

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *HELIX LUTESCENS* С ПРИМЕНЕНИЕМ ФАКТОРНОГО АНАЛИЗА

Л.М. Хлус¹, К.М. Хлус²

¹ Черновицкий национальный университет им. Ю. Федьковича

Украина, 58012, Черновцы, Коцюбинского, 2

² НИИ медико-экологических проблем МЗ Украины

Украина, 58022, Черновцы, Федьковича, 30

Поступила в редакцию 12.01.02 г.

Изучение изменчивости наземного моллюска *Helix lutescens* с применением факторного анализа. – Хлус Л.М., Хлус К.М. – С помощью метода факторного анализа осуществлено исследование конхологической изменчивости наземного моллюска *Helix lutescens* (Rossmässler, 1837) из двух популяций, обитающих в биотопах с различными микроклиматическими условиями и уровнями антропогенной нагрузки. Обнаружены межпопуляционные различия в морфологических коэффициентах и структуре общих факторов изменчивости.

Ключевые слова: *Helix lutescens*, конхологические показатели, факторный анализ.

The study of the variability of land mollusk *Helix lutescens* with use of factor analysis. – Khlus L.M., Khlus K.M. – The conchological characters and coefficients of 2 populations of land mollusk *Helix lutescens* (Rossmässler, 1837) with use of factor analysis were studied. The differences in the studied indexes, in the common factors of the variation, in the communalities and factor loadings of variables, in the eigenvalues and individual percent of factors are found.

Key words: *Helix lutescens*, conchological characters, factor analysis.

Одним из факторов, лимитирующих численность популяций животных, является антропогенное давление, в том числе урбанизационные процессы и рекреационная нагрузка на среду их обитания. Существенным результатом влияния человека на биогеоценозы является изменение структуры популяций или же их полное вымирание. Перспективным подходом в биомониторинговых исследованиях мы считаем изучение внутривидовой и межвидовой изменчивости индикаторных видов животных.

Руководствуясь соображениями о высоких потенциальных биоиндикаторных свойствах, характерных для наземных моллюсков семейства Helicidae (высокая биомасса, низкая вагильность, широкий ареал распространения, эврибионтность, толерантность, простота сбора, питание и размножение вблизи от убежищ, относительно высокая продолжительность жизни), мы в течение нескольких лет изучали изменчивость конхологических параметров представителей родов *Helix*, *Eobania* в биоценозах с различным уровнем техногенной и рекреационной нагрузки (Хлус Л.М., Хлус К.М., 2000; Хлус та ін., 2000). Для всех изученных видов нами установлена зависимость морфометрических показателей раковин моллюсков и их изменчивости от характера влияния на среду их обитания и показана перспективность использования соответствующих параметров в биоиндикационных и экомониторинговых исследованиях. В то же время стала очевидной необходимость рас -

ширения круга изучаемых объектов как для подтверждения установленных закономерностей, так и для увеличения количества потенциальных видов-индикаторов (последнее особенно важно в связи с неравномерностью распространения отдельных видов моллюсков в различных регионах). Учитывая вышеизложенное, в развитие этих исследований нами изучена внутри- и межпопуляционная изменчивость упомянутых показателей для еще одного представителя рода *Helix* – *Helix lutescens* (Rossmässler, 1837), широко распространенного в Прикарпатьи и тяготеющего в этом регионе к антропогенным ландшафтам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – конхологическая изменчивость моллюска *H. lutescens*. Материалом послужили выборки собранных в 1998 – 1999 гг. раковин половозрелых моллюсков *H. lutescens* (Gastropoda, Helicidae) из двух указанных ниже популяций, обитающих в биотопах с различным уровнем антропогенного влияния: 1) окраина областного центра – г. Черновцы (открытая местность с относительно ксеротермными условиями – юго-западный безлесый склон холма, поросшего периодически скашиваемой травянистой растительностью, с высоким уровнем инсоляции); 2) окраина районного центра – г. Кицмань (неширокая лесополоса искусственного происхождения с сомкнутостью крон 0.4 – 0.5).

