> 0,53±0,01	<u>0,53–0,57</u> 0,55±0,01	4,26 (p= 0,01)
ВПО/ВР	<u>0,70–0,75</u>	<u>0,69–0,77</u>	- 1,13 (p= 0,27)

	0,73±0,01	0,73±0,01	
ВПОну/ВР	<u>0,24–0,29</u> 0,26±0,01	<u>0,25–0,29</u> 0,27±0,01	2,32 (p= 0,03)
ВУ/ВР	<u>0,43–0,50</u> 0,46±0,01	<u>0,42–0,47</u> 0,44±0,01	- 3,11 (p= 0,01)
ШУ/ВУ	<u>0,70–0,76</u> 0,72±0,01	<u>0,67–0,78</u> 0,74±0,02	1,85 (p= 0,07)

* - полужирным шрифтом отмечены статистически значимые различия средних

Однако исследование строения копулятивного органа выявило и в этом случае качественные различия между видами. У *D. Bourguignati* penis массивный, утолщенный в области пальцевидного отростка, заострен к дистальному концу, который может быть загнут внутрь. Пальцевидный отросток располагается ближе к дистальному концу (последняя треть органа) и по высоте примерно равен ширине пениса в проксимальной его части (рис. 14). У *D. sp.* penis тонкий, изогнутый, в области пальцевидного отростка слегка утолщен, дистальная часть вытянута и заострена, дистальный конец загнут внутрь. Пальцевидный отросток располагается ближе к дистальному концу (последняя треть органа), его высота превышает ширину пениса (см. рис. 14).

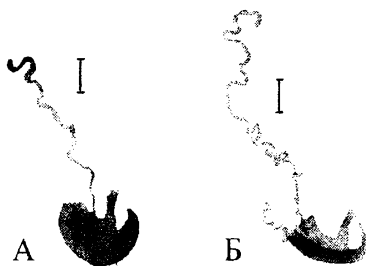


Рис. 14. Копулятивные аппараты моллюсков рода *Digyrcidum* из водоемов Западной Сибири: А – *Digyrcidum bourguignati*; Б – *Digyrcidum sp.* Масштаб 1 мм.

Случаи, подобные описанным выше у *Vithyniidae*, не уникальны для данного семейства. Они известны и в других группах пресноводных моллюсков. Например, в семействе *Lymnaeidae* виды рода *Aenigmomphiscola* Kruglov et Starobogatov, 1981 практически неотличимы по признакам раковины от видов подрода *Lymnaea*

(*Omphiscola*), но четко дифференцируются по строению копулятивного органа [32]. Самостоятельность этих таксонов недавно была подтверждена с помощью методов молекулярной систематики [116].

5. Проблема полового диморфизма в систематике пресноводных брюхоногих.

Половой диморфизм в строении раковины известен у довольно небольшого числа видов и семейств пресноводных *Gastropoda*. Значительная часть этих животных являются гермафродитами (все пресноводные легочные и некоторые группы жаберных, например, семейство *Valvatidae*) и этот аспект изменчивости у них не выражен. У раздельнополых групп половой диморфизм если и проявляется то в большинстве случаев сравнительно слабо. Например, у европейских представителей семейства *Viviparidae* самцы и самки довольно сходны по размерам и пропорциям раковины и различия между полами выявляются лишь при тщательном изучении конхологических признаков. Так, раковины самок *Viviparus* обладают несколько более выпуклыми оборотами, чем раковины самцов [76], так что по признакам внешней морфологии гораздо надежнее различать представителей разных полов по форме правого щупальца, которое у самца выполняет функцию копулятивного аппарата и потому значительно утолщено. Левое щупальце у самцов и оба щупальца у самок удлиненно-цилиндрические [11]. Более тонкие различия по пропорциям раковины *Viviparus* улавливаются только с помощью сложных статистических методов [99] и, по-видимому, настолько незначительны, что не затрудняют видовую идентификацию вивипарид по раковине.

В другом семействе жаберных гастропод, *Vithyniidae*, есть случаи, когда половой диморфизм по раковине более выражен. Например, диагностическим признаком для восточноазиатского подсемейства *Mysorellinae* Annandale, 1920 является наличие полового диморфизма по раковине: раковины самцов стройнее, чем раковины самок [56]. В малакофауне водоемов Сибири это подсемейство представлено родом *Boreoelona* с несколькими видами.

При анализе основных конхологических признаков моллюсков *Boreoelona sibirica* (Westerlund, 1886) из водоемов Западной Сибири оказалось, что раковины самцов по абсолютным средним размерам меньше самок, но эти отличия не достоверны (табл. 5). По основным морфометрическим индексам самцы и самки *B. sibirica* также не отличаются, включая и диагностически значимый «индекс стройности» (ШР/ВР) (табл. 5). Следовательно, признак, включенный в определе-

тельные таблицы и используемый для видовой диагностики *B. sibirica*, на сибирских популяциях этого вида «не работает».

Таблица 5

Абсолютные размеры раковины (в мм) и относительные индексы самцов и самок *Boreoelona sibirica* (18.07.2007, Тюменская обл., протока Вылпосл у г. Лабитнанги)

Признак	Самцы (n = 10)	Самки (n = 13)	t (p)*
Число оборотов	<u>6,5–9,2</u> 7,9±0,7	<u>7,3–10,1</u> 8,5±0,5	1,67 (p = 0,11)
ВР	<u>5,0–6,5</u> 5,8±0,3	<u>5,2–7,5</u> 6,2±0,4	1,77 (p = 0,09)
ШР	<u>3,3–5,2</u> 4,3±0,5	<u>3,8–6,5</u> 4,7±0,4	1,49 (p = 0,15)
ВЗ	<u>5,0–6,5</u> 5,9±0,3	<u>5,4–7,5</u> 6,3±0,4	2,13 (p = 0,05)
ВПО	<u>1,8–2,5</u> 2,2±0,2	<u>1,9–3,0</u> 2,4±0,2	2,25 (p = 0,04)
ВПО (над устьем)	<u>3,4–4,5</u> 3,9±0,2	<u>3,2–4,0</u> 3,7±0,2	2,12 (p = 0,05)
ВУ	<u>2,7–3,8</u> 3,2±0,2	<u>2,5–3,4</u> 3,1±0,2	1,00 (p = 0,33)
ШУ	<u>0,68–0,77</u> 0,73±0,02	<u>0,67–0,77</u> 0,73±0,02	-0,20 (p = 0,84)
ШР/ВР	<u>0,66–0,83</u> 0,74±0,04	<u>0,68–0,87</u> 0,74±0,03	0,39 (p = 0,70)
ВЗ/ВР	<u>0,68–0,78</u> 0,74±0,02	<u>0,71–0,77</u> 0,75±0,01	0,57 (p = 0,57)
ВПО/ВР	<u>0,43–0,51</u> 0,47±0,02	<u>0,44–0,48</u> 0,46±0,01	-0,74 (p = 0,46)
ВПОну/ВР	<u>0,78–0,89</u> 0,84±0,02	<u>0,76–0,85</u> 0,81±0,02	-1,91 (p = 0,07)
ВУ/ВР	<u>0,25–0,29</u> 0,27±0,01	<u>0,26–0,30</u> 0,28±0,01	2,01 (p = 0,06)
ШУ/ВУ	<u>0,36–0,38</u> 0,37±0,01	<u>0,35–0,42</u> 0,38±0,01	-1,96 (p = 0,06)

* - полужирным шрифтом отмечены статистически значимые различия средних

Отсутствие полового диморфизма по раковине у этого вида не соответствует диагнозу подсемейства Mysorellinae, поэтому *B. sibirica* возможно должен быть переведен в другое подсемейство, Bithyniinae, характеризующееся отсутствием полового диморфизма по раковине [92].

Статистические методы в подвидовой таксономии

Проблема определения подвидового ранга имеет значительно меньшую актуальность, чем оживленно обсуждаемая «проблема вида». Отчасти это связано с тем, что пик увлечения выделением подвидов и триноминальными названиями давно прошел. С наибольшей остротой вопрос стоял в середине XX века, в эпоху господства так называемой «политипической концепции вида» как суммы четко ограниченных в пространстве и разделенных узкими зонами интерградации подвидов [38]. В это время было выделено большое число таксонов подвидового ранга, хотя детальный анализ в последующем показал, что объективные основания для этого были лишь в немногих случаях. 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» [25] отмечают, что «номенклатура современных подвидов чудовищна. С 1758 по 1947 г. для медведей Голарктики дано более 300 наименований» [25, стр. 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)» [37, стр. 174]. Субъективность и сугубо конвенциональная природа этого правила была совершенно очевидна [40].

Роль биометрии в подвидовой таксономии заметно возросла в последующем, когда стало общепринятым 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 [6, 19, 43].

Постепенный отход от стремления разложить вид без остатка на ряд географических подвидов был связан с внедрением в таксономию понятия о клинальной изменчивости. Клины представляют собой ориентированные в пространстве непрерывные ряды изменчивости данного признака. Непрерывность изменчивости означает, что особи, «находящиеся» на разных краях клины, связаны меж 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 [9, 39, 45]. Сама концепция подвита стала подвергаться резкой критике [120]. Например, П.В. Терентьев [57] полагал, что в природе реально существуют только клины, а подвиды – мнимые, субъективные таксономические категории, от использования которых вообще стоит отказаться. В.Е. Береговой [9, стр. 22] отмечал, что многие подвиды, выделенные в эпоху господства политипической концепции вида, 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 – дискретная (в этом случае вид представлен некоторым числом подвидов, имеющих уникальные фенотипические особенности и обособленный в пространстве ареал) или непрерывная (по клинальному типу).

В современной систематике пресноводных моллюсков таксоны подвидового ранга выделяются редко. Особый случай представляет семейство Lymnaeidae, в фауне которого представлено не менее шести политипических видов [32], три из которых обитают в водоемах Западной Сибири.

Изучение географической изменчивости нескольких модельных видов прудовиков показало, что в Западной Сибири пропорции их раковин плавно изменяются в широтном направлении, то есть, демонстрируют клинальную изменчивость. Для расчетов были использованы выборки раковин из водоемов, расположенных на протяжении почти 2500 км, от Центрального Казахстана на юге до Заполярья Западной Сибири на севере (от 50 до 68° с.ш.). Расчеты проводились

двумя способами. Во-первых, с использованием непараметрического коэффициента корреляции Спирмена (r_s) определялась зависимость средних значений морфометрических индексов из отдельных местообитаний (ОМ) от широты местности в Западной Сибири. Во-вторых, для устранения затемняющего воздействия локальных условий местообитаний, потенциально влияющих на морфологию раковины, все выборки были разделены на группы, соответствующие широтным интервалам (ШИ). 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.

У обоих изученных таким образом политипических видов прудовиков в Западной Сибири обнаружена высокая и статистически достоверная корреляция значений большинства морфометрических индексов с широтой местности (табл. 6). 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. 15, 16). В результате особи, обитающие в районах крайнего севера и крайнего юга региона, настолько отличаются меж собой конхологически, что их рассматривают даже как самостоятельные подвиды [32]. Так, стройные («шиловидные») особи *L. fragilis* (рис. 15, Е, Ж), массовые на севере Западной Сибири,

Таблица 6

Корреляция между географической широтой и средними значениями морфометрических индексов у видов семейства Lymnaeidae в Западной Сибири. Достоверные значения r_s выделены полужирным.

Индекс	Значения r_s (в скобках значения p)			
	<i>L. fragilis</i> (ШИ)	<i>L. fragilis</i> (ОМ)	<i>L. terebra</i> (ШИ)	<i>L. terebra</i> (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 (0,001)	-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)

выделяются как подвид *L. f. fragilis*, а особи, сохраняющие характерную форму завитка, но обладающие вздутым последним оборотом и широким устьем (см. рис. 15, А-В, Д), трактуются как подвид *L. f. producta* (Colbeau, 1859), распространенный в южной части видового ареала [32].

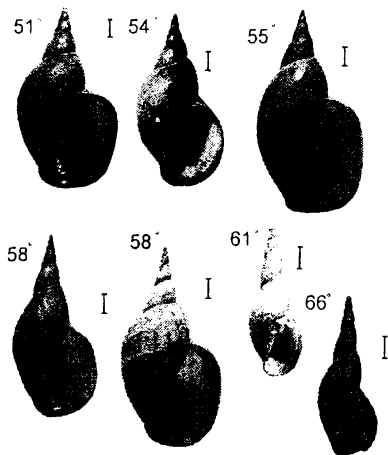


Рис. 15. Раковины *L. fragilis* из различных местообитаний Западной Сибири. Значения морфометрических индексов раковин близки к средним значениям на данной широте. Указана географическая широта местности на которой расположены водоемы.
Масштабная линейка 5 мм.

Точно также стройные «северные» представители *L. terebra* (рис. 16, Г, Д) рассматриваются как подвид *L. t. terebra*, а «южная» форма, обладающая иными пропорциями раковины (рис. 16, А), была описана как особый вид *Lymnaea bolotensis* Mozley, 1934, а в отечественной системе её ранг был снижен до подвидового [33]. В обоих случаях анатомических различий между подвидами нет, они различаются исключительно по конхологическим признакам.

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. 17). В связи с плавным измене-

нием 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, а представители обоих подвидов *L. fragilis* часто отмечаются в одном местообитании [3], что свидетельствует об отсутствии обособленного ареала этих подвидов.

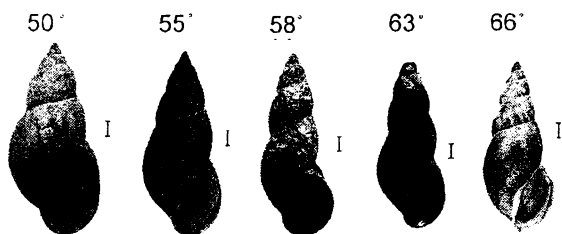


Рис. 16. Раковины *L. terebra* из различных местностей Западной Сибири. Значения морфометрических индексов раковин близки к средним значениям на данной широте. Указана географическая широта местности на которой были собраны раковины.

Масштабная линейка 2 мм.

Клиальный характер изменчивости пропорций раковины *L. fragilis* и *L. terebra* противоречит принятым в систематике критериям выделения подвидов и не позволяет надежно диагностировать выделенные ранее подвиды по конхологическим признакам. Они не обладают и обособленными ареалами, поскольку распространены практически по всей территории Западной Сибири к югу от 68° с.ш. По нашему мнению, оснований для придания описанным выше конхологическим формам подвидового статуса нет.

Интересно, что у одного из видов, *L. terebra*, прослеживается клиальная изменчивость пропорций копулятивного органа, что приводит к плавному возрастанию значений ИКА в направлении с севера на юг [15]. Причины этой изменчивости не вполне ясны, в то время как изменение пропорций раковины в широтном направлении может объясняться климатическими различиями в разных широтах. Влияние температурного фактора на пропорции раковины Lymnaeidae показано в статье Г.В. Березкиной [10].

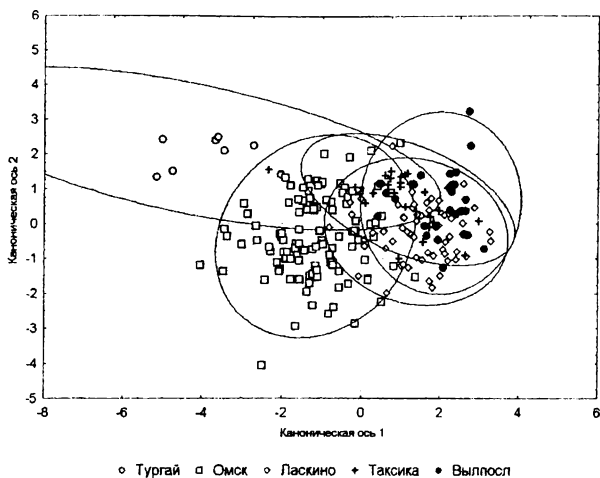


Рис. 17. Распределение особей из географически удаленных выборок *L. terebra* в пространстве двух первых канонических осей. Используются выборки, из которых происходят раковины, изображенные на рис. 16. Тургай – крайняя южная выборка (50° с.ш.), Выпосл – крайняя северная ($66^{\circ} 30'$ с.ш.). Из: [15].

