ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР

Ученый совет

На правах рукописи

И. М. ХОХУТКИН

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ МОЛЛЮСКОВ РОДА BRADYBAENA (GASTROPODA, BRADYBAENIDAE)

Зоология — 03.097

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель — доктор биологических наук
И. М. ЛИХАРЕВ

ЛЕНИНГРАД
1970

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР

Ученый совет

На правах рукописи

И. М. ХОХУТКИН

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ МОЛЛЮСКОВ РОДА BRADYBAENA (GASTROPODA, BRADYBAENIDAE)

Зоология — 03.097

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель — доктор биологических наук
И. М. ЛИХАРЕВ

ЛЕНИНГРАД

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР.

Научный руководитель — доктор биологических наук **И. М. Лихарев.**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук **А. В. Яблоков,**

кандидат биологических наук **Я. И. Старобогатов.**

Ведущее учреждение: кафедра зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета ЛГУ.

Автореферат разослан 17 декабря 1970 г.

Защита состоится в конце января 1971 г. на заседании Ученого совета Зоологического института АН СССР (Ленинград, В-164, Университетская набережная, д. 1).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института.

Ученый секретарь Зоологического института АН СССР

В. Н. Никольская.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время вопросы популяционной экологии занимают все большее место при изучении закономерностей приспособления животных к условиям окружающей среды. И если позвоночные животные в этом отношении изучены достаточно хорошо, то многие беспозвоночные в силу огромного числа видов исследованы совершенно недостаточно.

Целью настоящей работы явилось изучение ряда вопросов экологии популяций моллюсков рода Bradybaena: Br. fruticum (Müll.), Br. schrencki (Midd.), Br. lantzi (Lindh.), Br. almaatini (Skv.).

При выполнении настоящей работы я многократно пользовался помощью и консультациями со стороны научного руководителя, доктора биологических наук И. М. Лихарева, чл.-корреспондента АН СССР С. С. Шварца, докторов биологических наук В. С. Смирнова, В. Н. Большакова, кандидатов биологических наук А. В. Покровского, М. М. Сторожевой, В. Е. Берегового, Ю. И. Новоженова, младшего научного сотрудника Ю. П. Каширо. Всем этим лицам я приношу свою глубокую благодарность.

Работа изложена на 139 страницах машинописи и содержит введение (куда входит описание материала и методики, а также литературный обзор), 4 главы, заключение, выводы и список литературы, состоящий из 242 названий (в том числе 200 иностранных). Работа иллюстрирована 10 таблицами и 7 рисунками.

Материал и методика. В 1965, 1967, 1968 и 1969 годах по виду Br. fruticum были сделаны выборки из следующих мест: северные склоны Большого Кавказа, пра-

вобережье р. Терека (г. Орджоникидзе — 244 экз.); левобережье р. Невы (ст. Поповка — 101 экз., д. Красный Бор — 29 экз.); правобережье р. Камы (г. Елабуга — 122 экз., г. Сарапул — 20 экз.); левоборежье р. Камы (г. Сарапул — 3428 экз.); горы Южного Урала, правобережье р. Белой (г. Ишимбай — 126 экз., пос. Красноусольский — 1097 экз.), правобережье р. Катава (г. Катав-Ивановск — 107 экз.), излучина р. Миасса (пос. Миассово — 101 экз.); восточные склоны Среднего Урала (г. Свердловск — 132 экз.). Кроме того, были использованы материалы коллекций Зоологического института АН СССР и ряд наших фрагментарных сборов за предыдущие годы — всего 1021 экз. По остальным трем видам материал был собран в 1969 году. По Br. schrencki сборы производились на западных склонах Алтая, в правобережьи Иртыша, по берегам р. Горной Ульбинки (пос. Горная Ульбинка — 39 экз.), по берегам р. Бобровки (д. Бобровка — 101 экз.); на горе Черный близ пос. Ленинки — 297 экз. По виду Br. lantzi материал собирался из районов северных склонов Заилийского Алатау (г. Алма-Ата — 784 экз., оз. Иссык — 103 экз.). По виду Br. almaatini материал собран в том же районе (г. Алма-Ата — 386 экз., пос. Иссык — 137 экз.).