Многолетние метеорологические наблюдения свидетельствуют, что в г. Черновцы среднегодовая сумма осадков составляет 712 мм, причем к самому влажному сезону относится лето, когда выпадает от 75 (август) до 95 (июль) мм осадков (Антонов, 1999). При этом среднегодовая упругость водяного пара достигает 9.1 гПа (летом она также является наибольшей: в июне – 14.2, июле – 15.8, августе – 15.3). В то же время при среднегодовой относительной влажности воздуха, равной 77%, в летние месяцы последняя снижается до самых низких отметок за год: июнь – 70, июль – 71, август – 72. Амплитуда годового хода средних месячных температур воздуха в г. Черновцы составляет 24.3°C, колеблясь от -5.1°C в январе до +19.2°C в июле. Соответствующий характер носят изменения среднемесячной температуры поверхности почвы: минимум – в январе (-6°C), максимум – в июле (+24°C). Экстремальные же значения почвенной температуры могут достигать гораздо более внушительных величин: от -37°C в декабре до +60°C в июле.

г. Кицмань расположен в 23 км от областного центра и находится с ним в одной температурно-влажностной зоне (Навчально-красзнавчий атлас ..., 2000). В то же время микроклиматические условия в исследованных биотопах существенно различаются, в частности кицманская популяция обитает на гораздо более затененном и влажном участке. Известно, что даже малая степень затененности вносит существенные различия в микроклимат местообитания, создавая иную по сравнению с совершенно незатененными участками влажность почвы и подстилки, где откладываются улитками кладки и где обитает их молодежь (Макеева, Пахорукова, 2000). Необходимо отметить, что исследованные биоценозы существенно различаются и по степени антропогенного воздействия. Так, черновицкая популяция является выраженным изолятом (с двух противоположных сторон она ограничена широкими автострадами с интенсивным транспортным потоком, с двух других – расположены большие жилые массивы). Данный фитоценоз входит в состав попу-

лярной рекреационной зоны, в пределах которой в том числе проводятся строительные работы; травостой в течение вегетационного периода подвергается неоднократному скашиванию и ежегодному ранневесеннему выжиганию. Популяция из г. Кицмань лишена подобных экстремальных техногенных влияний.

При фенотипическом исследовании животных оказалось, что в каждой из выборок наблюдаются различия в наличии и характере «опоясанности» раковин. Из литературы известно, что такие различия для представителей других родов хеликоидей генетически детерминированы (Хохуткин, 1984). Исходя из этого, в каждой выборке животных разделили на отдельные фенотипы и далее морфометрические исследования проводили для каждой морфы отдельно. Следует указать, что ранее нами был осуществлен отдельный анализ полиморфизма *H. lutescens* по признаку опоясанности раковины, который выявил как достоверную разницу в соотношении бесполосых и полосатых морф (при преобладании в черновицкой популяции бесполосых особей), так и большую выраженность самих полос и интенсивность окраски фона раковины у моллюсков из Кицманя (Хлус, Хлус, 2001). Это подтверждает существенность различий условий местообитания обеих популяций, поскольку показан адаптивный характер подобных феноменов (в частности, при более высоком уровне инсоляции и ксеротермности местности раковины окрашены более «блекло», а под пологом кустарников или деревьев – интенсивнее) (Хохуткин, 1971). В данном сообщении проанализированы только раковины половозрелых животных бесполосой морфы (объем черновицкой выборки составляет 93 экземпляра, кицманской – 42).

Измерения проводили, как описано ранее (Хлус та ін., 2000). После определения (в мм) высоты раковины (ВР) и устья (ВУ), большого (БД) и малого (МД) диаметров, ширины устья (ШУ), а также количества оборотов (КО) рассчитывали их отношения (морфологические коэффициенты), объем раковин (ОР, мм³) (Rensch, 1932), площадь (ПЛУ, мм²) и периметр (ПрУ, мм) устья (Goodhard, 1987), их отношения (ОР/ПЛУ и ОР/ПрУ). Для каждой переменной определяли минимальное и максимальное значения, среднее арифметическое с ошибкой $\bar{x} \pm Sx$ и среднее квадратичное отклонение σ , рассчитывали коэффициенты параметрической корреляции r между всеми переменными; достоверность различий между выборками подтверждали при помощи t -критерия Стьюдента при уровне значимости $p < 0.05$ (Лакин, 1990). Матрицу интеркорреляций использовали как исходный материал при проведении факторного анализа (с использованием программы статистического анализа NCSS 2000), в ходе которого устанавливали: 1) порядок факторной матрицы (число переменных, используемых в анализе); 2) собственные значения исходных переменных; 3) число итераций, достаточное для нахождения общностей и факторных нагрузок; 4) общности исходных переменных (дисперсии, обусловленные наличием общих факторов); 5) факторные нагрузки исходных переменных; 6) число общих факторов; 7) доли общей изменчивости (дисперсии), описываемые факторами как по отдельности, так и суммарно (накопительно).

