

УДК 594.382

ОСОБЕННОСТИ МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ *BREPHULOPSIS CYLINDRICA* (PULMONATA, BULIMINIDAE)

Н. В. Вычалковская¹, С. С. Крамаренко²

¹ Николаевский государственный университет, ул. Никольская, 24,
Николаев, 54030 Украина

² Николаевский государственный аграрный университет,
ул. Парижской коммуны, 9, Николаев, 54010 Украина

Принято 15 апреля 2005

Особенности миграционной активности наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae). Вычалковская Н. В., Крамаренко С. С. — Произведена оценка дисперсии наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* Menke, 1828 из крымской и николаевской популяций в разных условиях эксперимента. На уровень дисперсии крымских моллюсков существенное влияние оказывала резидентная николаевская популяция. Были рассмотрены поведенческие различия между этими двумя группами моллюсков.

Ключевые слова: Pulmonata, Buliminidae, дисперсия, межпопуляционная интерференционная конкуренция.

The Migratory Activity Peculiarities of the Land Snails *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae). Vitchalkovskaya N. V., Kramarenko S. S. — The dispersal of the land snail *Brephulopsis cylindrica* Menke, 1828 from the Crimean and Nikolaev populations was measured in different experimental conditions. The dispersal of the Crimean snails was significantly influenced by the resident snails from Nikolaev. The behavioral differences between these two groups of snails were examined.

Key words: Pulmonata, Buliminidae, dispersal, interpopulative competitive interactions.

Введение

Наземный моллюск *Brephulopsis cylindrica* Menke, 1828 — широко распространенный в Крыму (горном и степном) вид, который встречается также в Молдавии, окрестностях Одессы, Новороссии, Анапы и Сухуми (Шилейко, 1984). Он представляет интерес с точки зрения возможности изучения на его примере особенностей перемещения особей между популяциями, содействующего потоку генов и поддержанию генетической изменчивости. (Slatkin, 1988). Активная дисперсия организмов также играет важную роль в определении скорости расширения границ локальной популяции и процесса колонизации ранее не заселенных участков (Ebenhard, 1991).

Под дисперсией далее мы будем подразумевать любое мелкомасштабное перемещение особей в ходе их суточной активности (Vaug, 1991).

Особый интерес представляет изучение влияния внутри- и межпопуляционной интерференционной конкуренции на особенности миграционной активности, поскольку данный вид формирует популяции протяженностью до нескольких километров с высокой плотностью особей (Крамаренко, 1997). Подобный эксперимент по изучению интенсивности межпопуляционной интерференционной конкуренции для особей данного вида был проведен нами впервые.

Материал и методы

Для проведения эксперимента нами были собраны 2 группы моллюсков *B. cylindrica* с полностью сформированной раковинной по 400 экз. из двух популяций. Первая группа — из популяции, обитающей в г. Николаеве (Украина) на территории Николаевского зоопарка, вторая группа — из популяции, обитающей в окр. с. Вилино Бахчисарайского р-на АР Крым.

После доставки крымских экземпляров в г. Николаев обе группы были помещены в стеклянные емкости равных объемов при комнатной температуре. Моллюскам из обеих групп был

предложен корм (пшеничная мука), который был равномерно нанесен на внутреннюю поверхность предварительно увлажненных сосудов. По мере съедания корма и загрязнения фекалиями самих моллюсков и емкостей производилась их механическая очистка. Дважды моллюскам предоставляли возможность питаться, и дважды обе группы помещали во влажную среду без источников пищи. Кормление и увлажнение чередовались. Продолжительность каждого этапа – одни сутки. Таким образом, перед началом эксперимента моллюски находились в состоянии равной степени насыщения, увлажнения, в равном температурном режиме и под равным прессингом фактора беспокойства. Последнее нельзя не принимать во внимание, поскольку процедура сбора, мечения и выпуска может оказывать влияние на скорость перемещения наземных моллюсков (Cameron, Williamson, 1977).

