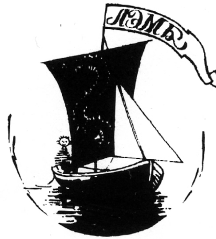


Эколого-биологический центр “Крестовский остров”

Лаборатория Экологии Морского Бентоса

(гидробиологии)



Алена Евдокимова

Рената Нематова

Исследование популяций наземных улиток

Дудергофских высот

Санкт-Петербург

2020

Исследование популяций наземных улиток Дудергофских высот

Введение

В фауне наземных улиток Европы самыми распространенными являются три близких вида: *Arianta arbustorum* Linnaeus, 1758, *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 и *Bradybaena fruticum* O.F.Müller, 1774 (рис. 1). Они живут на одном субстрате, принадлежат к одному размерному классу и питаются одинаково (Лихарева and Матёкина 2017). Это означает, что данные виды с высокой вероятностью занимают одну и ту же экологическую нишу. Под экологической нишей понимается его роль в экосистеме, она включает в себя и расположение особей в пространстве, и его трофические связи, и его взаимоотношение с хищниками, конкурентами, паразитами и т.д.(Нинбург 2005). Согласно принципу конкурентного исключения (Gause and others 1934) разные виды, занимающие одинаковые экологические ниши, не могут сосуществовать в одном местообитании: один из видов вытесняет другой, либо происходит расхождение их экологических ниш (Нинбург 2005). В 2010-ых годах в Ленинградской области началась экспансия *A.arbustorum* (Бондарева et al. 2016). В связи с этим можно ожидать, что приход вида-вселенца должен повысить пресс конкуренции на другие виды наземных моллюсков, изначально заселяющие эти территории.

Дудергофские высоты, находящиеся в Красносельском районе Санкт-Петербурга, являются памятником природы (Дирекция особо охраняемых природных территорий Санкт-Петербурга). Они представляют собой возвышенность, сложенную двумя крупными холмами - горой Вороньей и горой Ореховой (рис. 2). Вокруг них находятся сельско-хозяйственные угодья. На территории этого ООПТ представлено реликтовое растительное сообщество, сложенное широколиственными породами (Дирекция особо охраняемых природных территорий Санкт-

Петербурга). В этих сообществах всегда были многочисленными (персональное сообщение В. М. Хайтова) поселения *B.fruticum* и *C.nemoralis* (рис. 1). Описанная выше экспансия *A.arbustorum* может привести к существенному изменению структуры малакоценоза Дудергофских высот.

Дудергофские высоты являются удобным полигоном для изучения взаимоотношений между указанными видами наземных улиток по целому ряду причин. Во-первых, эта территория доступна для проведения полевых наблюдений (близко располагается железнодорожная станция). Во-вторых, естественные сообщества в этом местообитании соседствуют с агроценозами (дачные участки и фермерские угодья), которые могут быть источниками экспансии вида-вселенца. И, наконец, эта территория демонстрирует несколько отчетливых градиентов факторов: разная степень инсоляции на склонах с разной экспозицией, разные условия на разных уровнях возвышенности. Это позволяет рассматривать взаимоотношения потенциальных видов-конкурентов в многообразии условий обитания.



Рис 1. Внешний вид *A.arbustorum*, *B.fruticum*, *C.nemoralis*.

В данной работе нашей целью было описать распределение *A.arbustorum*, *B.fruticum* и *C.nemoralis* и оценить их взаимодействие между собой. На примере популяции *C.nemoralis* мы попытались оценить связь полиморфизма окраски раковин этих моллюсков с факторами среды.

Материалы и методы

Материалом работы стали сборы, проведенные летом и осенью 2020 года. Материал был собран на Дудергофских высотах (г. Ореховая 59°41'52" N 30°7'59" E вершина, рис. 2). Гора была условно поделена на части (рис. 2): Северный склон(N), Южный склон (S), Западный склон (W) и Восточный склон (E). Каждый склон был поделен на три уровня: вершина склона (обозначалась "1"), середина склона ("2"), подножье склона ("3").