Раковины моллюсков были промерены штангенциркулем по общепринятой схеме (Лихарев и Раммельмейер, 1952 12). После этого вычислялись средние значения высоты и ширины раковин, высоты и ширины устья, ширины пупка; отношения высоты раковины к ширине (индекс В/Ш); были вычислены их ошибки. В необходимых случаях производилось анатомирование под бинокуляром МБС-1 и отмечалось состояние половых продуктов.

Для определения численности обследованных видов проводился их учет по площадкам в 1 м². Для определения биомассы моллюсков проводилось взвешивание (сырой и спиртовый вес) на аналитических и технических весах.

Литературный обзор. Вид Br. fruticum был описан О. Е. Мюллером (Müller, 1774). Затем появилось много работ содержащих сведения по морфологии, биологии, изменчивости и географическому распространению этого вида (Middendorff, 1851; Schrenck, 1867; Westerlund, 1889), Bakowski, 1892; Ulicny, 1893; Dybowski, 1901; Taylor, 1909; Steenberg, 1911; Ellis, 1926; Künkel, 1928; Germain, 1930;

Mermod, 1930; Jutting, 1933; Mandahl-Barth, 1949; Frömming 1954; Grossu, 1955; Lozek, 1956; Soos, 1959; Urbanski, 1960; Zilch u. Jackel, 1960; Хохуткин, 1961; Berger, 1961 и др.). Литературных данных по остальным видам значительно меньше (Middendorff, 1851, Gerstfeldt, 1859; Schrenck, 1867; Westerlund, 1877; Dybowski, 1901; Lindholm, 1927; Цветков, 1938; Скворцов, 1940; Матекин, 1966; Увалиева, 1969). Детальная морфологическая характеристика всех видов приведена И. М. Лихаревым и Е. С. Раммельмейер (1952).

ГЛАВА I

Общая характеристика популяций четырех видов рода Bradybaena

В этой главе приведено описание популяций из различных географических районов.

ГЛАВА II

Характер биотопов и распределение в них моллюсков

Все изученные виды обитают в лиственных и смешанных лесах, чаще всего в долинах и поймах рек, на болотах, а иногда на склонах гор.

Характеристика почв. Моллюски получают все необходимые им вещества из растений, которые забирают их из богатых наносами пойменных почв в большинстве биотопов.

Характеристика растительности и топография размещения популяций. Br. fruticum во всех без исключения биотопах приурочена к крапиве (Urtica dioica) и таволге (Filipendula ulmaria). Эти растения служат для моллюсков источником пищи, а также, наряду с другими 30-ю видами, постоянным убежищем. Особи располагаются на растениях на различной высоте, что зависит от изменяющейся влажности. Закономерности приуроченности и распределения других видов в биотопах в основнов такие же, но среднеазиатские виды чаще встречаются в почвенной подстилке и на хмеле (Humulus lupulus), листьями которого питаются.

Плотность, численность и биомасса моллюсков в биотопах. Популяции всех видов, в целом, характеризуется концентрической структурой размещения животных в биотопе по плотности. В центре популяционного ареала создается «ядро» с максимальной плотностью моллюсков: у Br. fruticum и Br. schrencki—90; у Br. almaatini—70 и Br. lantzi—550 экземпляров. Оно окаймлено территорией со все более редким размещением моллюсков к периферии ареала. Там же, где происходит полная смена условий существования (в случае с Br. fruticum — лес—луг), доминируют другие виды моллюсков, имеющие аналогичную структуру поселения животных, но, соответственно, направленную в противоположную сторону.

Плотность моллюсков в биотопе не лимитируется кормовой базой. Нами подсчитано, что в некоторых болотах, где обитает Br. fruticum, на 1 м² приходится до 23 моллюсков; сухой вес растений с этой же площади составляет 450 г. За сутки 100 моллюсков выделяют около 0,30 г фекалий (сухой вес), что можно принять за непереваренную часть суточного рациона. Если учесть, что в некоторых растениях содержится до 35% клетчатки, то моллюски, даже при максимальной плотности в биотопе поглотят за сутки не более, чем 1 г растений (сухой вес). За весь летний период с 1 м² моллюсками будет поглощено около 100 г растений, что в 4,5 раза меньше их биомассы на этой же площади. Среднеазиатские виды, питаясь в определенной части биотопа только опадом, могут достигать, практически, максимально возможной плотности.

