

УДК 594.382

НА ПРАВАХ РУКОПИСИ.

КРАМАРЕНКО С.С. НЕКОТОРЫЕ МЕТОДЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ НАЗЕМНЫХ
МОЛЛИСКОВ.- НИКОЛАЕВ, 1995.- 40 С.

Компьютерная верстка произведена автором на ПЭВМ-типе IBM PC/AT
("VOLTRON") с использованием текстового редактора "LEXICON".

1. ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ("DENSITY").

Методы оценки плотности популяции наземных моллисков основаны на использовании вероятностного подхода. Как правило, исследователя интересует не абсолютная величина численности всех улиток на всей данной территории, а относительная, то есть наиболее вероятное число особей (как отдельных размерно-возрастных классов, так и всех в целом) приходящееся на единицу площади (чаще всего, на 1 кв.м.). Имея такие показатели через равные промежутки времени, появляется возможность анализировать различные внутропопуляционные процессы: динамику численности, смертность, плодовитость, изменение размерно-возрастной структуры популяции и т.п.

Наиболее часто плотность популяции определяется как среднее арифметическое численности улиток, собранных с пробных площадок с учетом их площади. На выбор размеров пробной площадки прежде всего сказываются размеры самих объектов сбора и в некоторой степени плотность их поселения.

Для небольших по размеру раковины моллисков (булмииниды, гигомиды, мелкие гелициды, клаузииниды и т.п.) при их достаточно высокой плотности наиболее удобным будет размер пробной площадки в 1/16 кв.м. (то есть, 0,25 x 0,25 кв.м.) или 1/10 кв.м. (то есть, 0,32 x 0,32 кв.м.). Для более крупных - гелицид (представители родов *Helix*, *Succinea*, *Eobania* и т.п.) - плотность популяций которых чаще всего достаточно низка, размер пробной площадки должен быть не менее 1 кв.м. (то есть, 1 x 1 кв.м.), а при очень низкой плотности и больше - 4 кв.м. (то есть, 2 x 2 кв.м.).

Наиболее удобно производить сбор моллисков, используя квадратную рамку необходимых размеров. Изготавливается такая рамка обычно или из деревянных планок, или же из толстой стальной проволоки. Сбор улиток можно производить двумя способами: учитывать моллисков, попавших на границу рамки, или же не учитывать. Важно только единообразие сбора материала как в различных биотопах, так и в различные время. Круговые рамки неудобнее квадратных как при изготовлении, так и при использовании - очень часто при сборе материала необходимо отмечать некоторые относительные показатели (например, доля грунта покрытого растительностью и т.п.); для этих целей квадратные рамки оказываются более удобными.

Необходимо отметить, что расположение пробных площадок на исследуемой территории должно быть только случайным. Однако, при необходимости (особенно, при нали-

ции какого-либо градиента, например, по высоте над уровнем моря, по степени антропогенного изменения ландшафта и т.п.) - пробные площадки могут быть расположены через равное расстояние на параллельных линиях перпендикулярных направлению интересующего градиента.

Таким образом, если в гипотетической популяции в каждой из 10 пробных площадок размером 0,25 x 0,25 кв.м. было собрано следующее количество улиток - 1, 0, 5, 7, 9, 1, 0, 2, 0, 7 - то среднее арифметическое этих значений составляет - 3,2 ос/0,0625 кв.м. или 51,2 ос/кв.м.

Не менее важным показателем является уровень достоверности полученного значения, то есть его ошибка. В данном случае ошибка среднего значения плотности популяции составляет 1,0 ос/0,0625 кв.м. или 16,0 ос/кв.м. Точность полученной оценки плотности популяции можно определить, исходя из соотношения D/Sd , где D - среднее значение плотности, а Sd - ее ошибка. Достоверными считаются результаты оценки плотности при которых это соотношение ² меньше или равно 5. Величина D/Sd в приведенном выше примере составляет всего 3,2; таким образом, для того, что бы повысить точность оценки D необходимо прежде всего увеличить число пробных площадок. Имея предварительные данные среднего значения плотности (D) и ²вариансы (S^2) можно рассчитать необходимое число пробных площадок (n) по формуле (Elliott, 1971):

$$n = (25 * S^2) / D^2$$

Таким образом, в нашем примере число пробных площадок должно быть увеличено до $n = 25 * 10,76 / 10,24 = 26$.

Показательно, что при агрегированном типе распределения (см. ниже), который часто встречается у наземных моллюсков, то есть когда величины плотности и ее ²вариансы приблизительно равны, число пробных площадок для получения достоверных результатов должно быть не менее 25.

Как видно, никаких особых сложностей в данном методе получения искомого значения нет. Более того, если не стоит задача выражения значения плотности в абсолютных величинах, а вполне достаточна ее качественная оценка, уровень плотности может быть оценен с использованием ранговых критериев. Например, в работе Б. Баура (Baur, 1988) уровни плотности локальной популяции *Chondrina clienta* классифицировались на основе времени, необходимого для сбора 25 взрослых улиток: 1 - более чем 20 мин. (низкая плотность); 2 - от 2 до 20 мин. (средняя плотность); 3 - ме-

нее чем 2 мин. (высокая плотность).

Однако при высоком уровне агрегированности (колоннальности) моллюсков в популяции, вышеизложенный метод оценки плотности популяции может давать не совсем корректные результаты. Для таких случаев Г.М. Лившиц (Livshits, 1983) использовал следующую технологию определения плотности. Прежде всего учитывается количество колоний улиток на опытных площадках 10 м x 10 м (n), определяется среднее количество улиток в таких колониях (m) и подсчитывается число единичных особей между колониями на 1 кв.м. (d). Расчет величины D_i производится по формуле:

$$D_i = ((m * n) / 100) + d,$$

а средняя плотность популяции находится как среднее арифметическое полученных значений D_i .

2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ ("SPATIAL DISTRIBUTION").

Помимо определения значений плотности изучаемой популяции, перед исследователем практически всегда стоит задача охарактеризовать тип распределения моллюсков в пространстве, так как этот показатель является одной из важных биологических характеристик популяции или вида.

Наиболее простым способом определения типа распределения ("индекса агрегированности" - I_a) является метод предложенный В. Одумом (Odum, 1971):

$$I_a = S^2 / D,$$

где D - среднее арифметическое значение плотности, а S^2 - ее ²варианса. В случае, если значение $I_a > 1$, то распределение улиток имеет агрегированный характер, если же значение $I_a < 1$ или равно ей, то моллюски имеют случайный тип распределения.

В приведенном выше примере значение плотности составляет $D = 3,2$ ос/0,0625 кв.м., значение ²вариансы будет равно $S^2 = 11,96$ ос/0,0625 кв.м., а значение $I_a = 11,96 / 3,2 = 3,74$. Таким образом, мы можем сделать вывод о том, что моллюски в приведенном примере имеют четко выраженный агрегированный тип распределения.

Некоторой модификацией показателя, предложенного В. Одумом есть "индекс дисперсии" (I_d) Т. Саутвуда (Southwood, 1978):

$$Id = (S^2 / (n - 1)) / D,$$

где n - число пробных площадок. Данный показатель распределяется приблизительно как χ^2 со степенями свободы $k = n - 1$. В нашем примере $Id = 33,64$ с числом степеней свободы равным 9. Из таблицы распределения χ^2 находим, что полученное нами значение индекса дисперсии характеризует агрегированный тип распределения моллюсков с вероятностью выше 99,9% (то есть, $p < 0,001$).

Метод определения характера распределения животных предложенный Ивао (Iwao, 1968) также основан на величине соотношения S^2 / D . Ивао предложил использовать простую линейную регрессию:

$$D^* = a + b * D,$$

где D^* - показатель, названный им "средней сгруппированностью" (mean crowding), "a" - точка пересечения с осью D^* , "b" - коэффициент наклона линии регрессии.

Для распределения единичных особей значение коэффициента "a" меньше или равно 0, а для распределения колоний - "a" > 0 ; если особи или колонии распределяются случайно, то значение коэффициента "b" будет меньше или равно 1, если же - агрегировано, то "b" > 1 . Используя ежемесячные данные, оценку средней сгруппированности можно получить по следующей формуле:

$$D^* = D + ((S^2 / D) - 1).$$

Пример: Ежемесячные значения необходимых показателей для расчета коэффициентов линейной регрессии Ивао за два последовательных года исследований были следующие:

	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	V	VI	VII	VIII
D	2,1	2,0	2,5	3,0	3,7	3,2	3,0	2,1	2,4	2,7	3,4	3,2
S^2	2,0	2,4	2,6	3,1	3,2	3,7	2,9	2,4	3,0	3,2	3,0	3,2

а уравнение регрессии будет иметь вид:

$$D^* = 0,44 + 0,86 * D.$$

Так как значение коэффициента "a" близко к нулю, мы можем отметить, что особи в данной популяции распределены скорее поодиночке, чем колонийно; величина коэффициента "b" оказалась меньше 1, то есть особи распределены случайным образом.

Характер распределения особей в пространстве может быть также оценено, используя параметры уравнения Тэйлора (Taylor, 1961):

$$S^2 = a + b * D^b$$

Особенность данного метода заключается в том, что величина параметра "b" совершенно не зависит ни от числа пробных площадок, ни от общего числа животных в них. Величина коэффициента "b" является достаточно важной характеристикой различных видов (или популяций), так как его значения остаются относительно постоянными во времени.

При тех значениях, которые были приведены выше в таблице, уравнение Тэйлора будет иметь вид:

$$S^2 = 1,48 + D^{0,66},$$

что свидетельствует о случайном типе распределения моллюсков (так как величина коэффициента "b" < 1).

