

Анализ паттернов пространственной организации популяций наземных моллюсков: подход с использованием методов геостатистики

С.С. Крамаренко¹, О.Н. Кунах², А.В. Жуков³, Е.В. Андрусевич³

¹*Николаевский национальный аграрный университет, Николаев 54020, Украина
e-mail: kss0108@mail.ru*

²*Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара,
Днепропетровск 49000, Украина
e-mail: olga-kunakh@rambler.ru*

³*Днепропетровский государственный аграрный университет,
Днепропетровск 49600, Украина
e-mail: zhukov-dnepr@yandex.ua*

У видов наземных моллюсков с различными экологическими предпочтениями тип размещения особей в пространстве может существенно отличаться – у ксерофильных видов особи формируют агрегации, размещенные в пространстве неслучайным образом, у мезофильных видов особи чаще все распределены поодиночке, но неслучайным образом, тогда как для слизней особи распределены поодиночке и в более-менее выраженном случайном порядке на территории, занимаемой популяцией. Более адекватную оценку характера пространственной гетерогенности и агрегированности можно получить с использованием методов геостатистики, учитывающих взаимное расположение пробных площадок и количество особей в пределах каждой из них (метод SADIE и локальный индекс Морана). Такие эдафические показатели, как твердость и агрегатная структура почвы, оказывают значительное влияние на вероятность встречи моллюсков в пределах изучаемых участков. Установлено, что лимитирующие экологические факторы оказываются сходными для разных видов наземных моллюсков, что свидетельствует о том, что эти характеристики местообитаний оказывают влияние на эколого-физиологические адаптации моллюсков. Кроме того, физические условия почвы оказывают влияние на растительный покров – его обилие, флористический и экологический облик. Опосредованное влияние через растительность, с которой тесно связаны моллюски, также может быть механизмом влияния физических свойств почвы на пространственную организацию популяций моллюсков.

Ключевые слова: наземные моллюски, пространственное распределение, Украина, геостатистика.

Analysis of the spatial distribution patterns of the land snail populations: a geostatistic method approach

S.S. Kramarenko¹, O.N. Kunakh², A.V. Zhukov³, E.V. Andrusевич³

¹*Nikolayev National Agrarian University, Nikolayev 54020, Ukraine
e-mail: kss0108@mail.ru*

²*Dnepropetrovsk Oles Gonchar National University, Dnepropetrovsk 49000, Ukraine
e-mail: olga-kunakh@rambler.ru*

³*Dnepropetrovsk State Agrarian University, Dnepropetrovsk 49600, Ukraine
e-mail: zhukov-dnepr@yandex.ua*

The spatial distribution type of land snails with different ecological preferences can be essentially different. The xerophilous species have been shown to form non-random aggregations distributed in the habitat area; mesophilic species are more often distributed by a single way, but non-accidentally, whereas slug individuals are distributed by a single way and in a more or less expressed accidental order. More careful estimation of spatial heterogeneity and aggregation character can be done by the geostatistic methods taking into consideration sample sites mutual distribution and individuals number in each site (SADIE method and Moran's local index). Such edaphic characteristics as soil penetration resistance and aggregate structure considerably influence probability of snails finding within studied areas. The limiting ecological factors have been determined to be similar for different species of land snails which means that these habitat characteristics influence the snails ecological and physiological adaptations. Besides, soil physical characteristics impact plant cover – its abundance, floristic and ecological appearance. Indirect impact through the vegetation, with which snails are closely associated, can also be regarded as a mechanism of soil physical characteristics influence on spatial distribution of snail's population.

Key words: land snails, spatial distribution, Ukraine, geostatistics.

Характер размещения особей в пространстве является одной из важнейших характеристик отдельных популяций и вида в целом, которая определяется взаимодействием многих механизмов – дисперсией, репродуктивным поведением, пространственной гетерогенностью мест обитания, внутри- и межвидовой конкуренцией, антропогенным прессом [Boycott, 1934; Cameron, 1970; Baur, 1986, 1993; Kralka, 1986; Kleewein, 1999; Giokas et al., 2005; Szybiak et al., 2009; Nunes, Santos, 2012].