В локальных местообитаниях можно с определенным приближением определить количество моллюсков и, зная средний вес одного экземпляра вне зависимости от возраста, вычислить их биомассу. Так, в пойме Камы, в изолированном участке леса площадью 10 га на 1 м² приходилось 16 особей Br. fruticum. Общее количество моллюсков составит 1 600 000 особей, а общий вес — порядка 200 кг. В саду города Алма-Аты, на территории около 100 м², при плотности 550 особей Br. lantzi на 1 м², обитает около 55 000 животных и их вес составляет 45—55 кг. В других случаях, когда невозможно определить площадь местообитания, нами принимался во внимание вес моллюсков с 1 м², при условии высокой численности моллюсков на этой площади.

При сравнении биомассы всех четырех видов в пересчете на 100 м² получаем следующие цифры: Br. fruticum

в северных биоценозах — 0,2 кг; в южных — 1 кг (моллюсков всех видов — 2 кг); Br. schrencki совместно с другими видами — 0,2 кг; два среднеазиатских вида — по 2 кг, а в особо благоприятных условиях — порядка 50 кг.

Возрастная структура популяций. Характер биомассы в популяциях зависит от количества животных в возрастных группах. Только в самых многочисленных популяциях Br. fruticum вес животных в некоторых младшевозрастных группах почти равен весу животных из последующих групп. В среднем по виду мы наблюдаем сначала увеличение (до третьей возрастной группы включительно), а затем небольшое и потом резкое снижение биомассы. Причем, основную биомассу популяций составляют не самые многочисленные младшевозрастные группы, а моллюски из третьей и четвертой возрастных групп (2—3 оборота), т. е. как раз основная масса половозрелых особей.

В целом, для «северных» популяций Br. fruticum характерна такая структура, когда основную биомассу составляют половозрелые животные (около 86%), в то время как в численном отношении преобладают неполовозрелые особи (около 67%). Для двух среднеазиатских видов и для южных популяций первого вида характерно преобладание в отношении биомассы также группы половозрелых животных (около 96%), в то время как численность половозрелых и неполовозрелых особей в оптимальном варианте приблизительно одинакова.

ГЛАВА III

Морфологическая характеристика популяций

Географическая изменчивость размеров раковины. За основные показатели при характеристике размеров моллюсков нами были приняты высота и ширина раковины, а также отношения этих величин. При выяснении зависимости размеров раковин от климатических факторов мы ограничились лишь одним показателем — высотой раковины, так как ширина раковины изменяется аналогично, что было установлено предварительно.

В каждой популяции Br. fruticum была взята максимальная высота раковины моллюсков. Для сравнения были использованы данные по максимальной высоте раковин из

всех вышеприведенных работ, касающихся этого вида, а также привлечены наши промеры коллекционного материала. Таким образом, не считая собственного материала мы получили данные практически по всему ареалу вида.

Кроме того, для корректировки полученных данных, материалы из наших сборов были обработаны следующим образом. Для каждой возрастной группы была вычислена средняя высота раковин всех популяций, принятая за 100%. Затем, также в процентах были вычислены отклонения каждой средней высоты для всех популяций по возрастным группам. После этого отклонения были усреднены для каждой популяции, а затем для группы прибалтийских, кавказских и камско-уральских популяций.

Анализ полученных данных показывает, что наиболее крупные моллюски встречаются на юге ареала от Кавказа до Парижа. Этому же соответствует и отклонение в большую сторону на 10,1% для высоты раковины в кавказских популяциях. Далее, от Лондона до Стокгольма, а затем через Ленинград до Свердловска и на юге через Москву—Брянск на Прагу тянется зона ареала, где раковины в среднем на 3 мм меньше, чем в южной части ареала. Кстати, незначительное отклонение по средней высоте (+1,4%) для группы камско-уральских популяций показывает, что несмотря на определенные колебания в размерах раковин в различных популяциях, в целом они не выходят за средние пределы величин, характерных для этой зоны. И, наконец, часть ареала севернее линии Ленинград—Свердловск включает наиболее мелких моллюсков; в среднем высота их раковин также на 3 мм меньшее, чем в предыдущей зоне. Отклонение по средней высоте здесь составляет —15,6%.