Рис. 2. Карта с отмеченными местами сбора материала.

Методика сбора и первичная обработка

На участке, расположенном в отдалении от экскурсионных троп, белой матерчатой лентой провешивалась трансекта длиной 5 м, начало трансекты было ближе к вершине горы, а конец ниже по склону. Рулеткой мы отмеряли 50 см с одной и другой стороны от ленты. В итоге получалась учетная площадка длиной 5 м и шириной 1 м. Далее вся учетная площадка была тщательно осмотрена, и все улитки, относящиеся к трем видам (*A.arbustorum*, *B.fruticum*, *C.nemoralis*), были собраны в этикетированные пакеты. На каждом уровне с каждой из сторон горы был собран материал с трех учетных площадок. Таким образом, был обработан материал с 36 площадок. Моллюски в каждой пробе были определены до вида, поделены на живых и мертвых и подсчитаны.

*Описание фенотипов *Serpeae nemoralis**

Для описания фенотипов мы использовали два подхода. Во-первых, мы подсчитывали количество темных полосок на поверхности раковины. Во-вторых, мы определяли

относительное заполнение поверхности последнего оборота раковины темными полосками. Для этого на раковинах *C.nemoralis* по внутреннему краю устья проводилась касательная, доходящая до области пупка, закрытого внутренней губой устья, от этой точки строился перпендикуляр, проходящий по последнему обороту раковины до шва, разделяющего предпоследний и последний обороты (рис. 3). Вдоль этого перпендикуляра шел подсчет и измерение ширины как светлых, так и темных полос. Измерение производилось с точностью до 0.1 мм. Такой же способ измерения полосок применялся и другими авторами (Cain and Sheppard 1950).



Cerpea nemoralis

Рис 3. Подсчет и измерение ширины полос *C.nemoralis*.

Математическая обработка

Вся математическая обработка проводилась с помощью функций языка статистического программирования R (R Core Team 2020). Для визуализации результатов использовались функции из пакета ggplot2 (Wickham 2016). Для анализа были построены графики, называемые “box plot” или “ящики с усами” (см.рис. +). Такой график представляет собой диаграмму, на

которой горизонтальной линией отражена медиана числового ряда, прямоугольником (ящиком) - границы 1 и 3 квартилей, а размер “усов” - равен полуторным интерквартильным расстояниям (Wickham 2016). Точки, находящиеся вне усов, могут рассматриваться, как выпадающие из общей тенденции (выбросы). С помощью таких графиков мы проанализировали следующие величины: + абсолютное количество живых моллюсков (плотность, экз/м²), + доля численности живых моллюсков в общей численности живых и мертвых, обнаруженных на учетной площадке.

Для анализа распределения трех видов использовался метод неметрического многомерного шкалирования, MDS (Oksanen and others 2011). Данный метод дает представление о взаиморасположении объектов в гиперпространстве признаков. В нашем случае объектами были учетные площадки, а признаками - численности живых и мертвых особей трех видов улиток (всего 6 признаков). Матрица, описывающая объекты и признаки, в ходе анализа была преобразована в матрицу коэффициентов, характеризующих степень различия между объектами. В нашем случае использовался коэффициент Брея-Куртиса (Oksanen and others 2011). В результате получилась матрица, симметричная относительно главной диагонали. К данной матрице коэффициентов и будет применен метод многомерного шкалирования, результатом которого будет график, на котором объекты, имеющие максимальные сходства признаков, будут располагаться рядом на координатной плоскости, а объекты, различающиеся по своим признакам, будут занимать удаленные друг от друга позиции. Стоит отметить, что числовые значения координат на этой плоскости не имеют смысла, важно только взаиморасположение точек.

Мы проанализировали связь ординации точек с четырьмя параметрами: высота расположения трансекты, доля живых *A.arbustorum*, доля живых *B.fructicus*, доля живых *C.nemoralis*. Для этого анализа была применена процедура `envfit`, которая позволяет

охарактеризовать как связь между отдельными параметрами, так и зависимость от них изучаемых объектов (Oksanen and others 2011).