Интересно, что в отличие от прудовиков, у моллюсков близкородственного семейства катушек (Planorbidae) 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. Все остальные признаки достоверно не коррелируют с широтой местности.

Использование данных о возрастной изменчивости
в таксономической практике

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 использова-

ния в определительных ключах, чем признаки, остающиеся более или менее стабильными в онтогенезе.

Как отмечалось выше, близкородственные виды могут различаться по параметрам роста раковины. Это дает основания предполагать, что степень выраженности онтогенетической изменчивости у разных видов будет неодинакова. Можно указать несколько примеров этого рода. Так, сходные по форме раковины виды прудовиков *Lymnaea (Radix) auricularia* и *L. (Peregriana) ampla* отличаются тем, что у первого из них в ходе онтогенеза форма раковины сильно меняется, изменяясь от яйцевидно-конической до уховидной, а у второго она остается практически неизменной, уховидной или широкояйцевидной [77]. Таким же образом можно отличить меж собой *L. auricularia* и *L. parapsilia* [116].

Изучая онтогенетическую изменчивость пресноводных моллюсков, исследователь сталкивается с проблемой определения возраста животных. Идеальным решением проблемы является выращивание животных в лабораторных условиях и измерение интересующих нас параметров через определенные промежутки времени [1]. 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 [50] по изучению возрастной изменчивости совокупительного аппарата у моллюска *Segmentina oelandica*. Если речь идет об изучении возрастной изменчивости раковины, то, в принципе, изучать её 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» [4, стр. 168]. Однако в этом случае мы не сможем пользоваться абсолютными показателями возраста и вынуждены будем ограничиться относительными показателями, такими как число оборотов (в случае турбоспиральной раковины).

При работе с музейными коллекциями проблема определения возраста животных решается путем исследования так называемых регистрирующих структур, среди которых в малакологии наибольшее распространение получили так называемые «годовые кольца», которые можно наблюдать на раковинах и двустворчатых, и брюхоногих моллюсков [1, 41, 97]. Считается, что у моллюсков умеренных широт они образуются зимой, когда рост либо резко замедляется, либо со-

всем останавливается [1, 41]. Таким образом, по числу подобных колец на раковине можно определить абсолютный возраст моллюска в годах аналогично тому, как годовые кольца используются в дендрохронологии. Несмотря на внешнюю простоту и привлекательность, метод годовых колец имеет свои ограничения. Рост моллюсков может приостанавливаться не только в зимний период, но, например, и в период размножения [1], 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 кольца, хотя продолжительность жизни этих моллюсков редко превышает два года [12].

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, то наиболее простыми показателями будут показатели линейного размера (высота или ширина раковины), а также число оборотов. Не имея возможности точно установить возраст животного по размерам его раковины или числу оборотов, мы можем, однако, принять, что более крупная раковина или раковина с большим числом оборотов старше, чем раковина меньших размеров или с меньшим числом оборотов. Если можно так выразиться, мы измеряем тем самым не физиологический, а геометрический 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.

О.В. Амитров [2] 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 [2]. Поскольку линейный размер входит в большое число общеупотребительных конхологических индексов, применение числа оборотов в качестве относительного показателя возраста кажется более предпочтительным. Сделать это можно на том основании, что число оборотов у всех изученных в этом отношении видов высоко скоррелировано с линейными размерами – высотой и шириной раковины (табл. 7).

Таблица 7

Корреляция между числом оборотов и линейными размерами раковины у пресноводных легочных моллюсков. Достоверные значения r_s выделены полужирным шрифтом.

Вид, местообитание	<i>n</i>	Показатель размера	r_s	<i>p</i>
<i>Lymnaea kazakensis</i> , оз. Сары-Коба	548	ВР	0,92	<0,001
		ШР	0,84	<0,001
<i>L. auricularia</i> , оз. Травное	155	ВР	0,90	<0,001
		ШР	0,89	<0,001
<i>Anisus acronicus</i> , р. Пышма	120	ВР	0,63	<0,001
		ШР	0,87	<0,001
<i>A. contortus</i> , протока Громыч	127	ВР	0,60	<0,001
		ШР	0,76	<0,001
<i>A. vortex</i> , р. Урляда	214	ВР	0,76	<0,001
		ШР	0,92	<0,001
<i>Armiger eurasiaticus</i> , оз. Кривое	140	ВР	0,89	<0,001
		ШР	0,92	<0,001
<i>Planorbarius corneus</i> , оз. Кривое	204	ВР	0,95	<0,001
		ШР	0,88	<0,001
<i>Planorbis planorbis</i> , оз. Сары-Коба	300	ВР	0,97	<0,001
		ШР	0,93	<0,001

Возрастная изменчивость пропорций раковины и отражающих их морфометрических индексов обусловлена аллометрическим характером роста, характерным для моллюсков.

У всех без исключения изученных нами видов установлена достоверная корреляция между значениями морфометрических индексов, отражающих соотношение отдельных частей раковины, и числом

оборотов (табл. 8). Это отражает давно известный факт, что в онтогенезе легочных моллюсков происходит значительное изменение внешнего облика раковины (рис. 18), что отражается на значениях морфометрических индексов. Например, у видов рода *Planorbarius* эмбриональная раковина имеет физиодную форму (рис. 19) и только в постэмбриогенезе приобретает видоспецифичный облик [42, 114].

Таблица 8

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

Достоверные значения r_s выделены полужирным шрифтом.

Вид	Индекс*						
	$\frac{BP}{ШP}$	$\frac{B3}{BP}$	$\frac{BΠO}{BP}$	$\frac{BY}{BP}$	$\frac{BY}{ШY}$	ИВО	$\frac{ДBO}{ШP}$
<i>Anisus acronicus</i>	-0,98**	–	–	-0,99	-0,60	0,98	0,96
<i>A. contortus</i>	-0,94	–	–	-0,95	-0,42	0,82	0,85
<i>A. vortex</i>	-0,93	–	–	-0,92	-0,52	0,96	0,96
<i>Armiger eurasiaticus</i>	-0,82	–	–	-0,84	-0,37	0,94	0,89
<i>Lymnaea auricularia</i>	0,89	-0,52	0,71	0,89	0,93	–	–
<i>L. kazakensis</i>	-0,81	0,48	-0,62	-0,45	-0,44	–	–
<i>Planorbarius corneus</i>	-0,98	–	–	-0,95	-0,88	0,94	0,89
<i>Planorbis planorbis</i> :							
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

*BP – высота раковины; ШP – ширина раковины; BΠO – высота последнего оборота; BY – высота устья; ШY – ширина устья; ИВО – индекс внутренних оборотов; ДBO – диаметр внутренних оборотов; **Для *Lymnaea* рассчитывался обратный индекс (ШP/BP).

У всех видов с плоскспиральной раковиной изменение признаков во времени происходит в одном и том же направлении. Так, относительная высота раковины и высота устья снижаются, в то время как индекс внутренних оборотов увеличивается. У видов с турбоспиральными раковинами (*Lymnaea*) единого направления изменения индексов во времени не установлено (см. табл. 7).

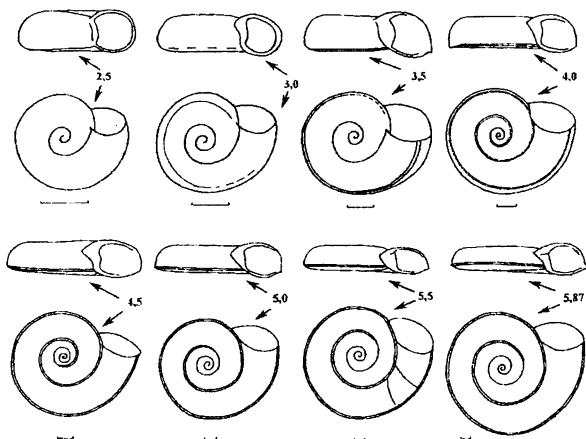


Рис. 18. Возрастные изменения пропорций раковины *P. planorbis* (17.10.2002, Кустанайская обл., оз. Сары-Коба). Цифры соответствуют числу оборотов. Масштабная линейка 1 мм.

Рисунок А.В. Каримова.

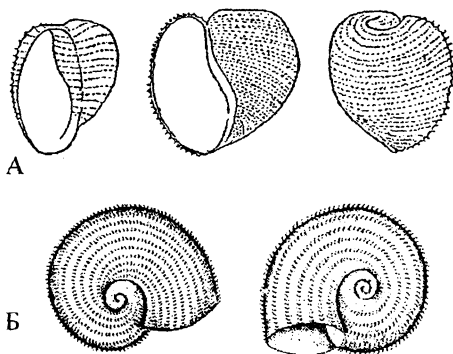


Рис. 19. Эмбриональная (А) и ювенильная (Б) раковины *Planorbarius*. А – по [114], Б – по [79].

По-видимому, плоскоспиральная форма раковины у моллюсков является производной от турбоспиральной [23]. Переход от одной формы к другой происходит путем изменения одного из рауповских параметров, математически описывающих форму спиральной рако-

вины, именно – скорости переноса оборота («whorl translation rate»), обозначаемого D . Раупом [107] 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 снижение относительной высоты раковины ($BP/ШP$) и устья ($VU/ШP$) в онтогенезе. Нарращивание числа оборотов также приводит к увеличению признака «диаметр внутренних оборотов» и, соответственно, к возрастанию значений связанных с ним индексов – ИВО и ДВО/ШP.

Напротив, форма устья и значения описывающего её индекса $VU/ШP$ определяются другим рауповским параметром S («форма образующей кривой»). Он практически не поддается математическому описанию [107] 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 [51, 56], 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. 20).

Сложнее объяснить отсутствие единого направления изменчивости пропорций турбоспиральной раковины в онтогенезе. Два исследованных в этом отношении вида рода *Lymnaea* обладают башневидно-конической (*L. kazakensis*) и уховидной (*L. auricularia*) формой раковины, то есть принадлежат разным жизненным формам [34] и реализуют разные адаптивные стратегии [52]. 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.

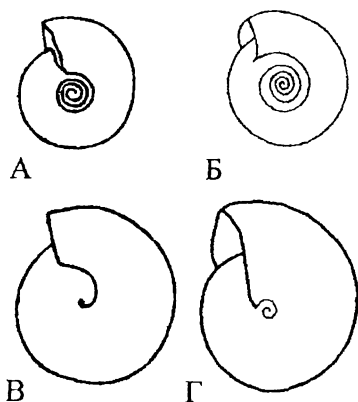


Рис. 20. Геометрическое сходство раковин аммонитов (А, В) и пресноводных брюхоногих моллюсков *Anisus crassus* (Б) и *Segmentina servaini* (Г). Вид с базальной стороны. Масштаб не выдержан. А, В – по [78], Б, Г – ориг.

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 наиболее изменчивых в данном случае индексов. В противном случае использование морфометрических признаков как диагностических возможно только при сравнении особей с примерно равным числом оборотов.

Помимо размеров и пропорций онтогенетической изменчивости подвержены скульптурные элементы раковины, имеющие таксономическую значимость. Так, с возрастом меняется положение кия относительно базальной поверхности раковины у *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. 18). По мере роста животного ширина и высота кия 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 кия над базальной поверхностью у *P. planorbis* варьирует от 0,01 ВР при 3,0 оборотах до 0,15 при 5,5 оборотах (рис. 21). Изменение положения кия с возрастом имеет значение для систематики некоторых групп планорбид (род *Planorbis*, подроды *Disculifer*, *Gyraulus* рода *Anisus*), где этот признак имеет диагностическое значение.

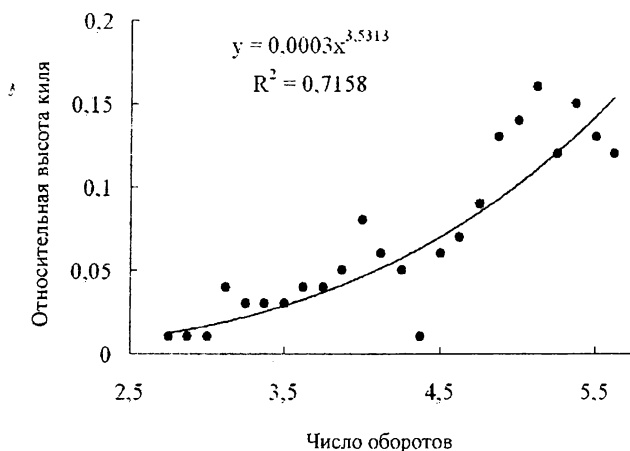


Рис. 21. Зависимость возвышения кия (в долях от ВР) от числа оборотов у *P. planorbis* из оз. Сары-Коба.

Онтогенетической изменчивости подвержены не только признаки раковины, но, видимо, все признаки пресноводных моллюсков, имеющие таксономическое и диагностическое значение, включая признаки половой системы [12, 50, 115] и радулы ([85]).

Так, аллометрический рост копулятивного органа пресноводных легочных моллюсков обуславливает возрастные изменения индекса копулятивного аппарата (ИКА), который имеет большое значение в видовой диагностике (рис. 22).

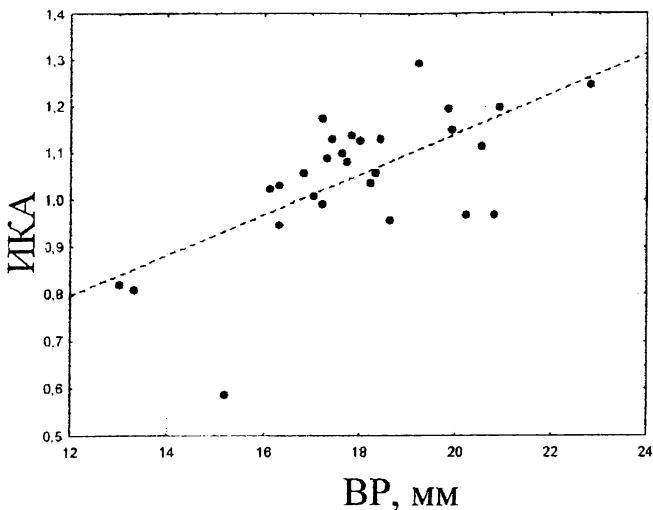


Рис. 22. Зависимость значений ИКА от высоты раковины у *L. auricularia* из оз. Кузнецово (03.07.2010. Алтайский край). $rS=0,57$, $p=0,001$.

Следует отметить, однако, что влияние возрастного фактора на значение ИКА не всегда возможно отделить от воздействия других факторов. Например, при инвазии моллюсков личинками трематод часто наблюдается деградация размеров копулятивного органа и даже полная его редукция, что обозначается в литературе как паразитарная кастрация [21, 109]. Воздействие на пропорции совокупительного органа оказывает также способ фиксации животных. Использование разных способов фиксации может изменить пропорции органов половой системы *post mortem* и исказить значения ИКА, а также других диагностически значимых анатомических признаков [73, 84, 85]. Возможность таких посмертных изменений должна всегда учитываться при работе с фиксированным материалом, что позволит избежать ошибок и биологически необоснованных заключений.

2. Статистические методы в изучении популяционной экологии наземных моллюсков

При проведении демэкологических исследований наземных моллюсков одной из главных задач является оценка обилия изучаемого вида, а также анализ пространственной структуры его популяции.