Полноту факторизации, т.е. число факторов, которое может быть извлечено из таблицы интеркорреляций, определяли, исходя из следующих независимых соображений (Небылицын, 1960; Теплов, 1967): 1) минимальное количество общих факторов m связано с количеством использованных переменных n уравнением

Терстона $m = 0.5 \cdot [2n + \sqrt{(8n + 1)}]$; 2) факторизацию можно прекращать, если произведение двух максимальных факторных нагрузок последнего из существенных факторов не превышает удвоенного значения $1/\sqrt{(N - 1)}$, где N – объем выборки (число пар корреляции) (этот критерий является более жестким, чем предыдущий). Для облегчения интерпретации факторов и упрощения структуры факторных нагрузок осуществляли их ротацию путем ортогонального вращения по методу «варимакс» (Афифи, Эйзен, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее нами было показано, что по всем метрическим показателям раковин (кроме высоты завитка) моллюски бесполой морфы из черновицкой и кицманской популяций достоверно различаются, при этом меньшие размеры характерны для животных из г.Кицмань. Из данных, приведенных в табл. 1, следует, что эти популяции имеют ряд существенных отличий и в отношении расчетных показателей.

Таблица 1

Морфологические показатели раковин *H. lutescens* из двух популяций
(К – кицманская популяция, Ч – черновицкая популяция)

Показатель	Min		$\bar{x} \pm S_x$		Max		$\pm \sigma$	
	К	Ч	К	Ч	К	Ч	К	Ч
ВР/МД	1.17	1.14	1.32±0.004	1.29±0.006*	1.44	1.60	0.045	0.056
ВР/БД	0.94	0.89	1.01±0.003	0.99±0.003*	1.08	1.06	0.032	0.031
ШУ/МД	0.61	0.61	0.71±0.003	0.69±0.003*	0.88	0.84	0.033	0.030
ШУ/БД	0.47	0.49	0.54±0.002	0.53±0.002*	0.66	0.57	0.022	0.018
ВУ/МД	0.78	0.76	0.85±0.003	0.85±0.003	0.95	0.94	0.034	0.033
ВУ/БД	0.51	0.59	0.65±0.003	0.66±0.002	0.78	0.71	0.031	0.020
ШУ/ВР	0.44	0.46	0.54±0.002	0.53±0.002	0.68	0.60	0.028	0.023
ВУ/ВР	0.59	0.59	0.65±0.002	0.66±0.002*	0.77	0.73	0.026	0.024
ШУ/ВУ	0.71	0.74	0.83±0.003	0.80±0.003*	0.89	0.87	0.029	0.026
МД/БД	0.72	0.64	0.76±0.002	0.77±0.003	0.84	0.85	0.022	0.026
ВР/КО	6.43	6.57	7.23±0.028	7.41±0.037*	8.17	8.42	0.316	0.354
ОР	6959.3	9400.5	11296.9±140.3	12962.3±202.3*	17036.7	18617.2	1568.7	1951.8
ПлУ	176.9	182.6	220.3±1.83	239.5±2.56*	304.3	298.4	20.488	24.740
ОР/ПлУ	37.9	43.4	51.18±0.40	53.99±0.46*	60.75	65.96	4.517	4.408
ПрУ	47.3	48.4	52.96±0.21	55.31±0.29*	62.38	61.73	2.399	2.825
ОР/ПрУ	142.2	187.3	212.7±2.009	233.4±2.63*	283.01	302.9	22.457	25.435

* Межпопуляционная разница между соответствующими показателями достоверна (при $p < 0.05$ и менее).