Для визуализации вариаций фенотипов окраски раковины *C.nemoralis* были построены частотные распределения количества темных полосок и боксплоты, отражающие долю ширины темных полосок (см. выше).

Результаты

Описание распределения трех видов

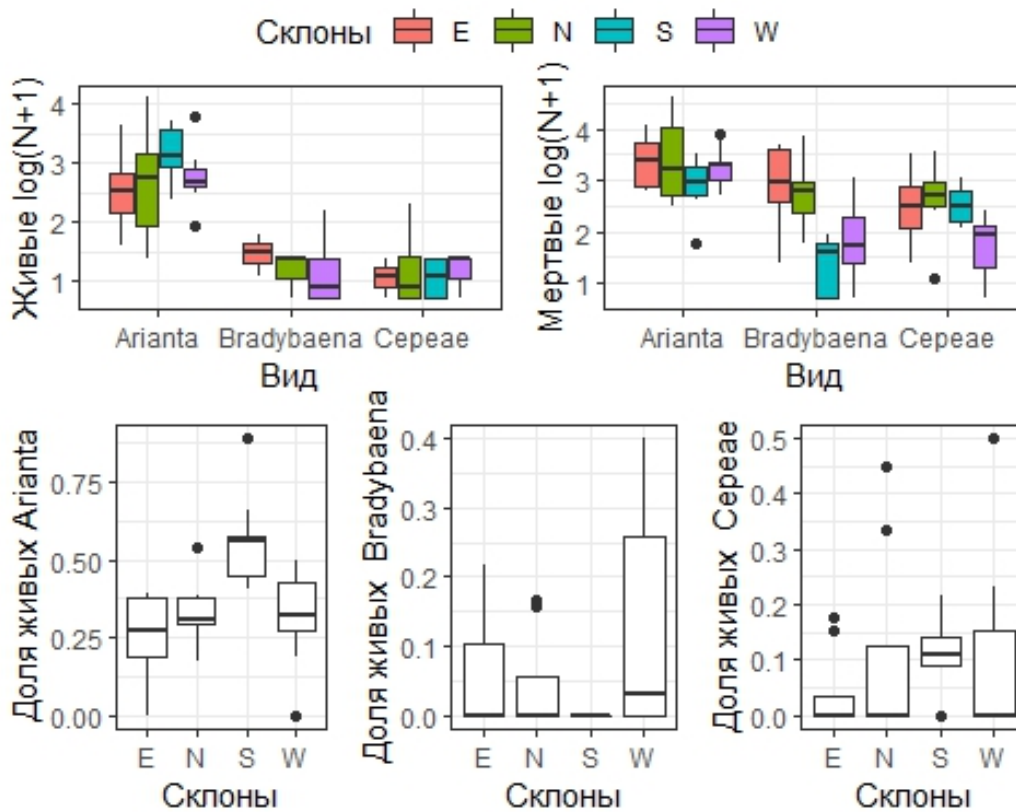


Рисунок 4. Значения абсолютного обилия живых и мертвых моллюсков (верхняя часть рисунка) и доля живых особей в общем количестве живых и мертвых особей (нижняя часть рисунка).

Распределение логарифмированных абсолютных значений количества живых и мертвых (рис. 4) моллюсков каждого вида позволяет заметить, что обилие *A.arbustorum* на несколько порядков больше, чем обилие других видов (рис. 4). Если предположить, что раковины моллюсков одинаково сохраняются у разных видов, то чем больше в местообитании мертвых моллюсков, тем дольше там присутствует популяция. У *A.arbustorum* мы видим, что обилие мертвых сопоставимо с обилием живых. В то же время у других видов обилие мертвых значительно превосходит обилие живых. Это позволяет предположить, что популяция *A.arbustorum* на горе Ореховой существует меньшее время, чем популяции двух других видов.

На южном склоне (рис. 4) доля живых *A.arbustorum* (в общей численности живых и мертвых) заметно выше, чем на остальных склонах. Аналогичную картину мы наблюдаем в случае с *C.nemoralis*. В то же время на южном склоне не найдено ни одной живой *B.fructicum*. Это позволяет предположить, что южный склон - наиболее благоприятное местообитание для *A.arbustorum* и *C.nemoralis*, в то время как поселение *B.fructicum* на южном склоне, видимо, находится в стадии вымирания.