Методические проблемы, которые могут возникнуть при проведении таких исследований, касаются, чаще всего, следующих аспектов:

- организация процедуры оценивания обилия (прежде всего, плотности) моллюсков;

- использование наиболее подходящих со статистической точки зрения оценок для определения как математического ожидания плотности, так и его доверительного интервала;

- анализ связи между объемом проведенных исследований и точностью полученных результатов.

При исследовании популяционной экологии наземных моллюсков в качестве величины обилия вида используется показатель абсолютной плотности. Наиболее распространенным и приемлемым методом определения абсолютной плотности для многих видов наземных моллюсков есть метод пробных площадок.

Процедура определения искомого показателя состоит в следующем. Деревянную или металлическую квадратную рамку (лучше всего легкую и разборную) известной площади бросают через плечо, не глядя, и там где она упадет, отмечают всех особей данного вида (или нескольких видов одновременно), которые оказались внутри рамки. Методически сразу решают, как быть с организмами, которые попали на границу рамки – включать их в анализ или не включать. Количество пробных площадок, проанализированных в данный момент времени в данном местопребывании, называется выборкой.

Площадь рамки зависит от величины объекта исследования и от его численности. Для мелких моллюсков (например, представителей родов *Vallonia*, *Truncatellina*, *Vertigo* и т.п.) лучше использовать рамку размерами 0,1x 0,1 м (т.е. площадью 0,01 м²), для булимид, клаузилид, гигромид и т.п. – рамки площадью 0,25 м², а для гелицид – наиболее подходящими будут рамки площадью 1 м². (В некоторых случаях – при очень низкой плотности – площадь рамки может быть увеличена даже до 4 м²).

Важнейшим методическим требованием при использовании данного метода является требование о случайном расположении рамок на территории исследуемого участка. Иногда предварительно строят карту исследуемого участка, разбивают его сеткой на квадраты, а потом с помощью генератора случайных чисел (данная функция имеется во многих микрокалькуляторах) или таблиц случайных чисел (представленных в большинстве учебников по биометрии или математической статистики) определяют номера квадратов, в которых потом будут заложены пробные площадки. Приемлемо и расположение пробных площадок внутри однородного биотопа в шахматном порядке.

Приведем несколько основных положений, которые влияют на результаты количественного учета численности организмов с помощью пробных площадок:

1. Чем больше будет заложено пробных площадок, тем надежнее (достовернее) будет полученный результат.

2. Чем больше будет площадь пробной площадки, тем более точны полученные данные.

3. Чем изменчивее явление (т.е. плотность организмов) и, соответственно, полученные показатели, тем большим должно быть количество наблюдений и число выборок.

4. Массовые явления и грубые зависимости улавливаются уже при небольшом количестве выборок, и наоборот.

5. Конечная точность статистического результата в большей степени зависит от числа повторений, чем от педантичности проведения отдельного наблюдения. (Разумеется, необходимо строго придерживаться стандартности методики.)

6. Надежность экстраполяции (перенесение итогов выборочных наблюдений на всю территорию) тем выше, чем большая площадь была охвачена выборками, и чем больше было количество пробных площадок.

Абсолютная плотность (D) организмов на исследуемом однородном участке определяется как среднее арифметическое количества зарегистрированных в границах каждой пробной площадки (x_i) организмов (данного вида):

$$D = \frac{\sum x_i}{n}, \quad (2.1)$$

где n – количество исследованных пробных площадок ($i \in [1, n]$).

Показателем, который характеризует меру изменчивости данного показателя, является ее дисперсия (S^2):

$$S^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - D)^2}{n-1}. \quad (2.2)$$

Обычно статистическую ошибку оценки плотности рассчитывают по формуле:

$$SE_D = \sqrt{\frac{S^2}{n}}. \quad (2.3)$$

Однако, если тип распределения особей в пределах пробных площадок существенно отклоняется от нормального (а так чаще всего и бывает), а также при наличии в выборке т.н. «выбросов» (очень больших или, наоборот, очень малых значений), две вышеприведенные формулы будут в значительной степени завышать фактический уровень изменчивости в изучаемой популяции.

Одним из возможных способов решения данной проблемы является использование структурных средних, например, медианы.

Как известно, медианой (Me) называют такое значение в ранжированном ряду выборки, которое делит эту выборку на две равные части. Оценку выборочной медианы можно получить по формуле:

$$Me = \frac{x_{n+1}}{2}, \quad (2.4)$$

если n – нечетное, или

$$Me = \frac{\frac{x_n}{2} + \frac{x_{n+1}}{2}}{2}, \quad (2.5)$$

если n – четное. (Индекс означает порядковый номер данной варианты в ранжированном ряду.)

Также как и среднее арифметическое, оценка медианы имеет свою статистическую ошибку:

$$SE_{Me} = 0,289 \cdot (x_{n_2} - x_{n_1}), \quad (2.6)$$

где

$$n_1 = \frac{n - \sqrt{3n}}{2} + 1, \quad (2.7)$$

$$n_2 = \frac{n + \sqrt{3n}}{2} + 1. \quad (2.8)$$

Еще одним типом статистических показателей, которые являются устойчивыми к «выбросам», являются усеченные средние. Так, например, α -усеченное среднее рассчитывается как среднее арифметическое элементов выборки, которые остались после удаления из нее $(100 \cdot \alpha)\%$ наименьших и $(100 \cdot \alpha)\%$ наибольших вариантов. Таким образом, формула для ее расчета имеет следующий вид:

$$C_\alpha = \frac{1}{n - 2[\alpha n]} \sum_{i=[\alpha n]+1}^{n-[\alpha n]} x_i, \quad (2.9)$$

где $[\alpha n]$ – целая часть произведения $\alpha \cdot n$.

Иной алгоритм заложен в оценку усеченной средней Тьюки – при ее расчете используются значения трех квартилей распределения выборки исходных данных:

$$C_T = \frac{1}{4}(Q_1 + Q_3) + \frac{1}{2}Me. \quad (2.10)$$

где Q_1 и Q_3 – первая и третья квартили, соответственно. (Медиана, как известно, является второй квартилью.)

Квартили – порядковые статистики выборочного распределения, которые делят ранжированный ряд на четыре равные части по количеству вариант. Таким образом, в выборке представлено 25% вариант, которые ниже первой квартили, 25% вариант, которые больше третьей квартили. Соответственно, между первой и третьей квартилями располагается 50% вариант. Следовательно, данная оценка, как и предыдущая, не учитывает «хвосты» распределения и устойчива к «выбросам».

Значения первой и третьей квартилей равны значениям вариант, имеющих порядковые номера в ранжированном выборочном ряду, соответственно:

$$Q_1 = x_{\frac{n+2}{4}}, \quad (2.11)$$

$$Q_3 = \frac{x_{3n+2}}{4} \quad (2.12)$$

Если при расчете номера варианты получают дробное число, его округляют до ближайшего целого; если получают значение, имеющее после запятой пять десятых, то в качестве оценки квантили берется полусумма вариант с порядковыми номерами, окружающими рассчитанное значение.

При анализе популяции виноградной улитки (*Helix pomatia*) в пойме р. Южный Буг (правый берег Мигийского каньона, Николаевская область, Украина) нами было исследовано 35 пробных площадок площадью 1 м². На них было зарегистрировано следующее число взрослых особей: 1, 0, 1, 1, 0, 2, 0, 3, 1, 2, 2, 4, 2, 1, 3, 1, 0, 2, 1, 0, 2, 7, 1, 3, 3, 3, 4, 0, 5, 1, 1, 0, 6, 1, 5.

На рис. 23 приведена гистограмма распределения данной выборки количества зарегистрированных улиток в пределах пробных площадок. Как видим, данное распределение не соответствует нормальному, а больше соответствует биномиальному распределению.



Рис. 23. Гистограмма распределения количества зарегистрированных улиток *H. pomatia*

Используя приведенные выше формулы, можно оценить среднюю плотность улиток в данной популяции ($D \pm SED = 1,97 \pm 0,30$ ос./м²), ее медианное значение ($Me \pm SEMe = 1,00 \pm 0,58$ ос./м²) и оценку 2,5% усеченной средней плотности ($C_{0,025} = 1,81$ ос./м²).

Номера вариант анализируемой выборки, соответствующие первой и третьей квартилям, соответствуют 9 и 27 и, таким образом, оценка усеченной средней Тьюки равна: $CT = 1,50 \text{ ос./м}^2$.

Наконец, не менее важной проблемой использования подходящего статистического показателя для оценки средней плотности популяции, является проблема эффективности процесса отбора выборок (sampling strategy). Слишком малое число используемых пробных площадок даст оценку средней плотности со значительным смещением (чаще всего завысит ее). Тогда как слишком большое число используемых площадок потребует больших затрат времени и средств на получение результатов, которые можно было бы получить с гораздо меньшими затратами.

На рис. 24 приведен график эффективности оценивания средней плотности исследованной популяции моллюсков *H. pomatia* в зависимости от числа использованных пробных площадок. При этом результаты для того или иного числа пробных площадок (от 3 до 33) были получены на основе 25 повторных процедур случайного выбора из исходной выборки. Это дало возможность оценить как среднюю плотность, так и ее 95% доверительный интервал.

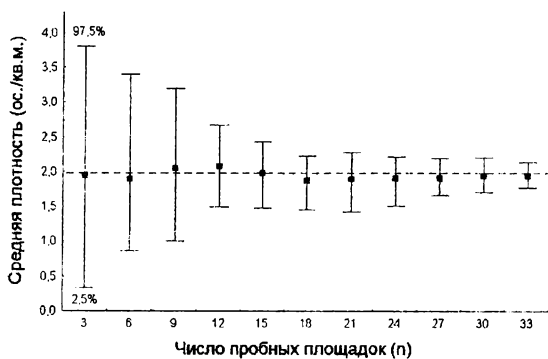


Рис. 24. Кривая эффективности оценивания средней плотности популяции моллюсков *H. pomatia* в зависимости от числа использованных пробных площадок.

Как видно, оценка средней плотности популяции в этом случае практически не зависит от объема выборки (т.е., числа пробных пло-

щадок) и колеблется в очень узких границах около реальной средней (рис. 25).

Тогда как границы 95% доверительного интервала, напротив, очень сильно зависят от числа использованных пробных площадок. Как и ожидалось, с увеличением числа используемых пробных площадок точность оценки средней плотности возрастает, а ширина 95% доверительного интервала снижается.

Дж. Эллиот [72] предложил пользоваться в этом случае следующим правилом: оптимальным будет такое число пробных площадок, для которых отношение оценки средней плотности к ее статистической ошибке будет превышать 5. Таким образом, оптимальное число пробных площадок можно рассчитать по формуле:

$$n^* = \frac{25 S^2}{D^2}, \quad (2.13)$$

где оценки средней и ее варианты получают на основе первичного осмотра территории исследуемой популяции.

В общем виде формулу для оптимального числа пробных площадок привели Т. Соутвуд и П. Хендерсон [110]:

$$n^* = \frac{S^2}{(ED)^2}, \quad (2.14)$$

где E – допустимая ошибка, которая выражена в долях от среднего арифметического.

Как легко убедиться, при $E = 0,2$ формула Соутвуда и Хендерсона сводится к формуле Эллиота.

В том случае, когда предварительно известно, что особи в популяции распределены случайным образом, для оценки оптимального числа пробных площадок Т. Соутвуд и П. Хендерсон [110] предложили формулу:

$$n^* = \frac{1}{E^2 \cdot D}. \quad (2.15)$$

Поскольку, как известно, в случае случайного распределения особей в популяции среднее арифметическое плотности равно ее дисперсии (т.е. $D = S^2$), формула 2.14 сводится к формуле 2.15.

Если же распределение особей в популяции подчиняется отрицательному биномиальному распределению, то в этом случае Т. Соутвуд и П. Хендерсон [110] предложили оценивать оптимальное число пробных площадок по формуле:

$$n^* = \frac{1}{E^2} \left[\frac{1}{D} + \frac{1}{k} \right], \quad (2.16)$$

где k – параметр отрицательного биномиального распределения;

$$k = \frac{D^2}{S^2 - D}. \quad (2.17)$$

Приняв $E = 0,2$, мы получим оптимальное число пробных площадок равным:

- $n^* = 21$; (по формулам 2.13 и 2.14)
- $n^* = 13$; (по формуле 2.15)
- $n^* = 21$; (по формуле 2.16; при $k = 3,01$)

Оптимальное число пробных площадок (кроме выборочных характеристик – среднего арифметического плотности улиток и величины ее дисперсии) в значительной степени зависит от уровня выбранной точности получаемой оценки (т.е., от величины E).

На рисунке 25 приведены оценки оптимального числа пробных площадок в зависимости от избираемого уровня точности получаемой оценки средней плотности.

Используя рисунок 25 можно установить, что изменчивость оценки плотности популяции улиток *H. pomatia* существенно снижается при числе используемых площадок 27 и больше. Таким образом, принятый уровень точности оценивания средней плотности (для различных моделей оценки оптимального числа пробных площадок) находится в границах 0,137...0,175.

Следовательно, при расчете оптимального числа пробных площадок на основе формул, приведенных выше, величину E можно принимать в границах от 0,15 до 0,20.

Не менее важной экологической характеристикой исследуемой популяции является характер пространственного распределения особей.

Если организмы не склонны к проявлению каких-либо устойчивых (отрицательных или положительных) взаимодействий, они распределены в пространстве случайным образом. Если же отношения между особями в своей основе антагонистические (отрицательные), между ними действуют силы отталкивания, поэтому, в относительно однородной среде их пространственное размещение окажется близким к равномерному. И, наконец, если у организмов имеет место

стремление к положительным взаимодействиям, их размещение в однородной среде может быть групповым. Кроме того, групповой тип распределения организмов в пространстве может быть связан с неравномерностью (гетерогенностью) самих абиотических или биотических факторов внешней среды.

Характер распределения организмов в пространстве может изменяться во времени. Например, в период половой активности много организмов стремятся как можно скорее найти полового партнера, поэтому в этот период случайный тип пространственного размещения наземных улиток может смениться групповым.

Пространственная структура популяции претерпевает изменения и при разных уровнях численности. При повышении численности свыше какого-либо определенного уровня равномерное или групповое распределение сменяется случайным. Таким образом, в общем случае перенаселение ведет к уменьшению уровня организации.

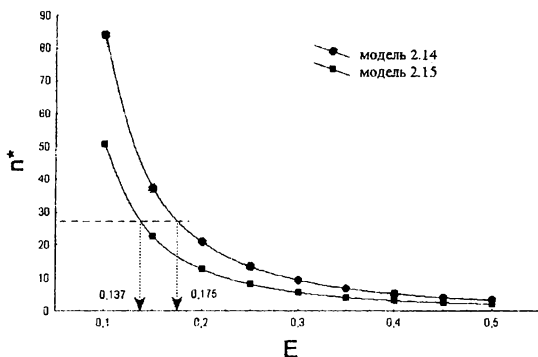


Рис. 25. Кривые зависимости оптимального числа пробных площадок от избираемого уровня точности получаемой оценки средней плотности улиток *H. pomatia*.

Методы оценки характера пространственного распределения, основанные на однократном учете

Все методы определения характера пространственного распределения особей основаны на важной особенности случайного распределения (распределения Пуассона) – для этого типа распределения среднее арифметическое равняется дисперсии.

Таким образом, если мы определим среднюю плотность организмов в исследуемой популяции методом пробных площадок и рассчитаем дисперсию этого показателя, то при $D = S^2$ распределение особей окажется случайным, при $D > S^2$ – равномерным, а при $D < S^2$ – групповым.

Необходимо указать, что при изменении масштаба пробной площадки, тип распределения особей в пространстве может изменяться. Поэтому обязательно необходимо придерживаться однотипности приемов анализа популяции (или популяций) как в пространстве, так и во времени для получения сравнимых показателей.