Паттерн пространственной организации популяции можно рассматривать в аспекте пространственной гетерогенности и пространственной структурированности [Pielou, 1977]. Оценка *пространственной гетерогенности* основывается на выборочных характеристиках данных о численности особей в пределах исследованных пробных площадок. Чаще всего для измерения меры пространственной гетерогенности используются методы аппроксимации выборочного распределения численности особей распределением Пуассона, а в основе расчета большинства индексов пространственной гетерогенности лежит отношение выборочной дисперсии к средней арифметической (S^2/D). В случае, если отношение S^2/D близко к 1, распределение особей в популяции близко к случайному, при $S^2/D < 1$, особи в популяции имеют равномерное распределение, а при $S^2/D > 1$ – групповое (агрегированное). На основе этого отношения построены ряд индексов, используемых для оценки меры гетерогенности размещения особей в пространстве, такие как индекс Грина, индекс «средней скученности» Ллойда, индекс Ивеса, индекс Морисита и др. [Southwood, 1978]. При этом расположение самих пробных площадок относительно друг друга никак не учитывается (важно только, чтобы оно было случайным в пределах территории, занимаемой популяцией).

Оценка *пространственной структурированности* может быть получена только в том случае, если для каждой пробной площадки отмечены их точные координаты. При этом пробные площадки могут быть расположены случайным образом или в виде регулярной сетки. Пространственная внутривидовая

структурированность отражается в наличии отдельных агрегаций или их скоплений, во взаимном расположении таких агрегаций, в их размере, расстоянии между их центроидами, наличии автокорреляции численности особей в пределах исследованной популяции [Cressie, 1993; Fortin et al., 2002].

Для анализа пространственной внутривидовой структурированности в последние годы активно используются методы геостатистики для разных групп моллюсков [Kostylev, Erlandsson, 2001; Kristansen et al., 2001; Zhang et al., 2005; Johnson et al., 2008], в том числе и наземных моллюсков [Bohan et al., 2000a, b].

Таким образом, основной целью нашей работы стало: 1) сравнение результатов, полученных с использованием как «классических» методов, так и методов геостатистики при анализе паттернов пространственной организации в популяциях модельных видов наземных моллюсков; 2) анализ возможных механизмов (эндогенной и экзогенной природы), оказывающих влияние на данные паттерны.

Материал и методы

Анализ пространственной структурированности популяций наземных моллюсков был проведен с использованием пробных площадок, расположенных в виде регулярной сетки. Исследованные участки были расположены в пределах стационара Днепропетровского государственного аграрного университета (Украина, Днепропетровская область, окрестности г. Орджоникидзе) и Присамарского стационара им. проф. А.Л. Бельгарда Днепропетровского национального университета.

Сбор материала проводился в пределах пяти разных участков в 2010–2012 гг. В 2010 и 2011 гг. каждый пробный участок состоял из 8 линий по 20 пробных площадок с расстоянием между центрами площадок в 1.5 м. В 2012 г. участки были представлены 7 линиями по 15 пробных площадок с расстоянием между центрами площадок в 3.0 м. Во всех случаях отбор моллюсков производился путем ручного сбора с растений, подстилки и верхнего почвенного слоя 0–5 см в пределах пробной площадки 0.5×0.5 м. Улитки были сгруппированы в две размерно-возрастные группы – взрослые и ювенильные.

Участок № 1 – дерново-литогенные почвы на лессовидных суглинках. В растительном покрове доминируют костер растопыренный (*Bromus squarrosus*), скерда кровельная (*Crepis tectorum*), сурепка обыкновенная (*Barbarea vulgaris*) и пырей ползучий (*Elytrigia repens*). Участки 2 и 5 – дерново-литогенные почвы на красно-бурых глинах. В растительном покрове доминируют костер растопыренный (*Bromus squarrosus*), донник желтый (*Melilotus officinalis*), эспарцет виколистный (*Onobrychis vicifolia*), латук компасный (*Lactuca serriola*). Участок 3 – склон правого берега р. Самара (Днепропетровская область). Почва – чернозем лесной. Тип леса – паклено-ясеневая дубрава со снытью. Участок 4 – педоземы.

В растительном покрове доминируют костер растопыренный (*Bromus squarrosus*), пырей средний (*Elytrigia intermedia*), люцерна посевная (*Medicago sativa*), эспарцет виколистный (*Onobrychis vicifolia*).