Таким образом, для Br. frutcum мы можем выделить три зоны в пределах ареала (оптимума, переходную и пессимума), где с юга на север происходит уменьшение моллюсков в размерах. В среднем каждой зоне соответствуют следующие высоты раковин: 20, 17 и 14 мм. Для других видов, в связи с незначительным количеством точек, подобные закономерности прослеживаются менее четко.

Все три зоны отличаются условиями температуры и влажности и количеством безморозных дней в году: зона оптимума от 19 до 20° С, от 60 до 75% и от 210 до 240 дней; переходная зона от 17 до 19° С, от 50 до 70% и от 120 до 210 дней; пессимальная зона от 15 до 17° С, от 55 до 66% и от 90 до 120 дней.

Вертикальная зональность, присущая горным районам, «затушевывает» закономерности в изменении размеров раковин от центра к периферии, тем более, что распространение вида прерывается горными хребтами.

Рост и прирост раковины. Для того, чтобы характеризовать рост раковины моллюсков в течение жизни, мы должны иметь данные по возрастной структуре популяций. Определение возраста у большинства животных представляет известные трудности. Но для сравнения роста животных в естественных популяциях мы можем определить возрастную структуру популяций с достаточным приближением различными косвенными методами.

Одним из таких методов является распределение животных по размерам; каждая возрастная группа различается (статистически) по длине тела животных. Вследствие этого на кривой длины (или другого размерного показателя) получается несколько вершин, каждая из которых соответствует определенной возрастной группе. Мы провели анализ таким методом распределения моллюсков по высоте раковины в самой крупной выборке из одной сарапульской популяции. Кроме того, возрастная структура популяций определялась исходя из количества дефинитивных оборотов раковины. Средние высоты раковин в каждой возрастной группе, определяемые этими способами, вполне сопоставимы между собой и расхождения могут быть лишь в самой последней группе за счет очень малого числа моллюсков в ней. Таким образом, возрастную структуру популяций можно определять с достаточным приближением по количеству дефинитивных оборотов раковин.

Чтобы проследить, как меняется рост раковины в среднем по виду от одной возрастной группы к другой, мы вычислили абсолютный и относительный прирост раковины в высоту.

Абсолютный прирост (иначе абсолютная скорость роста) вычислялся по формуле

$$\frac{B_2 - B_1}{t_2 - t_1}$$

где B_1 и B_2 — средняя высота раковины в каждой возрастной группе t_1 и t_2 — возраст в начале и конце обследуемого

периода; в нашем случае $t_2 - t_1$ всегда равно 1 году. Относительный прирост вычислялся по формуле:

$$\frac{B_2 \quad 100\ \%}{B_1}$$

В некоторых исследованиях идентифицируется относительный рост и процентуальный прирост, который вычисляется по формуле:

$$\frac{B_2 - B_1}{B_1} \cdot 100\ \%$$

Принципиальной разницы в закономерностях, получаемых по этим формулам нет, так как:

$$\frac{B_2 \quad 100\ \%}{B_1} - 100\ \% = \frac{B_2 - B_1}{B_1} \quad 100\ \%$$

Для Br. fruticum вначале абсолютный прирост очень высок (стадия 0—2 оборотов). Затем происходит его стабилизация (2—3 оборота), а под конец (3—4 оборота) — падение. У других видов проявляются такие же закономерности, выраженные, однако, менее четко. Относительный прирост, с возрастом неуклонно снижается. Объяснение такому темпу роста можно дать следующее. Раковина моллюсков до наступления половозрелости растет по принципу увеличения витков архимедовой спирали — в геометрической прогрессии. Это означает, что каждый последующий оборот (учитывая эмбриональные) равен предыдущему умноженному на какую-то постоянную величину, влияющую на прирост. На следующем этапе стабилизации прироста, т. е. по достижении моллюсками половозрелости, каждый последующий оборот будет равен предыдущему плюс постоянная величина; рост идет в арифметической прогрессии. Наконец, в третий период (старения) происходит замедление постоянной величины прироста; каждый последующий оборот также увеличивается в арифметической прогрессии, но с учетом этого замедления. В целом, рост раковины продолжается в течение всей жизни моллюсков; если представить его в логарифмическом масштабе, то в среднем получится прямая линия.