Особь обеих групп были маркированы нитролаком (моллюски из разных популяций имели метки разного цвета), а затем были выпущены на двух участках. На участке № 1 обитала достаточно многочисленная резидентная популяция *B. cylindrica*, особи из которой и были отобраны для участия в эксперименте. Участок № 2 был полностью свободен от особей *B. cylindrica*. На каждом из участков были выбраны по 2 экспериментальные точки выпуска, отстоящие друг от друга не менее чем на 15 м. Такое расстояние предотвращало смешение моллюсков из разных экспериментальных точек, поскольку, как было выявлено нами ранее, максимальное расстояние перемещения особей *B. cylindrica* за двухнедельный период не превышало 6 м (Вычалковская, не опубликовано). В каждой точке было выпущено по 200 экз. *B. cylindrica* (по 100 экз. из обеих сравниваемых популяций). При обработке результатов данные измерений, полученные на каждом участке, были объединены для особей из каждой группы.

Эксперимент продолжался 2 недели. Для каждой обнаруженной в конце эксперимента особи измеряли расстояние от точки выпуска до места нахождения по прямой (в сантиметрах) и отмечали угол между местом нахождения моллюска и направлением север–юг.

Исследованы моллюски, которые были найдены на растениях, на поверхности грунта, а также зарывшиеся в грунт на глубину до 4 см. Для расположенных не на поверхности особей расстояние от точки выпуска определялось по прямой до проекции точки нахождения моллюска на плоскость поверхности грунта.

Полученные результаты обработаны методами непараметрической статистики с использованием пакета STATISTICA v. 5.0 (Компьютерная..., 1990).

Результаты

Анализ направленности перемещения моллюсков *B. cylindrica* на обоих участках показал, что чаще всего особи перемещались в западном и северо-западном направлении от точки выпуска, тогда как в восточном направлении (от северо-востока до юго-востока) количество обнаруженных моллюсков было наименьшим (табл. 1). Такая направленность перемещения имеет высокую статистическую достоверность для моллюсков из всех групп (тест Хи-квадрат Пирсона; во всех случаях $p < 0,01$), за исключением экспериментальных моллюсков из резидентной популяции. В этом случае ориентация относительно точки выпуска носила случайный характер. Более того, выбор направления перемещения особей местной популяции достоверно не отличался на двух экспериментальных участках, в то время как характер перемещения крымских особей значительно

Таблица 1. Направление перемещения моллюсков *B. cylindrica* из разных популяций на экспериментальных участках

Table 1. Movement directions of the land snail *B. cylindrica* from different populations in the experimental areas

Направление перемещения моллюсков	Участок № 1		Участок № 2		Общее количество
	никалаевские	крымские	никалаевские	крымские	
север	16	18	14	7	55
северо-восток	13	7	10	4	34
восток	17	12	14	7	50
юго-восток	13	4	21	8	46
юг	14	4	16	24	58
юго-запад	24	17	25	14	80
запад	19	12	38	36	105
северо-запад	18	19	33	38	108

отличался на участке № 2, который был свободен от местных моллюсков ($X^2 = 33,73$; $df = 7$; $p < 0,001$).

За две недели эксперимента максимальная дистанция перемещения моллюсков *B. cylindrica* от точки выпуска составила почти 4 м (табл. 2). Аналогичные результаты были получены нами ранее для этого же вида моллюсков из популяции, обитающей в г. Симферополь (Крамаренко, 1997).

Усредненные расстояния удаления от точки выпуска (медианы значений) достоверно не различались для моллюсков разного происхождения в пределах одних и тех же участков (тест Краскела-Уоллиса; в обоих случаях $p > 0,05$). Однако при сравнении этих расстояний на разных участках для моллюсков одинакового происхождения было установлено, что на участке № 2, свободном от особей *B. cylindrica*, расстояния перемещения достоверно выше, чем на участке № 1, занятом резидентной популяцией. Эти различия наиболее достоверны для особей из крымской популяции (тест Краскела-Уоллиса; для крымской популяции: $H = 13,54$; $df_1 = 1$; $df_2 = 237$; $p = 0,0002$; для николаевской популяции: $H = 4,35$; $df_1 = 1$; $df_2 = 305$; $p = 0,0037$).

