

Сверлова Н.В. Проблемы экологической интерпретации результатов конхиометрических исследований городских популяций наземных моллюсков на примере *Helix pomatia* // Фальцфейнівські читання: Зб. наук. праць. – Херсон: Terra, 2005. – Т. 2. – С. 120-125.

УДК 594.38

Н. В. Сверлова

**ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ИНТЕРПРЕТАЦИИ РЕЗУЛЬТАТОВ
КОНХИОМЕТРИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ
НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ НА ПРИМЕРЕ *HELIX POMATIA***

Ключевые слова: наземные моллюски, биометрия, урбанизация, *Helix pomatia*.
Key words: land snails, biometry, urbanisation, *Helix pomatia*.

Введение

В последнее время в отечественной литературе появился ряд сообщений о влиянии урбанизации и связанных с ней антропогенных факторов на конхологические параметры виноградной улитки *Helix pomatia* L. [6], а также других представителей семейства Helicidae [4, 5]. При этом чаще всего констатировалось уменьшение общих размеров раковины при некотором увеличении внутривидовой изменчивости исследованных признаков [5, 6], что интерпретировалось исключительно как результат воздействия на моллюсков «относительно малоблагоприятных условий существования в урбанизированном ландшафте» [6]. В то же время все исследованные виды проявляют значительную склонность к синантропизации и часто образуют многочисленные колонии именно в городских и других антропогенно трансформированных биотопах.

Кроме того, на размеры и форму раковин наземных моллюсков может оказывать значительное воздействие целый комплекс абиотических (прежде всего микроклиматических) и биотических (в первую очередь – характер растительности) факторов, не всегда зависящих от уровня антропогенной нагрузки и практически полностью проигнорированных в упомянутых выше публикациях. Учитывая также ограниченное количество исследованных популяций, выводы Л. Н. Хлус и соавторов нельзя считать окончательными, что будет продемонстрировано в данной работе на примере *H. pomatia*.

Несмотря на возрастающую популярность конхиометрических исследований, возможности биоиндикационного использования их результатов до сих пор остаются спорными [1, 2, 13]. Это вызвало необходимость

рассмотреть также некоторые теоретические и практические проблемы корректной экологической интерпретации результатов конхиометрических исследований.

Материал и методы

В июле-августе 2004 г. в парковых биотопах Львова были собраны 4 выборки живых половозрелых особей *N. pomatia*. Участки сбора характеризовались высокой популяционной плотностью моллюсков, присутствием древесно-кустарниковой растительности, что обуславливало значительную затененность биотопов, существенной рекреационной нагрузкой, а их длина не превышала 100 м.

Выборка № 1 – парк «Железная Вода» в южной части города, созданный на основе бывшего лесного (букового) массива. Моллюски населяли склоны оврага и берега протекающего по нему ручья. Возле места сбора – улица с интенсивным движением транспорта.

Выборка № 2 – парк «Высокий Замок» недалеко от центра города. Склон горы южной экспозиции. Древесные насаждения искусственного происхождения, достаточно разреженные.

Выборка № 3 – г. Песковая на западной окраине регионального ландшафтного парка «Знесиння», около 500 м от выборки № 2. Узкая полоса древесно-кустарниковой растительности в нижней части склона северо-восточной экспозиции.

Выборка № 4 – г. Хомец на восточной окраине парка «Знесиння», недалеко от восточной окраины города и около 2 км от выборки № 3. Узкая полоса древесно-кустарниковой растительности между открытым ксеротермным склоном южной экспозиции, ручьем, сильно загрязненным бытовыми стоками, и самовольно захваченными участками, используемыми под огороды.

Раковины вываривались в кипятке и высушивались. С помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм измерялись высота раковины (ВР), ее большой (БД) и малый (МД) диаметры, высота (ВУ) и ширина (ШУ) устья. ВР, БД, ВУ и ШУ измерялись при стандартном, или прямом положении раковины [7, 11]. МД измерялся приблизительно за 0,3 оборота до устья. Отмечалось также количество оборотов (КО) с точностью до 0,05 оборота. Используемый в данной работе метод подсчета КО [11] дает результаты, приблизительно на 0,25 оборота превышающие данные, полученные другим достаточно широко используемым методом [14]. С помощью окулярной линейки на микроскопе МБС-2 измерялся диаметр первого (Д1) и второго (Д2) оборотов с точностью до 0,1 мм. Хорошо просушенные раковины взвешивались с точностью до 10 мг.

