



УДК 574.32

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА КОЛОНИЙ КСЕРОФИЛЬНЫХ МОЛЛЮСКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ НА ТЕРРИТОРИИ Г. БЕЛГОРОДА

АДАМОВА Валерия Владиславовна *Белгородский государственный национальный исследовательский университет, valeriavladislavna@gmail.com*

СНЕГИН Эдуард Анатольевич *Белгородский государственный национальный исследовательский университет, snegin@bsu.edu.ru*

БАРХАТОВ Анатолий Сергеевич *Белгородский государственный национальный исследовательский университет, barkhatov@bsu.edu.ru*

Ключевые слова:
виды-вселенцы
пространственная структура
демографическая структура популяций
биологические инвазии
ксерофильные моллюски

Аннотация: При распространении вида за пределы естественного ареала дальнейшее освоение новой территории во многом зависит от экологических характеристик вселенца. Анализ демографической структуры и пространственной гетерогенности популяции чужеродного вида позволяет оценить инвазивный потенциал адвентивных видов. Объект исследования – ксерофильные моллюски *Xeropicta derbentina* и *Brephulopsis cylindrica*, на данный момент известные как чужеродные виды в различных регионах, в том числе на территории юга Среднерусской возвышенности. Исследование демографической и пространственной организации колоний проведено с использованием методов, ранее применявшихся в аналогичных исследованиях популяций наземных моллюсков, в частности *B. cylindrica*. Определены особенности динамики численности и возрастного состава колоний изучаемых видов в течение сезона активности. Выявлены особенности пространственного размещения особей видов-вселенцев в условиях урбанизированного биотопа. Полученные результаты демонстрируют сохранение рассматриваемых экологических параметров популяции за пределами северной границы ареала видов.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Т. Г. Стойко

Получена: 13 мая 2018 года

Подписана к печати: 15 октября 2018 года

Введение

Анализ демографической и пространственной структуры популяций чужеродных видов характеризует состояние колоний в новых условиях и позволяет оценить инвазивный потенциал вселенцев. На данный момент на территории юга Среднерусской возвышенности известно существование колоний ксерофильных видов наземных моллюсков: *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) и *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828), расположенных в пределах г. Белгорода (Снегин и др., 2014, 2017). Естественным ареалом указанных видов являются территории Крыма, Кавказа и Малой Азии (Шилейко, 1978, 1984). На территории Крыма и Северного Причерноморья популяции данных видов в значительной степени изучены (Крамаренко, 2014), что позволяет сопоставить состояние колоний в различных частях ареала.

Целью работы являлся анализ демографической и пространственной структуры адвентивных колоний наземных моллюсков *X. derbentina* и *B. cylindrica* на территории г. Белгорода.

Материалы

Колонии моллюсков-вселенцев *B. cylindrica* и *X. derbentina* исследовали в течение весенне-осеннего сезона 2017 г. Полевые наблюдения проводили на участке, расположенном в окрестностях мелового карьера в черте г. Белгорода (50°62'64" с. ш.; 36°51'77" в. д.). Участок представляет собой открытую местность с преобладанием рудеральной растительности. Пробы отбирались каждый месяц с мая по сентябрь.

Методы

Для определения демографической структуры и пространственного распределения особей адвентивных колоний использовали метод пробных площадок по схеме, предложенной Крамаренко с соавторами (2014). В пределах обследуемой территории выбирали относительно однородный участок, на котором пробные площадки располагались в виде регулярной сетки: 8 трансект по 20 пробных площадок. Расстояние между площадками составляло 1.5 м. Сбор моллюсков осуществлялся в пределах каждой пробной площадки площадью 0.25 м² (рис. 1).