Всего за 2010–2012 г.г. нами были собраны материалы из 635 пробных площадок, в пределах которых зарегистрировано шесть видов наземных моллюсков: *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) (1727 экз.), *Monacha cartusiana* (Muller, 1774) (1129 экз.), *Helix (Helix) lucorum* Linnaeus, 1758 (63 экз.), *Chondrula tridens* (Muller, 1774) (201 экз.), *Euomphalia strigella* (Draparnaud, 1801) (192 экз.) и *Cochlodina (Cochlodina) laminata* (Montagu, 1803) (26 экз.).

Для проверки нуль-гипотезы о случайном распределении особей в пространстве, занятом популяцией, нами был использован индекс Морисита [Morisita, 1959, 1962]:

$$I_{\delta} = n \left[\frac{\sum_{i=1}^n N_i(N_i - 1)}{N(N - 1)} \right], \quad (1)$$

где n – общее количество использованных пробных площадок; N_i – количество особей в пределах i -той пробной площадки; N – общее количество особей на всех площадках (то есть, $N = \sum N_i$).

Индекс Морисита $I_{\delta}=1$ при случайном типе распределения, $I_{\delta}<1$ при равномерном и $I_{\delta}>1$ при групповом. Н. Хэйрстон с соавт. [Hairstone et al., 1971] предложили формулы для расчета доверительного интервала для индекса Морисита:

$$Mc = \frac{\chi_{0,025}^2 - n + N}{N - 1}; \quad (2)$$

$$Mu = \frac{\chi_{0,975}^2 - n + N}{N - 1}. \quad (3)$$

В этом случае вывод о типе пространственного распределения делается следующим образом:

- если $I_{\delta} \leq Mu$ – распределение равномерное;
- если $Mu < I_{\delta} < Mc$ – распределение случайное;
- если $I_{\delta} \geq Mc$ – распределение групповое.

Кроме того, характер пространственной структуры был оценен с использованием модели Л. Тейлора [Taylor, 1961], которая построена на основании многократных сборов, или в разных местах обитания, или в разные моменты времени. Данная модель аппроксимирует зависимость дисперсии оценок плотности популяции от оценки средней плотности:

$$S^2 = a \cdot D^b, \quad (4)$$

или в логарифмическом масштабе:

$$\ln S^2 = \ln a + b \cdot \ln D. \quad (5)$$

В том случае, если $b \leq 1$, особи в популяции размещены случайным образом; если же $b > 1$, распределение особей носит агрегированный характер.

При анализе пространственной структурированности в пределах популяций наземных моллюсков исследованных видов нами были использованы локальный индекс Морана [Anselin, 1995] и метод JCA (Joint-count analysis) [Cliff, Ord, 1981]. В первом случае оценка производилась на основе оценок количества отмеченных особей в соседних пробных площадках, а во втором – на основе только присутствия/отсутствия особей в соседних пробных площадках.

Кроме того, учитывая особенности размещения особей (и их количество) в пределах всех пробных площадок, нами был использован SADIE-метод (Spatial Analysis by Distribution IndicEs) [Perry, 1995].

Для оценки размеров агрегаций, составленных особями наземных моллюсков одного вида, в пределах исследованных участков были использованы коррелограммы и вариограммы. Коррелограммы отражают оценки глобального индекса Морана в зависимости от расстояния между пробными площадками [Cressie, 1993; Fortin et al., 2002]. Их форма может говорить как о наличии неслучайной компоненты в формировании паттернов пространственного распределения особей в пределах исследованной популяции, так и о наличии трендов и/или автокорреляции. Кроме того, коррелограммы позволяют получить числовое выражение степени агрегированности в виде среднего размера формируемых особями агрегаций [Legendre, Fortin, 1989].

Оценку глобального индекса Морана можно получить по формуле:

$$I = \left(\frac{n}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}} \right) \cdot \left(\frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} \cdot (x_i - \bar{x}) \cdot (x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \right), \quad (6)$$

где n – число использованных пробных площадок; x_i – число особей в пределах i -той пробной площадки; x_j – число особей в пределах j -той пробной площадки; \bar{x} – среднее значение численности по всей выборке; w_{ij} – «вес», который отражает отношения соседства между пробными площадками i и j в пространстве. В наиболее простом варианте в качестве весовой переменной может быть использовано расстояние между каждой парой пробных площадок в прямоугольной системе координат.