Наиболее простым методом определения характера пространственного распределения объектов является использование индекса дисперсии (ID), который представляет собой отношение дисперсии плотности к ее среднему арифметическому:

$$ID = \frac{S^2}{D} \quad (2.18)$$

Если статистически доказано, что $ID < 1$, то особи распределены в популяции равномерно, если $ID > 1$ – группами и, наконец, если $ID = 1$, то особи распределены случайным образом.

На основе данного индекса построен целый ряд его производных. Так, Грин модифицировал индекс дисперсии следующим образом:

$$IG = \frac{\frac{S^2}{D} - 1}{n - 1} \quad (2.19)$$

Такое преобразование позволяет получить оценку индекса дисперсии, не зависящую от числа использованных пробных площадок (n). Индекс Грина варьирует от нуля (при случайном распределении улиток в популяции) до единицы (при крайней скученности особей).

Ллойд [94] предложил использовать индекс «средней скученности» (index of mean crowding):

$$IMC = D + \left(\frac{S^2}{D} - 1 \right) \quad (2.20)$$

Он равен среднему числу особей в пределах квадрата, который содержит случайно выбранную улитку.

Индекс дисперсии (и его производные) характеризует тип пространственного распределения в каждый момент сбора и, следовательно, может быть использован для анализа изменения пространственной структуры популяции во времени.

Проблемным местом при использовании данного показателя является то, что отсутствует аналитическая формула для его статистической ошибки. Поэтому всегда возникает некая неопределенность при принятии решения о типе пространственной структуры популяции на основе выборочной оценки индекса дисперсии.

Так, в случае изучаемой популяции наземных моллюсков *H. pomatia* оценка индекса дисперсии для улиток, собранных в пределах 35 пробных площадок, будет равен $ID = 1,655$. Насколько существенно данная оценка превышает 1 и, соответственно, можно ли считать, что тип пространственной структуры популяции данного вида моллюсков является групповым?

Существует два различных способа решения данной задачи. Первая основана на использовании распределения Хи-квадрат Пирсона. В этом случае, необходимо рассчитать величину:

$$\frac{S^2}{D}(n-1), \quad (2.21)$$

которая имеет приблизительно χ^2 -распределение с $(n-1)$ числом степеней свободы.

Для улиток *H. pomatia* данная величина будет равна 56,26, что свидетельствует о том, что индекс дисперсии достоверно превышает единицу (с уровнем значимости: $p = 0,0095$) и, следовательно, улитки изученной популяции имеют групповой тип распределения.

С другой стороны, индекс дисперсии представляет собой отношение двух дисперсий (их можно рассматривать как фактическое и теоретическое значение), поэтому для проверки того, достоверно ли это отношение отклоняется от 1, можно использовать F-распределение с $df_1 = df_2 = n - 1$.

Однако в этом случае оказывается, что оценка индекса дисперсии $ID = 1,655$ не достоверно отклоняется от единицы (с уровнем значимости: $p = 0,073$) и, следовательно, нулевую гипотезу о случайном типе распределения улиток в данной популяции нельзя отклонить.

В качестве принципиально нового и более мощного статистического инструмента для решения данной задачи могут выступить методы ресамплинга.

Ресамплингом (англ. resampling) называют методы, в основе которых лежит процедура многократного отбора вариант из исходной выборки для формирования псевдовыборок. На основании оценок искомого показателя (и их характера распределения) для псевдовыбо-

рок производится оценивание математического ожидания и его уровня варибельности для выборки исходных данных [61].

Данная методика оказывается особенно полезной в тех случаях, когда оцениваемый показатель не имеет аналитической формулы для расчета статистической ошибки или дисперсии. А также в тех случаях, когда повторную пробу отобрать невозможно. (Т.е., практически можно, но тогда фактически эта проба будет отобрана в другое время или в другом месте.) И, опять же, не стоит забывать о наличии «выбросов», характерных для данных, получаемых при проведении демокологических исследований наземных моллюсков.

Наиболее подходящим методом для оценки средней плотности популяции, а также для расчета ее статистической ошибки и границ доверительного интервала, является бутстреп (англ. bootstrap). Однозначного перевода этого термина нет. В английском языке так называется специальная полоска, пришиваемая к заднику ботинка для того, чтобы его удобнее было одевать. Наиболее приближенным по смыслу переводом термина «бутстреп» будет, наверное, следующее – «процедура анализа исходных данных без каких-либо ограничений или предварительных допущений». (Некоторым вольным переводом будет высказывание «Выгаскивать себя за волосы из болота» – один из известных подвигов барона Мюнхгаузена.)

Процедура бутстреп-оценивания очень проста по своей логике. Из выборки исходных данных объема n случайным образом выбирается одно значение и помещается в псевдовыборку № 1. Далее данная процедура повторяется еще $n-1$ раз. Но поскольку процедура отбора сопровождается постоянным возвращением каждой отобранной варианты в исходную выборку, в конечном итоге, псевдовыборка может содержать некоторые из исходных вариантов по несколько раз, а некоторые варианты в нее не попадут вовсе.

После формирования псевдовыборки для нее оценивают искомый показатель (в нашем случае, индекс дисперсии). Далее, тем же способом, что описан выше, формируется псевдовыборка № 2. И для нее оценивают искомый параметр. И т.д. Подобная процедура повторяется много раз – 1000, 5000, 10000 или даже 100000 раз.

Бутстреп-оценка индекса дисперсии в этом случае будет равна:

$$ID_{boot} = \frac{\sum_{i=1}^K ID_i}{K}, \quad (2.22)$$

а ее статистическая ошибка:

$$SE_{ID_{boot}} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^K (ID_i - ID_{boot})^2}{K-1}}, \quad (2.1.23)$$

где ID_i – оценка индекса дисперсии, полученная для i -той псевдovыборки; K – число использованных псевдовыборок.

95% доверительный интервал находят как 2,5% и 97,5% перцентили для совокупности, содержащей оценки ID_i . И в том случае, если нижняя граница этого доверительного интервала оказывается меньше единицы, можно сделать заключение о том, что распределение улиток носит случайный характер. В противном случае следует принять гипотезу о групповом типе распределения особей в популяции.

На рисунке 26 приведена гистограмма распределения бутстреп-оценок индекса дисперсии, рассчитанные для 100 псевдовыборок, сгенерированных на основе данных для моллюска *H. pomatia*. Как видим, даже 100 псевдовыборок оказывается достаточно, чтобы продемонстрировать, что бутстреп-оценки имеют нормальный тип распределения (на рисунке 26 приведена теоретическая кривая нормального распределения).

$$u = \frac{|1,58 - 1|}{0,32} = 1,81. \quad (2.1.24)$$

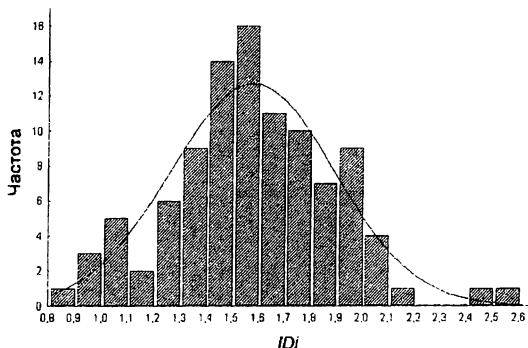


Рис. 26. Гистограмма распределения бутстреп-оценок индекса дисперсии, рассчитанных для 100 псевдовыборок, сгенерированных на основе данных для популяции улиток *H. pomatia*.

95% доверительный интервал для бутстреп-оценок – (0,95; 2,13) – содержит в себе единицу, следовательно, необходимо принять вывод о случайном типе распределения улиток *H. pomatia* в пределах изученной популяции.

Среднее арифметическое бутстреп-оценок индекса дисперсии (для 100 псевдовыборок) составило $ID_{boot} = 1,58 \pm 0,32$. Таким образом, мы также можем использовать стандартный *u*-критерий для того, чтобы определить достоверно ли отклоняется распределение улиток в исследуемой популяции от единицы:

Данный критерий имеет стандартное нормальное распределение ($\mu = 0$ и $S^2 = 1$), поэтому полученный (двухсторонний) уровень значимости составляет: $p = 0,070$. Следовательно, мы еще раз получили подтверждение о том, что рассчитанная нами оценка индекса дисперсии недостоверно отклоняется от единицы и, таким образом, распределение особей *H. pomatia* в исследованной популяции носит случайный характер.

Один из недостатков описанных выше способов оценки характера пространственного распределения организмов в популяции состоит в допущении того, что выборка намного меньше, чем образованные особями скопления. Очевидный выход, который разрешает нивелировать такое допущение, состоит в использовании большого числа небольших выборок (пробных площадок).

Методом, который лишен описанного выше недостатка, является индекс Морисита [102]. На результаты использования данного метода не оказывают влияния ни размеры пробной площадки, ни размеры выборки (при условии, что она не слишком большая).

Формула для оценки индекса Морисита следующая:

$$I_{\delta} = n \left[\frac{\sum_{i=1}^n N_i (N_i - 1)}{N(N - 1)} \right], \quad (2.25)$$

где n – общее количество использованных пробных площадок; N_i – количество особей в пределах i -той пробной площадки; N – общее количество особей на всех площадках (то есть, $N = N = \sum N_i$).

Индекс Морисита $I_{\delta} = 1$ при случайном типе распределения, $I_{\delta} < 1$ при равномерном и $I_{\delta} > 1$ при групповом. Метод проверки дос-

товерности отличия выборочной оценки индекса Морисита от единицы основывается на величине:

$$I_{\delta}(N-1) + n - N. \quad (2.26)$$

Данная величина имеет χ^2 – распределение с числом степеней свободы $df = n - 1$. В том случае, если величина, рассчитанная по формуле (2.26), превышает критическое значение критерия Хи-квадрат Пирсона, делается вывод о достоверном превышении оценки индекса Морисита единицы и, соответственно, о групповом типе распределения улиток в популяции.

С другой стороны, Н. Хаирстон с соавторами [80] предложили формулы для расчета доверительного интервала вокруг единицы:

$$Mc = \frac{\chi_{0,025}^2 - n + N}{N - 1}; \quad (2.27)$$

$$Mu = \frac{\chi_{0,975}^2 - n + N}{N - 1}. \quad (2.28)$$

И в этом случае, вывод о типе пространственного распределения делается следующим образом:

если $I_{\delta} \leq Mu$ – распределение равномерное;

если $Mu < I_{\delta} < Mc$ – распределение случайное;

если $I_{\delta} \geq Mc$ – распределение групповое.

Для исследованной популяции моллюсков *H. pomatia* оценка индекса Морисита составляет $I_{\delta} = 1,33$. Величина, рассчитанная по формуле (2.26), составляет 56,44, что свидетельствует о том, что оценка индекса Морисита достоверно превышает единицу (уровень значимости: $p = 0,0092$) и, следовательно, улитки имеют групповой тип пространственной структуры.

Об этом же свидетельствуют и оценки доверительного интервала: $Mu = 0,79$; $Mc = 1,25$.

Индекс Морисита был использован нами для анализа типа пространственной структуры наземных моллюсков в динамике.

И.А. Балашевым [7] ежемесячно с июня 2008 г. по май 2009 г. было собрано по тридцать рамок площадью 10 x 10 см на территории участка грабового леса в Каневском природном заповеднике (Черкасская область, Украина). Улитки (живые особи всех размерно-возрастных групп) были выбраны из подстилочного материала и их число в каждой рамке в дальнейшем было использовано для анализа

типа пространственной структуры популяций исследованных видов (*P. pygmaeum*, *T. costulata*, *V. costata* и *V. pellucida*).

Для удобства нами также были рассчитаны оценки верхней границы доверительного интервала (M_c).

На рисунке 27 приведены графики сезонной динамики индекса Морисита для четырех исследуемых видов наземных моллюсков.

Как видно из результатов, приведенных на рисунке 27, пространственная структура популяций четырех исследованных видов характеризуется существенной сезонной динамикой.

При этом у улиток *P. pygmaeum* преобладает групповой тип пространственной структуры популяции в различные месяцы года, тогда как у *T. costulata*, напротив, практически весь год особи распределены в популяции случайным образом. Для оставшихся двух видов пространственная структура меняется на протяжении года.

Характерно, что тип пространственной структуры изменяется у различных видов сопряженно. Мы использовали для анализа сопряженности тест Кохрана (обозначив групповой тип пространственной структуры «1», а случайный – «0»): $Q = 8,40$; $df = 3$; $p = 0,038$. Данный феномен может объясняться сходной реакцией видов на сезонные изменения внешней среды.

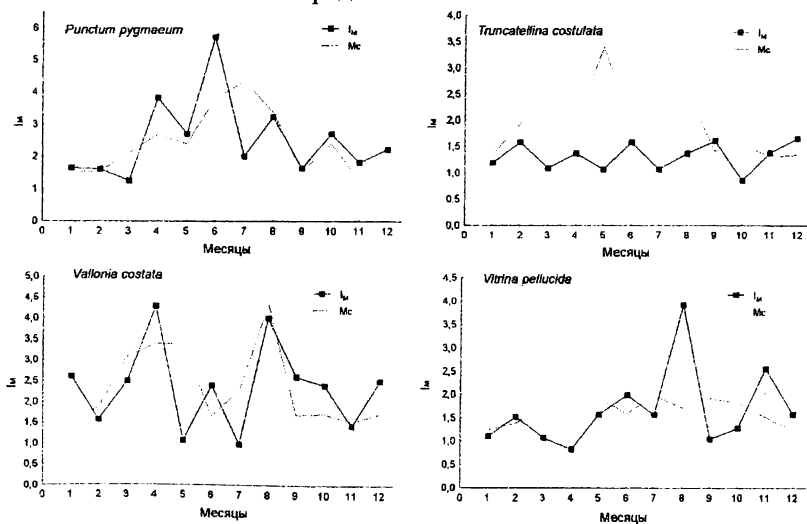


Рис. 27. Сезонная динамика оценок индекса Морисита для четырех видов наземных моллюсков

Все предложенные выше методы характеристики пространственного распределения особей (объектов) в популяции используются при одноразовом анализе, то есть дают характеристику типа распределения на момент сбора материала. Однако, как мы уже указывали выше, в разное время характер пространственного распределения особей в популяции может существенным образом изменяться. Два предложенных ниже метода характеризуют типичный для данной популяции характер пространственного распределения в течение продолжительного периода времени и базируются на наборе пар значений средней плотности и их вариантов, полученных на отдельных сериях одноразовых сборов материала.

Средняя плотность особей в популяции чаще всего испытывает значительные временные колебания. Поскольку при увеличении средней плотности возрастает также оценка варианты плотности, то в таких случаях зависимость между данными оценками может быть описана выражением:

$$S^2 = D + \frac{D^2}{k}, \quad (2.29)$$

где k – показатель, который характеризует изменчивость оценок средней плотности в разные моменты времени.

В этом случае распределение особей в пространстве хорошо аппроксимируется отрицательным биномиальным распределением. Данное распределение выводится из распределения Пуассона, но основывается на предположении, что среднее значение не фиксировано, а изменяется случайно. Такое распределение может быть применимо к популяциям, в которых организмы формируют скопления, причем последние распределены случайно.

Если показатель $k \rightarrow +\infty$, то отрицательное биномиальное распределение приближается к распределению Пуассона, то есть распределение особей в популяции (или их скоплений) имеет случайный характер, если же $k \ll +\infty$, то особи в популяции собраны в более или менее многочисленные скопления.

В таких случаях характер пространственного распределения особей в популяции может быть оценен, используя параметры уравнения Тейлора [113], которое описывает зависимость между показателями

варианс и средней плотности, оцененных для исследуемой популяции во время нескольких последовательных посещений (период исследования, как правило, несколько лет, а общее количество посещений за это время – 20-30):

$$S^2 = aD^b. \quad (2.30)$$

Если значение коэффициента b уравнения Тейлора меньше 1, то мы имеем дело со случайным распределением, если достоверно превышает 1, то распределение особей имеет групповой характер.