Наиболее значимые отличия в дистанции перемещения отмечены для особей, обнаруженных в юго-западном направлении от точки выпуска (для улиток из резидентной популяции), а также юго-западном и юго-восточном — для крымских особей *B. cylindrica* (во всех случаях $p < 0,05$). Характерно, что расстояние перемещения моллюсков достоверно зависело от его направления только на участке, занятом резидентной популяцией (в обоих случаях $p < 0,001$), тогда как на участке, свободном от моллюсков, для особей *B. cylindrica* в разных направлениях оно было примерно одинаковым (табл. 3).

Таблица 2. Уровень дисперсии моллюсков *B. cylindrica* из разных популяций на экспериментальных участках

Table 2. Dispersal levels of the land snail *B. cylindrica* from different populations in the experimental areas

Происхождение моллюсков	n	Экспериментальный участок	Показатели дисперсии, см		
			Размах	Q1–Q3	Me \pm SEMe
николаевские	134	№ 1	12–399	55,0–154,0	99,0 \pm 8,6
крымские	93	№ 1	11–309	61,0–128,0	90,0 \pm 7,0
николаевские	171	№ 2	13–398	78,0–180,0	109,0 \pm 7,8
крымские	138	№ 2	9–385	90,0–163,0	116,0 \pm 6,2

Условные обозначения: n – количество особей, обнаруженных в конце эксперимента; Q1, Q3 – нижняя и верхняя квартили; Me \pm SEMe – оценка медианы и ее статистической ошибки.

Таблица 3. Расстояние перемещения (медианы) моллюсков *B. cylindrica* из разных популяций на экспериментальных участках, см

Table 3. Movement distances (median) of the land snail *B. cylindrica* from different populations in the experimental areas, cm

Направление перемещения моллюсков	Участок № 1		Участок № 2	
	николаевские	крымские	николаевские	крымские
север	99,5	84,5	92,5	192,0
северо-восток	81,0	96,0	117,5	95,0
восток	125,0	198,5	140,5	140,0
юго-восток	112,0	72,0	94,0	104,0
юг	87,5	68,0	84,0	99,0
юго-запад	52,0	53,0	121,0	115,0
запад	112,0	105,0	107,5	114,0
северо-запад	141,0	111,0	127,0	120,5

Обсуждение

Данное исследование доказывает существование ненаправленной интерференционной межпопуляционной конкуренции между особями наземного моллюска *B. cylindrica*. Ранее у наземных моллюсков выделяли 2 типа внутривидовой конкуренции: эксплуатационную и интерференционную (Бигон и др., 1989). Среди проявлений интерференционной конкуренции выделяют направленную агрессию среди особей и ненаправленное «загрязнение» слизию. В последнем случае пищу делают непригодной или феромоны слизи моллюсков, или сами слизистые дорожки (Cameron, Carter, 1979).

Анализируя степень различия дисперсии моллюсков разного происхождения (крымские и николаевские) на двух участках, разница между которыми состоит только в наличии или отсутствии резидентных представителей вида, можно предположить, что присутствие резидентных особей ингибирует дисперсию экспериментальных экземпляров обеих групп. Следствием этого может быть тот факт, что при сравнении расстояния удаления особей *B. cylindrica* от точки выпуска на двух разных участках (свободном от резидентных моллюсков и заселенном таковыми), установлено, что на первом из них дистанции удаления были достоверно выше, чем на участке заселенном резидентными моллюсками. Такая тенденция отмечена для экспериментальных особей обеих групп.

Таким образом, на дисперсию николаевских моллюсков оказала значительное влияние плотность резидентной популяции. Разными учеными проводились исследования по изучению влияния плотности популяций на миграционную активность наземных моллюсков в пределах одного вида в контексте влияния на нее ненаправленного загрязнения (Cameron, Carter, 1979; Tattersfield, 1981; Baur, 1988; Smallridge, Kirby, 1988). Данный тип конкуренции наиболее часто проявляется в негативном влиянии на активность моллюсков и таким образом в большей степени препятствует, чем способствует дисперсии (Oosterhoff, 1977; Cameron, Carter, 1979). В некоторых работах было показано, что расстояние перемещения наземных моллюсков увеличивается с повышением плотности их популяции (Oosterhoff, 1977; Livshits, 1985), тогда как другими авторами не обнаружено какой-либо связи между этими двумя параметрами (Cameron, Carter, 1979; Baur, Baur, 1990).