Вариограмма является распространенным геостатистическим методом, который основывается на понятии лага [Fortin et al., 2002]. Лаг – это мера приращения дистанции между парой (или несколькими) точками в пространстве, между которыми рассчитывается оценка вариансы. По традиции используют оценку не вариансы, а ее половины – семи-вариансы [Matheron, 1971]:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N_h} \sum [z(x) - z(x+h)]^2, \quad (7)$$

где $z(x)$ – значение признака в точке x ; $z(x+h)$ – значение признака в точке $x+h$; h – лаг; N_h – число значений, расположенных в интервале от x до $x+h$.

При анализе пространственной структуры популяций в качестве показателя z используется количество особей, собранных в пределах пробной площадки.

Для описания эмпирической вариограммы использовалась модель сферической функции:

$$\gamma(h) = C_0 + C \left[\frac{3}{2} \left[\frac{h}{A_0} \right] - \frac{1}{2} \left[\frac{h}{A_0} \right]^3 \right], \text{ если } h \leq A_0; \quad (8)$$

$$\gamma(h) = C_0 + C, \text{ если } h > A_0.$$

Оценивание параметров C , C_0 и A_0 производилось с использованием алгоритма минимизации суммы квадратов отклонений теоретических оценок семи-вариансы от эмпирических.

Кроме отбора моллюсков, в 2010 г. и 2011 г. также проводился отбор почвенных проб в пределах площадок, а также оценивались фитоценоотические характеристики: общая фитомасса [Родин и др., 1968] и общее проективное покрытие травостоя по визуальной шкале с градациями 0, 10, ..., 90, 100% [Воронов, 1973].

Твердость почв измеряли в полевых условиях с помощью ручного пенетрометра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет $\pm 8\%$. Для измерения использовали конус с размером поперечного сечения 1 см^2 . В пределах каждой ячейки измерения твердости почвы производили в однократной повторности.

Для измерения электропроводности почвы *in situ* был использован сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R.I.), работающий совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, т.е. объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями (г/л).

Солевой состав почв определяли методом водной вытяжки с расчетом количества солей (в %) согласно ГОСТ 26423, ГОСТ 26424, ГОСТ 26425, ГОСТ 26426, ГОСТ 26427, ГОСТ 26428, ДСТУ ISO 10390, ДСТУ ISO 11265.

Для того чтобы выяснить насколько характер распределения исследованных видов наземных моллюсков определяется характеристиками условий мест обитания, нами были использованы две модели.

В первой модели (логистическая регрессия) оценивалась связь между каждым показателем в отдельности и наличием/отсутствием улиток в пределах пробных площадок.

Во второй модели (множественной линейной регрессии) оценивалась связь между всеми показателями одновременно и лог-трансформированными оценками обилия улиток в пределах пробных площадок. В итоговую модель были включены только те показатели, оценки коэффициентов которых (и, соответственно, оценки коэффициентов частной корреляции) были достоверными. Для итоговой модели также проводилась оценка коэффициента детерминации (R^2), которая измеряла меру адекватности полученной модели.

Все расчеты геостатистических показателей были проведены с использованием программ PAST 2.14 [Hummer et al., 2001], SAM (Spatial Analysis in Macroecology) v.4 [Rangel et al., 2006], RookCase [Sawada, 1999] и SADIEShell v. 1.22 [Conrad, 2001].

Результаты

Пространственная гетерогенность популяций наземных моллюсков

Оценки индекса Морисита для разных исследованных видов наземных моллюсков в пределах различных участков приведены в таблице 1.

Как видим, экологические особенности мест обитания оказывают влияние на формирование специфического паттерна пространственной структуры популяции улиток. Так, в пределах участков №№ 1, 2 и 4 моллюски *B. cylindrica* были распределены агрегировано, тогда как особи на участке № 5 характеризовались равномерным распределением в пространстве. Аналогичные закономерности можно отметить также для моллюсков *M. cartusiana* и *Ch. tridens* (табл. 1). Кроме того, виды с низкой плотностью популяций (единичные особи в пределах пробной площадки) чаще всего имели равномерное распределение особей в пространстве, а с высокой плотностью – агрегированное.