Как правило, максимальный уровень агрегированности (наибольшее значение отношения S^2 / D) имеет место в периоды наивысшей половой активности наземных моллюсков (для многих видов это конец весны - начало лета) или в конце активного сезона (осень), когда происходит массовый уход моллюсков в грунт на зимний спячку. Кроме того, агрегированность распределения наземных моллюсков может быть результатом двух процессов: отбора на предпочтительные участки в пределах местобитания (по химическому составу и структуре почвы, по типу распределения и видовому составу растительности и т.п.), и/или благодаря некоторым формам взаимодействия между особями (Livshits, 1983; Соле, 1984).

3. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ("VERTICAL DISTRIBUTION").

Температура тела экзотермных животных, в том числе и наземных моллисков в значительной степени обусловлена температурой окружающей среды. Механизмы, позволяющие им регулировать температуру тела во избежание как перегрева, так и часто связанного с ним иссушения, основаны, как правило, на адаптационном поведении животных в пределах занимаемой ими экологической ниши.

При исследовании особенностей вертикального распределения наземных моллисков прежде всего необходимо уделить внимание следующим параметрам: количеству моллисков (как всех вместе, так и различных размерно-возрастных классов или различных фенотипических групп) расположенных на разных высотах и/или на сторонах предметов (стволы деревьев, столбы, заборы и т.п.) различной ориентации.

Для того чтобы избежать количественной оценки высоты заполнения каждой отдельно взятой особи (а их иногда на одном предмете может быть несколько сотен), среднюю высоту заполнения (H_{cp}) можно определить используя формулу:

$$H_{cp} = (\sum (N_i \cdot H_i)) / N$$

где N_i - число моллисков на каждом отрезке высоты, H_i - срединное значение каждого отрезка высоты, N - общее число собранных улиток, $\sum$ - знак суммирования.

Пример: На одном столбе было собрано 127 моллисков, распределенных по различным высотам следующим образом:

0-0,25 м	0,26-0,50 м	0,51-0,75 м	0,76-1,0 м
20	47	51	9

Тогда расчет средней высоты заполнения моллисков на данном столбе будет иметь вид:

$$H_{cp} = ((20 \cdot 0,125) + (47 \cdot 0,375) + (51 \cdot 0,625) + (9 \cdot 0,875)) / 127 = 0,47 \text{ м.}$$

Кроме того, имеется возможность определить имеется ли какое-либо предпочтение по высоте заполнения моллисков или же они распределены равномерно. Для этого

может быть использован показатель χ^2 -квadrата Пирсона (χ^2). Прежде всего необходимо определить среднее число моллисков на каждом отрезке высоты - данная величина будет использоваться нами как теоретическое значение численности моллисков в случае, если бы их распределение было бы действительно равномерным - то есть, $127 : 4 = 31,75$. Тогда значение $\chi^2_{табл}$ будет равно:

$$\chi^2_{набл} = (20-31,75)^2 / 31,75 + (47-31,75)^2 / 31,75 + (51-31,75)^2 / 31,75 + (9-31,75)^2 / 31,75 = 39,64.$$

Полученное значение $\chi^2_{набл}$ сравнивается с табличным значением $\chi^2_{табл}$ с числом степеней свободы $k = n - 3$. Если $\chi^2_{набл} > \chi^2_{табл}$ (как в нашем примере), делается вывод о достоверном отличии характера распределения моллисков от равномерного. Действительно, около 77% улиток было сосредоточено на высоте от 0,26 до 0,75 м.

Используя метод χ^2 -квadrата Пирсона можно также оценить характер распределения моллисков на гранях предметов различной ориентации.

Пример: Имеются данные о численности моллисков на всех высотах на восьми гранях столба, соответствующим восьми сторонам света:

С	С-В	В	Ю-В	Ю	Ю-З	З	С-З
40	17	39	24	10	24	13	15

Тогда среднее (теоретическое) значения численности улиток на каждой грани будет - 22,75 ос. а значение $\chi^2_{набл} = 40,24$. Сравнивая это значение с табличным (40,24 > 20,52), мы делаем вывод о неравномерном характере распределения улиток на гранях столба с различной экспозицией.

Как правило, распределение наземных моллисков на различной высоте может чаще всего отличаться от равномерного. Это объясняется тем, что улитки в летний период стремятся избежать более высоких температур, характерных для поверхности почвы и приповерхностного слоя воздуха (Geiger, 1965). Кроме того, освещенность и соответственно степень нагревания сторон предметов с южной и западной ориентацией всегда выше, что также может влиять на характер пространственного распределения моллисков.

ков.

Также могут быть отмечены значительные различия как по показателям средней высоты залпования, так и по характеру экспозиционного распределения моллюсков различных фенотипов или разных размерно-возрастных классов. Чаще всего улитки более младших возрастных групп располагаются на более низких высотах, что объясняется их более высоким уровнем термотолерантности (Cowie, 1985).

4. ЛОКОМОТОРНАЯ АКТИВНОСТЬ ("MIGRATORY ACTIVITY" или "DISPERSAL").

Мечение моллюсков используется как правило при исследованиях степени и характера их миграторной активности. Мечение улиток может производиться разными способами, но наиболее распространены два следующих.

Яркой (желательно красной) нитрокраской (можно использовать для этих целей лак для ногтей после добавления в него красной пасты) наносятся определенные метки на раковину моллюска. Метки могут быть однотипные для каждой группы, или кодировать отдельные номера для каждой отдельной особи, используя различные комбинации по размеру, числу и расположению меток. Наиболее важными недостатками данного метода является то, что во-первых, при долговременных исследованиях такие метки могут сдираться с раковины, а во-вторых, наличие ярких пятен на раковине способно дезавуалировать моллюсков, что делает их более заметными для хищников. Кроме того, неизвестно как влияет нитрокраска на жизнедеятельность улитки.

Другим способом мечения является просверливание небольших отверстий в раковине моллюска вблизи устья. При этом также можно использовать индивидуальное мечение каждой особи по числу и расположению отверстий. Такие отверстия быстро затягиваются улитками, но структура раковины в месте отверстия отличается от исходной и может сохранять код особи до конца ее жизни. Естественно, эта методика пригодна лишь для крупных геликоидных моллюсков, кроме того, она намного сложнее, чем простое нанесение краски.

Процедура мечения может проводиться в лабораторных условиях (определенное число улиток необходимого возраста собирается, метится и выпускается в одной точке исходного биотопа) или прямо в природе. В первом случае полученные результаты имеют значительную погрешность, так как на активность меченных выпущенных моллюсков сильно влияет эффект "скупченности" в месте их выпуска. При мечении в природе, без нарушения нативного расположения, каждая улитка метится индивидуально и

отмечается исходное расположение каждой меченной особи.

Локомоторная активность наземных моллюсков может быть охарактеризована прежде всего двумя параметрами - средним расстоянием перемещения и интенсивностью миграции.

Первый показатель рассчитывается как среднее арифметическое расстояний перемещения всех переместившихся моллюсков (как живых, так и погибших в ходе перемещения) за определенный промежуток времени во всех направлениях. Для расчета данного показателя также можно использовать сгруппирование данных подобно тому как это было описано выше для расчета средней высоты залпования. Графическим способом изображения результатов эксперимента по изучению локомоторной активности наземных моллюсков является построение гистограммы распределения расстояний перемещения каждой особи. Как правило характер такого распределения лучше всего описывается кривой распределения Пуассона.

Варианса дисперсии (σ^2) вдоль одной отдельно взятой оси рассчитывается по формуле, предложенной Р. Кьюве (Cowie, 1980):

$$\sigma^2 = 0,5 + (\text{Sum } (r^2 \cdot f)) / (n - 1),$$

где r - срединное значение каждого интервала расстояний, f - число моллюсков в каждом классе, n - общее число собранных в конце эксперимента улиток. В дальнейшем значение σ^2 часто используется для определения показателя "величины соседства" (N) (neighbourhood size) (Wright, 1969):

$$N = 4 \cdot \pi \cdot \sigma^2 \cdot d,$$

где d - плотность популяции (только половозрелых особей).

Пример: Было промаркировано и выпущено 100 особей. Результаты перемещения каждой маркированной улитки (зультаты перемещения каждой маркированной улитки спустя 30 дней помещены в таблицу:

0-0,50 м	0,51-1,00 м	1,01-1,50 м	1,51-2,0 м	2,01-2,50 м
13	43	24	10	2

Средняя величина пройденного пути следовательно будет составлять - $L_{50} = 0,95$ м, значение дисперсии - $\sigma^2 = 0,57$ кв.м. При значении плотности популяции $d = 37,2$ ос/кв.м, величина соседства составит $N = 4 \times 3,14 \times 0,57 \times 37,2 = 266,3$ особи.

Интенсивность миграции определяется как доля улиток переместившихся за данный отрезок времени от общего числа выпущенных в начале эксперимента маркированных улиток. Данный показатель наравне со средней величиной перемещения часто используется для исследования сезонной или биотопической изменчивости локомоторной активности наземных моллюсков.

Наземные моллюски редко перемещаются по прямой линии, чаще всего их траектория представляет собой некую ломанную линию. Эффективность перемещения в таких случаях рассчитывается с помощью "индекса прямизны" (Hamilton, 1977). Этот индекс рассчитывается как отношение величины удаления от исходной точки к общей длине пройденного за данный период времени пути. В случае, если наблюдаемая особь будет кружиться на месте, он будет близок к нулю, а в гипотетическом случае перемещения по прямой линии - единице.

Кроме абсолютных и относительных показателей локомоторной активности, для наземных моллюсков не менее важной характеристикой является и направленность перемещения. Как было показано в лабораторном эксперименте Б.Бауром и М.Гостели (Baur, Gosteli, 1986), наземные моллюски *Arianta arbustorum* обладают отрицательным геотаксисом, то есть при наличии градиента по высоте они имели тенденцию перемещаться вверх по склону.