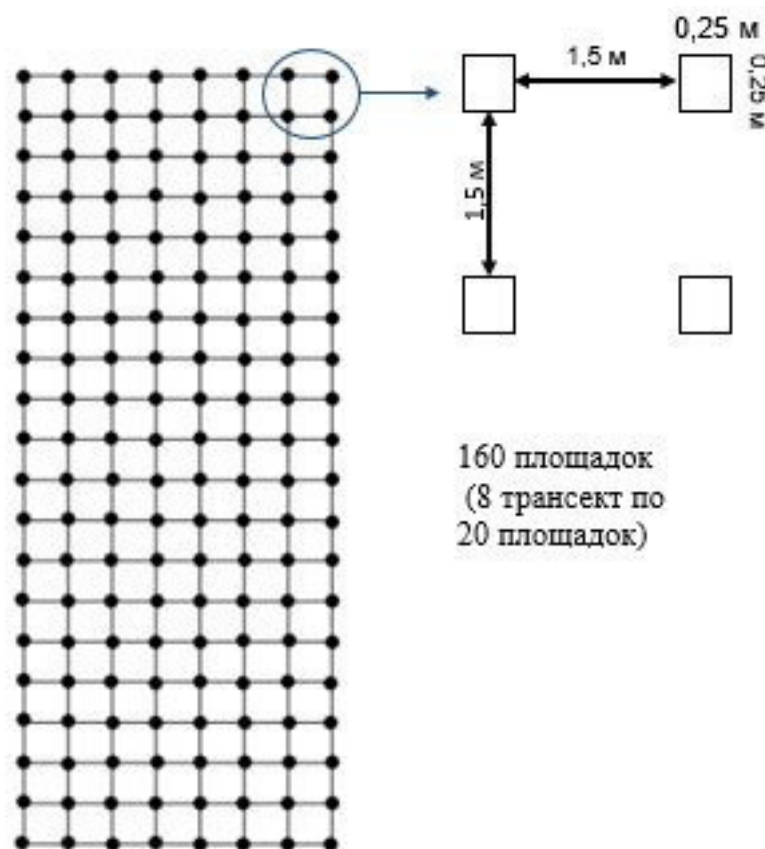


Рис. 1. Схема расположения пробных площадок

Fig. 1. Scheme of the location of sample plots

Абсолютную плотность (D) особей на участке определяли как среднее арифметическое зарегистрированных в границах каждой пробной площадки (x_i) организмов данного вида (Крамаренко, 1995):

$$D = \frac{\sum x_i}{n}$$

Параллельно с определением плотности популяций изучали их возрастную структуру. Особи *B. cylindrica* и *X. derbentina* были разделены на два возрастных класса: ювенильные и адуальные. Адуальными считались половозрелые особи со сформированным отворотом устья.

Для оценки пространственной структуры популяций изучаемых видов использовали глобальный индекс Морана, который рассчитывался по формуле (Anselin, 1995; Крамаренко и др., 2014):

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

где n – число использованных площадок; x_i – число особей в пределах i -й площадки; x_j – число особей в пределах j -й пробной площадки; \bar{x} – среднее значение количества особей по всей выборке; w_{ij} – дистанция («вес») между i и j пробными площадками в пространстве.

Для статистической обработки демографических данных использовали стандартный пакет программы R [R CoreTeam, 2016]. Расчет индекса Морана произведен в программе ArcGIS 10.2.

Результаты

Результаты полевых наблюдений представлены на рис. 2.