Уравнение Тейлора основано на особенности отрицательного биномиального распределения, что оно с высокой степенью точности может быть аппроксимировано показательной зависимостью, то есть:

$$S^2 = D + \frac{D^2}{k} \equiv aD^b. \quad (2.31)$$

При этом если показатель отрицательного биномиального распределения $k \rightarrow +\infty$ (то есть, распределение особей носит случайный характер), то показатель степени уравнения Тейлора $b \rightarrow 1$.

Особенность данного метода состоит в том, что величина параметра b совершенно не зависит ни от числа пробных площадок, ни от общего числа организмов в них. Этот параметр является важной характеристикой разных видов (или популяций), поскольку его значение остается относительно постоянным во времени.

Проверка статистического вывода о равенстве полученного значения параметра b единице производится, используя t -критерий Стьюдента:

$$t = \frac{|b - 1|}{SE_b}, \quad (2.32)$$

где SE_b – ошибка параметра b . Полученное значение t -критерия Стьюдента сравнивают с табличным значением для $df = n - 2$.

С другой стороны, необходимо также учитывать тот факт, что структура популяции может быть сложной, например, особи могут образовывать скопления (разной величины), которые в свою очередь также могут быть распределены случайно, равномерно или группами второго порядка.

Метод, который позволяет учитывать такой характер пространственной структуры популяции, это – метод Ивао [90]. Он также основан на отношении дисперсии к среднему значению плотности, а харак-

тер пространственного распределения особей в популяции характеризуется параметрами α и β линейной зависимости:

$$D^* = \alpha + \beta D, \quad (2.33)$$

где

$$D^* = D + \left(\frac{S^2}{D} - 1 \right). \quad (2.34)$$

Для распределения одиночных особей значение коэффициента $\alpha \leq 0$, а для группового распределения -- $\alpha > 0$; если же особи или колонии распределены случайным образом, то значение коэффициента $\beta \leq 1$, а при групповом распределении -- $\beta > 1$.

Уровень значимости отличия рассчитанных оценок параметров α и β от граничных определяется с помощью t-критерия Стьюдента с учетом соответствующих величин ошибок (см. выше).

Для четырех видов наземных моллюсков, упомянутых выше, оценки параметра b уравнения Тейлора, рассчитанные на основе 12 ежемесячных сборов, оказались следующими (для их оценивания был использован модуль «Нелинейная регрессия» ППП STATISTICA):

P. pygmaeum $b = 1,472 \pm 0,104$;

T. costulata $b = 1,412 \pm 0,267$;

V. costata $b = 1,325 \pm 0,278$;

V. pellucida $b = 1,031 \pm 0,213$.

Поскольку критическое значение критерия Стьюдента составляет t ($df = 10; \alpha = 0,05$) = 2,23, достоверно превышает единицу оценка параметра b уравнения Тейлора только для вида *P. pygmaeum*.

Однако более детальный анализ типа пространственного распределения особей в популяции был проведен с помощью метода Ивао.

В этом случае, оценки коэффициентов α и β для уравнения (2.33) для этих же видов наземных моллюсков будут следующими:

P. pygmaeum: $\alpha = 0,397 \pm 0,168$; $\beta = 1,494 \pm 0,193$;

T. costulata: $\alpha = -0,092 \pm 0,148$; $\beta = 1,472 \pm 0,139$;

V. costata: $\alpha = 0,088 \pm 0,294$; $\beta = 2,055 \pm 0,416$;

V. pellucida: $\alpha = 0,382 \pm 0,421$; $\beta = 1,297 \pm 0,337$.

На рисунке 28 приведены графики линейной регрессии по модели (2.34), построенные для четырех исследуемых видов.

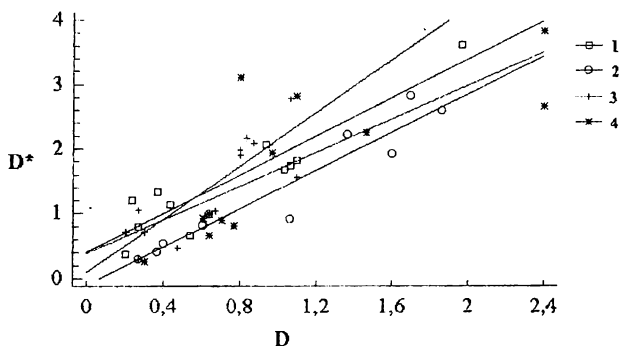


Рис. 28. Графики линейной регрессии Ивао, построенные для четырех исследуемых видов: 1 – *P. pygmaeum*; 2 – *T. costulata*; 3 – *V. costata*; 4 – *V. pellucida*.

Используя то же самое табличное значение критерия Стьюдента, что и выше, исследуемые виды следует расположить следующим образом:

	$\alpha \leq 0$	$\alpha > 0$
$\beta \leq 1$	<i>V. pellucida</i>	
$\beta > 1$	<i>T. costulata</i> ; <i>V. costata</i>	<i>P. pygmaeum</i>

Таким образом, метод Ивао позволяет нам сделать следующие выводы. Моллюски *V. pellucida* распределены в популяции одиночно и случайным образом, особи видов *T. costulata* и *V. costata* – собранными в небольшие скопления, но распределенными случайным образом и, наконец, моллюски *P. pygmaeum* – небольшими скоплениями, которые в свою очередь формируют скопления второго порядка.

Как видим, метод Тейлора и метод Ивао дали не совсем тождественные результаты. При этом более интересные результаты были получены с помощью метода Ивао.

Оригинальную модификацию индекса дисперсии предложил Ивес [88, 89]. В том случае, если проводится учет двух или более видов наземных моллюсков одновременно в пределах одних и тех же пробных площадок, он предложил рассчитывать два показателя – показатель внутривидовой агрегации (intraspecific aggregation – J) и показатель межвидовой агрегации (interspecific aggregation – C).

Мера внутривидовой агрегации для вида 1 рассчитывается по формуле:

$$J_1 = \frac{S_1^2 - 1}{D_1}, \quad (2.35)$$

где D_1, S_1^2 средняя плотность и ее варианса для анализируемого вида.

Мера межвидовой агрегации для видов 1 и 2 рассчитывается по формуле:

$$C_{12} = \frac{Cov_{12}}{D_1 \cdot D_2}, \quad (2.36)$$

где Cov_{12} – коварианса численностей в квадратах между данной парой видов.

Для расчетов удобнее использовать формулу:

$$C_{12} = s \left[\frac{\sum_{i=1}^s n_{i1} \cdot n_{i2}}{N_1 \cdot N_2} \right] - 1, \quad (2.37)$$

где $\sum_{i=1}^s n_{i1} \cdot n_{i2}$ – сумма произведений численностей видов 1 и 2 во всех пробных площадках; N_1, N_2 – сумма численностей видов 1 и 2, соответственно, во всех пробных площадках; s – число используемых площадок.

Интерпретация полученных результатов имеет следующий вид. Оценки показателя J , достоверно не отличающиеся от нуля, свидетельствуют о случайном распределении особей данного вида в пространстве. Если же оценка данного показателя достоверно превышает ноль, то это свидетельствует об агрегированном типе распределения. Причем, данный показатель оценивает и степень этой агрегированности. Например, значение $J = 0,5$ свидетельствует о 50% увеличении числа конспецифичных особей по отношению к ожидаемому их числу при случайном распределении.

Показатель межвидовой агрегации будет иметь положительный знак, если два вида имеют позитивную ассоциацию, и отрицательный

– в случае негативной ассоциации. Аналогично предыдущему показателю, показатель межвидовой агрегации оценивает меру увеличения (уменьшения) числа гетероспецифичных особей по отношению к ожидаемому их числу при случайном распределении.

Наконец, соотношение между силой внутривидовой и межвидовой агрегации особей двух видов можно оценить с помощью показателя:

$$A_{12} = \frac{(J_1 + 1)(J_2 + 1)}{(C_{12} + 1)^2} . \quad (2.38)$$

Если данный показатель достоверно превышает единицу, то внутривидовая агрегация сильнее, чем межвидовая.

Проблемой данных показателей является отсутствие формул для оценки их варiances и, соответственно, невозможность аналитической проверки соответствующих нуль-гипотез. Поэтому в данном случае также можно воспользоваться методами ресамплинга.

Для оценки 95% доверительного интервала величины J , рассчитанной по выборке объемом s , можно воспользоваться методом «складного ножа» (jackknife). Данный метод заключается в том, что мы убираем из наших данных первое значение и на основе оставшихся, рассчитываем величину J^{-1} . Далее убираем второе значение и, соответственно, рассчитываем величину J^{-2} . Повторяем данную процедуру для каждого значения в выборке и в итоге получаем новую выборку, содержащую s значений J^{-i} .

Jackknife-оценку искомого показателя тогда можно получить по формуле:

$$J_{jack} = s \cdot J - \left[\frac{s-1}{s} \right] \sum_{i=1}^s J^{-i} , \quad (2.39)$$

где J – значение, рассчитанное по полной выборке.

С чисто методической точки зрения имеется проблема получения оценок J^{-i} по исходной выборке. Предлагаем решить эту проблему следующим образом. Вначале, используя все данные исходной вы-

борки, рассчитаем две величины – $\sum_{i=1}^s n_i$ и $\sum_{i=1}^s n_i^2$.

Затем, последовательно вычитая из них n_i и n_i^2 , соответственно, рассчитаем величины - $\left(\sum_{i=1}^s n_i\right)^{-i}$ и $\left(\sum_{i=1}^s n_i^2\right)^{-i}$, а на их основе уже оценки:

$$D^{-i} = \frac{\left(\sum_{i=1}^s n_i\right)^{-i}}{s-1}, \quad (2.40)$$

$$(S^2)^{-i} = \frac{\left(\sum_{i=1}^s n_i^2\right)^{-i} \cdot \left[\frac{\left(\sum_{i=1}^s n_i\right)^{-i}}{s-1}\right]^2}{s-2}. \quad (2.41)$$

В таком случае соответствующие оценки можно рассчитать по формуле:

$$J^{-i} = \frac{\left(S^2\right)^{-i}}{D^{-i}} - 1. \quad (2.42)$$

Для оценки 95% доверительного интервала полученной jackknife-оценки показателя внутривидовой агрегации вначале нужно рассчитать ее дисперсию:

$$\text{Var}(J_{jack}) = \left(\frac{s-1}{s}\right) \sum_{i=1}^s \left[J^{-i} - \frac{\sum_{i=1}^s J^{-i}}{s} \right]^2. \quad (2.43)$$

Тогда нижняя и верхняя границы 95% доверительного интервала для jackknife-оценки показателя внутривидовой агрегации будут равны, соответственно:

$$J_L = J_{jack} - t_{0,05} \cdot \sqrt{\text{Var}(J_{jack})}, \quad (2.44)$$

$$J_U = J_{jack} + t_{0,05} \cdot \sqrt{\text{Var}(J_{jack})}, \quad (2.45)$$

где $t_{0,05}$ – табличное значение критерия Стьюдента для уровня значимости $\alpha = 0,05$ и числа степеней свободы $df = s - 1$.

Данный метод может быть также применен к процедуре оценивания нуль-гипотезы о типе пространственной структуры популяции при использовании индекса дисперсии и его производных (см. выше).

При анализе типа пространственной структуры популяций нескольких видов наземных моллюсков в 2011 году была использована следующая схема сбора материала. Улитки (и их раковины) всех размерно-возрастных групп собирались в пределах квадрата 0,5 x 0,5 м. Все исследуемые квадраты были расположены вдоль 8 линий, по 20 квадратов в каждой линии на расстоянии 1,5 м от центра друг друга (как по вертикали, так и по горизонтали). Участок находился в пределах стационара ДНУ им. О. Гончара (Днепропетровская область, Украина).

Таблица 9

Оценки индекса Морисита и оценки показателя внутривидовой агрегации Ивеса для двух видов моллюсков

Вид, возраст	M_u	$I\delta$	M_c	J	J_{jack}	J_L	J_U	Тип
<i>B. cylindrica</i> , ad	0,629	2,277	1,414	1,271	1,270	0,532	2,008	A
<i>B. cylindrica</i> , juv.	0,873	1,769	1,141	0,771	0,777	0,389	1,166	A
<i>B. cylindrica</i> (все)	0,906	1,766	1,105	0,769	0,769	0,507	1,031	A
<i>M. carthusiana</i> , ad	0,900	1,433	1,111	0,434	0,441	0,129	0,753	A
<i>M. carthusiana</i> , juv.	0,882	1,293	1,131	0,294	0,303	-0,033	0,639	R
<i>M. carthusiana</i> (все)	0,946	1,316	1,060	0,318	0,321	0,136	0,506	A

Во всех случаях оба используемых показателя свидетельствуют о формировании группового типа пространственной структуры для исследуемых видов наземных моллюсков. Исключение только для ювенильных особей улиток вида *Monacha carthusiana* – индекс Морисита говорит о том, что тип пространственной структуры в данном случае групповой, тогда как показатель внутривидовой агрегации Ивеса говорит о том, что он – случайный.

Показатель межвидовой агрегации для видов *B. cylindrica* и *M. carthusiana* (объединено для всех возрастных групп) составил: $S = -0,1295$. Это свидетельствует о том, что эти виды имеют тенденцию к негативной ассоциации (рис. 29).

Оценить, насколько достоверно данная величина отклоняется от нуля можно двумя способами. Первый способ заключается в расчете

коэффициента ранговой корреляции Спирмена между двумя наборами данных по численности. В нашем случае, значение данного показателя составляет: $R_s = -0,182$; $p = 0,021$. Таким образом, подтверждается достоверность негативной ассоциации между двумя исследованными видами.

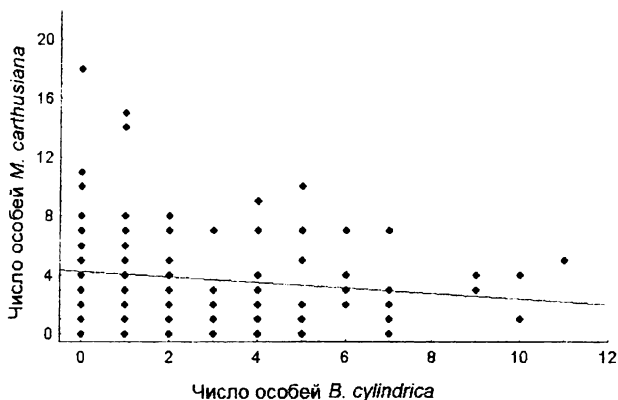


Рис. 29. Связь между числом особей моллюсков *V. cylindrica* и *M. carthusiana* в пределах одних и тех же пробных площадок

С другой стороны, можно опять же использовать методы ресамплинга. Для проверки уровня значимости полученной оценки показателя межвидовой агрегации Ивеса используем критерий перестановок (пермутаций).

Особенность его применения заключается в следующем. Вначале необходимо рассчитать оценку C по имеющейся базе данных. (В нашем случае, $C = -0,1295$). Затем случайным образом перемешиваем значения одного из столбцов с частотами (или для *V. cylindrica*, или для *M. carthusiana*). Рассчитываем первое псевдозначение C . Еще раз перемешиваем значения одного из столбцов и снова рассчитываем псевдозначение C . Данная процедура повторяется большое число раз – 1000, 5000 или даже 10000 раз. После этого необходимо подсчитать, сколько раз встречались псевдозначения, больше или равно (если C положительное) или, наоборот, меньше или равно (если C отрица-

тельное) выборочной оценки S . Уровень значимости тогда можно получить по формуле:

$$p = \frac{M}{K + 1}; \quad (2.46)$$

где K – число использованных перестановок; M – число раз, когда псевдозначение было больше (меньше) или равно выборочной оценке.