Интенсивность и направленность активной дисперсии наземных моллюсков может определяться множеством факторов внешней среды (как биотического, так и абиотического происхождения). В целом же необходимо отметить, что на уровень и интенсивность перемещения улиток в естественных условиях значительно влияет гетерогенность микроклиматических условий или типа субстрата, физиологические или генетические различия между особями и т.д. Очень часто было отмечено наличие положительной корреляции между размерами раковины и расстоянием перемещения моллюсков; иногда приводятся примеры плотностно-зависимой дисперсии.

Г.Бейкер (Baker, 1988) при исследовании характера перемещения двух видов наземных моллюсков в Южной Австралии обнаружил наличие сезонных миграций данных видов: в начале лета моллюски перемещались из активно используемого пастбища в соседний участок придорожной растительности, а осенью направление их перемещения

было противоположным.

5. РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ("AGE COMPOSITION").

Изучение возрастной структуры наземных моллюсков прежде всего базируется на постулате, что они имеют высокий уровень связи между возрастом и размерами раковины (Yosh-Tou, 1971). Как правило определение размерных классов производится на основе значений признаков раковины - высоты раковины или числа оборотов (для моллюсков с бугорчатым типом раковины), или большого диаметра (для моллюсков с геликсидным типом). Количество и способ определения границ размерных классов определяются целями исследований и чаще всего определяются субъективно. Однако значительно уменьшить субъективность позволяет знание характера протекания ростовых процессов раковины (или в лабораторных условиях, а лучше в природе) в зависимости от возраста. Имея полное соответствие между размерами и возрастом моллюсков можно с достаточно высоким уровнем достоверности производить анализ демографических процессов в исследуемой популяции.

Наиболее распространено деление моллюсков на четыре размерно-возрастные группы: ювенильных (juveniles), молодых (young), предвзрослых или субadultных (subadultus), и взрослых (adultus). При таком делении величины интервалов размерных классов будут естественно неодинаковыми. Например, Дж.Геллер и Х.Иттель (Geller, Itteli, 1990) при изучении наземных моллюсков *Helix texta* в Израиле отметили следующие размерные интервалы для этих возрастных групп по величине большого диаметра: ювенильные - до 10 мм, молодые - от 10 до 25 мм, субadultные - от 25 до 30 мм, и adultные - более 30 мм. (Однако размеры раковины не всегда являются наилучшим показателем достижения моллюском половозрелого состояния; чаще всего для этих целей используют наличие отворота губы устья, так как после его формирования дальнейший рост раковины становится невозможным. При этом, не все виды наземных моллюсков формируют губу, что значительно затрудняет их возрастную идентификацию).

В других случаях используют возрастное распределение основанное на равной величине размерных классов. Например, выделение размерных классов *Bradybaena fruticum* в работе А.Стайкоу с соавторами (Staikou et al., 1990) было проведено через каждые 3 мм увеличения величины большого диаметра раковины.

Графическим способом отображения изменений размерно-возрастной структуры

популяций является определение частот каждого размерного класса и на их основе построение гистограмм распределения моллюсков по анализируемому признаку через равные промежутки времени, чаще всего - ежемесячно. Если достаточно большое количество особей различных возрастных групп в начале эксперимента были помаркированы, то имеется возможность проследить судьбу каждой отдельно взятой когорты во времени.

Наиболее важными характеристиками различных возрастных групп моллюсков при изучении динамики численности популяций моллюсков являются показатели их смертности и выживаемости.

Выживаемость (L_x) характеризует часть когорты дожившей до конкретного возраста. Этот показатель рассчитывается как отношение числа моллюсков возраста " x " (F_x) к начальной численности когорты (F_0):

$$L_x = F_x / F_0$$

Таким образом величина L_x характеризует вероятность каждого новорожденного дожить до возраста " x ".

Показатель смертности (D_x) наоборот показывает какая часть когорты погибла в течении каждой возрастной стадии. Другими словами, D_x характеризует вероятность особи погибнуть в возрастном интервале от " x " до " $x+1$ ":

$$D_x = L_x - L_{x+1}$$

Необходимо отметить, что расчет показателей смертности и выживаемости производится на основе только абсолютных значений численности анализируемых возрастных классов, но никак не относительных, которые используются при построении гистограмм распределения.

Графическим изображением процесса изменения численности является построение кривых выживания. Такую кривую можно получить, если начать с некоторой когорты новорожденных особей и затем отмечать число выживших в зависимости от возраста. Построение этих кривых помогает выяснить в каком возрасте вид (или популяция) наиболее уязвим; установив причины смертности в этом возрасте, можно понять как регулируется величина популяции (Грин и др., 1990). Кроме того, форма кривой выживания является в целом специфичной для каждого вида, поэтому возможно проведение

сравнений демографических процессов между близкими видами (или различными популяциями одного вида).

Так как сбор наземных моллюсков (особенно при высоких уровнях плотности и агрегированности) основан на вероятностном подходе, иногда может возникнуть ситуация, что моллюсков возрастной группы " x " меньше, чем возрастной группы " $x+1$ ". Для того чтобы избежать появления в демографической таблице бессмысленных отрицательных величин, исходные данные подвергаются преобразованию, используя линейное сглаживание по трём ординатам:

$$F_0 = (5 * F_0 + 2 * F_1 - F_2) / 6,$$

$$F_x = 1/3 ((F_{x+1}) + (F_x) + (F_{x-1})),$$

$$F_n = (5 * F_n + 2 * F_{n-1} - F_{n-2}) / 6,$$

где F_x , F_{x-1} , F_{x+1} - число особей возрастного класса x , предыдущего и последующего возрастных классов, соответственно. А F_0 , F_1 , F_2 , F_{n-2} , F_{n-1} и F_n - число особей нулевого, первого, второго, предпредпоследнего, предпоследнего и последнего возрастных классов, соответственно.

Другим способом сглаживания является составление уравнения регрессии ($y = a + b/x$) и вычисление теоретических значений численности каждой возрастной когорты.

Пример: Имеется следующий ряд данных по численности моллюсков шести возрастных групп:

	0	1	2	3	4	5
Эмпирические	120	79	49	54	21	8
Теоретические	118	83	61	41	28	5

Так как число моллюсков второго возрастного класса больше, чем третьего необходимо провести сглаживание данных:

$$F_0 = (120 * 5 + 79 * 2 - 49) / 6 = 118; \quad F_1 = (120 + 79 + 49) / 3 = 83;$$

$$F_2 = (79 + 49 + 54) / 3 = 61 \text{ и т.д.}$$

Теоретические значения заносятся в демографическую таблицу и на их основе рассчитываются показатели смертности и выживаемости каждого возрастного класса:

x	Fx	Lx	Dx	Qx	Px	Kx
0	118	1,00	0,30	0,30	0,70	0,15
1	83	0,70	0,18	0,36	0,64	0,17
2	61	0,52	0,17	0,51	0,49	0,18
3	41	0,35	0,11	0,44	0,56	0,20
4	28	0,24	0,20	1,00	0,00	0,75
5	5	0,04	-	-	-	-

$$L_0 = 118/118 = 1,00; L_1 = 83/118 = 0,70;$$

$$L_2 = 61/118 = 0,52 \text{ и т.д.}$$

$$D_0 = 1,00 - 0,70 = 0,30; D_1 = 0,70 - 0,52 = 0,18;$$

$$D_2 = 0,52 - 0,35 = 0,17 \text{ и т.д.}$$

Однако для анализа уровня смертности при сравнении демографических процессов между различными видами или популяциями одного вида лучше использовать показатели удельной смертности (Q_x) и удельной выживаемости (P_x). Другой формой выражения удельной смертности является показатель интенсивности смертности (K_x):

$$Q_x = D_x \cdot (x + 1)$$

$$P_x = 1 - Q_x$$

$$K_x = I_g F_x - I_g F_{x+1}$$

$$Q_0 = 0,30 \cdot (0 + 1) = 0,30; Q_1 = 0,18 \cdot (1 + 1) = 0,36 \text{ и т.д.}$$

$$P_0 = 1 - 0,30 = 0,70; P_1 = 1 - 0,36 = 0,64 \text{ и т.д.}$$

$$K_0 = I_g 118 - I_g 83 = 0,15; K_1 = I_g 83 - I_g 61 = 0,13 \text{ и т.д.}$$

Как видно из полученных результатов для моллюсков из приведенного выше примера наиболее высокий уровень удельной смертности имеет место для четвертого возрастного класса. Чаще всего в природных популяциях моллюсков высокий уровень смертности характерен для новорожденных улиток, а также для половозрелых, которые находятся в ослабленном состоянии после процесса воспроизводства и сильнее подвержены воздействиям болезней или паразитов, а также неблагоприятным факторам внешней среды.

Получение необходимых данных при составлении демографических таблиц процесс достаточно долгий и кропотливый. Поэтому очень часто ограничиваются определением уровня селективной смертности различных размерно-возрастных классов или различных фенотипических групп. Чаще всего такую оценку можно получить только после проведения соответствующего эксперимента. Например, Г.М.Лившиц (Livshits, 1965) исследовал зимнюю смертность половозрелых особей *Brephulopsis bidens*. Для этого моллюски были помещены в фанерные ящики (12 x 20 x 6 см) пол которых был покрыт слоем земли и подстилкой из листьев; ящики были накрыты марлей и помещены на зиму при естественных условиях. Весной количество погибших улиток было подсчитано и на основе полученных результатов была дана оценка зимней смертности. Показатели уровня смертности можно рассчитывать для различных промежутков времени, например для 10-ти дней (Livshits, 1965). Это позволяет сравнивать полученные величины у различных видов (популяций, фенотипических групп и т.п.) с литературными данными, проведя лишь предварительно незначительную трансформацию значений.