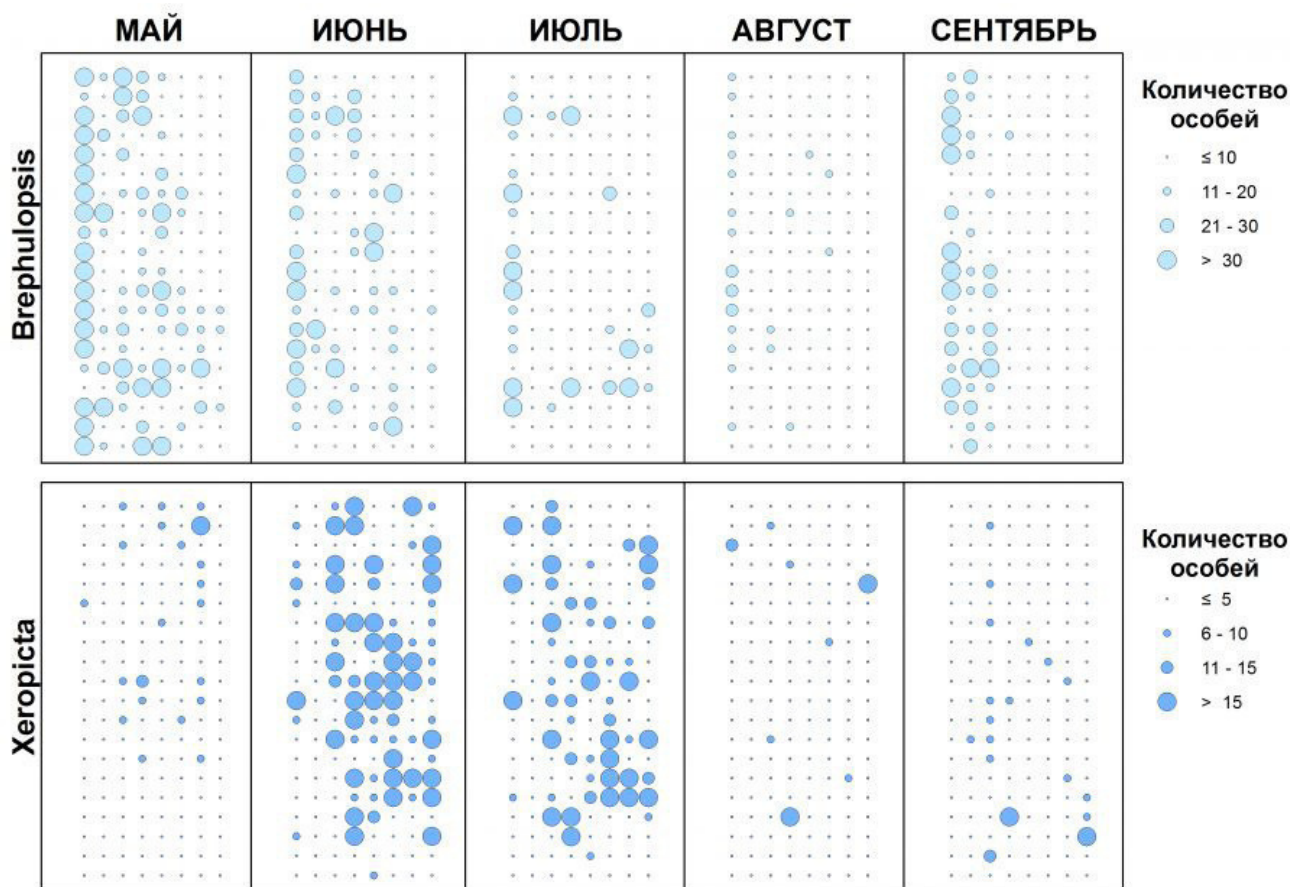


Рис. 2. Ряды наблюдений численности особей на пробных площадках в колониях *B. cylindrica* и *X. derbentina* в течение периода с мая по сентябрь

Fig. 2. Observation series of the number of individuals on sample plots in the colonies of *B. cylindrica* and *X. derbentina* from May to September

За исследуемый период отмечено изменение численности особей и демографического состава колоний *B. cylindrica* и *X. derbentina* в разные месяцы (табл. 1). Для *B. cylindrica* во все месяцы характерно преобладание особей новой генерации. Наиболее высокие показатели плотности с преоб-

ладанием ювенильных особей отмечены в мае и июне. Колония другого адвентивного моллюска, *X. derbentina*, имеет умеренную численность. В августе – сентябре отмечено снижение численности и увеличение доли половозрелых особей.