Ординация трансект

Для анализа вариации популяционных параметров поселений моллюсков была проанализирована ординация учетных площадок, построенная методом многомерного шкалирования (рис. 5). Применение метода “envfit” позволяет заметить, что доля живых как *A.arbustorum*, так и *C.nemoralis* оказывается наиболее высокой на южном склоне. Поскольку стрелки, соответствующие доле живых *A.arbustorum* и *C.nemoralis*, ориентированы сонаправленно уровню высоты, можно считать, что обилие *A.arbustorum* и *C.nemoralis* оказывается максимальным на верхней части склонов, особенно на склонах южной и западной

экспозиции. Поскольку размер точки пропорционален доле живых всех видов, больше всего мертвых моллюсков находится в нижней части склонов. Это может быть связано с тем, что мертвые раковины перемещаются вниз по склону. Возможно, некую роль в этом играют потоки воды, стекающие вниз.

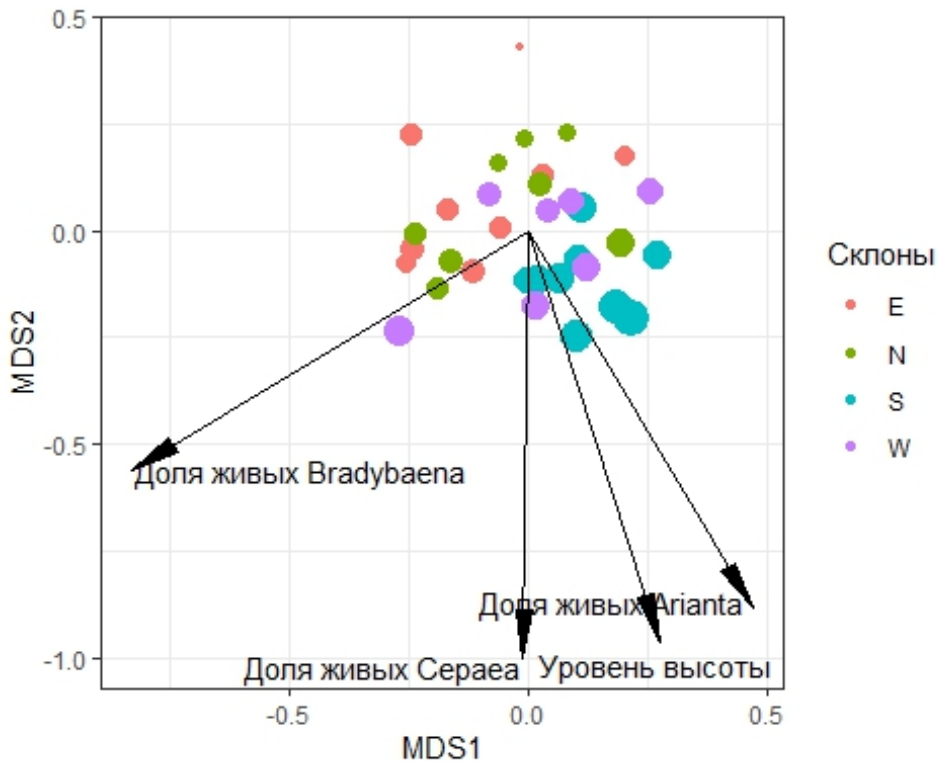


Рисунок 5. Ординация учетных площадок в осях неметрического многомерного шкалирования. Размер точек пропорционален доле живых моллюсков (всех видов вместе) в общей численности живых и мертвых особей. Стрелками обозначены результаты процедуры envfit: точки, прилегающие к той или иной стрелке, имеют большее значение признака, отраженного стрелкой.

Стрелка, соответствующая доле живых *B.fructicus*, не демонстрирует сонаправленности с уровнем высоты и направлена в другую сторону, нежели стрелки, отображающие долю живых

моллюсков других видов. То есть, максимальное обилие *B.fructicus* наблюдается в тех местах, где обилие других видов не столь высоко.