6. РОСТ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ ("GROWTH RATE").

Как указывалось в предыдущей главе, для получения более достоверных данных о размерно-возрастной дифференциации в популяции наземных моллюсков необходимо определение зависимости между возрастом и размерами особей, то есть выявление особенностей процесса роста (формообразования) раковины. Сразу необходимо отметить, что на характер протекания ростовых процессов наряду с наследственной обус-

повленностью (генотипом), не менее важное влияние имеют и факторы внешней среды (как в природных условиях, так и при лабораторном содержании).

Можно выделить два разных подхода к изучению роста раковины наземных моллюсков. В первом случае анализируется относительный рост каких-либо морфологических признаков раковины в зависимости, как правило, от изменения высоты раковины (для моллюсков с бугорчатым типом раковины), или большого диаметра раковины (для моллюсков с геликоидным типом раковины). Процесс изменения пропорций организма при увеличении его общих размеров называется "аллометрией" (или "гетерогонией") (Reeve, Huxley, 1945); таким образом "аллометрия" по определению подразумевает отсутствие геометрического или физиологического подобия организмов разного размера (Бигон и др., 1989). При этом выделяют (Мина, Хлебевская, 1976):

- онтогенетическую аллометрию, когда исследуется зависимость между различными отделами тела (раковины) в онтогенезе особи или среди особей различного возраста одного вида;
- внутривидовую аллометрию, прослеживающую эти же закономерности в ряду особей одного вида, находящихся на одной стадии развития (обычно взрослых);
- межвидовую аллометрию, выявляющуюся при сравнении средних значений исследуемого признака, характерных для особей (как правило, взрослых) разных видов;
- эволюционную аллометрию, которую можно определить, как межвидовую аллометрию в ряду филогенетически близких форм.

При исследовании популяционной экологии наземных моллюсков, как правило, имеют дело с проявлением онтогенетической аллометрии. При этом показателем внутривидовой (межпопуляционной и/или географической) дифференциации является степень различий коэффициентов уравнения аллометрии (Huxley, 1932):

$$Y = b \cdot X^a,$$

где коэффициент "a" называется константой предельного равновесия, а коэффициент "b" - начальным показателем роста; Y и X - зависимая и независимая переменные, соответственно. Удобством этого уравнения является трансформация его в линейную форму при логарифмическом (или полуллогарифмическом) масштабе:

$$\lg Y = \lg b + a \cdot \lg X.$$

Аллометрическая зависимость, при которой величина коэффициента "a" равна 1, то есть скорость роста анализируемых признаков раковины полностью соответствует друг другу, называется "изометрической": в случае, если величина коэффициента "a" не равна 1 (что бывает намного чаще), речь ведется об "анизометрии". Если "a" < 1 (отрицательная анизометрия), то часть организма растет медленнее целого, а если "a" > 1 (положительная анизометрия), то часть организма растет быстрее целого.

Аллометрические зависимости могут быть определены не только для линейных признаков раковины моллюсков из различных популяций, но и для величин площади (например, площади устья) или объема (например, объема раковины). Для определения объема раковины моллюсков с геликоидной раковиной Реншем (Rensch, 1932) была предложена следующая формула:

$$OP = DP^2 \cdot (BP / 2),$$

где OP - объем раковины, DP - большой диаметр раковины, BP - ее высота. В первом приближении величину объема раковины можно высчитать, как куб величины ее диаметра.

Для определения площади устья (ПлУ) (если принять, что устье наземных моллюсков чаще всего имеет форму эллипса) можно использовать формулу:

$$ПлУ = (\pi \cdot ВУ \cdot ШУ) / 4,$$

где ВУ и ШУ - высота и ширина устья, соответственно.

Для определения периметра устья (ПрУ) может быть использована формула:

$$ПрУ = \pi \cdot ШУ \cdot ((1 - (0,25 \cdot A) - (0,047 \cdot A^2) - (0,0195 \cdot A^3))),$$

где $A = 1 - (ВУ / ШУ)^2$.

Необходимость в определении величин объема раковины, площади устья или его периметра может возникнуть, когда исследователь анализирует морфофизиологические адаптации наземных моллюсков из различных популяций (с различными условиями обитания). Соотношение между объемом раковины и площадью устья часто используется для оценки приспособленности моллюсков к поддержанию водного баланса; а соотношение объема раковины к периметру ее устья определяет адаптационную способность

моллюсков к активному перемещению на субстратах с различным углом наклона (Sain, Sonie, 1978; Samerlon, 1978; 1981; Cook, Jaffar, 1983).

В случае необходимости, абсолютные значения морфологических параметров раковины могут быть трансформированы в относительные (процентные):

$$PRI^* = (PRI / PR_{max}) * 100.$$

где PRI - абсолютное значение признака, PRI* - относительное, а PR_{max} - максимальное.

Такая трансформация чаще всего применяется при сравнении коэффициентов аллометрии между популяциями (или видами) моллюсков, абсолютные размеры которых различаются. В этих случаях, после перевода абсолютных значений в относительные, значения коэффициентов аллометрии могут быть легко сравнены между собой, так как характеризуют процессы роста (формообразования) раковины в одних и тех же координатах. Использование относительных значений анализируемых конкологических признаков, кроме того, позволяет на одной половозрелой раковине снимать множество промеров, характеризующих ее состояние на более ранних этапах онтогенеза (Попов, Крамаренко, 1994).

Что касается необходимого числа особей для получения более достоверных значений коэффициентов аллометрии, то это число может определяться, исходя из наличия количества материала (при этом уровень достоверности - величина ошибки коэффициентов - будет находиться в прямой зависимости от числа используемых экземпляров), а при его избытке вряд ли целесообразно промерять более, чем 40-50 особей.

Форму раковины можно рассматривать как диаграмму сил (как генетического, так и внешнесредового происхождения), действовавших в процессе ее становления, или как определенную систему векторов роста. В настоящее время стало очевидным, что такими силами являются соотношения в скорости и продолжительности роста частей органа по разным направлениям (для наземных моллюсков, это прежде всего скорость нарастания раковины в высоту и скорость нарастания раковины в ширину), причем относительный рост находится под контролем генотипа, то есть существуют генетические факторы, определяющие форму в целом, а не соответствующие размеры. Порообразования (как микро-, так и макроэволюционные) формы теоретически представляются достаточно простыми и могут быть рассмотрены, как результат деформации системы

координат, в которых форма вписана (Магомедов, 1990).

Таким образом, аллометрический экспонент может быть использован в качестве видового критерия, и даже в качестве генетического показателя отличий между различными популяциями одного вида (Иванко, 1967; 1969; и др.).

Линейный рост размеров раковины наземных моллюсков во времени (хронологический рост) чаще всего описывается с использованием уравнения Берталланффи:

$$Lt = L^* * [1 - \exp(-a * (t + b))]$$

или

$$Lt = L^* * [1 - \exp(-a * (t - t_0))],$$

где Lt - величина анализируемого признака в возрасте t, t₀ - начальный возраст (чаще всего равен нулю), L* - предельно возможное значение признака, "a" и "b" - коэффициенты уравнения. Значение L* может быть получено из соотношения:

$$L^* = L_{max} / 0,95,$$

где L_{max} - максимальное отмеченное значение признака.

Для определения ростовых процессов веса тела (с раковиной или без нее) также может быть использована подобная формула:

$$Wt = W^* * [1 - \exp(-a * (t - t_0))]^3,$$

где Wt - вес особи в возрасте t, W* - предельно возможный вес тела моллюска.

Пример: Имеются данные по хронологическому росту раковины наземных моллюсков *Helix* sp. за первые пять месяцев жизни (L* = 25,0 мм):

	1	2	3	4	5
Lt	7,0	14,0	19,0	22,0	24,0

тогда после всех расчетов уравнение роста будет иметь вид:

$$Lt = 25,0 * [1 - \exp(0,71 * (0,76 - t))]$$

Особенностью предложенного уравнения Берталанффи является то, что при любых значениях t (то есть возраста) величина Lt всегда остается меньше, чем L . Таким образом, это уравнение имеет важный биологический смысл - никогда величина раковины не может превысить максимально допустимую.

Данные для вычисления коэффициентов данного уравнения могут сниматься как с моллюсков, обитающих в природных условиях (для этого их индивидуально метят, как это было описано выше и периодически промеряют), так и при лабораторном содержании улиток. Во втором случае, используя различные комбинации условий содержания можно проводить экспериментальное исследование скорости и характера хронологического (а также и аллометрического) роста моллюсков. При этом, как правило, изменяют один из факторов для различных экспериментальных групп, остальные оставляя фиксированными. Варьирующими параметрами могут быть как абиотические, так и биотические факторы среды. Из абиотических факторов большое внимание уделяют световому режиму, режиму влажности и температуры, а из биотических - плотности посадки. Для наземных моллюсков (как и для многих других организмов) доказано наличие как внутривидовой, так и межвидовой конкуренции, влияющие на скорость и характер протекания ростовых процессов (Samelson, Carter, 1979; Baur, Baur, 1990; и др.). Основным ингибирующим фактором при этом является слюнь либо консpezifичных особей, либо особей другого вида; возможные механизмы влияния слюни на регуляцию роста мивелирных особей в популяциях наземных моллюсков приведены в работе Геллера и Иттеля (Heller, Itteli, 1990).

7. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ("PATTERN OF POLYMORPHISM").