Как правило, характер распределения половозрелых и неполовозрелых особей в пространстве совпадают. В подавляющем большинстве случаев отмечается высоко достоверная корреляция между числом адультиных и ювенильных особей в пределах пробных площадок (коэффициент ранговой корреляции Спирмена: $R_s=0.15-0.36$). Исключение составляют только улитки *M. cartusiana* на участке № 4 и все виды улиток, исследованные на участке № 5. Для адультиных особей *M. cartusiana* на участке № 4 имело место агрегированное распределение, тогда как ювенильные особи этого вида были распределены в пространстве случайным образом. R_s

Таблица 1

Оценки индекса Морисита (I_{δ}) для популяций разных видов наземных моллюсков на различных исследованных участках в 2010–2012 гг.

Table 1

Morisita index values for different land snail populations within studied areas during 2010–2012

Участок/год	Вид/группа	$n \times m^1$	Показатели			
			Mu	I_{δ}	Mc	TSS ²
Участок № 1, 2010	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 x 20	0.911	2.077	1.099	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 x 20	0.866	1.424	1.127	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 x 20	0.950	1.675	1.056	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 x 20	0.698	2.432	1.337	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 x 20	0.881	2.515	1.132	A
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 x 20	0.915	2.103	1.095	A
	<i>H. lucorum</i> , juv.	8 x 20	0.057	2.032	2.052	R
	<i>H. lucorum</i> , ad.	8 x 20	0.000	0.456	2.416	R
	<i>H. lucorum</i> , в целом	8 x 20	0.467	1.639	1.594	A
Участок № 2, 2011	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 x 20	0.629	2.277	1.414	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 x 20	0.873	1.769	1.141	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 x 20	0.906	1.766	1.105	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 x 20	0.900	1.432	1.111	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 x 20	0.882	1.293	1.131	A
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 x 20	0.946	1.316	1.060	A
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	8 x 20	0.297	1.135	1.783	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	8 x 20	0.000	0.456	2.416	R
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	8 x 20	0.554	1.326	1.497	R
Участок № 3, 2012	<i>C. laminata</i> , juv.	7 x 15	–	–	–	–
	<i>C. laminata</i> , ad.	7 x 15	–0.097	5.600	2.255	A
	<i>C. laminata</i> , в целом	7 x 15	–0.053	5.169	2.204	A
	<i>E. strigella</i> , juv.	7 x 15	0.737	1.767	1.301	A
	<i>E. strigella</i> , ad.	7 x 15	0.707	1.436	1.355	A
	<i>E. strigella</i> , в целом	7 x 15	0.862	1.689	1.158	A

Таблица 1 (окончание)

Участок/год	Вид/группа	$n \times m^1$	Показатели			
			Mu	I_{δ}	Mc	TSS ²
Участок № 4, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	0.939	1.903	1.070	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	0.880	1.300	1.137	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	0.960	1.609	1.046	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	0.060	1.293	2.075	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	-1.194	8.077	3.509	A
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	0.358	2.073	1.734	A
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	-1.393	4.773	3.737	A
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	0.494	2.210	1.579	A
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	0.589	2.373	1.470	A
Участок № 5, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	-0.645	0.000	2.882	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	0.388	1.221	1.700	R
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	0.561	1.090	1.502	R
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	0.226	1.059	1.886	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	0.473	1.071	1.602	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	0.690	1.034	1.354	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	-0.755	0.000	3.007	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	0.402	4.985	1.684	A
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	0.561	3.328	1.502	A

Примечание. ¹Число линий (n) и пробных площадок (m); ²TSS – тип пространственной структуры: А – агрегированный; R – случайный (здесь и в табл. 2 и 3).

Note. ¹Number of transects (n) and number of sampling quadrats (m); ²TSS – types of spatial structure: A – aggregated; R – random (also in Tables 2 and 3).

Отмеченное нами наличие корреляции между числом взрослых и ювенильных особей позволяет предположить, что агрегации наземных моллюсков в пределах популяций состоят преимущественно из «материнских» особей и их потомков. Такая «крупнодисперсная» структурированность популяций наземных моллюсков может ускорять фиксацию различных аллельных вариантов и, соответственно, повышать внутривидовое генотипическое и фенотипическое разнообразие даже на самом крупном (или детальном) пространственном масштабе исследования [Яблоков, 1987].