Для измерений использовали только раковины с полностью сформированным устьем и без существенных повреждений на любой стадии формирования раковины, которые могут влиять на ее конечные размеры и форму [2]. Для сравнения были использованы данные измерений ВР, БД, МД, ВУ, ШУ и КО на 28 раковинах *H. pomatia* из коллекции Государственного природоведческого музея НАН Украины [3, 9], собранных во второй половине XIX – начале XX века во Львове или ближайших окрестностях [3, 8]. Эти материалы были объединены в сборную выборку № 5.

На основании следующих формул были рассчитаны приблизительные объем раковины (V_p) и площадь устья (S_y):

$$V_p = (ВР * БД^2) / 2;$$

$$S_y = (3,14 * ВУ * ШУ) / 4.$$

Для всех измеренных или высчитанных параметров, а также их соотношений (таблица) рассчитаны среднее арифметическое (M) и его ошибка (m), среднее квадратичное отклонение, коэффициент вариации (C_v). Все данные обработаны при помощи электронных таблиц Excel.

Результаты и обсуждение

Как видно из таблицы, исследованные городские выборки *H. pomatia* (№№ 1–4) достоверно отличаются друг от друга почти по всем основным линейным параметрам (ВР, БД, МД, ВУ, ШУ) и по зависящим от общих размеров раковины расчетным индексам (V_p , S_y , V_p/S_y). При этом наибольшие размеры имеют раковины из более влажных биотопов (выборки № 1 и № 4). Минимальные размеры, наоборот, характерны для моллюсков, населяющих относительно сухой и хорошо прогреваемый склон южной экспозиции (выборка № 2). Увеличение размеров раковины в более влажных условиях обитания вообще можно считать характерным для наземных моллюсков [12], причем городские популяции не являются исключением [1].

Особенно показательны достоверные отличия выборок № 2 и № 3, собранных на склонах двух соседних гор на расстоянии всего около 500 м друг от друга и представленных, очевидно, потомками ранее единой популяции. При общем сходстве в характере растительности, крутизне склонов и уровне рекреационной нагрузки имеются микроклиматические отличия, вызванные преимущественно различной экспозицией склонов. Уменьшение общих размеров раковины на южном склоне происходит при практически неизменном среднем количестве оборотов и стабильности таких морфологических индексов, как ВР/БД, МД/БД, ВУ/ВР, ВУ/ШУ (таблица). Для выборки № 2 характерно также некоторое увеличение изменчивости основных линейных параметров раковины, достигающее, однако, значимого уровня только для ШУ.

Вполне вероятно, что уменьшение общих размеров раковины и увеличение изменчивости измеренных конхологических параметров в Черновцах [6] было вызвано не столько уровнем антропогенной нагрузки, сколько микроклиматическими особенностями исследованного городского биотопа, представляющего собой «крутой склон, заросший древесной и кустарниковой растительностью». Характерно, что в качестве контроля был выбран влажный лесной биотоп в 15 км от Черновцов.

Средние значения ВР и БД в Черновцах уменьшались от 43,03 и 42,27 мм в природном до 37,07 и 36,62 мм в городском биотопе [6]. Во Львове те же параметры изменялись от 42,92 и 41,85 мм до 37,02 и 35,41 мм даже в городских биотопах. Поскольку при проведении конхиометрических исследований *H. pomatia* в Черновцах и во Львове имелись отличия в методике измерения МД, ВУ и ШУ, сравнение этих параметров, а также всех зависящих от них индексов представляется не целесообразным.

Если рассчитать среднее значение C_v для 5 основных линейных параметров раковины в каждой выборке, то для Львова оно находится на уровне 5–6%. Это меньше соответствующего среднего значения C_v не только в исследованной городской популяции *H. pomatia* в Черновцах (10,2%), но и в контрольной природной популяции вида в их окрестностях (8,0%). Таким образом, городские популяции модельного вида не обязательно характеризуются повышенной изменчивостью конхологических параметров. В то же время уровень изменчивости этих параметров может зависеть от размеров пробных участков, которые четко фиксировались только во Львове.