В нашем примере после 500 перестановок псевдозначение, меньшее или равно, чем 0,1295 было отмечено 13 раз. Таким образом, уровень значимости полученной оценки показателя межвидовой агрегации Ивеса составил: $p = 0,026$. Следовательно, и данный метод подтверждает достоверность негативной ассоциации между двумя исследованными видами.

Наконец, соотношение между силой внутривидовой и межвидовой агрегации особей двух видов составляет: $A = 3,077$. Такое высокое значение данного показателя свидетельствует о том, что внутривидовая агрегация среди обоих видов наземных моллюсков сильнее, чем межвидовая.

* * *

Совершенно иной принцип лежит в основе методов оценки пространственной структуры популяции, которые объединяются названием геостатистика. При случайном отборе проб в пределах популяции теряется очень большая и важная часть информации, касающейся взаиморасположения пробных площадок друг относительно друга. Все описанные выше показатели уровня дисперсии особей в популяции опирались, прежде всего, на соотношение дисперсии и средней оценки плотности особей, собранных в пределах пробных площадок.

Методы геостатистики используют принципиально другую величину в качестве степени уровня дисперсии особей в пространстве, а именно, используется мера разброса значений численности улиток в пробных площадках как функции расстояния между ними (см. обзор [24]).

Для того чтобы это лучше пояснить эту меру, приведем два 3D-графика распределения особей гипотетического вида в пространстве (рис. 30).

На левом графике просматривается наличие пространственной структурированности – в центре исследованной территории имеет место пик численности, соответствующий формированию т.н. «пятна». Тип распределения особей носит явно неслучайный характер.

На правом графике те же самые частоты были случайным образом перемешаны для осей X и Y. И теперь мы видим ярко выраженную случайную компоненту в формировании пространственной структурированности. Однако и в том и в другом случае выборка имеет одни и те же статистические характеристики: $D = 6,4$; $S^2 = 10,42$. Таким образом, все, описанные выше показатели пространственной структуры популяции, будут брать в расчет только эти две величины, никак не учитывая реального положения дела в популяции.

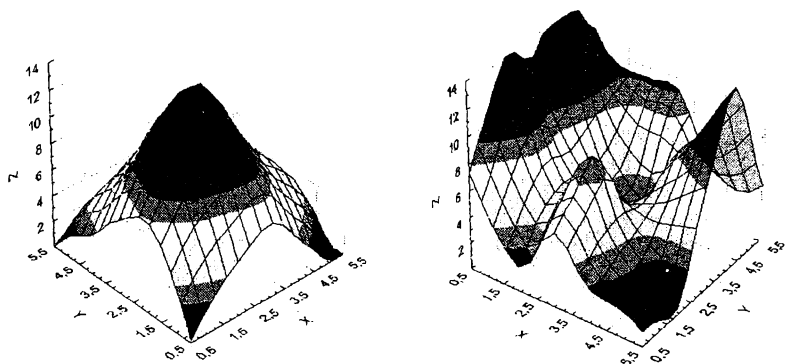


Рис. 30. 3D-графики распределения особей гипотетического вида в пространстве. Объяснение в тексте.

Одним из наиболее распространенных методов геостатистики является метод построения вариограмм. Данная методика базируется на понятии лага. Лаг – это мера приращения дистанции между парой или несколькими точками в пространстве популяции, между которыми рассчитывается оценка дисперсии. Для удобства используют оценку не дисперсии, а ее половины – семивариансы [96]:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N_h} \sum [z(x) - z(x+h)]^2, \quad (2.47)$$

где $z(x)$ – значение признака в точке x ; $z(x+h)$ – значение признака в точке $x+h$; h – лаг; N_h – число значений, расположенных в интервале от x до $x+h$.

При анализе пространственной структуры популяций в качестве показателя z используется количество особей, собранных в пределах пробной площадки.

График зависимости оценок семивариансы от лага и называют вариограмма (рис. 31).

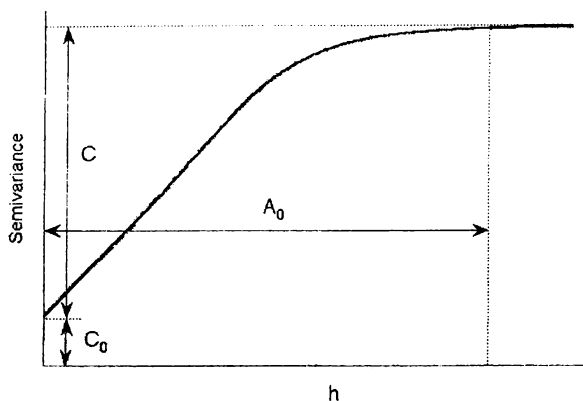


Рис. 31. Вариограмма

Вариограмма имеет следующие параметры. Величину C_0 называют «эффект самородка» (nagget) – значение семивариансы в нулевой точке. Оно не всегда равно нулю, так как существует определенный «шум» в масштабах, меньших лага. Величина $C + C_0$ называется «порог» (sill) – это максимально возможный уровень изменчивости анализируемого показателя. При этом показатель используется как мера увеличения изменчивости, вызванная наличием пространственной неоднородности (агрегированности) популяции. Чаще всего ее выражают в процентах. В том случае, когда данный показатель равен нулю, и, соответственно, вариограмма представляет собой прямую линию, распределение особей в пространстве носит случайный характер.

Наконец, величина A_0 называется «радиус» (range) – значение лага, при котором дальнейшего повышения семивариансы не происхо-

дит и она достигает своего порога. Обычно, данная величина соответствует размеру «пятна», в пределах которого имеется сильная пространственная автокорреляция (см. ниже).

Для описания эмпирической вариограммы используется ряд моделей, например, модель сферической функции:

$$\gamma(h) = C_0 + C \left[\frac{3}{2} \left[\frac{h}{A_0} \right] - \frac{1}{2} \left[\frac{h}{A_0} \right]^3 \right], \quad \text{если } h \leq A_0; \quad (2.48)$$

$$\gamma(h) = C_0 + C, \quad \text{если } h > A_0.$$

Таблица 10

Показатели вариограмм для двух видов наземных моллюсков видов *B. cylindrica* и *M. carthusiana* в пределах описанного выше участка

Показатели	<i>B. cylindrica</i>			<i>M. carthusiana</i>		
	ad.	juv.	все	ad.	juv.	все
C_0	0,60	2,00	2,90	2,90	2,30	7,10
C	0,25	1,55	2,40	0,36	0,45	0,77
A_0	15,0	15,0	16,0	3,1	3,0	3,4
$C / (C + C_0)$	0,29	0,44	0,45	0,11	0,16	0,10
$R^2, \%$	70,4	93,4	96,2	10,6	8,2	20,3

На рисунке 32 приведены эмпирические и теоретические вариограммы для исследованных видов наземных моллюсков.

Как видим, использование вариограмм позволяет сделать вывод о наличии четко выраженной агрегированной структуры только для исследованной популяции моллюска *B. cylindrica*, тогда как для *M. carthusiana* особи расположены в пределах изученного участка случайным образом. Кроме того, в целом, 29–45 % общей изменчивости пространственного распределения особей разных размерно-возрастных групп моллюска *B. cylindrica* определяется этой агрегированностью. Средний размер «пятна» составляем 15–16 м.

Другим не менее распространенным методом геостатистики является анализ пространственной автокорреляции на основе коэффициента Морана. Пространственная автокорреляция основана на широко распространенном экологическом феномене, что соседние участки оказываются более подобными (например, в отношении численности улиток), чем удаленные. Также, как и при использовании вариограмм, для построения коррелограмм используется понятие лага.

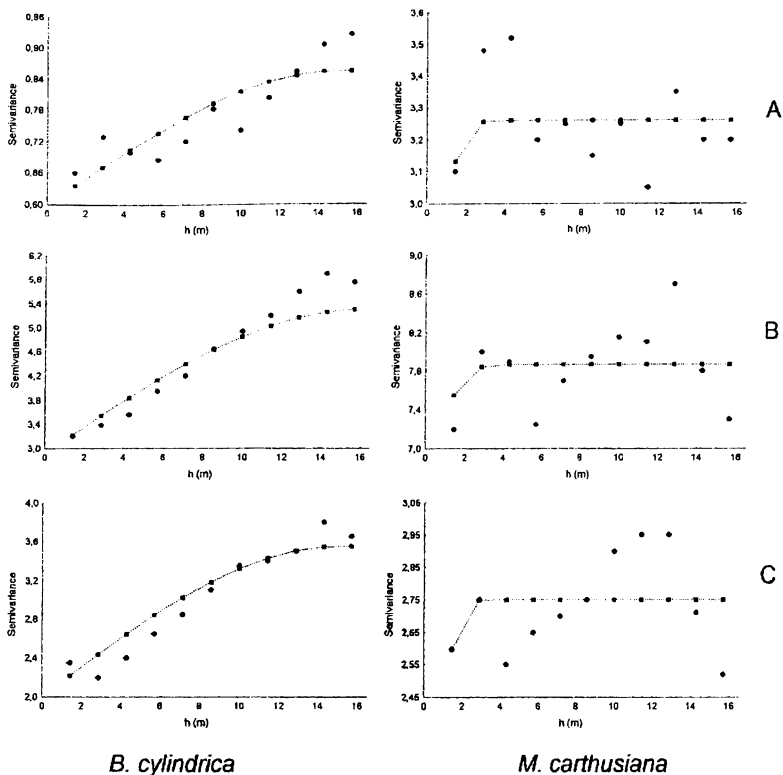


Рис. 32. Вариограммы для двух видов наземных моллюсков *B. cylindrica* и *M. carthusiana* различных размерно-возрастных групп: А – ad.; В – juv.; С – все вместе.

В общем виде, оценка коэффициента Морана рассчитывается по формуле:

$$I = \left(\frac{n}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}} \right) \cdot \left(\frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} \cdot (x_i - \bar{x}) \cdot (x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \right), \quad (2.49)$$

где n – число использованных пробных площадок; x_i – число особей в пределах i -той пробной площадки; x_j – число особей в пределах

j -той пробной площадки; – среднее значение численности по всей выборке; w_{ij} – «вес», который отражает степень близости (или удаленности) между пробными площадками i и j в пространстве. (В наиболее простом варианте в качестве весовой переменной может быть использовано расстояние между каждой парой пробных площадок в прямоугольной системе координат.)

В случае отсутствия какой либо пространственной автокорреляции, значение коэффициента Морана будет близко к:

$$E(I) = -\frac{1}{n-1}. \quad (2.50)$$

Выборочные значения коэффициента Морана могут принимать любые значения в интервале от -1 до $+1$ (как и коэффициенты корреляции Пирсона, Спирмена или Кендалла). Значения I принимающие положительные значения свидетельствуют о наличии положительной пространственной автокорреляции (т.е. пространственно более близкие точки более подобны в отношении численности улиток), тогда как отрицательные значения – о наличии отрицательной пространственной автокорреляции (т.е. пространственно более удаленные точки более подобны в отношении численности улиток).

Оценка уровня значимости выборочных оценок коэффициента Морана может быть произведена следующим образом. Вначале рассчитывается дисперсия этого показателя – $Var(I)$, а затем производится оценка величины:

$$z = \frac{I - E(I)}{\sqrt{Var(I)}}, \quad (2.51)$$

которая имеет стандартное нормальное распределение. Таким образом, значение $|z| > 1,96$ будет свидетельствовать от необходимости отвергнуть нулевую гипотезу с вероятностью $p < 0,05$.

Мы здесь не будем приводить формул для оценки дисперсии коэффициента Морана. Во-первых, они достаточно громоздки, во-вторых, в них нет никакой необходимости, поскольку все необходимые расчеты чаще всего проводятся автоматически, используя специализированные программы. Ну, а в-третьих, желающим все же познакомиться с этими выражениями, мы можем порекомендовать следующие сайты, на которых можно найти подробное описание математического аппарата для оценивания коэффициента Морана:

<http://geography.uoregon.edu/bartlein/courses/geog414s06/topics/moran.htm>

Для большей детализировки характера пространственной структуры популяции, оценки коэффициента Морана оцениваются для различных лагов, т.е. с различным смещением в пространстве. Затем полученные оценки изображают графически для соответствующих им лагам. Такой график и имеет название коррелограмма (рис. 33).

На рисунке 33 приведены коррелограммы показателей численности для двух видов наземных моллюсков – *B.cylindrica* и *H. lucorum*, собранных в пределах того же самого экспериментального участка. Черные квадратики и кружки отмечают достоверные оценки коэффициента Морана.

Как видим, для улиток *B.cylindrica* отмечены достоверные оценки коэффициента Морана для малых (с положительным знаком) и для больших лагов (с отрицательным), что свидетельствует о наличии четко выраженной пространственной структурированности популяции. Точка пересечения графика с осью лагов дает приблизительную оценку размера «пятна». Для *B.cylindrica* его диаметр составляет около 12 м, что близко к оценкам, полученным нами ранее с использованием вариограммы.

Для улиток *H.lucorum*, напротив, подавляющее большинство оценок коэффициента Морана достоверно не отклонялось от ожидаемой величины (формула 2.50) и, соответственно, свидетельствует о формировании случайного паттерна в распределении особей в пределах изученной популяции.

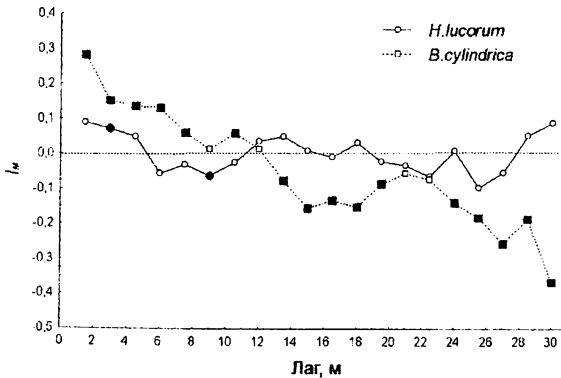


Рис. 33. Коррелограммы для двух видов наземных моллюсков *B. cylindrica* и *H. lucorum*.

Как видим, для улиток *B.cylindrica* отмечены достоверные оценки коэффициента Морана для малых (с положительным знаком) и для больших лагов (с отрицательным), что свидетельствует о наличии четко выраженной пространственной структурированности популяции. Точка пересечения графика с осью лагов дает приблизительную оценку размера «пятна». Для *B.cylindrica* его диаметр составляет около 12 м, что близко к оценкам, полученным нами ранее с использованием вариограммы.

Для улиток *H.lucorum*, напротив, подавляющее большинство оценок коэффициента Морана достоверно не отклонялось от ожидаемой величины (формула 2.50) и, соответственно, свидетельствует о формировании случайного паттерна в распределении особей в пределах изученной популяции.

Наконец, используя данные о численности улиток в разных пробных площадках, расположенных в виде координатной сетки, можно получить графическое изображение особенностей пространственной организации (spatial arrangement) исследуемой популяции. Например, на рис. 34 приведены такие графики для популяции наземного моллюска *B.cylindrica*.

Как видим, особи формируют четкие «пятна» (регионы с более высокой плотностью), которые на представленных картах отмечены светлыми участками. Между ними расположены т.н. «провалы», регионы с низкой (иногда даже нулевой) плотностью. Характерно, что «пятна» для особей моллюска *B.cylindrica* различного возраста практически совпадают. (Выше, используя метод построения вариограмм, мы получили только свидетельства о том, что размер этих «пятен» у них совпадает. (рис. 32)

Еще один метод анализа особенностей пространственной структуры популяций в двумерном пространстве разработан сотрудниками известной со времен Р. Фишера Ротамстедской экспериментальной станции под руководством Джозе Перри [104; и др]. Данный метод базируется на совершенно иных принципах и называется SADIE (Spatial Analysis by Distance IndicEs).

Исходными данными для данного метода также являются численности особей изучаемого вида в пределах пробных площадок с известным более-менее регулярным расположением в пределах исследуемой популяции.