Наблюдаемый паттерн распределения моллюсков соответствует ожиданиям, вытекающим из предположений о конкуренции этих видов моллюсков. Имеющиеся данные позволяют предположить, что недавнее вселение *A.arbustorum* привело к вытеснению *B.fructicus*. Последний вид достигает высоких обилий лишь в тех местах, где других видов существенно меньше. Поскольку распределение *C.nemoralis* похоже с распределением *A.arbustorum*, расхождение этих видов на экологические ниши остается вопросом следующих исследований.

Фенетическая структура популяции *C.nemoralis*

Проведенный нами аналогичный анализ показал, что чаще всего встречаются особи с 9 и 11 полосками (рис. 6). Причем на всех склонах фенетическая структура была примерно одинаковая, за исключением западного склона, где относительное количество особей с 11 полосками было меньше, чем на остальных склонах.

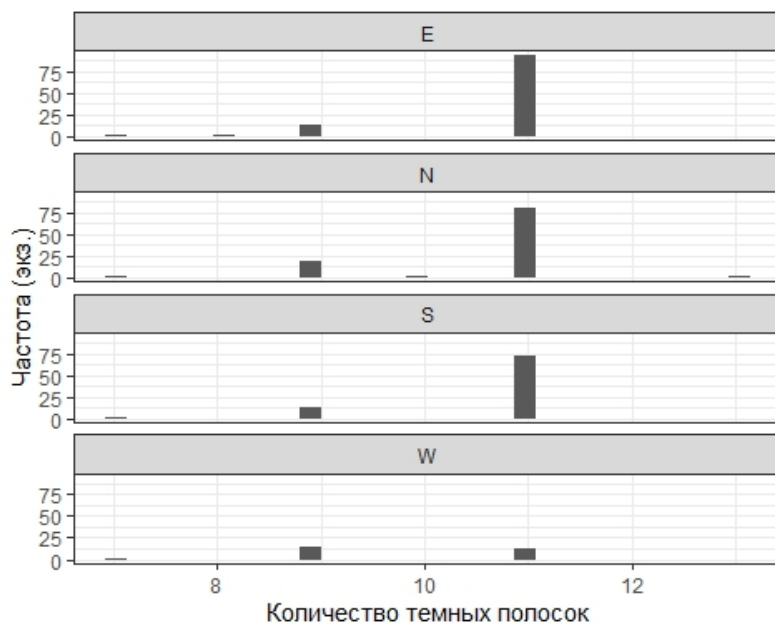


Рисунок 6. Частотное распределение количества темных полосок у *C.nemoralis* на склонах с разной экспозицией.