Вместе с размерами раковины в зависимости от условий увлажнения биотопа изменяется и ее форма. Это касается прежде всего относительных размеров устья. Поскольку отношение ШУ/БД у *H. pomatia* является, очевидно, достаточно строго фиксированным (таблица), уменьшение относительных размеров устья в более сухих биотопах происходит за счет его относительной высоты. Средние значения ВУ/ВР в исследованных выборках изменялись от 0,718 до 0,684. Соответственно изменялась и форма устья (ВУ/ШУ).

Наиболее изменчивым из исследованных признаков является масса раковины W (таблица), зависящая не только от размеров раковины, но и от толщины раковинных стенок. Последние могут, очевидно, значительно утолщаться и после достижения моллюском половой зрелости, т.е. при полностью сформированном устье. В то же время среднее значение W/V_p остается практически неизменным в выборках №№ 2–4, собранных в биотопах с избытком карбоната кальция в почве, и несколько уменьшается в выборке № 1. Не следует, однако, забывать о том, что толщина раковинных стенок у *H. pomatia* является в значительной степени наследуемым признаком и может

быть адаптивно связана также с влажностью заселенных моллюсками биотопов [17].

Некоторые трудности в экологической интерпретации результатов конхиометрических исследований популяций *H. pomatia* теоретически могут заключаться и в том, что у этого вида рост раковины полностью не прекращается даже после достижения моллюском половой зрелости [10, 16]. Ежегодный прирост раковины после наступления половой зрелости может составлять около 1/8 оборота [16]. В неволе отдельные экземпляры могут доживать до 10 и более лет, достигая при этом аномально больших размеров [10, 16]. В то же время в природных условиях моллюски, очевидно, редко живут дольше 5 лет [15] при достижении половой зрелости на третьем или даже четвертом году жизни [10, 15, 16].

Кроме того, если бы увеличение средних размеров раковины в отдельных исследованных популяциях было связано с увеличением средней продолжительности жизни моллюсков в более благоприятных условиях обитания, это сопровождалось бы увеличением количества оборотов. Зафиксированные же в действительности незначительные отличия в средних значениях КО (таблица) не могут вызвать столь существенных отличий в конечных размерах раковин.

Более мелкие размеры раковин в отдельных популяциях наземных моллюсков часто механически рассматривают исключительно как результат угнетения ростовых процессов в менее благоприятных условиях обитания. В то же время это не всегда правомерно, особенно если такие популяции на протяжении ряда лет характеризуются достаточно высокой популяционной плотностью (выборка № 2). В настоящее время можно считать доказанным, что межпопуляционная изменчивость размеров раковины у наземных моллюсков имеет достаточно высокий уровень наследуемости, который может составлять 50-70% [12]. Поэтому снижение средних размеров раковины может быть также результатом естественного отбора в условиях конкретного биотопа.

Размеры раковины взрослого моллюска зависят от количества оборотов, скорости их расширения, а также начальных размеров оборотов [12]. При этом первые две составляющие являются, очевидно, результатом взаимодействия генетических факторов и воздействия условий внешней среды. В то же время первый и в значительной мере второй оборот формируются еще у эмбриональной раковины [10, 15, 16]. Таким образом, размеры начальных оборотов и начальная скорость расширения оборотов (выраженная отношением D_1/D_2) являются в большей степени врожденными признаками.

При сравнении выборок № 2 и № 3, наиболее сходных по форме раковины и, очевидно, наиболее близких генетически (см. выше), видно, что средние размеры раковин достоверно отличаются уже на стадии первого (D_1) и второго

(Д2) оборотов (таблица). Причем на стадии второго оборота отличия между выборками несколько увеличиваются из-за меньшей начальной скорости расширения оборотов в выборке № 2. Некоторые отличия в скорости расширения оборотов должны сохраняться и в последующем, поскольку среднее значение Д1 составляет в выборке № 2 приблизительно 96% от такового в выборке № 3, а для Д2 и МД эти значения последовательно уменьшаются до 94 и 92%. В то же время к концу последнего оборота скорость расширения становится практически одинаковой, о чем свидетельствуют значения МД/БД. Для выборки № 1 характерны относительно небольшие средние размеры начальных оборотов, но максимальная скорость расширения оборотов на всех стадиях формирования раковины. Последняя проявляется в минимальных значениях индексов Д1/Д2, МД/БД.