Следовательно, для уточнения роли пространственной организации вида в микроэволюционных процессах необходимо детальное оценивание размеров внутривидовых агрегаций и факторов, влияющих на их изменчивость и характер пространственного размещения.

Пространственная структурированность популяций наземных моллюсков

Как уже было отмечено выше, пространственная внутривидовая структурированность отражается в наличии отдельных агрегаций и их скоплений, взаимного расположения таких агрегаций, размера, расстояния между их центрами, наличии автокорреляции численности особей в пределах исследованной территории.

В таблице 2 приведены оценки локального индекса Морана, а также оценки *G*-теста для проверки гипотезы о случайном размещении пробных площадок, на которых присутствуют/отсутствуют особи наземных моллюсков (метод JCA), а в таблице 3 приведены результаты метода SADIE.

Как видим, в отличие от индекса Морисита три используемые метода геостатистики оказываются более осторожными в оценивании характера пространственной структуры исследованных популяций наземных моллюсков.

Таблица 2

Оценки локального индекса Морана и результаты метода JCA для популяций разных видов наземных моллюсков на различных исследованных участках в 2010–2012 гг.

Table 2

Moran local index and JCA values for the different land snail populations within studied areas during 2010–2012

Участок/год	Вид/группа	<i>n</i> × <i>m</i>	Локальный индекс Морана		Метод JCA	
			<i>I_M</i>	TSS	<i>G</i> -test	TSS
Участок № 1, 2010	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 × 20	0.181	A	2.113	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 × 20	0.049	R	0.205	R
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 × 20	0.107	A	2.557	R
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 × 20	0.235	A	2.892	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 × 20	0.059	R	2.273	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 × 20	0.206	A	0.009	R
	<i>H. lucorum</i> , juv.	8 × 20	0.073	R	3.577	R
	<i>H. lucorum</i> , ad.	8 × 20	0.088	A	6.159	A
<i>H. lucorum</i> , в целом	8 × 20	0.111	A	1.406	R	

Таблица 2 (продолжение)

Участок/год	Вид/группа	$n \times m$	Локальный индекс Морана		Метод JCA	
			I_M	TSS	G-test	TSS
Участок № 2, 2011	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 x 20	0.343	A	31.555	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 x 20	0.229	A	32.782	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 x 20	0.409	A	37.638	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 x 20	0.015	R	1.361	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 x 20	0.172	A	5.349	A
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 x 20	0.119	A	3.083	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	8 x 20	-0.053	R	1.870	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	8 x 20	0.008	R	0.449	R
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	8 x 20	-0.050	R	1.051	R
Участок № 3, 2012	<i>C. laminata</i> , juv.	7 x 15	–	–	–	–
	<i>C. laminata</i> , ad.	7 x 15	0.089	R	6.035	A
	<i>C. laminata</i> , в целом	7 x 15	0.099	R	9.809	A
	<i>E. strigella</i> , juv.	7 x 15	0.085	R	2.574	R
	<i>E. strigella</i> , ad.	7 x 15	0.027	R	1.636	R
	<i>E. strigella</i> , в целом	7 x 15	0.100	A	0.516	R
Участок № 4, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	0.373	A	0.503	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	0.210	A	3.313	R
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	0.395	A	0.116	R
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	0.109	A	0.775	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	0.023	R	0.404	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	0.115	A	1.768	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	0.007	R	1.596	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	0.023	R	0.295	R
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	0.044	R	0.407	R

Таблица 2 (окончание)

Участок/год	Вид/группа	$n \times m$	Локальный индекс Морана		Метод JCA	
			I_M	TSS	G-test	TSS
Участок № 5, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	0.046	R	1.124	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	0.155	A	10.258	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	0.154	A	6.535	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	0.002	R	0.854	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	0.039	R	0.791	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	-0.052	R	1.443	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	0.008	R	0.177	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	0.164	A	15.513	A
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	0.169	A	10.076	A

Таблица 3

Результаты метода SADIE для популяций разных видов наземных моллюсков на различных исследованных участках в 2010–2012 гг.