Наряду с популяционно-генетическими исследованиями наземных моллюсков, когда генетическая структура популяции анализируется на основе частотного распределения энзимов (белков) различных органов тела моллюсков (как правило, мантийной ткани цефалоподуума), в последнее время в роли генетических маркеров используются так называемые "фены". Фены это качественные вариации признаков, которые могут быть выделены лишь на массовом материале и не могут быть подразделены дальше, без потери качества (Яблоков, 1967). Для наземных моллюсков в качестве фенотипа чаще всего

выступают различные вариации окраски и опоясанности (banding) раковины, также именуемые морфами. Для многих видов моллюсков генетическая основа фенов (морф) доказана экспериментально и поэтому частотное распределение фенов рассматривается как непосредственное отражение генетической структуры популяции.

Простейшей формой фенов является наличие или отсутствие какого-либо признака; например, для *Bradybaena fruticosa* это наличие или отсутствие спиральной ленты на раковине (Хохуткин, 1979); для *Berghulopsis bidens* - наличие или отсутствие радиальных пестрин (Алтухов, Лившиц, 1978). Более сложные фены представляют собой различные комбинации наличия, отсутствия или слияния спиральных лент на раковине (чаще всего это имеет место для представителей сем. Helicidae). Обычно на их раковине имеется пять лент. Для единообразия обозначения различных фенов Мартенсом была предложена следующая методика: пронумеровать все ленты от 1 до 5, считая от шва между предпоследним и последним оборотами до пупка. Тогда пятиполосая морфа обозначается как "12345", а полностью бесполосая - "00000". Морфа же со слитыми лентами, например первой и второй - "(12)345" и т.д. Также в роли фенов выступают различные вариации в окраске раковины - желтая, розовая или коричневая.

Методика для анализа генетического состава популяций животных была предложена Л.А. Животовским (1982) и включает следующие показатели:

$$m = (\sqrt{p_1} + \dots + \sqrt{p_n})^2,$$

$$S_m = \sqrt{(m * (n - m)) / N},$$

$$h = 1 - (m / n),$$

$$S_h = \sqrt{(h * (1 - h)) / N},$$

где m - показатель внутрипопуляционного разнообразия, S_m - его ошибка; h - доля редких морф в популяции, S_h - ее ошибка; n - число выделенных фенов; p_1, p_n - частота первого и n -ного фенов; N - общее число анализируемых особей в выборке.

Для расчета показателей сходства между парой популяций используется формулы:

$$r = \sqrt{(p_1 * q_1) + \dots + (p_n * q_n)},$$

$$S_r = 0,5 * \sqrt{((1 - q_0 - r) / N_1) + ((1 - p_0 - r) / N_2)},$$

где r - показатель сходства, Sr - его ошибка; $P1$ и Pn - частота первого и n -ного фена в первой выборке; $Q1$ и Qn - частота первого и n -ного фена во второй выборке; $N1$ и $N2$ - число особей в первой и второй выборках, соответственно; $P0$ - сумма частот тех морф второй выборки, которые отсутствуют в первой; $Q0$ - сумма частот тех морф первой выборки, которые отсутствуют во второй.

Пример: Имеются данные о частотном распределении семи фенотипов по окраске раковины в двух выборках наземного моллюска *Helix* sp. из различных популяций:

	12345	00345	00045	00005	(12)345	00300	00305
Популяция 1, N=200	0,50	0,10	0,10	0,10	0,05	0,05	0,10
Популяция 2, N=300	0,40	0,15	0,05	0,05	0,05	-	0,30

Расчет показателей для первой выборки будет тогда иметь вид:

$$m = (0,71 + 0,32 + 0,32 + 0,32 + 0,22 + 0,22 + 0,32)^2 = 5,90$$

$$S_m = \sqrt{(5,90 \cdot (7 - 5,90)) / 200} = 0,18$$

$$h = 1 - (5,90 / 7) = 0,16$$

$$S_h = \sqrt{(0,16 \cdot (1 - 0,16)) / 200} = 0,03.$$

Для второй выборки:

$$m = (0,63 + 0,39 + 0,22 + 0,22 + 0,22 + 0 + 0,55)^2 = 4,97$$

$$S_m = \sqrt{(4,97 \cdot (6 - 4,97)) / 300} = 0,13$$

$$h = 1 - (4,97 / 6) = 0,17$$

$$S_h = \sqrt{(0,17 \cdot (1 - 0,17)) / 300} = 0,02.$$

Расчет показателя сходства между этими двумя выборками:

$$r = \sqrt{(0,50 \cdot 0,40) + \dots + (0,10 \cdot 0,30)} = 0,45 + \dots + 0,17 = 0,93$$

$$S_r = 0,5 \cdot \sqrt{((1 - 0 - 0,86) / 200) + ((1 - 0,05 - 0,86) / 300)} = 0,02$$

Таким образом, предложенные показатели могут быть использованы при сравнении генетической (генетической) структуры изучаемых популяций наземных моллюсков. Первые два из них имеют тот же смысл, что и уровень гетерозиготности популяции. В случае когда используется частотное распределение энзимов, а при помощи последних можно сформировать матрицу генетического сходства между различными популяциями и на ее основе построить дендрограмму, оценивающую близость популяций на основании их генетической структуры.

Значительное внимание генетическому составу популяций наземных моллюсков (сравнительной полиморфологии - "comparative polymorphology") стало уделяться в начале 50-х годов нашего столетия, когда в серии работ на моллюсках рода *Succinea* из популяций расположенных в Англии и Франции было показано, что частотное распределение морф *S. nemoralis* и *S. hortensis* зависит от множества факторов внешней среды как абиотического (температура, степень освещенности биотопа, основной цвет грунта и т.п.) характера, так и биотического (хищники: птицы, грызуны, беспозвоночные и др.) (Lanotte, 1949; 1959; Cain, Sheppard, 1950; 1952; 1954; и др.).

Особенности частотного распределения различных фенотипов (морф) могут быть также использованы для определения границ как между различными популяциями, так и между внутривидовыми группировками (Хохуткин, 1971).

В. РАЗМНОЖЕНИЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ ("REPRODUCTION")

Репродуктивная активность является одним из важных показателей при исследовании популяционной экологии наземных моллюсков. При этом интенсивность репродукции определяет характерный для каждой популяции тип динамики численности и размерно-возрастного распределения, а наличие ассортативности при скрещивании - фенотипическое распределение моллюсков (как размерную изменчивость популяции, так и генетическую).

Интенсивность репродукции может быть охарактеризована многими параметрами: характером изменения физиологического состояния половозрелых особей в популяции (имеется в виду продолжительность мужской и женской фаз в развитии половых желёз и частота смены этих стадий в течении репродуктивного периода), количеством пе-

риодов размножения и их продолжительностью, скоростью пополнения популяции молодыми (размер и количество кладок, приходящихся на одну половозрелую особь или единицу площади), процентом вылупления и уровнем выживания ювенильных форм на ранних стадиях онтогенеза.

Характерной особенностью наземных моллюсков является их гермафродитизм, то есть одна особь в различные периоды своей жизни выполняет "роль" самца или самки попеременно, что определяется степенью развития мужских (гермафродитная железа) или женских половых желез (белковая железа). При этом, наиболее распространенной формой чередования мужской и женской фаз в активизации половых желез у наземных моллюсков является протандрия (protandry). Количество мужских и женских фаз в протандрическом цикле гермафродитной железы может варьировать у различных видов наземных моллюсков; например, С.Д. Карабаева (1975) показала для двух видов рода *Bradybaena* наличие в течении года трех полных мужских и столько же женских фаз, каждая из которых длится 21-23 дня, и семь переходных периодов продолжительностью 12-14 дней.

При исследовании характера протекания процесса смены половых фаз, величина тех или иных отделов полового аппарата моллюсков (определяющаяся уровнем их функционирования) может быть оценена либо в абсолютных величинах, либо в относительных. Так например, Г. Бейкер (Baker, 1988; Baker & Hawke, 1990) использовал ежемесячную динамику абсолютной длины белковой железы, измеренную у одноразмерных половозрелых особей двух видов наземных моллюсков (сем. *Helicidae*) в течении всего периода исследований для определения периода ее максимальной активности (то есть, женской фазы в развитии половой системы). К. Эмбертон (Emberton, 1985) при исследованиях сезонных изменений в репродуктивной анатомии наземных моллюсков *Tridopsis tridentata tridentata* использовал ранговые критерии для оценки физиологического состояния различных отделов их половой системы.

Как правило имеется два периода в течении которых происходит спаривание наземных моллюсков (breeding season); их продолжительность может из года в год значительно варьировать в зависимости от условий окружающей среды (прежде всего, в зависимости от влажности воздуха и количества осадков). Наивысший пик половой активности приходится на весну-начало лета; второй - осенний - пик характеризуется большой растянутостью во времени (копуляция может наблюдаться спорадически с сентября по середину ноября), хотя для моллюсков с однолетним жизненным циклом он является основным периодом размножения. Для различных популяций сроки протекания

и продолжительность периода размножения является одной из важных характеристик, характеризующей приспособленность популяции к данным условиям обитания (чаще всего, адаптационную способность адекватно реагировать на "катастрофические" изменения внешней среды) и уровень внутривидовой дифференциации. Данный показатель может быть определен средней датой половой активности (по количеству копулирующих пар и по количеству яйцекладок, регистрируемых через равные, желательно небольшие, промежутки времени) и уровнем размаха этих величин.