Отрицательного влияния урбанизации на конхологические параметры *H. pomatia* не подтверждает и сравнение современных данных с материалами, собранными на городской или пригородной территории около 100 и более лет назад (сборная выборка № 5). Хотя точные места сбора моллюсков в большинстве случаев неизвестны [3], исследованные раковины были собраны преимущественно Й. Бонковским в конце XIX в. в ближайших окрестностях или на окраинах тогдашнего Львова [8], значительная часть которых трансформирована теперь в парковые и другие городские биотопы. Сборный характер выборки обуславливает несколько более высокую изменчивость измеренных линейных параметров и расчетных индексов. Средние же значения ВР, БД, МД, ВУ и ШУ занимают промежуточное положение среди исследованных современных выборок. Наиболее же близка к сборной выборке № 5 выборка № 4 (таблица). У раковины, собранной в 1919 г. на г. Песковой, отклонения ВР, БД, ВР/БД, V_p/S_y от среднего значения этих же параметров в выборке № 3 находятся в пределах ошибки среднего арифметического (m), для остальных измеренных или рассчитанных величин – в пределах среднего квадратичного отклонения.

Выводы

Таким образом, проведенные исследования не подтвердили отрицательного влияния урбанизации на конхологические параметры *H. pomatia*, описанного предыдущими исследователями. Средние размеры раковин модельного вида во Львове остаются относительно стабильными на протяжении 100 и более лет, несмотря на интенсивное развитие города и возрастающую антропогенную нагрузку на биотопы.

В то же время микроклиматические отличия заселенных моллюсками городских биотопов во Львове оказывают существенное влияние не только на

общие размеры, но и на форму раковины. Поэтому при сравнении городских и природных популяций необходимо выбирать биотопы со сходными абиотическими и биотическими условиями.

Уменьшение средних размеров раковины в отдельных популяциях проявляется уже на стадии начальных (эмбриональных) оборотов. Поэтому его, очевидно, нельзя рассматривать только с точки зрения угнетения ростовых процессов в менее благоприятных условиях обитания.

1. Сверлова Н.В. Изменчивость раковины *Laciniaria plicata* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) в условиях города // Вестн. зоологии. – 2000. – Отд. вып. № 14, ч. 2. – С. 22-25.
2. Сверлова Н.В. Изменчивость конхологических параметров в городских колониях *Serpea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) // Эколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища: Зб. наук. праць. – Житомир: Волинь, 2004. – С. 168-171.
3. Сверлова Н.В. Наземні молюски. – Львів, 2004. – 200 с. (Наукові колекції Державного природознавчого музею; Вип. 1).
4. Хлус Л.М. Мінливість конхологічних параметрів *Helix lutescens* передгір'я Карпат залежно від ступеня урбанізації території // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. – Львів, 2003. – Т. 18. – С. 147-150.
5. Хлус Л.М., Хлус К.М. Морфологічні параметри *Eobania vermiculata* Mull. (Gastropoda, Helicidae) як індикатор рекреаційного навантаження на екосистеми південного сходу Кримського півострова // Матер. конф. “Національні природні парки: проблеми становлення і розвитку”. – Яремче, 2000. – С. 338-341.
6. Хлус Л.М., Хлус К.М., Грицюк С.Б. Мінливість конхологічних ознак *Helix pomatia* L. у зв'язку з рівнем антропогенного навантаження // Наук. вісн. Ужгор. нац. ун-ту. Серія: Біологія. – 2001. – № 10. – С. 90-93.
7. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. – Л.: Наука, 1978. – 384 с. (Фауна СССР. Моллюски; Т. 3, вып. 6. Нов. сер., № 117).
8. Bakowski J. Mieczaki z okolicy Lwowa, Grodka i Szczerca // Spraw. Kom. Fizyograf. – Krakow, 1882. – Т. 16. – S. 56-63.
9. Bakowski J. Mieczaki (Mollusca) – Lwow: Wyd-wo Muzeum im. Dzieduszyckich, 1891. – 264 s.
10. Fromming E. Biologie der mitteleuropaischen Landgastropoden. – Berlin: Duncker & Humblot, 1954. – 404 S.
11. Gloer P., Meier-Brook C. Susswassermollusken. Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland. – 12. Aufl. – Neustadt, 1998. – 136 S.