Воспользовавшись формулой «характеристики роста», мы можем охарактеризовать как различные периоды роста, так и всю прямую роста в количественном отношении. Формула, преобразованная для нашего случая, имеет следующий вид:

$$\frac{\lg B_2 - \lg B_1}{0{,}4343\,(t_2 - t_1)} \quad B_1$$

где 0,4343 — модуль перехода от натуральных к десятичным логарифмам. Пояснение остальных величин было дано выше.

Характеристика роста в период до половозрелости составляет у Br. fruticum незначительную величину (1,57), затем резко возрастает и в период половозрелости колеблется около 3,24; после этого она снова уменьшается почти до исходной величины (1,95). Таким образом, в течение жизни моллюска она непрерывно меняется и эти изменения роста соответствуют определенным стадиям онтогенеза. В стадии половозрелости наибольшее значение эта величина имеет у двух среднеазиатских видов (около 4,00). У двух других видов она меньше (около 3,50). В период до половой зрелости эта величина у всех видов меньше, чем в период половозрелости. У двух среднеазиатских видов период стабилизации роста происходит на год позже; по-видимому, и половозрелым они становятся позже на год, чем два других вида.

В целом, можно заключить, что после наступления половозрелости рост среднеазиатских видов идет более быстрыми темпами и они в среднем достигают более крупных максимальных размеров (17,0—17,4), чем два других вида (15,6 мм Br. fruitcum).

ГЛАВА IV

Характеристика полиморфной структуры популяций

Полиморфизм популяций исследованных нами видов проявляется в отношении формы и цвета раковин, а также в отношении признака «опоясанности». Остановимся на характеристике каждого из этих признаков.

Форма раковин. У всех рассматриваемых нами видов имеются следующие раковины: прижатоконические, низкокубаревидные и шаровидные. Эти формы подвержены возрастной изменчивости; так с возрастом уменьшается ко-

личество прижатоконических раковин (до 1—17% у разных видов) и возрастает количество шаровидных (до 17—75%). Все эти возрастные изменения пропорций роста раковин сопровождаются у всех четырех видов увеличением индекса В/Ш (от 0,64 до 0,86).

Все эти изменения можно было бы считать только возрастными, если бы в старшевозрастных группах оставались исключительно шаровидные или только низкокубаревидные раковины. Но в этих группах, в популяции всех видов, одновременно встречаются прижатоконические и шаровидные раковины. Как показывают анатомические вскрытия разных по форме раковин моллюсков из одной и той же популяции, между ними нет никаких отличий по строению половой системы; все они, без сомнения, относятся к одному виду. В одних и тех же старшевозрастных группах количество моллюсков с прижатоконической раковиной составляет от 0,6 до 8,7%, а шаровидных — от 17,2 до 42,2% у разных видов.

Таким образом, по форме раковин можно характеризовать полиморфную структуру популяций.

Цвет раковин. В популяциях всех видов имеются раковины желтого и красного цветов. Количество желтых раковин понижается с возрастом до 38—69%, а количество красных раковин увеличивается до 40—50% у разных видов. В популяциях исследуемых видов, особенно среднеазиатских, имеются моллюски и с другой окраской раковин. Эта окраска создается за счет того, что на общем фоне проявляются различные оттенки, например белые и зеленые. Кроме того, раковины всех видов могут иметь одну или несколько цветных спиральных полос, интенсивность окраски которых различна и расстояние между ними может варьировать очень сильно за счет различной ширины самих полос. Общий цвет раковины меняется поэтому в значительной степени. Раковины моллюсков, живущих на открытых местах, окрашены в более «блеклые» цвета; фон их очень хорошо гармонирует с фоном растительности. Раковины моллюсков, живущих под пологом кустарников или деревьев, окрашены более интенсивно. Однако, популяции Br. fruticum, обитающие в различных участках леса, также отличаются по соотношению раковин различного цвета. Так, в одной популяции из-под Сарапула моллюски с желтой раковиной составляют 60,3%, а в близлежащей — 77,5% от общего числа моллюсков в старшевозрастных группах.

В среднем эти различия сохранились в течение двух лет наблюдений.