Таблица 1. Показатели плотности популяции и частота размерно-возрастных классов *B. cylindrica* и *X. derbentina*

Месяц	<i>B. cylindrica</i>			<i>X. derbentina</i>		
	D, особей/ м ²	ювенильные	адуальные	D, особей/ м ²	ювенильные	адуальные
Май	250.3	0.925	0.074	41.2	0.958	0.041
Июнь	149.4	0.877	0.123	136	0.979	0.021
Июль	85.5	0.637	0.353	110.9	0.950	0.05
Август	78.6	0.517	0.483	23.6	0.703	0.297
Сентябрь	145	0.761	0.239	27.9	0.502	0.498

Исследование пространственной структуры показало, что белгородские колонии *B. cylindrica* и *X. derbentina* имеют преимущественно агрегированный тип распределения (табл. 2). В начале и середине лета оба вида демонстрируют агрегированное распределение. Далее наблюдаются некоторые отличия. *B. cylindrica* в течение всего периода активности формирует скопления. У второго вида агрегированный тип распределения наблюдается до начала осени, а в конце сезона особи распределены случайно.

Обсуждение

Известно, что в начале лета для *B. cylindrica* и родственного ему вида *B. bidens* характерно появление новой генерации (Крамаренко, Попов, 1993). В середине лета мы наблюдали значительное снижение численности колонии *B. cylindrica*, что объясняется изменением условий среды, вызванных наступлением сухого и жаркого сезона в летние месяцы, когда большое количество особей, как правило, гибнет (Крамаренко, 1995). Кроме того, в летний период моллюски данного вида зарываются в грунт, что затрудняет их учет (Крамаренко, 1997). Причем такая форма адаптивного поведения более свойственна неполовозрелым особям (Крамаренко, 1997), что обуславливает некоторое преобладание ювенильных моллю-

сков в колонии *B. cylindrica* после выхода из летнего периода покоя. Снижение численности популяций в конце сезона активности отмечается и в пределах естественного ареала. Так, в Крыму зарегистрированы минимальные значения численности популяции *B. cylindrica* в сентябре – 40 особей/м² (Крамаренко, 1997).

Для *X. derbentina* в пределах нативного ареала характерен однолетний жизненный цикл, при котором новая генерация появляется весной, а к началу осени моллюски достигают репродуктивной зрелости (Поров, Dragomaschenko, 1997; Крамаренко, 2002). Известно, что в некоторых инвазивных популяциях *X. derbentina* моллюски перестраиваются на двулетний жизненный цикл (Aubry et al., 2005). Однако для белгородской колонии данного вида, как и для крымских популяций, характерен однолетний жизненный цикл. Также на территории, заселенной адвентивной колонией *X. derbentina*, обнаружено большое количество пустых раковин половозрелых особей. По всей видимости, до следующего сезона доживает небольшое количество адуальных особей, которые гибнут в конце весны – начале лета.

Исследование пространственной структуры белгородских колоний во многом подтверждает известные для изучаемых видов закономерности. Для *B. cylindrica* аналогич-

Таблица 2. Оценки локального индекса Морана (I_M) в популяциях изучаемых видов

Месяц	Показатели	<i>B. cylindrica</i>	<i>X. derbentina</i>
Май	I_M	0.27	0.11
	ожидаемое значение критерия, $E [I_M]$	-0.006	-0.006
	критерий значимости z	6.42	2.67
	p-значение	0	0.01
	тип пространственного распределения	агрегированный	агрегированный
Июнь	I_M	0.11	0.16
	$E [I_M]$	-0.006	-0.006
	критерий значимости z	2.65	3.87
	p-значение	0.01	0.0001
	тип пространственного распределения	агрегированный	агрегированный
Июль	I_M	0.13	0.15
	$E [I_M]$	-0.006	-0.006
	критерий значимости z	3.21	3.67
	p-значение	0.001	0.0002
	тип пространственного распределения	агрегированный	агрегированный
Август	I_M	0.28	-0.002
	$E [I_M]$	-0.006	-0.006
	критерий значимости z	6.77	0.12
	p-значение	0	0.91
	тип пространственного распределения	агрегированный	случайный
Сентябрь	I_M	0.4	0.04
	$E [I_M]$	-0.006	-0.006
	критерий значимости z	10.37	1.05
	p-значение	0	0.29
	тип пространственного распределения	агрегированный	случайный