12. Goodfriend G.A. Variation in land-snails shell form and size its causes: a review // Syst.Zool. – 1986. – Vol. 35. – P. 204-223.
13. Jacob U. Eignen sich terrestrische Gastropoden als Bioindikatoren für die Belastung der Atmosphäre in Siedlungs- und Industrieballungsgebieten? // Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math.-naturwiss. R. – 1980. – B. 29, H. 6. – S. 598-606.
14. Kerney M.P., Cameron R.A.D., Jungbluth J.H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. – Hamburg; Berlin: Parey, 1983. – 384 s.
15. Kiliyas R. Die Weinbergschnecke. Über Leben und Nutzung von *Helix pomatia*. – 2. Aufl. – Magdeburg: Westarp-Wissenschaften, 1995. – 116 S. (Die Neue Brehm-Bucherei; B. 563).
16. Meisenheimer J. Die Weinbergschnecke *Helix pomatia* L. – Leipzig, 1912. – 140 S. (Monographien einheimischer Tiere; B. 4).
17. Pollard E. Differences in shell thickness in adult *Helix pomatia* L. from a number of localities in southern England // Oecologia. – 1975. – Vol. 21. – P. 85-92.

Problems of the ecological interpretation of the results of the conchometrical investigations of the urban populations of the land molluscs on example of *Helix pomatia*

N. V. Sverlova

The considerable variability of the shell size and shell form in the urban populations of *H. pomatia* was demonstrated. In more dry conditions total sizes of the shells are decreased, the variability of basic linear parameters is insignificant increased, the relative height of the aperture is decreased and the aperture form is changed. The decreasing of the shell size can be displayed already on the stage of initial (embryonic) whorls and it is not connected with the decreasing of the average whorl number. For last 100 years the decreasing of the average shell size of *H. pomatia* in Lvov has not taken place. The conducted investigations do not confirm the negative influence of the urbanisation on the shell size of *H. pomatia*.

Таблица

Результаты конхиометрических исследований *H. pomatia* во Львове

Параметр, индекс	Min	Max	M ± m	Cv, %	Достоверность отличия	
					по среднему	по изменчивости
Выборка № 1 (N = 31)						
ВР, мм	38,0	48,1	42,92±0,377	4,9	2*, 3*, 5	5*
БД, мм	38,4	46,1	41,85±0,353	4,7	2*, 3*, 4*, 5	5
МД, мм	32,7	39,7	35,82±0,317	4,9	2*, 3*, 4	5
ВУ, мм	27,0	34,3	30,81±0,268	4,8	2*, 3*, 4, 5*	5*
ШУ, мм	23,8	29,5	26,08±0,261	5,6	2*, 3*, 4, 5	5*
КО	4,20	5,05	4,66±0,036	4,3	2, 5	2, 3
Д1, мм	2,7	4,8	3,28±0,080	13,6	3	2
Д2, мм	6,4	10,5	7,73±0,156	11,3	–	2, 3, 4
ВР/БД	0,948	1,164	1,026±0,0077	4,2	2, 3*, 4	–
МД/БД	0,820	0,896	0,856±0,0034	2,2	2*, 3*	5*
ВУ/ВР	0,673	0,776	0,718±0,0048	3,7	2*, 3*	5
ШУ/БД	0,603	0,652	0,623±0,0024	2,1	–	5
ВУ/ШУ	1,125	1,267	1,182±0,0070	3,3	2*, 3*	–
Д1/Д2	0,392	0,457	0,423±0,0036	4,8	2*, 3*, 4*	–
W, г	3,68	6,25	4,93±0,129	14,6	2*, 3*	–
Vp, см ³	28,46	50,15	37,77±0,893	13,2	2*, 3*, 4, 5	5
Sy, см ²	5,09	7,94	6,32±0,114	10,0	2*, 3*, 4, 5	5*
Vp/Sy, см	5,51	6,48	5,96±0,055	5,1	2*, 3*	–
W/Vp, г/см ³	0,112	0,168	0,131±0,0030	12,9	2*, 3*, 4*	2*
Выборка № 2 (N = 64)						
ВР, мм	32,6	41,9	37,02±0,264	5,7	1*, 3*, 4*, 5*	5*
БД, мм	31,6	39,8	35,41±0,270	6,1	1*, 3*, 4*, 5*	5
МД, мм	27,4	34,5	30,78±0,209	5,4	1*, 3*, 4*, 5*	5*
ВУ, мм	22,7	28,9	25,49±0,204	6,4	1*, 3*, 4*, 5*	5*
ШУ, мм	19,6	25,8	22,14±0,195	7,0	1*, 3*, 4*, 5*	3, 5*
КО	4,15	4,80	4,56±0,018	3,2	1, 4	1
Д1, мм	2,7	4,3	3,36±0,040	9,4	3*	1
Д2, мм	6,3	9,2	7,56±0,080	8,5	3*	1
ВР/БД	0,963	1,133	1,047±0,0052	4,0	1, 5	5
МД/БД	0,827	0,903	0,870±0,0022	2,0	1*, 4*	5*
ВУ/ВР	0,642	0,747	0,689±0,0033	3,8	1*, 4*, 5	5
ШУ/БД	0,586	0,657	0,625±0,0019	2,5	–	5
ВУ/ШУ	1,086	1,216	0,152±0,0039	2,7	1*, 4*, 5	3*, 4
Д1/Д2	0,375	0,494	0,445±0,0029	5,1	1*, 3	–