Анализ этих результатов позволяет, в частности, констатировать, что раковины моллюсков из г.Кицмань имеют несколько более удлиненную форму (выше коэффициенты ВР/МД и ВР/БД). Относительно большая ширина устья (более вы-

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА

сокие значения ШУ/МД и ШУ/БД) и относительно меньшая его высота (ВУ/ВР ниже) у животных этой популяции определяют более округлую форму устья (индекс ШУ/ВУ ближе к 1), нежели у черновицких животных. Соответственно величинам метрических показателей животные из г.Кицмань имеют меньшие ОР, ПлУ и ПрУ. Примечательным является тот факт, что черновицкие моллюски обладают большим отношением ОР/ПлУ. Известно, что величина этого индекса и степень адаптации животных к аридным условиям существования находятся в прямой зависимости. Принимая во внимание, что животные из г.Черновцы одновременно характеризуются более крупными размерами и меньшей удлинненностью, можно говорить о наличии у моллюсков этой популяции комплекса морфологических приспособлений к относительной ксеротермности микробиотопа. Последняя в границах г. Черновцы может дополнительно усиливаться также за счет техногенного тепла, выделение которого чрезвычайно характерно для урбоэкосистем и в ландшафтно-климатических условиях Запада Украины и способно вызывать повышение температуры в летний период в центре города на 1.5 – 2.5°C по сравнению с пригородом (Кучерявий, 1999).

Факторизация 6-мерных матриц интеркорреляций метрических конхологических показателей раковин позволила установить, что вариабельность данной системы показателей в обеих популяциях полностью описывается тремя общими факторами (табл. 2).

Таблица 2

Характеристика основных факторов изменчивости метрических показателей раковин *H. lutescens* из двух популяций

Фактор	Собственное значение		Индивидуальная доля, %		Кумулятивная доля, %	
	Кицмань	Черновцы	Кицмань	Черновцы	Кицмань	Черновцы
I	2.259	2.770	52.34	62.72	52.34	62.72
II	1.091	0.955	25.29	21.63	77.62	84.35
III	0.980	0.697	22.70	15.79	100.32	100.14

Примечание. Наличие кумулятивных долей изменчивости, превышающих 100 %, связано с особенностями математического аппарата факторного анализа, который используется в программе NCSS 2000 (следующие несущественные факторы IV – VI имеют отрицательные индивидуальные доли, что в сумме по 6 факторам дает 100 % кумулятивной изменчивости).

Для обеих популяций показана высокая степень сходства факторной структуры системы конхологических показателей (табл. 3). В наибольшей степени общими факторами определяется изменчивость ВР, в наименьшей – КО. Главное отличие величин общностей касается альтернативных вкладов в общую дисперсию: во-первых, БД и МД, во-вторых, ВУ и ШУ. По набору конхологических показателей, вносящих наибольший вклад в интерпретацию отдельных факторов (в соответствии с величиной соответствующих факторных нагрузок, которые, по существу, являются коэффициентами корреляции между факторами и переменными), последние можно определить следующим образом: фактор I, который описывается всеми переменными, за исключением КО, является фактором «общих размеров

раковины»; фактор II, определяемый ВР и КО с одинаковым знаком, можно рассматривать как фактор «удлиненности раковины»; фактор III, зависящий от БД, МД и (у кицманской популяции) ВР, является фактором «основных габитуальных размеров».

Таблица 3

Результаты факторизации матрицы интеркорреляций конхологических показателей раковин *H. lutescens* из двух популяций (К – кицманская популяция, Ч – черновицкая популяция)

Показатель	Общность		Факторная нагрузка					
	К	Ч	Фактор I		Фактор II		Фактор III	
			К	Ч	К	Ч	К	Ч
ВР	0.927	0.902	-0.451	-0.644	-0.609	-0.605	0.594	-0.317
БД	0.583	0.863	-0.581	-0.763	-0.261	-0.327	0.421	-0.417
МД	0.764	0.577	-0.607	-0.504	-0.323	-0.195	0.540	-0.534
ВУ	0.727	0.884	-0.767	-0.892	-0.163	-0.133	0.336	-0.264
ШУ	0.829	0.776	-0.860	-0.846	-0.246	-0.132	0.167	-0.206
КО	0.500	0.420	-0.148	-0.076	-0.678	-0.639	0.137	-0.075

Примечание. Жирным шрифтом выделены факторные нагрузки, вносящие наибольший вклад в интерпретацию соответствующих факторов параметров устья в условиях черновицкого биотопа.