Таким образом, цвет раковин также характеризует полиморфную структуру популяций. Цвет и форма раковин повторяются у всех видов и, следовательно, образуют параллельные ряды изменчивости.

«Опоясанность» раковин и вопрос о разграничении популяций в природе. Как уже упоминалось, раковины всех видов имеют в разном количестве спиральные цветные полосы. Практически все Br. lantzi имеют на раковине три спиральные полосы, крайне редко встречаются раковины, имеющие две спиральные полосы Материал по Br. schrencki и Br. almaatini ограничен и можно лишь констатировать, что у них встречаются однополосые и бесполосые раковины.

Наиболее полный материал в отношении этого признака представлен по Br. fruticum. Раковины этого вида могут иметь одну спиральную полосу или она может отсутствовать и лишь в очень редких случаях (2 экземпляра из 6500 особей) встречаются раковины с тремя или двумя спиральными полосами. Таким образом, по этим признакам (наличию или отсутствию спиральных цветных полос на раковине) все виды образуют параллельные ряды изменчивости, но не все морфы пока удалось обнаружить.

Визуальное определение наличия или отсутствия полос производится значительно легче, чем определение цвета или формы раковин, так как здесь отсутствуют переходы; соотношение двух морф альтернативно. Кроме того, цвет и форма раковин подвержены возрастной изменчивости, поэтому полиморфизм популяций, когда мы имеем дело с этими признаками, затушевывается. Следует выяснить, связано ли соотношение полосатых и бесполосых раковин с возрастной структурой популяций. Для этого нужно установить, достоверно ли различаются по соотношению обеих морф возрастные группы в популяциях. С этой целью вычислим разницу в соотношении двух морф между каждой последующей парой возрастных групп в каждой популяции; а затем вычислим сумму всех разностей всех популяций вместе. Ошибка каждой полученной разности будет равна корню квадратному из суммы квадратов всех ошибок, всех сравниваемых между собой чисел (Σ разностей $\pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2 + \ldots m_n^2}$ Для доказательства достоверности

полученных величин вычисляем критерий Стьюдента по формуле:

$$t = \frac{\Sigma \text{ разностей}}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2 + \ldots m_n^2}}$$

Получаем следующие величины:

Возрастные группы	Σ разностей	t
1 и 0	—15,5±24,6	0,63
2 и 1	+26,1±44,9	0,58
3 и 2	+44,9±69,4	0,65
Общее	+55,5±86,3	0,64

Как видно, нет достоверных различий по соотношению двух морф в каждой паре возрастных групп; таким образом, нет связи этого признака с возрастной структурой популяций. Следовательно, каждая популяция может рассматриваться по этому признаку как однородная группа особей.

Каждая популяция специфична по соотношению двух морф. Так, в миассовской популяции и в одной из популяций Ленинградской области присутствует только бесполосая морфа. Первая популяция обитает на болоте, вторая — в канаве. В другой ленинградской популяции, расположенной невдалеке от первой, преобладает полосатяя морфа (64,6%). Эта популяция обитает в лесном колке. В свердловской популяции, собранной на лесном болоте, преобладают бесполосые раковины (около 90%). В большинстве остальных популяций также преобладает бесполосая морфа (70—75% и больше). В елабужской популяции, наоборот, больше полосатых раковин (82%). Эта популяция обитает в пойме реки.

Таким образом, в ряде популяций отличия по соотношению двух морф очень велики; многие популяции менее резко отличаются по этому признаку; но как правило, эти различия статистически достоверны. Так как все популяции, где наблюдается случайное сходство по этому признаку, изолированы большими расстояниями, то не возникает сомнения в их самостоятельности.