W, г	1,92	6,05	3,44±0,100	23,2	1*, 3*, 4*	–
Vp, см ³	16,97	31,44	23,42±0,496	17,0	1*, 3*, 4*, 5*	5*
Sy, см ²	3,51	5,69	4,45±0,073	13,2	1*, 3*, 4*, 5*	5*
Vp/Sy, см	4,39	6,03	5,25±0,042	6,4	1*, 3*, 4*, 5*	–
W/Vp, г/см ³	0,103	0,219	0,148±0,0035	18,7	1*	1*, 3*, 4*
Выборка № 3 (N = 95)						
BP, мм	35,8	44,6	40,57±0,207	5,0	1*, 2*, 4*	5*
БД, мм	33,2	42,6	38,33±0,188	4,8	1*, 2*, 4*, 5*	5*
МД, мм	29,5	36,8	33,34±0,162	4,7	1*, 2*, 4*, 5*	5*
ВУ, мм	21,7	31,3	27,76±0,168	5,9	1*, 2*, 4*, 5*	5*
ШУ, мм	20,3	27,2	23,97±0,132	5,4	1*, 2*, 4*, 5	2, 5*
КО	4,25	4,90	4,59±0,016	3,4	–	1
Д1, мм	2,8	4,4	3,50±0,036	10,1	1, 2*	–
Д2, мм	6,6	9,7	8,02±0,069	8,4	2*, 4*	1
BP/БД	0,947	1,173	1,059±0,0042	3,9	1*, 5*	5*
МД/БД	0,810	0,907	0,870±0,0017	1,9	1*, 4*	5*
ВУ/BP	0,559	0,758	0,684±0,0029	4,1	1*, 4*, 5*	5
ШУ/БД	0,584	0,657	0,625±0,0016	2,6	–	–
ВУ/ШУ	0,923	1,249	1,159±0,0047	3,9	1*, 4*	2*
Д1/Д2	0,376	0,483	0,437±0,0021	4,8	1*, 2, 4	–
W, г	3,12	7,17	4,42±0,076	16,7	1*, 2*, 4*	–
Vp, см ³	20,67	39,81	29,97±0,413	13,4	1*, 2*, 4*, 5*	5*
Sy, см ²	3,79	6,68	5,23±0,057	10,5	1*, 2*, 4*, 5	5*
Vp/Sy, см	5,02	6,76	5,72±0,038	6,5	1*, 2*, 4, 5	–
W/Vp, г/см ³	0,115	0,222	0,148±0,0019	12,4	1*	2*
Выборка № 4 (N = 61)						
BP, мм	38,5	46,8	42,50±0,256	4,7	2*, 3*, 5	5*
БД, мм	37,9	45,1	40,66±0,245	4,7	1*, 2*, 3*	5*
МД, мм	32,4	37,5	34,98±0,200	4,5	1, 2*, 3*	5*
ВУ, мм	26,9	33,8	30,12±0,205	5,3	1, 2*, 3*	5*
ШУ, мм	24,0	27,1	25,43±0,183	5,6	1, 2*, 3*	5*
КО	4,10	5,00	4,63±0,021	3,6	2, 5	–
Д1, мм	2,5	4,4	3,42±0,046	10,6	–	–
Д2, мм	6,7	9,7	7,69±0,085	8,6	3*	1
BP/БД	0,964	1,150	1,046±0,0058	4,3	1, 5	–
МД/БД	0,814	0,895	0,861±0,0022	2,0	2*, 3*	5*
ВУ/BP	0,631	0,768	0,709±0,0033	3,6	2*, 3*	5
ШУ/БД	0,599	0,687	0,625±0,0022	2,7	–	–
ВУ/ШУ	1,112	1,318	1,185±0,0051	3,4	2*, 3*	2
Д1/Д2	0,362	0,507	0,445±0,0032	5,6	1*, 3	–
W, г	3,50	8,09	5,15±0,109	16,5	2*, 3*	–
Vp, см ³	28,68	45,66	35,29±0,584	12,9	1, 2*, 3*	5*
Sy, см ²	5,07	7,33	6,03±0,081	10,5	1, 2*, 3*	5*
Vp/Sy, см	4,75	6,64	5,85±0,044	5,8	2*, 3	–
W/Vp, г/см ³	0,118	0,230	0,146±0,0025	13,3	1*	2*