В нашем случае на дисперсию николаевских моллюсков явно оказало влияние ненаправленное загрязнение слизию со стороны резидентной популяции, причем для особей крымской популяции такое влияние было более значимым. Очевидно, это может быть связано с существованием механизмов распознавания состава слизи внутри конспецифических групп. Если это так, то степень межпопуляционных различий у сравниваемых групп должна быть достаточно высока. Об этом свидетельствуют и результаты сравнительного анализа направленности перемещения относительно сторон света. Представляет интерес тот факт, что перемещение крымских моллюсков в западном и северо-западном направлении значительно отличалось на участке № 2, который был свободен от местных моллюсков. Очевидно, наличие местных моллюсков способствует «рассеиванию» генетически закрепленных тенденций к перемещению во вполне определенном направлении, опять же за счет механизмов ненаправленного загрязнения слизию. Для николаевской популяции рассматриваемая тенденция не характерна, чем можно объяснить тот факт, что у николаевских моллюсков ориентация относительно точки выпуска носила случайный характер.

Выводы

Анализируя результаты эксперимента, можно сделать вывод, что наличие конспецифических особей снижает миграционную активность наземных моллюсков. В значительной степени это снижение обусловлено интерференционной конкуренцией на фоне наличия слизи особей своего вида. Кроме того, уровень этой конкуренции был значительно выше между резидентными и крымскими моллюсками, чем между моллюсками николаевской популяции, что позволяет предположить наличие механизмов распознавания состава слизи внутри конспецифических групп. Данная концепция в комплексе с констатацией других явных эволюционных отличий между двумя популяциями, выразившимися в разной направленности перемещения, позволяет сделать предположение о проявлении признаков начального этапа (под)видообразования.

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции, сообщества : В 2 т. — М. : Мир, 1989. Компьютерная биометрика / Под ред. В. Н. Носова. — М. : Изд-во МГУ, 1990. — 232 с.
- Крамаренко С. С.* Некоторые аспекты экологии наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) // Вестн. зоологии. — 1997. — 31, № 4. — С. 51–54.
- Шилейко А. А.* Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). — Л. : Наука, 1984. — 399 с. — (Фауна СССР; Т. 3, вып. 3).
- Baur A.* Effects of competitive interactions and habitat structure on life-history traits and dispersal in land snails. — PhD Thesis : Univ. of Uppsala, 1991. — 32 p.
- Baur A., Baur B.* Are road barriers to dispersal in the land snail *Arianta arbustorum*? // Can. J. Zool. — 1990. — 68. — P. 613–617.
- Baur B.* Population regulation in the land snail *Arianta arbustorum*: density affects on adult size, clutch size and incidence of egg cannibalism // Oecologia. — 1988. — 77. — P. 390–394.
- Cameron R. A. D., Williamson P.* Estimating migration and the effects of disturbance in mark-recapture studies on the *Cepaea nemoralis* L. // J. Anim. Ecol. — 1977. — 46. — P. 173–179.
- Cameron R. A. D., Carter M. A.* Intra- and interspecific effects of population density on growth and activity in some helicid land snails (Gastropoda; Pulmonata) // J. Anim. Ecol. — 1979. — 48. — P. 237–246.
- Ebenhard T.* Colonization in metapopulations: a review of theory and observations // Biol. J. Linn. Soc. — 1991. — 42. — P. 105–121.
- Livshits G. M.* Ecology of the terrestrial snail *Brephulopsis bidens* (Pulmonata: Enidae): mortality, burrowing and migratory activity // Malacologia. — 1985. — 26. — P. 213–223.
- Oosterhoff L. M.* Variation in growth rate as an ecological factor in the land snail *Cepaea nemoralis* (L.) // Neth. J. Zool. — 1977. — 27. — P. 1–132.
- Slatkin M.* Gene flow and the geographic structure of natural populations // Science. — 1988. — 236. — P. 787–792.
- Smallridge M. A., Kirby G. C.* Competitive interactions between the land snails *Theba pisana* (Muller) and *Ceriuella virgata* (Da Costa) from South Australia // J. Moll. Stud. — 1988. — 54. — P. 251–258.
- Tattersfield P.* Density and environmental effects on shell size in some sand dune snail populations // Biol. J. Linn. Soc. — 1981. — 16. — P. 71–81.