ные результаты оценки пространственной структуры были получены в крымских популяциях (Крамаренко и др., 2014). Считается, что формированию агрегаций ксерофильных моллюсков способствуют условия среды. Температура внутри конгломерата

улиток на несколько градусов ниже температуры внешней среды (Шилейко, 2012). Кроме того, агрегированное распределение чаще характерно для популяций моллюсков с высокой численностью и плотностью (Крамаренко и др., 2014). Случайное распре-

деление особей в колонии *X. derbentina* в конце сезона активности, вероятно, можно объяснить завершением летнего периода с высокими температурами, а также снижением численности (см. табл. 1).

Важно также отметить, что на исследуемом участке, занятом *B. cylindrica* и *X. derbentina*, практически отсутствует другой чужеродный моллюск – *Stenomphalia ravergiensis*, колонии которого довольно многочисленны в других районах г. Белгорода. Кроме того, этот вид присутствует и на некотором удалении от исследуемого участка (Снегин, Адамова, 2016). Ранее в пределах пробных площадок нами также был проведен анализ пространственной структуры колонии *S. ravergiensis*, который показал, что особи распределены случайно ($I_M = [-0.02; 0.06]$ при $p > 0.05$) и на многих пробных площадках вид отсутствует. Возможно, кавказская улитка не выдерживает конкуренции с двумя другими видами-вселенцами. В то же время на данный момент не отмечено рас-

пространение *B. cylindrica* и *X. derbentina* на территорию, занятую *S. ravergiensis*.

Можно предположить, что *B. cylindrica* и *X. derbentina* в настоящее время доминируют на локальном участке и характеризуются высоким репродуктивным потенциалом, что соответствует одной из стадий инвазионного процесса (Williamson, Fitter, 1996; Colautti, MacIsaac, 2004).

Заключение

Таким образом, на момент исследования численность адвентивных колоний *B. cylindrica* и *X. derbentina* находилась на достаточно высоком уровне, что характерно для многих адвентивных видов на стадии колонизации. Новые генерации изучаемых видов появляются в конце весны, максимальное количество ювенильных особей отмечено в начале лета. Пространственная структура белгородских колоний *B. cylindrica* и *X. derbentina* представляет собой агрегации, что отражает адаптации к аридным условиям естественного ареала.