Сборная выборка № 5 (N = 28)						
ВР, мм	31,5	46,5	41,16±0,619	8,0	1, 2*, 4	1*, 2*, 3*, 4*
БД, мм	33,9	46,3	40,36±0,537	7,0	1, 2*, 3*	1, 2, 3*, 4*
МД, мм	29,1	39,3	34,70±0,485	7,4	2*, 3*	1, 2*, 3*, 4*
ВУ, мм	24,9	34,6	29,14±0,478	8,7	1*, 2*, 3*	1*, 2*, 3*, 4*
ШУ, мм	20,9	30,7	24,95±0,441	9,3	1, 2*, 3	1*, 2*, 3*, 4*
КО	4,20	4,95	4,54±0,035	4,1	1, 4	–
ВР/БД	0,829	1,179	1,021±0,0110	5,7	2, 3*, 4	2, 3*
МД/БД	0,745	0,990	0,860±0,0070	4,3	–	1*, 2*, 3*, 4*
ВУ/ВР	0,646	0,813	0,709±0,0070	5,2	2, 3*	1, 2, 3, 4
ШУ/БД	0,582	0,665	0,618±0,0038	3,2	–	1, 2
ВУ/ШУ	1,089	1,234	1,169±0,0067	3,0	2	–
Vp, см ³	20,23	49,63	33,95±1,339	20,9	1, 2*, 3*	1, 2*, 3*, 4*
Sy, см ²	4,08	8,34	5,75±0,197	18,1	1, 2*, 3	1*, 2*, 3*, 4*
Vp/Sy, см	4,95	6,49	5,88±0,067	6,0	2*, 3	–
Изменчивость среднепопуляционных значений (для выборок №№ 1 – 4)						
ВР, мм	37,02	42,92	40,75±1,345	6,6		
БД, мм	35,41	41,85	39,06±1,420	7,3		
МД, мм	30,78	35,82	33,73±1,110	6,6		
ВУ, мм	25,49	30,81	28,54±1,210	8,5		
ШУ, мм	22,14	26,08	24,40±0,874	7,2		
КО	4,56	4,66	4,61±0,022	0,9		
Д1, мм	3,28	3,50	3,39±0,046	2,7		
Д2, мм	7,56	8,02	7,75±0,097	2,5		
ВР/БД	1,026	1,059	1,045±0,0068	1,3		
МД/БД	0,856	0,870	0,864±0,0035	0,8		
ВУ/ВР	0,684	0,718	0,700±0,0081	2,3		
ШУ/БД	0,623	0,625	0,625±0,0005	0,2		
ВУ/ШУ	1,152	1,185	1,170±0,0082	1,4		
Д1/Д2	0,423	0,445	0,438±0,0052	2,4		
W, г	3,44	5,15	4,48±0,380	17,0		
Vp, см ³	23,42	37,77	31,61±3,179	20,1		
Sy, см ²	4,45	6,32	5,51±0,421	15,3		
Vp/Sy, см	5,25	5,96	5,69±0,156	5,5		
W/Vp, г/см ³	0,131	0,148	0,143±0,0041	5,7		

Примечания: N – количество экземпляров, W – масса раковины, остальные обозначения см. в методике. В двух последних графах указаны номера выборок, достоверно отличающихся при $\alpha=0,05$ (без звездочки) или при $\alpha=0,01$ (со звездочкой).