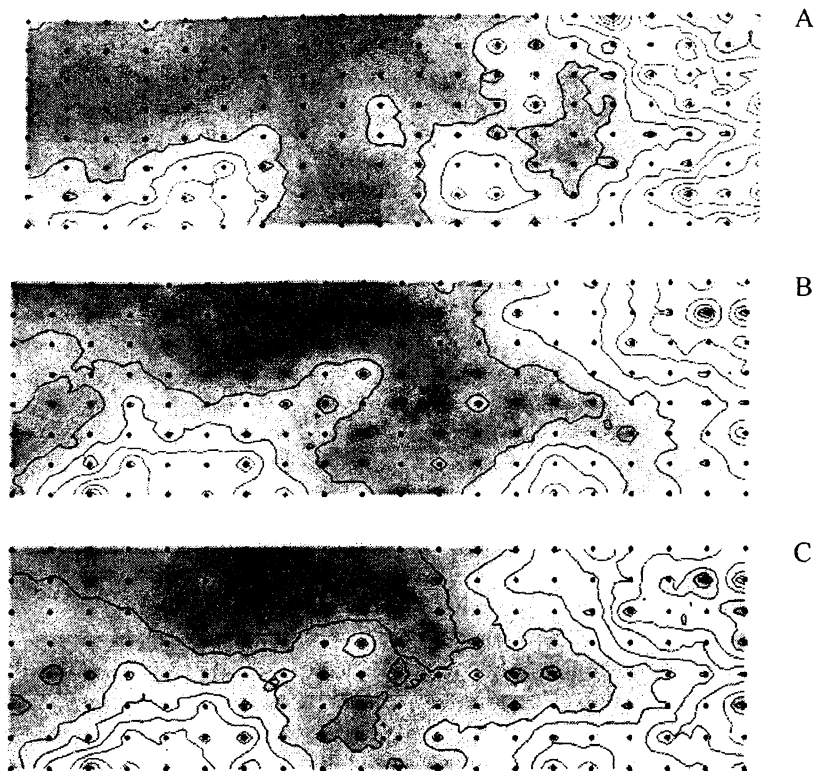


Рис. 34. Карты пространственной организации популяции наземного моллюска *B. cylindrica*: А – ad.; В – juv.; С – все вместе.

На рис. 35 приведена иллюстрация, объясняющая принцип данного метода. Слева изображено эмпирическое распределение особей некоего вида, собранных в пределах 9 пробных площадок. Как видим, распределение особей носит явно неравномерный характер. Число особей в пробных площадках варьирует от 2 до 8, тогда как при равномерном распределении их должно быть по 4 (рис. 35А). Таким образом, для того, чтобы усреднить число особей в каждой пробной площадке необходимо из площадок, имеющих 8, 6 и 5 особей переместить «лишние» в площадки, имеющие по 2 и 3 особи. Это можно сделать, например, как показано на рис. 35В. Каждая стрелка показы-

вает число и направление «переноса» особи из площадки-донора в площадку-реципиент.

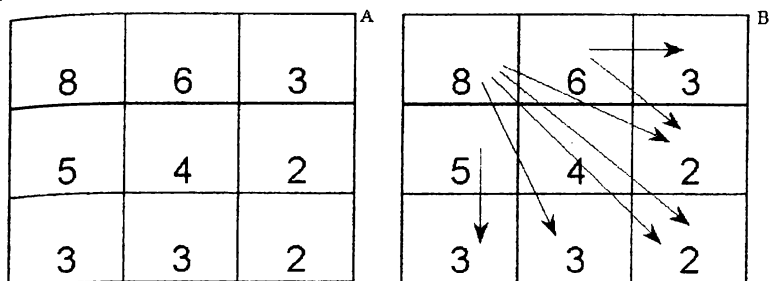


Рис. 35. Принцип, лежащий в основе метода SADIE.
(Объяснение в тексте)

Базовой статистикой метода SADIE является общее необходимое расстояние перемещения особей, имеющих эмпирическое распределение в пространстве, таким образом, чтобы это распределение стало равномерным. В целом, чем больше это расстояние, тем, по понятным причинам, более агрегированным является распределение особей в пространстве.

Итоговая статистика (I_a) подобрана таким образом, что при $I_a < 1$ – распределение особей в популяции носит равномерный характер, при $I_a = 1$ – особи распределены случайным образом и, наконец, при $I_a > 1$ – особи имеют групповое распределение.

Поскольку вручную данную величину рассчитать очень сложно, а при большом объеме данных – практически невозможно, авторами методики создана программа SADIE2008. Данная программа использует исходную базу данных, состоящую из трех столбцов (два первых – содержат координаты каждой пробной площадки, а третий – число собранных в соответствующей пробной площадке особей) и рассчитывает как саму величину I_a , так и уровень значимости отличия этой величины от единицы (P_a).

Кроме того, данная программа рассчитывает также две статистики (т.н. индексы кластеризации – clustering indices), оценивающие меру агрегированности в распределении особей – v_i и v_j . Первый из них свидетельствует о том, что данная особь находится в «пятне» и число соседних особей в данной точке популяции выше, чем в среднем для популяции. А второй – о том, что данная особь находится в «прова-

ле» (gar) и число соседних особей в данной точке популяции ниже, чем в среднем для популяции.

Для каждой особи оцениваются оба этих индекса и в итоге рассчитываются средние значения для всей выборки в целом – \bar{v}_i и \bar{v}_j .. В случае достоверного агрегированного распределение особей в пределах исследованной популяции оба этих индекса принимают значения $\bar{v}_i > 1,5$ и $\bar{v}_i < -1,5$, соответственно.

Примеры использования метода SADIE для анализа особенностей пространственной структуры популяций наземных моллюсков можно найти в работах Д. Бохана и соавторов [63, 64].

В таблице 9 приведены оценки SADIE-индексов для двух видов наземных моллюсков – *B. cylindrica* и *M. carthusiana* – в пределах исследованного участка на территории стационара ДГУ в 2011 году.

Таким образом, метод SADIE свидетельствует о формировании ярко выраженной агрегированной структуры популяций обоих видов наземных моллюсков. Исключение составляет только случайное распределение для ювенильных особей моллюска *M. carthusiana*, что ранее было отмечено с помощью индекса Ивеса (см. выше).

Таблица 11

Оценки SADIE-индексов для *B. cylindrica* и *M. carthusiana*

Вид, возраст	Ia	Pa	\bar{v}_j	Pv_j	\bar{v}_i	Pv_i	Тип
<i>B. cylindrica</i> , ad	2,898	0,013	-2,888	<0,001	2,532	<0,001	A
<i>B. cylindrica</i> , juv.	2,802	0,013	-2,560	<0,001	2,661	<0,001	A
<i>B. cylindrica</i> (все)	3,253	0,013	-2,900	<0,001	3,279	<0,001	A
<i>M. carthusiana</i> , ad	2,787	0,013	-2,679	<0,001	2,985	<0,001	A
<i>M. carthusiana</i> , juv.	0,941	0,564	-0,931	0,628	0,889	0,769	R
<i>M. carthusiana</i> (все)	2,036	0,013	-1,945	<0,001	2,032	<0,001	A

Благодарности

Авторы хотят выразить благодарность коллегам, оказавшим содействие в сборе материала – к.б.н. Балашеву И. А. (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины), д.б.н. Жукову А. М. (Днепропетровский национальный университет им. О. Гончара), к.б.н. А. В. Каримову (Омская государственная медицинская академия).

Библиографический список

1. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двусторчатых моллюсков / Алимов А. Ф. – Л.: Наука, 1981. – 248 с.
2. Амитров О. В. Применение количественных методов при изучении раковин гастропод / О. В. Амитров // Современные проблемы палеонтологии. – М.: Наука, 1971. – С. 231-243.
3. Андреева С. И. О прудовике обыкновенном *Lymnaea stagnalis* L. (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae) водоемов г. Омска / С. И. Андреева, Н. И. Андреев, М. В. Винарский // Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 1999 – Вып. 4. – С. 145-152.
4. Анистратенко В. В. Переключение типа раннего онтогенеза, его механизм и роль в эволюции моллюсков / В. В. Анистратенко // Изв. РАН, серия биол. – 2010. – № 2. – С. 167-176.
5. Аракелова Е. С. Экология двух близкородственных видов пресноводных гастропод в условиях частичного перекрытия ниш / Е. С. Аракелова // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 1999. – Т. 279. – С. 7-17.
6. Байдашников А. А. Изменчивость наземных моллюсков крымского рода *Mentissa* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) / А. А. Байдашников // Вестн. зоол. – 2006. – Т. 40, № 4. – С. 297-310.
7. Балашев И. А. Наземные моллюски (Gastropoda) лесостепи Украины / И. А. Балашев // Дисс.... канд. биол. наук. по специальности 03.00.08 – «зоология». – Киев, 2011. – 242 с.
8. Бейли Н. Математика в биологии и медицине / Н. Бейли – М.: Мир, 1970. – 327 с.
9. Береговой В. Е. Географическая изменчивость и популяционная структура вида / В. Е. Береговой // Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1969. – Вып. 71. – С. 16-27.
10. Березкина Г. В. Внутрипопуляционная изменчивость морфологии раковины у *Lymnaea atra* (Schrank, 1803) (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) / Г. В. Березкина // Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 2006. – Вып. 10. – С. 86-90.
11. Березкина Г. В. Некоторые вопросы морфологии размножения пресноводных гребнежаберных моллюсков (Gastropoda: Pectinibranchia) Европейской части России / Г. В. Березкина – Смоленск: Изд-во СмолГУ, 2011. – 170 с.

12. Березкина Г. В. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков / Г. В. Березкина, Я. И. Старобогатов. – Л., 1988. – 306 с.

13. Боркин Л. Я. О криптических видах (на примере амфибий) / Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук, Ю. И. Розанов, Д. В. Скориков // Зоол. журн. – 2004. – Т. 83, вып. 8. – С. 936-960.

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

15. Винарский М. В. Географическая изменчивость пресноводных моллюсков / М. В. Винарский // Журн. общ. биол. – 2012. – Т. 73, № 2. – С. 125-137.

16. Винарский М. В. К вопросу о виде у пресноводных моллюсков: история и современность / М. В. Винарский, С. И. Андреева // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 130-147.

17. Винарский М. В. Молекулярно-таксономическое исследование сибирских представителей семейства Lymnaeidae (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) / М. В. Винарский, К. Шнибс, А. Хундсдёрфер // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: Материалы Всероссийской конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Б.Г. Иоганзена и 80-летию открытия в ТГУ кафедры ихтиологии и гидробиологии (Томск, 19-21 апреля 2011 года). – Томск, 2011. – С. 39-41.

18. Ворошилова И. С. Гибридизация двух видов дрейссен *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897) в естественных условиях / И. С. Ворошилова, В. С. Артамонов, А. А. Махров, Ю. В. Слынько // Изв. РАН. Сер. биол. – 2010. – № 5. – С. 631-636.

19. Галкин Ю. И. Температурный режим и изменение подвидовых категорий у моллюсков *Margarites groenlandicus* и *M. costalis* (Gastropoda: Trochidae) / Ю. И. Галкин // Морфологические и экологические основы систематики моллюсков – Л.: Зоологический институт АН СССР, 1986. – С. 158-168.

20. Гарбар А. В. Комплексный анализ морфологических признаков представителей подродов *Lymnaea* (*Corvusiana*) и *L. (Stagnicola)* (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) и оценка их диагностической

значимости / А. В. Гарбар // Вестн. зоол. – 2001. – Т. 35, № 2. – С. 15-22.

21. Гинецинская Т. А. Трематоды – их жизненные циклы, биология и эволюция / Т. А. Гинецинская. – М.: Наука, 1968. – 411 с.

22. Голиков А. Н. Некоторые закономерности роста и изменчивости на примере моллюсков / А. Н. Голиков // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. – Л., 1976. – С. 97-118.

23. Голиков А. Н. Вопросы филогении и системы брюхоногих моллюсков / А. Н. Голиков, Я. И. Старобогатов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1988. – Т. 187. – С. 4-77.

24. Гонгальский К. Б. Пространственное распределение почвенных животных: Геостатистический подход / К. Б. Гонгальский, А. С. Зайцев, Ф. А. Савин // Журн. общ. биол. – 2009. – Т. 70, № 6. – С. 484-494.

25. Громов И. М. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность) / И. М. Громов, Г. И. Баранова (ред.). – М.: Наука, 1981. – 456 с.

26. Давыдов А. Ф. Экспериментальное скрещивание двух форм *Lymnaea stagnalis* и вопросы систематики подрода *Lymnaea s. str.* (Gastropoda, Pulmonata) / А. Ф. Давыдов, Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1981. – Т. 60, № 9. – С. 1325-1337.

27. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / Ч. Дарвин – СПб: Наука, 2001. – 568 с.

28. Завадский К. М. Вид и видообразование / К. М. Завадский. – Л.: Наука, 1968. – 396 с.

29. Загороднюк І. В. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу / І. В. Загороднюк // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2004. – Вып. 38. – С. 21-42.

30. Ким Дж.-О. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / Дж.-О. Ким, Ч. У. Мьюллер, У. Р. Клекка [и др.]– М.: Финансы и статистика, 1989. – 215 с.

31. Козлов М. В. В паутине цифр: критический анализ статьи А. Г. Каргашева и А. А. Каргашевой / М. В. Козлов // Сиб. экол. журн. – 2006. – Т. 13, № 2. – С. 219-225.

32. Круглов Н. Д. Моллюски семейства Прудовинов (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии (Особенности экологии и паразитологическое значение) / Н. Д. Круглов. – Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. – 508 с.

33. Круглов Н. Д. Моллюски подрода *Stagnicola* рода *Lymnaea* фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata) / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Бюлл. Моск. об-ва исп. прир. Отд. биол. – 1986. – Т. 91, № 2. – С. 59-72.

34. Круглов Н. Д. Жизненные формы лимнеид и некоторые проблемы построения системы / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. – Л.: Наука, 1987. – Сб. 8. – С. 68-70.

35. Круглов Н. Д. Родовой состав семейства Acroloxidae (Gastropoda Pulmonata) и виды рода *Acroloxus*, обитающие в СССР / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1991. – Т. 70, № 2. – С. 66-80.

36. Лазарева А. И. О систематике прудовиков Казахстана из группы *Lymnaea palustris* Müller (Gastropoda, Pulmonata) / А. И. Лазарева // Зоол. журн. – 1967. – Т. 46, № 9. – С. 1340-1349.

37. Любарский Г. Ю. Архетип, стиль и ранг в современной систематике / Г. Ю. Любарский. – М.: КМК Scientific press, 1996. – 436 с.

38. Майр Э. Эволюция и происхождение видов (с точки зрения зоолога) / Э. Майр. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1947. – 504 с.

39. Майр Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1968. – 597 с.

40. Майр Э. Принципы зоологической систематики / Э. Майр. – М.: Мир, 1971. – 454 с.

41. Максимова Н. В. Рост байкальской эндемичной улитки *Maackia herderiana* (Lindholm, 1909) (Caenogastropoda: Baicaliidae) / Н. В. Максимова, Т. Я. Ситникова, И. Б. Мизандронцев // Зоология беспозвоночных. – 2007. – Т. 4, № 1. – С. 45-63.

42. Максимова Т. А. Морфологический и генетический анализ моллюсков сем. *Vulinidae* (Gastropoda, Pulmonata) фауны России и сопредельных территорий / Н. В. Максимова. – Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1995. – 28 с.

43. Наумов А. Д. Изменчивость формы раковины *Portlandia arctica* (Mollusca, Bivalvia) из Белого моря / А. Д. Наумов, Е. А. Нинбург, Н. С. Ростова // Зоол. журн. – 1983. – Т. 62, № 1. – С. 45-50.