Библиография

- Крамаренко С. С. Некоторые методы популяционной биологии наземных моллюсков. Николаев: Волтрон, 1995. 40 с.
- Крамаренко С. С. Некоторые аспекты экологии наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda; Buliminidae) // Вестник зоологии. 1997. Т. 31. № 4. С. 51–54.
- Крамаренко С. С. Особенности скрещивания и репродукции наземных моллюсков *Xeropicta derbentina* (Pulmonata; Hygromiidae) на северной границе ареала // Вестник зоологии. 2002. Т. 36. № 5. С. 55–60.
- Крамаренко С. С. Формирование паттернов пространственно-временной изменчивости наземных моллюсков: мультимасштабный подход: Дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 2014. 446 с.
- Крамаренко С. С., Кунах О. Н., Жуков А. В., Андрусевич Е. В. Анализ паттернов пространственной организации популяций наземных моллюсков: подход с использованием методов геостатистики // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2014. № 18. С. 5–40.
- Крамаренко С. С., Попов В. Н. Изменчивость морфологических признаков наземных моллюсков рода *Brephulopsis* Lindholm, 1925 (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) в зоне интрогрессивной гибридизации // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54. № 6. С. 682–690.
- Снегин Э. А., Адамова В. В. Анализ демографических и морфологических показателей популяций адвентивного моллюска *Stenomphalia ravergiensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 3 (35). С. 149–160.
- Снегин Э. А., Адамова В. В., Сычев А. А. Морфо-генетическая изменчивость нативных и адвентивных популяций моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Enidae) // Ruthenica. 2017. Т. 27. № 3. С. 119–132.
- Снегин Э. А., Артемчук О. Ю., Сычев А. А., Адамова В. В. Адвентивные виды наземных моллюсков на юге Среднерусской возвышенности // Биоразнообразии и устойчивости живых систем: Материалы XIII Междунар. экологической конференции / Под ред. А. В. Присного. Белгород: ИД «Белгород» НИУ БелГУ, 2014. С. 156–157.
- Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. Т. 3. Вып. 6. Л.: Наука, 1978. 384 с.
- Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Фауна СССР, Моллюски. Т. 3. Вып. 3. Л.: Наука, 1984. 339 с.
- Шилейко А. А. Разнообразие наземных моллюсков, их история и адаптация к жизни на суше // Научный журнал Павлодарского государственного педагогического института. Биологические науки Казахстана. 2012. № 4. С. 44–66.

- Anselin L. Local indicators of spatial association – LISA // Geographical analysis. 1995. Vol. 27. № 2. P. 93–115.
- Aubry S., Labaune C., Magnin F., Kiss L. Habitat and integration within indigenous communities of *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Hygromiidae) a recently introduced land snail in south-eastern France // Diversity and Distributions. 2005. Vol. 11. № 6. P. 539–547.
- Colautti R. I., MacIsaac H. J. A neutral terminology to define ‘invasive’ species // Diversity and distributions. 2004. Vol. 10. № 2. P. 135–141.
- Popov V. N., Dragomaschenko L. A. Aspect of the life cycle of land snails of the genus *Xeropicta* Monterosato, 1892 in Crimea (Pulmonata: Hygromiinae) // Heldia. 1997. Vol. 4. P. 263–266.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/> (дата обращения: 06.12.2017).
- Williamson M. H., Fitter A. The characters of successful invaders // Biological conservation. 1996. Vol. 78. № 1–2. P. 163–170.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00010.

Выражаем благодарность С. С. Крамаренко за консультацию и ценные советы, а также П. А. Украинскому за помощь в проведении теоретических расчетов.

DEMOGRAPHIC AND SPATIAL STRUCTURE OF INVASIVE XEROPHILOUS SNAILS COLONIES IN THE TERRITORY OF BELGOROD

ADAMOVA

Valeria Vladislavovna

Belgorod State National Research University,

valeriavladislavna@gmail.com

SNEGIN

Eduard Anatol'evich

Belgorod State National Research University, snegin@bsu.edu.ru

BARKHATOV

Anatoliy Sergeevich

Belgorod State National Research University, barkhatov@bsu.edu.ru

Key words:

invasive species
spatial structure
demographic structure
of populations
biological invasions
xerophilous mollusks

Summary: When species spread beyond a natural range, further invasion success depends on the ecological characteristics of the invader. The analysis of a demographic structure and spatial heterogeneity of the alien species allows assessing their invasive potential. The object of the study is xerophilic snails *Xeropicta derbentina* and *Brephulopsis cylindrica* currently known as invasive species in various regions, including the South of the Central Russian Upland. The study of the demographic and spatial organization of colonies was carried out using the methods previously used in similar studies of snail's populations, in particular, *B. cylindrica*. Specific characteristics of the population dynamics and age structure of the colonies during the activity season were determined. The spatial distribution of invasive species individuals in the conditions of an urbanized biotope was revealed. The results demonstrate that the studied ecological parameters of the population remain outside the northern boundary of the range of the species.