Пример: Имеются еженедельные данные о репродуктивной активности (в расчете на 1 кв.м.) в популяции наземного моллюска *Helix* sp. в течении трех месяцев:

Д А Т Ы	01.04-	08.04-	15.04-	22.04-	29.04-	06.05-	13.05-	20.05-	27.05-	03.06-	10.06-	17.06-	24.06-01.07	N
НОМЕР НЕДЕЛИ (n)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
КОЛ-ВО КОПУЛИРУЮЩИХ ПАР, (Xi)	0	3	7	9	13	5	8	6	3	2	0	1	0	56
КОЛ-ВО ЯЙЦЕКЛАДОК (Yi)	0	0	0	0	8	7	10	9	12	5	7	9	3	70

Тогда расчет показателей уровня копуляторной активности имеет вид:

$$\bar{X}_{cop.} = \sum (Xi \cdot n) / N = (0 \cdot 1 + 3 \cdot 2 + \dots + 0 \cdot 13) / 56 = 5,7 \text{ нед. или 40 дней.}$$

$$\bar{Y} = 2,2 \text{ нед. или 15 дней, } S\bar{Y} = 0,3 \text{ нед. или 2 дня.}$$

Таким образом, средней датой копуляции является 10 мая (отсчитав 40 дней, начиная с 1 апреля) с величиной ошибки в 2 дня (то есть, с 8 мая по 12 мая. Проведя аналогичные расчеты для вычисления средней даты яйцекладки, мы получаем следующие результаты: средней датой яйцекладки является 31 мая (с учетом ошибки - с 29 мая по 2 июня):

$$\bar{Y}_{ср.} = (0 \times 1 + 0 \times 2 + \dots + 3 \times 13) / 70 = 8,7 \text{ нед. или } 61 \text{ день.}$$

$$\bar{b} = 2,4 \text{ нед. или } 17 \text{ дней, } \bar{S}_Y = 0,3 \text{ нед. или } 2 \text{ дня.}$$

Данные показатели могут быть использованы как при сравнительном анализе различных популяций (или близких видов), так и при исследовании многолетних процессов репродукции в одной и той же популяции и факторов, влияющих на их изменчивость.

Размер яйцекладов (clutch size) и их количество могут быть изучены как в природных условиях, так и при лабораторном содержании моллисков. Было отмечено, что такие показатели как размер яиц (egg size), количество яиц в кладке (number of eggs), сухой вес яйца (egg dry weight) и процент вылупления (hatching success) молоди в различных популяциях зависят от многих факторов (как эндогенного, так и экзогенного характера). Например, Б.Баур (Baur, 1990) в своем исследовании сезонных изменений репродуктивных показателей наземных моллисков *Arianta arbustorum* из различных популяций, обитающих в Швейцарских Альпах, показал, что на эти параметры имеет значительное влияние высотное распределение - с увеличением высоты над уровнем моря репродуктивная активность популяций понижается. Кроме того, в некоторых случаях доказано наличие отрицательной связи между величиной кладки и средним размером яиц в этой кладке.

Процент вылупления (H_s) рассчитывается как простое отношение количества вылупившихся яиц (N_h) к количеству отложенных яиц (N_l). А процент выживания (S_{rv}) ювенильных форм различного возраста (survival), как отношение ювенильных особей в возрасте t_i (N_{ti}) к количеству ювенильных особей в возрасте t_0 (N_{t0}), где i - возраст (в единицах времени: днях, неделях, месяцах):

$$H_s = (N_h / N_l) \times 100,$$

$$S_{rv} = (N_{ti} / N_{t0}) \times 100.$$

Ассортативностью называется наличием какого-либо предпочтения при выборе полового партнера, при этом степень панмиксии в популяции понижается и в ней может формироваться неслучайное распределение как по размерам раковины (размерная ассортативность), так и по частотам морф (фенетическая ассортативность).

При наличии размерной предпочтительности может существовать два типа выборочности - положительная ассортативность (когда крупные особи отдадут предпочте-

ние крупным) и отрицательная (когда крупные особи отдадут предпочтение мелким). Чаще всего при популяционных исследованиях бихомогных моллисков (не только наземных) обнаруживается существование положительной размерной ассортативности. К.Томиама (Tomiyama, 1995) показал, что у наземных моллисков *Achatina fulica* имеется два критерия выбора полового партнера: во-первых, репродуктивная стадия и, во-вторых, размер тела (раковины), при этом первый критерий более строгий. Однако, кроме того выяснилось, что "молодые взрослые" особи (young adultus) способны продуцировать только сперму (то есть, выполняют функцию самцов), тогда как "старые взрослые" (old adultus) - как сперму, так и яйца, что и предопределяет наличие положительной ассортативности.

Одним из методов, позволяющих определить наличие ассортативности может служить регрессионный анализ на основе модели линейной функции ($Y = a + b \cdot X$), где признаком наличия ассортативности является достоверность коэффициента "b". В качестве зависимой (Y) и независимой (X) переменных используется размеры раковины половых партнеров в каждой паре. Знак коэффициента "b" в случае его достоверности определяет характер ассортативности (положительная или отрицательная). Отнесение особи к обоим наборам данных (X или Y) не имеет принципиального значения, однако необходима статистическая проверка отнесения двух наборов данных к одной генеральной совокупности (расчет показателей изменчивости и их сравнение). Более важным критерием, влияющим на достоверность полученных результатов и их биологическое трактование является по возможности минимизация размеров участка сбора данных (что бы снизить вероятность попадания особей из различных популяций).

Пример: В течении двух дней (10-11.10.1995 г) было собрано 73 копулирующие пары наземных моллисков *Xeropicta derbentina*. Величины большого диаметра раковины особей из каждой пары были измерены и на их основе были рассчитаны статистические показатели изменчивости и уравнение регрессии:

$$Y = (9,34 \pm 1,19) + X \cdot (0,33 \pm 0,08); r = 0,42, p < 0,001.$$

Как видно из полученных результатов обе выборки относятся к одной генеральной совокупности (по размерам раковины $t = -0,14; p > 0,8$), хотя вариабельность большого диаметра раковины во второй выборке оказалась выше ($t = 2,05; p <$

	X	$\bar{b}$	Sx	CV, %	Scv, %
Особь 1	13,99	1,16	0,14	8,29	0,69
Особь 2	14,02	1,48	0,17	10,56	0,87
t-критерий	-0,14	-	-	2,05	-

0,001). Высокий уровень достоверности величины коэффициента "b" ($p \leq 0,001$), а также коэффициента корреляции свидетельствует о наличии положительной ассоциативности по размерам раковины моллюсков. При сравнении фактических и теоретически рассчитанных вероятностей (в скобках) размерного сочетания копулирующих пар можно определить за счет каких сочетаний формируется полученная картина:

" Особь " 2

		10,75-12,70	12,71-14,65	14,66-16,60
0	10,75	2,7	6,6	4,7
с	-12,70	(8)	(5)	(2) *
0	12,71	6,6	16,3	11,6
ь	-14,65	(5)	(18)	(13)
1	14,66	4,7	11,6	8,2
	-16,60	(0)	(11)	(11)

Наиболее показательным при этом является очень низкая фактическая вероятность сочетания наиболее крупных особей с наиболее мелкими (2 случая из 73) по сравнению с теоретически возможной (9,4 случаев). Достоверным оказывается и зна-

чение Хи-квадрата Пирсона, рассчитанное для полученных значений вероятности ($\chi^2 = 19,9$; $k = 6$; $p < 0,005$), что еще раз свидетельствует о наличии случайного выбора моллюсками половых партнеров.

9. ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ ("POPULATION MORPHOLOGY").

В отличие от качественных признаков (фенов), наследственная основа количественных признаков обуславливается действием большого количества генов и поэтому их изменчивость отражает практически весь генотип особи (генофонд популяции) и является результатом взаимодействия этого генотипа (генофонда) с факторами внешней среды. Так как происходят постоянные изменения во внешней среде (колебания температуры, влажности и т.д.) ни одна популяция не может иметь идентичный морфотип в различные периоды своего существования. Выявление направленности таких колебаний, направленных прежде всего на повышение уровня выживаемости (приспособленности) популяции при изменении внешнесредовой компоненты является основной задачей популяционной экоморфофизиологии наземных моллюсков.

Вариации морфологических признаков могут быть исследованы на четырех уровнях (Суле, 1984):

- внутрииндивидуальная изменчивость, например билатеральная асимметрия или изменчивость сегментов (для наземных моллюсков данный тип изменчивости отсутствует в связи с их исходной ассиметричностью);
- межиндивидуальная изменчивость, определяемая вариансой или коэффициентом вариации какого-либо признака в популяции;
- межпризнаковая изменчивость, т.е. различия в изменчивости между разными признаками в рамках одной и той же популяции или вида;
- различия в изменчивости между популяциями, например одна популяция какого-либо вида может быть более или менее изменчивой по определенному набору признаков по сравнению с другой популяцией.

Современное состояние популяционной морфологии постепенно отказывается от простой констатации уровня или характера изменчивости некоего набора признаков и в большей степени использует комплексный подход в получении и, что несравненно более важно, в экологической и физиологической интерпретации полученных результатов. Поэтому в методологии морфологических исследований происходит смещение акцентов от одно- или двумерных методов анализа ко многомерным. Многомерный анализ

(multivariate analysis) чаще всего включает в себя метод главных компонент (МГК) и факторный дискриминантный анализ (ФДА), и может быть реализован на ЭВМ при использовании соответствующего программного обеспечения (например, пакета статистических программ "STATGRAPHICS"). Однако в последнее время появилась возможность реализовать некоторые методы многомерного анализа, правда в несколько упрощенном виде, и на программируемых калькуляторах типа "Электроника МК-54" ("Математико-статистический анализ...", 1991). Имеется и целый ряд изданий, позволяющих понять смысловую нагрузку данных методик ("ЭВМ помогает...", 1990), в том числе и биологическую интерпретацию получаемых результатов при проведении популяционно-морфологических исследований на брюхоногих моллюсках (см. обзор Tissot, 1988).

В данном разделе в краткой форме я надеюсь описать основные методы анализа конхологических признаков наземных моллюсков, используемых в экоморфофизиологических исследованиях.

1. Одно- и двумерный анализы.