У черновицких животных фактор I в значительно большей степени определяет факторную структуру популяции, чем у кицманских (62.72 % против 52.34 % соответственно) (см. табл. 2). Учитывая, что в его интерпретации в обеих популяциях наибольший вклад принадлежит ВУ и ШУ (см. табл. 3), можно сделать вывод о высокой роли изменчивости.

Величина и структура фактора II являются весьма близкими для обеих выборок моллюсков, а для фактора III установлено существенное отличие – высота раковины в черновицкой популяции значимо не влияет на его характер, тогда как малый диаметр в обоих случаях является определяющим и даже в большей степени, нежели большой диаметр (см. табл. 3).

Если принять во внимание достоверно большую ВР (29.38 ± 0.165 мм) у животных из г.Черновцы, значительно более близкую к верхнему пределу видового диапазона по сравнению с весьма низкими значениями МД (22.78 ± 0.137 мм) (обычные диапазоны этих показателей, приведенные в (Шилейко, 1978), составляют 27 – 33 и 22 – 28 мм соответственно), и учесть при этом приспособительный характер увеличения шаровидности и общих размеров раковин в неблагоприятных ксеротермных условиях, можно адекватно, в адаптационном аспекте, оценить ведущую роль радиальных показателей в изменчивости фактора основных габитуальных размеров в черновицкой популяции.

При факторизации 11-мерных матриц интеркорреляций между расчетными показателями была установлена полная детерминированность дисперсии данной системы переменных в обеих популяциях четырьмя общими факторами (табл. 4). При этом у кицманских раковин треть общей изменчивости принадлежит фактору I, тогда как у черновицких вклад всех факторов примерно равный (около 25 %).

По содержательным соображениям новые факторы условно можно наименовать следующим образом (табл. 5): фактор I – ширины устья; фактор II – высоты раковины; фактор III – высоты устья; фактор IV – малого диаметра.

Таблица 4

Характеристика основных факторов изменчивости расчетных показателей раковин *H. lutescens* из двух популяций

Фактор	Собственное значение		Индивидуальная доля, %		Кумулятивная доля, %	
	Кицмань	Черновцы	Кицмань	Черновцы	Кицмань	Черновцы
I	3.057	2.516	32.75	25.90	32.75	25.90
II	2.216	2.418	23.74	24.89	56.49	50.79
III	2.132	2.381	22.84	24.51	79.33	75.30
IV	1.910	2.355	20.46	24.24	99.79	99.54

Как следует из факторной матрицы, отсутствует самостоятельный фактор большого диаметра, однако индексы, рассчитанные с использованием величины БД, несут на себе наибольшие нагрузки в отношении подавляющего большинства факторов в обеих популяциях. Коэффициент ВР/КО, определяющий степень спирализации раковин (скорость возрастания оборотов), единственный из всех не оказывает никакого влияния на изменчивость исследованной системы показателей. Интересно, что в интерпретацию фактора III в черновицкой популяции значительный вклад вносит коэффициент ШУ/БД, а это указывает на отмеченное выше значение размеров устья в вариабельности раковин из данной популяции. Величина факторной нагрузки коэффициента ШУ/ВУ, учитывающего оба устьевых параметра, на фактор I, характеризующийся наибольшей индивидуальной долей изменчивости, значительно выше.

Таблица 5

Результаты факторизации матрицы интеркорреляций расчетных показателей раковин *H. lutescens* из двух популяций (К – кицманская популяция, Ч – черновицкая популяция)

Показатель	Общность		Факторная нагрузка							
	К	Ч	Фактор I		Фактор II		Фактор III		Фактор IV	
			К	Ч	К	Ч	К	Ч	К	Ч
ВР/МД	0.882	0.984	-0.096	-0.095	-0.778	-0.579	0.056	-0.039	0.514	0.799
ВР/БД	0.999	0.998	-0.095	-0.012	-0.957	-0.993	0.061	-0.113	-0.264	0.007
ШУ/МД	0.997	0.989	0.866	0.626	-0.008	0.063	0.181	-0.270	0.462	0.721
ШУ/БД	0.996	0.991	0.962	0.902	-0.060	-0.104	0.203	-0.403	-0.160	-0.067
ВУ/МД	1.0	0.682	0.230	0.034	-0.101	-0.019	0.794	-0.672	0.553	0.478
ВУ/БД	0.596	0.986	0.329	0.103	-0.085	-0.205	0.670	-0.964	-0.175	-0.063
ШУ/ВР	0.995	1.001	0.831	0.729	0.535	0.643	0.131	-0.229	0.033	-0.062
ВУ/ВР	1.004	0.996	0.274	0.094	0.605	0.697	0.748	-0.706	0.045	-0.056
ШУ/ВУ	0.783	0.941	0.623	0.856	0.053	0.104	-0.622	0.442	-0.069	-0.032
МД/БД	0.999	1.004	-0.023	0.128	-0.079	-0.188	-0.002	-0.046	-0.996	-0.975
ВР/КО	0.064	0.097	-0.215	-0.215	-0.103	-0.307	-0.084	-0.045	-0.016	-0.021