Иначе обстоит дело, когда популяции расположены в непосредственной близости друг от друга. Так, при анализе материала из-под Сарапула видно, что выборка за 1965 год по рассматриваемому признаку достоверно отличается от вы-

борки 1967 года (t=3,21). Так как сбор был произведен в одной и той же местности, из участков пойменного леса, на первый взгляд мало отличных друг от друга, то возникает вопрос, за счет чего получилась разница в соотношении морф в этих выборках. В 1968 году с этой целью мы проанализировали выборки из двух участков леса. При сплошной выборке с площадок в 1 м² в первом участке леса соотношение двух морф варьирует в очень широких пределах (от 50 до 100%). Однако, при суммировании материала со смежных площадок размах колебаний резко сокращается и уже на 2—3 м² наблюдается довольно однородное распределение частот двух морф. При дальнейшем увеличении площади сбора, т. е., собственно, при увеличении количества материала в выборке, мы получаем очень близкое распределение двух морф (три площадки по 100 м² и более) — около 77% бесполосой морфы. Для того, чтобы проследить границы распределения частот фенотипов в том же массиве леса (участок I), нами были взяты пробы по всей его протяженности с юга на север (около 3 км). На двух площадках, лежащих в центре лесного участка, сохраняется в среднем близкое к первым трем соотношение двух морф (около 77%). Через 500 метров, у границы участка 1 была заложена еще одна площадка, соотношение двух морф здесь несколько иное, но все-таки близко к предыдущим площадкам (80%). Далее, были заложены три площадки в новом массиве леса (участок II). Соотношение двух морф на этих площадках другое (86,6—90,2% бесполосой морфы). Эти два участка изолированы друг от друга и контактируют лишь в одном месте, где приблизительно на расстоянии трех метров островок растительности (крапива, кустарники и отдельные деревья) площадью около 140 м² лежит между двумя этими участками леса и где обитает Br. fruticum. При сравнении выборок из этих двух участков леса в целом мы получаем статистически значительную разницу (t=5,53) в соотношении двух морф. Очень большая численность моллюсков в этих участках леса в сочетании с различным соотношением двух морф позволяет считать, что здесь обитают по крайней мере две различные популяции Br. fruticum. Этим же фактом объясняется различие в соотношении двух морф в двух предыдущих выборках, так как сборы производились в разных участках леса. В 1969 году ранней весной мы повторили выборку с площадок лежащих на границе обоих участков. Различия в соотношении двух морф

сохранились, но частота их изменилась на обеих площадках (88,7 и 95,2% вместо 80,0 и 90,2% в 1968 году). Была повторена выборка и на некоторых других площадках. В целом, в двух участках леса для популяций сохранилось различие в частоте двух морф (t=2,06), но сама частота их изменилась в обоих участках леса. Так как пограничные площадки лежат недалеко друг от друга и между ними находится территория, также заселенная моллюсками, то, по-видимому, происходит определенное перемешивание животных двух популяций за счет активности особей. Не исключено также, что граница между популяциями имеет несколько иной характер и что на самом деле популяционный ареал может быть еще меньше. Внутри первого массива леса распределение моллюсков не сплошное, как во втором, а прерывистое, за счет болотистых участков. Кроме того, животных, собранных на островке леса, мы включали в общую выборку из участка I на том основании, что заросли крапивы пересекают тропинку, идущую между этим островком и первым участком, тогда как между вторым участком и островком нет никакой растительности на другой тропинке. Но если рассмотреть соотношение двух морф в первом участке леса без учета их частоты на «островке» (91,3%), то это соотношение в выборке 1969 года составит 86,7% вместо 89,0%. Общая разница будет больше приближаться к разнице в выборках 1968 года, когда основная масса моллюсков была собрана на территории первого участка. Не исключено также, что на островке формируется своя популяция, так как общая численность моллюсков здесь не уступает таковой в некоторых других популяциях. Во всяком случае, возможность начинающегося обособления популяций не стоит сбрасывать со счета; так, две красноусольские популяции изолированы друг от друга дорогой и небольшими холмистыми горами; расстояние между ними 3—5 км. Частота двух морф в них различна (70,0 и 75,2%), но это отличие лежит на пределе, улавливаемом статистически (t=1,93). В то же время, в строго ограниченной популяции из-под Свердловска колебания в соотношении двух морф по годам не выходят за пределы средних отклонений (t=1,45); это, безусловно, однородная выборка.

Таким образом, когда изоляция популяций выражена недостаточно четко, т. е. когда мы имеем дело с популяциями моллюсков, обитающих в непосредственной близости друг от друга, на основании различий в частотах двух (или

большего числа) морф можно установить границы популяций в природе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этой главе суммируются основные положения, изложенные по ходу работы.

Выводы

В результате исследования некоторых сторон экологии наземных моллюсков рода Bradybaena можно сделать следующие выводы.