44. Павлинов И. Я. Проблема вида в биологии – ещё один взгляд / И. Я. Павлинов // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2009. – Прил. 1. – С. 250-271.

45. Пантелеев П. А. Концепция подвида в систематике // Успехи современной биологии / П. А. Пантелеев. – 1992. – Т. 112, № 3. – С. 350-358.
46. Попов В. Н. О межвидовых различиях характера роста раковин наземных моллюсков рода *Brephulopsis* (Gastropoda, Buliminidae) Крыма / В. Н. Попов, С. С. Крамаренко // Вестн. зоол. – 1994. – Т. 28, № 4-5. – С. 3-7.
47. Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики / А. П. Расницын // Тр. Рус. энтомол. общ-ва. – 2002. – Т. 73. – С. 1-108.
48. Ситникова Т. Я. Правило Гауза и систематика байкальских гастропод / Т. Я. Ситникова // Моллюски: Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. Седьмое (XVI) совещание по изучению моллюсков: Сборник научных работ. – СПб, 2007. – С. 240-241.
49. Скарлато О. А. Морфология раковины и макроанатомия / О. А. Скарлато, Я. И. Старобогатов, П. И. Антонов // Методы исследования двустворчатых моллюсков. – Л., 1990. – С. 4-31.
50. Солдатенко Е. В. Онтогенез копулятивного аппарата у моллюсков рода *Segmentina* (Gastropoda: Pulmonata: Planorbidae) / Е. В. Солдатенко // Моллюски: Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. Седьмое (XVI) совещание по изучению моллюсков: Сборник научных работ. – СПб, 2007. – С. 246-248.
51. Стадниченко А. П. Прудовиковообразные (пузырчковые, катушковые, витушковые) / А. П. Стадниченко // Фауна Украины. – Т. 29, вып. 4 – Киев: Наукова думка, 1990. – 292 с.
52. Старобогатов Я. И. К построению системы пресноводных легочных моллюсков / Я. И. Старобогатов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1967. – Т. 42. – С. 280-304.
53. Старобогатов Я. И. Практические вопросы систематики и вопрос о критерии вида / Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1968. – Т. 47, № 6. – С. 875-886.
54. Старобогатов Я. И. О соотношении биологической и типологической концепций вида / Я. И. Старобогатов // Журн. общ. биол. – 1977. – Т. 38, № 2. – С. 157-166.
55. Старобогатов Я. И. Вид в теории и в природе // Современная систематика: методологические аспекты / Я. И. Старобогатов. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – С. 165-181.

56. Старобогатов Я. И. Моллюски / Я. И. Старобогатов, Л. А. Прозорова, В. В. Богатов, Е. М. Саенко // Цалолихин С.Я. (ред.). Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб: Наука, 2004. – Т.6. – С. 6-492.

57. Терентьев П. В. В защиту вида как конечного таксона / П. В. Терентьев // Зоол. журн. – 1968. – Т. 47, № 6. – С. 887-900.

58. Фридман В. С. Типологическая и биологическая концепция вида: поглощающий антагонизм или дополнительность? / В. С. Фридман // Современная систематика: методологические аспекты. – М.: Изд-во МГУ, 1996 – С. 183-212.

59. Черепанов В. В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных / В. В. Черепанов. – Новосибирск: Наука, 1986. – 240 с.

60. Чертопруд М. В. Экологические группировки пресноводных Gastropoda центра Европейской России: влияние типа водоема и субстрата М. В. Чертопруд, А. А. Удалов // Зоол. журн. – 1996. – Т. 75, вып. 5. – С. 664-676.

61. Эфрон Б. Нетрадиционные методы многомерного статистического анализа / Б. Эфрон. – Москва: Финансы и статистика, 1988. – 263 с.

62. Alonso M. R. The use of the computer-assisted measurements utility / M. R. Alonso, M. Nogales, M. Ibáñez // J. Conch. – 2006. – V. 39, No. 1. – P. 41-48.

63. Bohan D. A. Parametric intensity and the spatial arrangement of the terrestrial molluscs herbivores *Deroceras reticulatum* and *Arion intermedius* / D. A. Bohan, D. M. Glen, C. W. Wiltshire, L. Hughes // J. Anim. Ecol. – 2000a. – 69. – P. 1031-1046.

64. Bohan D. A. Spatial dynamics of predation by carabids beetles on slugs / D. A. Bohan, A. C. Bohan, D. M. Glen, W. O. C. Symondson, C. W. Wiltshire, L. Hughes // J. Anim. Ecol. – 2000b. – 69. – P. 367-379.

65. Bulmer M. Francis Galton: pioneer of heredity and biometry / M. Bulmer. – Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2003. – 357 p.

66. Cain A. J. The genus in evolutionary biology / A. J. Cain // Syst. Zool. – 1956. V. 5, № 3. – P. 97-109.

67. Carlsson R. Freshwater snail communities and lake classification. An example from the Åland Islands, southwestern Finland / R. Carlsson // Limnologia. – 2001. – V. 31. – P. 129-138.

68. Cracraft J. Species concepts and speciation analysis / J. Cracraft // Current Ornithology. – 1983. – V. 1. – P. 159-187.

69. Dayrat B. Towards integrative taxonomy / B. Dayrat // *Biol. J. Linn. Soc.* – 2005. – V. 85. – P. 407-415.
70. Diver C. Aspects of the study of variation in snails / C. Diver // *J. Conch.* – 1939. – V. 21, № 4-5. – P. 91-141.
71. Dubois A. The genus in zoology: A contribution to the theory of evolutionary systematics / A. Dubois // *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. (A).* – 1988. – V. 140. – P. 1-124.
72. Elliot J. M. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates / J. M. Elliot // *Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ.* – 1971. – V. 25. – P. 1-144.
73. Emberton K. C. Retraction / extension and measurement error in a land snail: effects on systematic characters / K. C. Emberton // *Malacologia.* – 1989. – V. 31, № 1. – P. 157-173.
74. Falniowski A. Two common European viviparid species hybridize. / A. Falniowski, A. Kozik, M. Szarowska // *Amer. Malac. Bull.* – 1993. – V. 10. – P. 161-164.
75. Fisher R. A. The use of multiple measurements in taxonomic problems / R. A. Fisher. // *Ann. Eugen.* – 1936. – V. 7. – P. 179-188.
76. Glöer P. Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas / P. Glöer // *Die Tierwelt Deutschlands.* – B. 73. – 327 S.
77. Glöer P. *Radix skutaris* n.sp., a new species from Montenegro (Gastropoda: Lymnaeidae) / P. Glöer, V. Pešić // *Mollusca (Dresden).* – 2008. – V. 26, № 1. – P. 83-88.
78. Guex J. A generalization of Cope's rule / J. Guex // *Bull. Soc. Geol. France.* – 2003. – V. 174, № 5. – P. 449-452.
79. Grossu A. V. *Gastropoda Romaniae. 2. Subclasa Pulmonata. I Ordo Basommatophora. II Ordo Stylommatophora. Superfamiiile: Succinacea, Cochlicopacea, Pupillacea* / A. V. Grossu. – București: Editura litera, 1987. – 443 p.
80. Hairston N. G. The interpretation of aggregation patterns / N. G. Hairston, R. Hill, U. Ritte. – In: Patil G. P., Pileou E. C., Waters W. E. (eds). *Statistical Ecology I: Spatial Patterns and Statistical Distributions*– Penn. State Univ. Press, 1971. – P. 331-356.
81. Helbig A. J. Guidelines for assigning species rank / A. J. Helbig, A. G. Knox, D. T. Parkin, G. Sangster, M. Collinson // *Ibis.* – 2002. – V. 144. – P. 518-525.
82. Hey J. On the failure of modern species concepts / J. Hey // *Trends Ecol. Evol.* – 2006. – V. 21, № 8. – P. 447-450.
83. Hey J., Waples R. S., Arnold M. L., Butlin R. K., Harrison R. G. Understanding and confronting species uncertainty in biology and conser-

vation / J. Hey, R. S. Waples, M. L. Arnold, R. K. Butlin, R. G. Harrison // Trends Ecol. Evol. – 2003. – V. 18, № 11. – P. 597-603.

84. Hubendick B. Viewpoints on species discrimination with special attention to medically important snails / B. Hubendick // Proc. Malac. Soc. Lond. – 1954. – V. 31. – P. 6-11.

85. Hubendick B. Phylogeny in the Planorbidae / B. Hubendick // Trans. Zool. Soc. London. – 1955. – V. 28. – P. 453-542.

86. Hurlbert S. H. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments / B. Hubendick // Ecol. Monogr. – 1984. – V. 54, № 2. P. 187-211.

87. Hutchinson J. M. C. Stabilizing selection in Weldon's snails: a reappraisal / J. M. C. Hutchinson // Heredity. – 1990. – V. 64. – P. 113-120.

88. Ives A. R. Aggregation and a coexistence of competitors / A. R. Ives // Ann. Zool. Fennici. – 1988. – V. 25. – P. 75-88.

89. Ives A. R. Aggregation and coexistence in a carrion fly community / A. R. Ives // Ecological Monographs. – 1991. – V. 61, № 1. – P. 75-94.

90. Iwao S. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations / S. Iwao // Res. Populat. Ecol. – 1968. – V. 10, № 1. – P. 1-20.

91. Jennings J. H. Species hybrids in the laboratory but not in nature: A reanalysis of premating isolation between *Drosophila arizonae* and *D. mojavensis* / J. H. Jennings, W. J. Etges // Evolution. – 2009. – V. 64, № 2. – P. 587-498.

92. Johnson M. S. *Nodilittorina nodosa* (Gray, 1839) is a plastic morphotype of *Nodilittorina australis* (Gray, 1826) / M. S. Johnson, R. Black // J. Moll. Stud. – 1999. – V. 65. – P. 111-119.

93. Lazutkina E. A. On the taxonomic state of *Bithynia troschelii* var. *sibirica* Westerlund, 1886, a Siberian endemic bithyniid snail (Gastropoda: Bithyniidae) / E. A. Lazutkina, N. I. Andreyev, S. I. Andreyeva, P. Glöer, M. V. Vinarski // Mollusca (Dresden). – 2009. – V. 27, № 2. – P. 113-122.

94. Lloyd M. Mean crowding / M. Lloyd // J. Anim. Ecol. – 1967. – V. 36. – P. 1-30.

95. Mallet J. A species definition for the modern synthesis / J. Mallet // Trends Ecol. Evol. – 1995. – Vol. 10. – P. 294-299.

96. Matheron G. The theory of regionalized variables and its applications / G. Matheron // Les Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique. – Paris. – 1971. – Fasc. 5. – 212 p.

97. Maximova N.V. Size, age and sex ratio in *Maackia herderiana* (Gerstfeldt, 1859) (Gastropoda: Caenogastropoda: Baicaliidae) from South

Baikal Lake / N.V. Maximova, T.Y. Sitnikova // *Ruthenica* – 2006. – V. 16, № 1-2. – P. 97-104.

98. Meier-Brook C. Artaufassungen in Bereich der limnischen Mollusken und ihr Wahd im 20 Jahrhundert / C. Meier-Brook // *Arch. Mollusk.* – 1993. – Bd. 122. – S. 133-147.

99. Minton R. L. Evidence of sexual shape dimorphism in *Viviparus* / R. L. Minton, L. L. Wang // *J. Moll. Stud.* – 2011. – V. 77. – P. 315-317.

100. Mishler B. D. Getting rid of species? / B. D. Mishler // *Species. New interdisciplinary essays.* – Cambridge (MA): MIT Press, 1999. – P. 307-315.

101. Moder K. Optimal species distinction by discriminant analysis: comparing established methods of character selection with a combination procedure using ant morphometrics as a case study / K. Moder, B. C. Schlick-Steiner, F. M. Steiner, S. Cremer, E. Christian, B. Seifert // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* – 2007. – V. 45, № 1. – P. 82-87.

102. Morisita M. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns / M. Morisita // *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.* – 1959. – Ser. E 2. – P.215-235.

103. Morisita M. Id-index, a measure of dispersion of individuals / M. Morisita // *Res. Popul. Ecol.* – 1962. – V. 4. – P.1-7.

104. Perry J. Spatial analysis by distance indices / J. Perry // *J. Anim. Ecol.* – 1995. – 64. – P. 303-314.

105. Pfenninger M. Comparing the efficacy of morphological and DNA-based taxonomy in the freshwater gastropod genus *Radix* (Basommatophora, Pulmonata) / M. Pfenninger, M. Cordellier, B. Streit // *BMC Evolutionary Biology.* – 2006. – V. 6. – No. 100 (URL: <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/6/100>)

106. Puslednik L. Examining the phylogeny of the Australasian Lymnaeidae (Heterobranchia: Pulmonata: Gastropoda) using mitochondrial, nuclear and morphological markers / L. Puslednik, W. F. Ponder, M. Downton, A. R. Davis // *Mol. Phylog. Evol.* – 2009. – V. 52, № 3. – P. 643-659.

107. Raup D. M. Geometric analysis of shell coiling: General problems / D. M. Raup // *J. Paleont.* – 1966. – V. 40, No. 5. – P. 1178-1190.

108. Sites J. W. Operational criteria for delimiting species / J. W. Sites, J. C. Marshall // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* – 2004. – V. 35. – P. 199-227.

109. Sorensen R. E., Minchella D. J. Snail-trematode life history interactions: past trends and future directions / R. E. Sorensen, D. J. Minchella // *Parasitology.* – 2001. – V. 123. – S1-18.

110. Soutwood T. R. E. Ecological methods: Third edition / T. R. E. Soutwood, P. A. Henderson. – Blackwell Science Ltd., 2000 – 575 p.

111. Stiglingh J. R. Contributions to the morphology of *Bulinus tropicus* (Gastropoda: Basommatophora: Planorbidae) / J. R. Stiglingh, J. A. van Eeden, P. A. J. Ryke // *Malacologia*. – 1962. – V. 1, № 1. – P. 73-114.

112. Streit B. Natural hybridization in freshwater animals: Ecological implications and molecular approaches / B. Streit, T. Städler, K. Schwenk, A. Ender, K. Kuhn, B. Schierwater // *Naturwissenschaften*. 1994. – V. 81. – P. 65-73.

113. Taylor L. R. Aggregation, variance and the mean / L. R. Taylor // *Nature* (London). – 1961. – V. 189. – P. 732-735.

114. Van Stone J. H. Note on the embryonic shell of *Planorbis* / J. H. Van Stone // *Proc. Malac. Soc. London*. – 1903. – V. 5. – P. 344.

115. Vinarski M. V. The “index of the copulatory apparatus” and its application to the systematics of freshwater pulmonates (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) / M. V. Vinarski // *Zoosystematica Rossica*. – 2011. – V. 20, № 1. – P. 11-27.

116. Vinarski M. V. 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) / M. V. Vinarski, P. Glöer // *Arch. Mollusk*. – 2009. – Bd. 138, № 2. – P. 123-136.

117. Vinarski M. The taxonomic status and phylogenetic relationships of the genus *Aenigmomphiscola* Kruglov and Starobogatov, 1981 (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae) / M. Vinarski, K. Schniebl., P. Glöer, A. Hundsdoerfer // *J. Nat. Hist*. – 2011. – V. 45. – № 33-34. – P. 2049-2068.

118. Weldon W. F. R. A first study of natural selection in *Clausilia laminata* (Montagu) / W. F. R. Weldon // *Biometrika*. – V. 1. – P. 109-124.

119. Wilkins J. S. Defining species: a sourcebook from antiquity to today / J. S. Wilkins – New York etc: Peter Lang, 2009. – 224 p.

120. Wilson E. O., Brown W. L. The subspecies concept and its taxonomic application / E. O. Wilson, W. L. Brown // *Syst. Zool*. – 1953. – V. 2, № 3. – P. 97-111.