Reviewer: T. G. Stojko

Received on: 13 May 2018

Published on: 15 October 2018

References

- Anselin L. Local indicators of spatial association – LISA, *Geographical analysis*. 1995. Vol. 27. No. 2. P. 93–115.
- Aubry S., Labaune C., Magnin F., Kiss L. Habitat and integration within indigenous communities of *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Hygromiidae) a recently introduced land snail in south-eastern France, *Diversity and Distributions*. 2005. Vol. 11. No. 6. P. 539–547.
- Colautti R. I., Maclsaac H. J. A neutral terminology to define 'invasive' species, *Diversity and distributions*. 2004. Vol. 10. No. 2. P. 135–141.
- Kramarenko S. S. Kunah O. N. Zhukov A. V. Andrushevich E. V. Analysis of the spatial distribution patterns of land snail populations: a geostatistic method approach, *Byulleten' Dal'nevostochnogo malakologicheskogo obschestva*. 2014. No. 18. P. 5–40.
- Kramarenko S. S. Popov V. N. Variation of morphological traits in land snails, *Brephulopsis Lindholm, 1925* (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) in the introgressive hybridisation zone, *Zhurnal obschey biologii*. 1993. T. 54. No. 6. P. 682–690.
- Kramarenko S. S. Patterns of spatio-temporal variation in land snails: a multi-scale approach. Kiev, 2014. 446 p.
- Kramarenko S. S. Some aspects of the land snail *Brephulopsis cylindrica* ecology (Gastropoda; Buliminidae), *Vestnik zoologii*. 1997. T. 31. No. 4. P. 51–54.
- Kramarenko S. S. Some methods of population biology of land snails. Nikolaev: Voltron, 1995. 40 p.
- Kramarenko S. S. The peculiarities of the crossing and reproduction of the land snail *Xeropicta derbentina* (Pulmonata; Hygromiidae) on the northern boundary of its range, *Vestnik zoologii*. 2002. T. 36. No. 5. P. 55–60.
- Popov V. N., Dragomaschenko L. A. Aspect of the life cycle of land snails of the genus *Xeropicta* Monterosato, 1892 in Crimea (Pulmonata: Hygromiidae), *Heldia*. 1997. Vol. 4. P. 263–266.

- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: [https:// www.R-project.org/](https://www.R-project.org/) (data obrascheniya: 06.12.2017).
- Shileyko A. A. SR. Terrestrial molluscs of the superfamily Helicoidea. Fauna of the USSR. Molluscs. Vol. 3. № 6. L.: Nauka, 1978. 384 p.
- Shileyko A. A. Terrestrial mollusks of the suborder Pupillina of the USSR fauna (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Fauna of the USSR. Molluscs. Vol. 3. № 3. L.: Nauka, 1984. 339 p.
- Shileyko A. A. The diversity of land snails, their history and adaptation to life on land, Nauchnyy zhurnal Pavlodarskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta. Biologicheskie nauki Kazahstana. 2012. No. 4. P. 44–66.
- Snegin E. A. Adamova V. V. Sychev A. A. Morpho-genetic variability of native and adventitious populations of the *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Enidae), Ruthenica. 2017. T. 27. No. 3. P. 119–132.
- Snegin E. A. Adamova V. V. Analysis of demographic and morphological parameters of adventitious *Stenomphalia ravergiensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) populations in the south of the Central Russian Upland, Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2016. No. 3 (35). P. 149–160.
- Snegin E. A. Artemchuk O. Yu. Sychev A. A. Adamova V. V. Adventitious species of land mollusks in the south of the Central Russian Upland, Bioraznoobrazie i ustoychivost' zhivyh sistem: Materialy XIII Mezhdunar. ekologicheskoy konferencii, Pod red. A. V. Prisnogo. Belgorod: ID «Belgorod» NIU BelGU, 2014. P. 156–157.
- Williamson M. H., Fitter A. The characters of successful invaders, Biological conservation. 1996. Vol. 78. No. 1–2. P. 163–170.