1. Установленные нами особенности приуроченности всех изученных видов к биотопам с повышенной влажностью позволяют отнести Br. fruticum и Br. schrencki к мезофильной группе, а среднеазиатские виды — к ксеро-мезофильной группе моллюсков.

2. Все четыре вида являются стенотопами и стенофагами, так как приурочены, в основном, к крапиве, таволге и хмелю и питаются листьями этих растений и опадом.

3. Концентрация растительности в биотопе, служащей кормом моллюскам, создает и концентрацию доминирующего вида — создается «ядро» популяции. Популяция размещается в биотопе по ярусам, что позволяет наилучшим образом использовать кормовую базу. За весь вегетационный период моллюсками поглощается не более, чем четвертая часть растительной биомассы. Кормовая база не лимитирует плотность моллюсков в биотопе.

4. Биомасса моллюсков в пересчете на 100 м² составляет для Br. fruticum и Br. schrencki (совместно с остальными видами) — 0,2 кг; для Br. fruticum в южных биоценозах — 1 кг (моллюсков всех видов — 2 кг), для двух среднеазиатских видов — 2 кг; а в особо благоприятных условиях для Br. lantzi — около 50 кг. Следовательно, биомасса доминирующих видов увеличивается в южных биоценозах в 5—10 раз, а в некоторых случаях — в десятки раз по сравнению с «северными» биоценозами.

5. Основную биомассу популяций Br. fruticum в северных биоценозах составляют половозрелые животные (86%), в то время как в численном отношении преобладают непо-

ловозрелые особи (67%). Такие же соотношения сохраняются и для Br. schrencki. В южных популяциях Br. fruticum и в популяциях среднеазиатских видов по биомассе также преобладают неполовозрелые животные (96%), а численность половозрелых и неполовозрелых особей в оптимальных условиях приблизительно одинакова.

6. В отношении изменения размеров раковины для Br. fruticum удалось выделить три зоны на территории ареала: оптимума, переходную зону и пессимума. Раковина постепенно уменьшается в размерах от первой зоны к последней.

7. Процесс роста продолжается в течение всей жизни моллюска. Наибольший темп роста раковины наблюдается до наступления половозрелости. В стадии половозрелости происходит стабилизация и затем, при старении, снижение темпа роста. Эти изменения темпа роста при прохождении различных стадий хорошо описываются в числовом выражении «характеристикой роста»: 1,57; 3,24 и 1,95 — таковы соответствующие значения для Br. fruticum.

8. Популяции исследованных видов по цвету, форме раковины и «опоясанности» полиморфны и составляют параллельные ряды изменчивости. Наиболее четко полиморфизм популяций прослеживается по «опоясанности», так как этот признак не связан с возрастной структурой и альтернативные морфы легко определимы. Для Br. fruticum частота различных фенотипов может служить критерием в установлении границ природных популяций, особенно в случае отсутствия территориальной изоляции.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. О распространении наземных моллюсков на Урале. Зоол. ж., т. 60, в. 2, 1961.

2. О соотношении внутрипопуляционной и географической изменчивости двух видов моллюсков Viviparus contectus (Mill.) и Bradybaena fruticum (Müll.). Тез. IV Зоогеогр. конфер. Одесса, 1966. Совместно с Р. И. Бирловым.

3. Характеристика полиморфизма популяций Bradybaena fruticum (Müll). Матер. отчет. сессии лабор. популяц. экологии позвоноч. животн., в 2, Свердловск, 1968.

4. Характер распределения Bradybaena fruticum (Müll.) в биотопе и его биомасса. Сб. МБП «Оптимальная плотность и структура популяций животных». Свердловск, 1968.

5. Полиморфизм и границы популяций Bradybaena fruticum (Müll.). Матер. отчет. сессии лабор. популяц. экологии позвоноч. животных, в 3, Свердловск, 1969.

6. Попытка определения биомассы элементарной популяции наземного моллюска Bradybaena fruticum (Müll.). Сб. МБП «Оптим. плотность и структура популяций животных», в 2, Свердловск, 1970.

7. Численность и биомасса популяций четырех видов наземных моллюсков рода Bradybaena, «Экология», № 3, 1970.