Простейшей формой описания морфологической изменчивости конхологических признаков наземных моллюсков является определение основных статистических показателей в исследуемой популяции: среднего арифметического ($\bar{X}$), дисперсии (S^2) или среднего квадратического отклонения (S) и на их основе расчет коэффициента вариации (CV) для каждого используемого признака. В первом (грубом) приближении величина коэффициента вариации может рассматриваться как приспособленность организмов, что позволяет проводить сравнения между уровнем вариабельности (тождественности стабильности развития этого признака в онтогенезе и, следовательно, важности его для жизнедеятельности всего организма) различных признаков в одной популяции, или между сходными признаками в различных популяциях одного вида.

Наряду с абсолютными значениями признаков, часто имеющими широкий размах изменчивости, могут быть (и часто используются) относительные показатели (индексы). Смысл вычисления индексов сводится к тому, что бы получить если не постоянные числа, то во всяком случае варьирующие значительно меньше, чем абсолютные величины. Основным критерием выбора признаков для вычисления индекса является скоррелированность между ними, так как если коэффициент корреляции между двумя признаками стремится к нулю, то коэффициент вариации индекса будет равен корню квадратному из суммы квадратов коэффициентов вариации каждого признака, то есть изменчи-

вость индекса будет выше изменчивости каждого отдельно взятого признака; если коэффициент корреляции между двумя признаками, напротив, достаточно высок, то изменчивость индекса будет стремиться к нулю (Смирнов, 1971).

Для наземных моллюсков чаще всего используют отношение высоты раковины к ее диаметру (BP/DP), называемое "формой раковины". В некоторых случаях берутся не абсолютные величины конхологических признаков, а их логарифмы ($\ln BP/\ln DP$). "Логарифмическая форма раковины" полезна при исследовании межпопуляционной изменчивости широко распространенных и высоко изменчивых видов наземных моллюсков, или при исследованиях таксономического характера (выявление внутривидовой структуры). При этом каждая исследуемая популяция представляется в виде точки в пространстве двух осей, определяемых средними абсолютными (или логарифмическими) значениями признаков и в дальнейшем проводится регрессионный анализ закономерностей их распределения (см. выше). Как правило логарифмирование значений приводит к линеаризации получаемых зависимостей.

Использование регрессионного анализа позволяет также определить наличие и характер зависимостей между изменчивостью конхологических признаков и факторов внешней среды (Emberton, 1982; Крамаренко, 1995). При этом показателем наличия связи между изменчивостью морфологических параметров и используемыми внешнесредовыми параметрами служит достоверность коэффициента "b" уравнения регрессии:

$$Y = a + b \cdot X,$$

где X - значения экологического параметра в ряду популяций, а Y - среднепопуляционные значения конхологического признака. Экологические (гидрометеорологические) параметры могут иметь как абсолютные значения (например, в мм, градусах, или днях), так и относительные (например, выраженные в рангах).

Основным недостатком одно- и двумерного анализов является отсутствие комплексности при интерпретации полученных данных так, как межпопуляционные сравнения возможны только по каждому признаку или по каждой паре признаков в отдельности. В некоторой мере эту проблему позволяет решить корреляционный анализ и проводимый на его основе метод корреляционных плеяд (Терентьев, 1959). Так как уровень скоррелированности признаков в значительной степени отражает тесноту их связи в ходе морфообразования, кластеры признаков, выделенные на основе значений коэффициентов корреляции между ними могут быть использованы при анализе изменений состава та

ких кластеров в пространстве или во времени и причин, вызывающих эти изменения.

2. Многомерный анализ.

Математическая основа данных методик достаточно сложна и ее рассмотрение не входило в мои цели (см. для ознакомления Айвазян и др., 1989; Афифи, Эйзен, 1982; и др.), но базируются они как правило на расчете корреляционной или ковариационной матриц. Основными задачами метода главных компонент или дискриминантного анализа являются снижение размерности исходного набора данных и классификация объектов.

Признаков, используемых при морфологическом анализе в принципе может быть бесконечно много (например, Д. Повел (Povel, 1991) отмечал 162 промера на раковинах наземных моллюсков рода *Albinaria* (Clausiliidae)). Многие из используемых им промеров оказались тесно скоррелированы между собой, что и выявилось в ходе МГК. В конечном итоге в пространстве первых двух главных компонент, описывающих около 76 % общей изменчивости выделилось семь основных кластеров признаков (то есть, размерность данных была снижена более, чем в 23 раза).

Второй особенностью МГК является то, что полученные главные компоненты характеризуют уже не набор исходных признаков, а характер связей между ними и отражают изменчивость в динамике. Как правило, первые две главные компоненты могут отражать скорость увеличения раковины в высоту или ширину, то есть характеризуют процесс формообразования. Например, первая главная компонента при межпопуляционном анализе морфологических признаков раковины моллюсков *Chondrina clienta* (Chondrinidae), собранных Б. Бауром (Baig, 1988) из 30 популяций на одном из островов Балтийского моря, характеризовалась максимальными положительными нагрузками по высоте раковины и числу оборотов и была интерпретирована автором, как оценка общей размеров; вторая, характеризующаяся максимальными нагрузками по ширине раковины (с положительным знаком) и по числу оборотов (с отрицательным) — как форма раковины.

Б. Тиссот (Tissot, 1988) использовал МГК для построения так называемых "онтогенетических траекторий" (ontogenetic trajectories). При этом, исходная матрица данных содержала промеры разновозрастных особей (хотя в популяционно-морфологических исследованиях как правило используются только половозрелые особи для нивелирования возрастной изменчивости). Основной целью его анализа было построение "облака распределения" трансформированных исходных данных в пространстве первых

двух главных компонент (описывающих более 95 % общей изменчивости) и вычисление аллометрических коэффициентов этого распределения. Эти коэффициенты затем сравнивались для различных выборок, использованных в одном анализе (то есть, распределения были построены на одних осях).

В более распространенном варианте при классификации объектов в пространстве главных компонент исходную матрицу данных формируют на основе одних и тех же промеров особей из различных популяций (например, с 1 по 30 строки — данные по популяции "А", с 31 по 60 — по популяции "Б", с 61 по 80 — по популяции "В"; при этом подразумевается, что в матрице данных столбцы это признаки, а строки — объекты). Тогда после трансформации данных можно получить "облака" для каждой из популяций и на основании их расположения в пространстве главных компонент (как правило, первых двух или трех) составляется мнение о взаимоотношениях между объектами.

Сходные по смыслу результаты могут быть получены при проведении факторного дискриминантного анализа. При ФДА каждая популяция представлена уже не в виде "облака", а в виде точки — приводятся координаты ее центроида, которые могут быть использованы в дальнейшем анализе (например, при проведении кластерного анализа). Кроме того, коэффициенты, приводимые по каждому дискриминантному фактору для каждого исходного признака определяют (по модулю значений) те признаки, которые вносят наибольший вклад в разделение объектов данной осью дискриминации. Дискриминантный анализ чаще всего используется для выяснения близости интересующего набора данных к той или иной известным группам, например при исследовании морфологической изменчивости в области гибридизации между двумя видами (Galler, Gould, 1979; Woodruff, Gould, 1987; Крамаренко, Попов, 1993).

СПИСОК ЦИТИРОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ:

- Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Емиков И.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика: Классификация и снижение размерности. - М.: Ф.и.С., 1969. - 607 с.
- Алтухов И.П., Лившиц Г.М. Факторы дифференциации и интеграции генофонда изолированной популяции моллюска *Chondrus videns* // ДАН СССР. - 1978. - Т.238. - С.955-958.
- Аффи А., Экен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. - М.: Мир, 1982. - 488 с.
- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. - М.: Мир, 1989.
- Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология. - М.: Мир, 1990.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам / В кн.: Фенетика популяций. - М.: Наука, 1982. - С.38-44.
- Ищенко В.Г. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки // Тр. МОИП. - 1967. - Т.25.
- Ищенко В.Г. Применение аллометрических уравнений в популяционной экологии животных / В кн.: Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. - Свердловск, 1969. - С.8-15.
- Карабаева С.Д. К биологии размножения и питания *Bradybaena lantzi* и *Br. pleurostrotropis* - массовых видов Закавказского Апеннин / В кн.: Моллюски: Их система, эволюция и роль в природе. - Л.: Наука, 1975.
- Крамаренко С.С., Попов В.Н. Изменчивость морфологических признаков наземных моллюсков рода *Brachyulopsis* Lindholm, 1925 (Gastropoda: Pulmonata: Buliminidae) в зоне интрогрессивной гибридизации // Журн. общ. биол. - 1993. - Т.54. - С.682-690.
- Крамаренко С.С. Фенотипическая изменчивость крымских моллюсков рода *Brachyulopsis* Lindholm (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) // Дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1995. - 125 с.
- Математико-статистический анализ на программируемых микрокалькуляторах. - М.: Финансы и статистика, 1991. - 176 с.
- Магомедов М.М. Введение в количественную морфогенетику. - М.: Наука, 1990. - 232 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. - М.: Наука, 1976. - 291 с.