Примечание. Жирным шрифтом выделены факторные нагрузки, вносящие наибольший вклад в интерпретацию соответствующих факторов этой же популяции, что подтверждает предыдущее утверждение.

Таким образом, в результате проведенного исследования установлены достоверные различия конхологических показателей наземного моллюска *H. lutescens* из популяций, обитающих в условиях, различающихся как микроклиматическими особенностями (ксеротермностью биотопов), так и уровнем антропогенной нагрузки на их местообитания. С помощью факторного анализа матриц интеркорреляций выявлены как общие черты, так и характерные различия вклада общих факторов в вариабельность размерных параметров; продемонстрированы отличия общностей и факторных нагрузок отдельных переменных; показана высокая значимость устьевых параметров в изменчивости фактора общих размеров раковин и малого диаметра в детерминации вариабельности основных габитуальных характеристик раковин моллюсков из черновицкой популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов В.С. Климат Черновцов. Черновцы: Зелена Буковина, 1999. 152 с.
- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Кучерявий В.П. Урбоекологія. Львів: Світ, 1999. 360 с.
- Лакін Г.В. Біометрія. М.: Вища школа, 1990. 352 с.
- Макеева В.М., Пахорукова Л.А. Роль естественного отбора в поддержании устойчивости генотипического состава природных популяций кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* Muller, Mollusca, Gastropoda по результатам экологического мониторинга // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61, № 6. С. 638 – 661.
- Навчально-краєзнавчий атлас Чернівецької області. Львів: Вид-во науково-техніч. літ-ри, 2000. 25 с.
- Небылицин В.Д. Современное состояние факториального анализа // Вопросы психологии. 1960. № 4. С. 45 – 60.
- Теплов Б.М. Простейшие способы факторного анализа // Типологические особенности высшей нервной деятельности человека. М.: Просвещение, 1967. С. 239 – 286.
- Хлус Л.М., Немченко Г.В., Хлус К.М. Внутрішньопопуляційна мінливість черепашок моллюсків *Helix pomatia* L. (Gastropoda, Mollusca) // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер.: Біологія. Ужгород: Вид-во Ужгород. ун-ту, 2000. № 7. С. 112 – 114.
- Хлус Л.М., Хлус К.М. Морфологічні параметри *Eobania vermiculata* Mull. (Gastropoda, Helicidae) як індикатор рекреаційного навантаження на екосистеми Південного Сходу Кримського півострова // National Natural Parks: Problems of creation and development: Proceedings of the international scientific-practical conference, dedicated to the Carpatian national natural park. September 14 – 17, 2000. Ukraine, Yaremche, 2000. P. 338 – 341.
- Хлус Л.М., Хлус К.М. Еколого-географічна мінливість конхологічних параметрів *Helix lutescens* Rssm. (Gastropoda, Helicidae) // Вісник Полтав. держав. пед. ун-ту. 2001. Вип. 3 (17). С. 91 – 98.
- Хохуткин И.М. Полиморфизм и границы популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena* // Экология. 1971. № 4. С. 73 – 80.
- Хохуткин И.М. Организация и изменчивость полиморфной структуры видов наземных моллюсков // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 65, № 5. С. 615 – 623.
- Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. Л.: Наука, 1978. Т. 3, вып. 6. 384 с.
- Goodhard C.B. Why are some snails visibly polymorphic, and others not? // Biol. J. Linn. Soc. 1987. Vol. 31. P. 35 – 58.
- Rensch B. Ueber die Abhangigkeit der Grosse, des relativen Geiwichtes und der Oberflachenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltsfactoren // Z. Morphol. und Okol. Tiere. 1932. Vol. 25. P. 757 – 807.