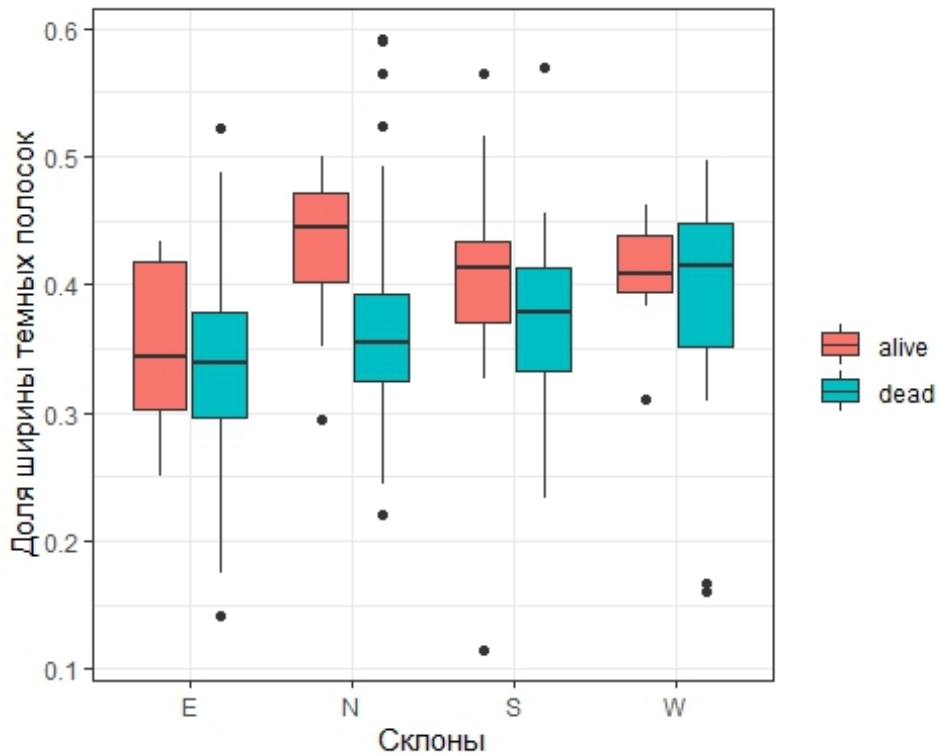


Рисунок 7. Доля ширины темных полосок среди живых и мертвых моллюсков на разных склонах.

Соотношения ширины темных и светлых полосок у живых и мертвых моллюсков в зависимости от экспозиции склона демонстрирует рисунок 7. Заметно, что в сборах, сделанных на северных и южных склонах, медианы боксплотов у живых и мертвых моллюсков сильно отличались, чего нельзя сказать о восточных и западных склонах.

Большие различия в частотах фенотипов у живых и мертвых моллюсков могут быть следствием естественного отбора, который действует против моллюсков, у которых доля ширины темных полосок невелика. Можно предположить, что более темный окрас моллюсков на северном склоне может быть связан с дефицитом солнечного света. Поскольку моллюски - пойкилотермные животные, активность их жизнедеятельности будет тем выше, чем больше

тепла они получают. Возможно, что более темные моллюски нагреваются лучше, что и дает им некоторые преимущества. Можно предположить, что на южном склоне работают похожие механизмы. Таким образом, популяция *C.nemoralis* очень полиморфна и в разных условиях могут реализовываться разные диапазоны полиморфизма. Возможно, это помогает данному виду приспосабливаться к новым условиям. Не исключено, что именно это позволяет *C.nemoralis* относительно успешно сосуществовать с массово вселяющейся *A.arbustorum*.

Выводы

- *A.arbustorum* является молодым инвазивным видом на Дудергофских высотах.
- Наземные улитки Ореховой горы, в основном представленные популяциями *A.arbustorum*, *C.nemoralis* и *B.fructicus*, находятся в тесном взаимодействии, в результате которого *B.fructicus* вытесняется из данного местообитания.
- Полиморфизм в окраске раковин *C.nemoralis* позволяет данному виду адаптироваться к новым условиям, чем может быть обусловлено относительно успешное сосуществование с *A.arbustorum*.

Благодарности

Мы хотели бы выразить благодарность нашему научному руководителю, В.М.Хайтову, за огромный вклад в написание научной работы, а также Софии Чеминава за помощь в сборе материала.

Список литературы

Cain AJ, Sheppard PM (1950) Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity* 4:275–294

Gause GF (1934) Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79:16–17

Oksanen J (2011) Multivariate analysis of ecological communities in R: Vegan tutorial. R package version 1:1–43

R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Wickham H (2016) *Ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York

Бондарева ОВ, Орлова МИ, Абрамсон НИ (2016) Генетическая изменчивость древесной улитки *Arionta arbustorum* L. в Ленинградской области по данным анализа фрагмента последовательности митохондриального гена *coi*. *Экологическая генетика* 14:

Дирекция особо охраняемых природных территорий Санкт-Петербурга Памятник природы «дудергофские высоты» http://oopt.spb.ru/protected_area/dudergofskiye-visoti/

Лихарева И, Матёкина П (2017) АКТУАЛЬНЫЕ вопросы современной малакологии. PhD thesis, Московский государственный университет им. МВ Ломоносова

Нинбург Е (2005) Введение в общую экологию. Ред Оскольский АА Изд Товарищество научных изданий КМК М