- Попов В.Н., Крамаренко С.С. О межвидовых различиях характера роста раковин наземных моллюсков рода *Brachyulopsis* (Gastropoda, Buliminidae) Крыма // Вестн. зоол. - 1994. - №4-5. - С.3-7.
- Смирнов В.С. Изменчивость биологических явлений и коэффициент вариации // Журн. общ. биол. - 1971. - Т.32. - С.152-162.
- Суле М. Аллометрическая изменчивость - теория и следствие // Журн. общ. биол. - 1984. - Т.45. - С.16-27.
- Терентьев П.В. Метод корреляционных плед // Вестн. ЛГУ. - 1959. - Т.9. - С.137-141.
- Хохуткин И.М. Полиморфизм и границы популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena* // Экология. - 1971. - №6. - С.73-80.
- Хохуткин И.М. О наследовании признака "опоясанности" в естественных популяциях наземного брюхоного моллюска *Bradybaena fruticum* (Mull.) // Генетика. - 1979. - Т.15. - С.868-871.
- ЭВМ помогает химии. - Л.: Химия, 1990. - 384 с.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. - М.: Высш. школа, 1989. - 303 с.
- Baur B. Microgeographical variation in shell size of land snail *Chondrina clienta* // Biol. J. Linn. Soc. - 1966. - V.35. - P.247-259.
- Baur B. Seasonal changes in clutch size, egg size and mode of oviposition in *Arianta arbustorum* L. (Gastropoda) from Alpine populations // Zool. Anz. - 1990. - V.225. - P.253-264.
- Baur B., Baur A. Experimental evidence for intra- and interspecific competition in two species of rock-dwelling land snails // J. Anim. Ecol. - 1990. - V.59. - P.301-315.
- Baur B., Gosteli M. Between and within population differences in geotactic response in the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae) // Behav. - 1986. - V.97. - P.147-160.
- Baker G.H. The life history, population dynamics and polymorphism of *Cernuella virgata* (Mollusca: Helicidae) // Aust. J. Zool. - 1988. - V.36. - P.497-512.
- Baker G.H., Hawke S.B. Life history and population dynamics of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae) in a Cereal-pasture rotation // J. Appl. Ecol. - 1990. - V.27. - P.16-29.

- Cain A.J., Cowie R.H. Activity of different species of land-snail on surfaces of different inclinations // J.Conch.- 1978.- V.29.- P.267-272.
- Cain A.J., Sheppard P.M. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* // Heredity.- 1950.- V.4.- P.275-294.
- Cain A.J., Sheppard P.M. The effects of natural selection on body colour in the land snail *Cepaea nemoralis* // Heredity.- 1952.- V.6.- P.217-231.
- Cain A.J., Sheppard P.M. Natural selection in *Cepaea* // Genetics.- 1954.- V.39.- P.89-116.
- Cameron R.A.D. Differences in the sites of activity of coexisting species of land mollusca // J.Conch.- 1978.- V.29.- P.273-276.
- Cameron R.A.D. Functional aspects of shell geometry in some British snails // Biol.J.Linn.Soc.- 1981.- V.16.- P.157-167.
- 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.- V.48.- P.237-246.
- Cook L.M., Jaffar W.N. Spire index and preferred surface orientation in some land snails // Biol.J.Linn.Soc.- 1983.- V.20.
- Cowie R.H. Observations on the dispersal of two species of British land snail // J.Conch.- 1980.- V.30.- P.201-208.
- Cowie R.H. Density, dispersal and neighbourhood size in the land snail *Theba pisana* // Heredity.- 1984.- V.52.- P.391-401.
- Cowie R.H. Microhabitat choice and high temperature tolerance in the land snail *Theba pisana* (Mollusca:Gastropoda) // J.Zool.- 1985.- V.207.- P.201-211.
- Elliott J.M. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates // Freshwater biological Association.- 1971.- V.25.- P.1-144.
- Emberton K.C. Environment and shell shape in the tahitian land snail *Partula taiteana* // Malacologia.- 1982.- V.23.- P.23-35.
- Emberton K.C. Seasonal changes in the reproductive gross anatomy of the land snail *Triodopsis tridentata tridentata* (Pulmonata:Polygyridae) // Malacologia.- 1985.- V.26.- P.225-239.
- Galler L., Gould S.J. The morphology of a "hybrid zone" in *Derris*: Variation, clines, and an ontogenetic relationship between two "species" in Cuba // Evolution.- 1979.- V.33.- P.714-727.

- Geiger R. The climate near the ground.- Cambridge:Harvard Univ.Press,1965.
- Hamilton P.V. Daily movements and visual location of plant systems by *Littorina irrorata* (Mollusca:Gastropoda) // Mar.Behav.Physiol.- 1977.- N.4.- P.293-304.
- Heller J., Ittliel H. Natural history and population dynamics of the land snail *Helix texta* in Israel (Pulmonata:Helicidae) // J.Moll.Stud.- 1990.- V.56.- P.189-204.
- Huxley J. Problems of relative growth.- London,1932.- 276 p.
- Iwao S. A new regression method for analysing the aggregation pattern of animal populations // Res.Popul.Ecol.- 1968.- V.10.- P.1-20.
- Lamotte M. Sur le rôle selectif de l'aspect phenotypique des varietes de l'escargot des bois (*Cepaea nemoralis*) // C.R.Hebd.Seances Acad.Sci.- 1949.- V.228.- P.1353-1354.
- Lamotte M. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis* // Cold Spring Harbor Symp.Quant.Biol.- 1959.- V.24.- P.65-86.
- Livshits G.M. Ecology of the terrestrial snail (*Brephulopsis bidens*): age composition, population density and spatial distribution of individuals // J.Zool.- 1983.- V.199.- P.433-446.
- Livshits G.M. Ecology of the terrestrial snail *Brephulopsis bidens* (Pulmonata:Enidae): mortality, burrowing and migratory activity // Malacologia.- 1985.- V.26.- P.213-223.
- Odum E.P. Fundamentals of ecology.- Philad., Lond., Toronto: C. Saunders, 1971.
- Povel B.D.E. Preliminary report on the multidimensional patterns occurring in continuous characters of *Albivaria* shells // Proc.Tenth Intern.Malacol.Congr.- 1991.- P.141-146.
- Rensch B. Ueber die Abhängigkeit der Grösse, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren // Z.Morphol.und Ökol., Tiere.- 1932.- V.25.- P.757-807.
- Reeve E., Huxley J. Some problems in the study of allometric growth / In: Essays on growth and form.- Oxford Univ.Press, 1945.- P.121-156.
- Southwood T.R.E. Ecological Methods.- London: Chapman & Hall, 1978.
- Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M., Pana E. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Bradybaena fruticum* (Müller,

1774) (Gastropoda :Pulmonata) in Northern Greece // J.Moll.Stud.- 1990.- V.56.- P.137-146.

Taylor L.R. Aggregation, variance and the mean // Nature (Lond.).- 1961.- V. 189.- P.732-735.

Tissot B.N. Multivariate analysis / In:Heterochrony in evolution.- Plenum Publ.Co.,1988.- P.35-51.

Tomiyama K. Mate choice in a simultaneously hermaphroditic land snail, *Achatina fulica* (Stylommatophora:Achatinidae) // Abst.12-th Intern.Malacol.Congr.- 1995.- P.279-280.

Woodruff D.S.,Gould S.J. Fifty years of interspecific hybridization:Genetics and morphometrics of a controlled experiment on the land snail *Cerion* in the Florida Keys// Evolution.- 1987.- V.41.- P.1022-1045.

Wright S. Evolution and genetics of populations.Vol.II.The theory of gene frequencies.- Chicago:Chicago Univ.Press,1969.

Yom-Tov Y. The biology of two desert snails *Trichoidea seetzeni* and *Sphincterochila boissieri* // Isr.J.Zool.- 1971.- V.20.- P.231-248.

Shalev
29.01.1996

УДК 594.382

НА ПРАВАХ РУКОПИСИ.

КРАМARENKO С.С. НЕКОТОРЫЕ МЕТОДЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ НАЗЕМНЫХ
МОЛЛИСКОВ. - НИКОЛАЕВ, 1995. - 40 С.

Компьютерная верстка произведена автором на ПЭВМ типа IBM PC/AT
("VOLTRON") с использованием текстового редактора "LEXICON".

1. ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ("DENSITY").

Методы оценки плотности популяции наземных моллисков основаны на использовании вероятностного подхода. Как правило, исследователя интересует не абсолютная величина численности всех улиток на всей данной территории, а относительная, то есть наиболее вероятное число особей (как отдельных размерно-возрастных классов, так и всех в целом) приходящееся на единицу площади (чаще всего, на 1 кв.м.). Имея такие показатели через равные промежутки времени, появляется возможность анализировать различные внутривидовые процессы: динамику численности, смертность, плодовитость, изменение размерно-возрастной структуры популяции и т.п.

Наиболее часто плотность популяции определяется как среднее арифметическое численности улиток, собранных с пробных площадок с учетом их площади. На выбор размеров пробной площадки прежде всего сказываются размеры самих объектов сбора и в некоторой степени плотность их поселения.

Для небольших по размеру раковины моллисков (булиминиды, титроминиды, мелкие гелициды, клаузилиды и т.п.) при их достаточно высокой плотности наиболее удобным будет размер пробной площадки в 1/16 кв.м. (то есть, 0,25 x 0,25 кв.м.) или 1/10 кв.м. (то есть, 0,32 x 0,32 кв.м.). Для более крупных - гелицид (представители родов *Helix*, *Cerata*, *Eobania* и т.п.) - плотность популяций которых чаще всего достаточно низка, размер пробной площадки должен быть не менее 1 кв.м. (то есть, 1 x 1 кв.м.), а при очень низкой плотности и больше - 4 кв.м. (то есть, 2 x 2 кв.м.).

Наиболее удобно производить сбор моллисков, используя квадратную рамку необходимых размеров. Изготавливается такая рамка обычно или из деревянных планок, или же из толстой стальной проволоки. Сбор улиток можно производить двумя способами: учитывать моллисков, ползущих на границу рамки, или же не учитывать. Важно только единообразие сбора материала как в различных биотопах, так и в различные время. Круговые рамки неудобнее квадратных как при изготовлении, так и при использовании - очень часто при сборе материала необходимо отмечать некоторые относительные показатели (например, доля грунта покрытого растительностью и т.п.); для этих целей квадратные рамки оказываются более удобными.

Необходимо отметить, что расположение пробных площадок на исследуемой территории должно быть только случайным. Однако, при необходимости (особенно, при нали-