Table 3

SADIE method values for different land snail populations within studied areas during 2010–2012

Участок/год	Вид/группа	$n \times m$	Показатели			TSS
			I_a	\bar{v}_j	\bar{v}_i	
Участок № 1, 2010	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 x 20	1.103	-1.056	1.082	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 x 20	1.439	-1.418	1.171	R
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 x 20	1.322	-1.267	1.356	R
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 x 20	1.086	-1.086	1.032	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 x 20	2.075	-2.079	1.781	A
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 x 20	1.587	-1.715	1.492	A
	<i>H. lucorum</i> , juv.	8 x 20	1.216	-1.240	1.286	R
	<i>H. lucorum</i> , ad.	8 x 20	1.340	-1.333	1.307	A
	<i>H. lucorum</i> , в целом	8 x 20	1.466	-1.480	1.420	A

Таблица 3 (продолжение)

Участок/год	Вид/группа	$n \times m$	Показатели			
			I_a	\bar{v}_j	\bar{V}_i	TSS
Участок № 2, 2011	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 x 20	2.898	-2.888	2.532	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 x 20	2.802	-2.560	2.661	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 x 20	3.253	-2.900	3.279	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 x 20	2.787	-2.679	2.985	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 x 20	0.941	-0.931	0.889	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 x 20	2.036	-1.945	2.032	A
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	8 x 20	1.429	-1.416	1.548	A
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	8 x 20	0.826	-0.830	0.833	R
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	8 x 20	0.985	-0.985	0.969	R
Участок № 3, 2012	<i>C. laminata</i> , juv.	7 x 15	–	–	–	–
	<i>C. laminata</i> , ad.	7 x 15	1.503	-1.491	1.435	A
	<i>C. laminata</i> , в целом	7 x 15	1.493	-1.471	1.503	A
	<i>E. strigella</i> , juv.	7 x 15	1.900	-1.876	1.813	A
	<i>E. strigella</i> , ad.	7 x 15	1.959	-1.950	1.929	A
	<i>E. strigella</i> , в целом	7 x 15	2.320	-2.237	1.970	A
Участок №4, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	3.560	-3.432	3.878	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	3.137	-2.672	3.213	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	3.957	-3.674	3.389	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	1.388	-1.379	1.442	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	1.381	-1.411	1.389	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	1.301	-1.301	1.325	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	1.025	-1.049	1.044	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	0.942	-0.968	0.902	R
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	0.940	-0.929	0.899	R

Таблица 3 (окончание)

Участок/год	Вид/группа	$n \times m$	Показатели			
			I_a	\bar{v}_j	\bar{v}_i	TSS
Участок № 5, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	1.095	-1.107	1.108	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	1.575	-1.566	1.503	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	1.647	-1.626	1.530	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	1.220	-1.220	1.274	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	1.228	-1.226	1.289	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	0.999	-0.989	1.010	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	0.986	-1.006	0.971	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	1.625	-1.629	1.528	A
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	1.550	-1.558	1.562	A

Если индекс Морисита в 28 случаях из 41 оценил тип пространственной структуры как агрегированный (табл. 1), то метод SADIE дает только 23 достоверные оценки для агрегированного типа пространственной структуры, локальный индекс Морана – 21, а метод JCA – лишь 11 оценок.

Характерно, что результаты, отражающие тип пространственной структуры популяции моллюсков, полученные на основе индекса Морисита, редко совпадают с результатами, полученными с помощью трех других методов. С другой стороны, согласованность между собой оценок, полученных с помощью локального индекса Морана, метода JCA и метода SADIE, напротив, очень высока. Особенно она высока между оценками типа пространственной структуры, полученными с помощью локального индекса Морана и метода SADIE – в 29 случаях из 41 тип пространственной структуры, оцененный с помощью этих двух методов, полностью совпадал ($\chi^2=7.28$; $df=1$; $p<0.05$).

Таким образом, более адекватную оценку характера пространственной гетерогенности и агрегированности можно получить с использованием методов, учитывающих взаимное расположение пробных площадок и количество особей в пределах каждой из них (метод SADIE и локальный индекс Морана).

Приведены двумерные диаграммы распределения особей наземных моллюсков двух наиболее массовых видов в пределах исследованных популяций – *B. cylindrica* и *M. cartusiana* (рис. 1, 2). Как и следовало ожидать на основе результатов использованных моделей, отчетливо видны агрегации особей разного размера с различным расположением относительно друг друга, которые окружены участками, численность особей на которых низка или они отсутствуют вовсе.

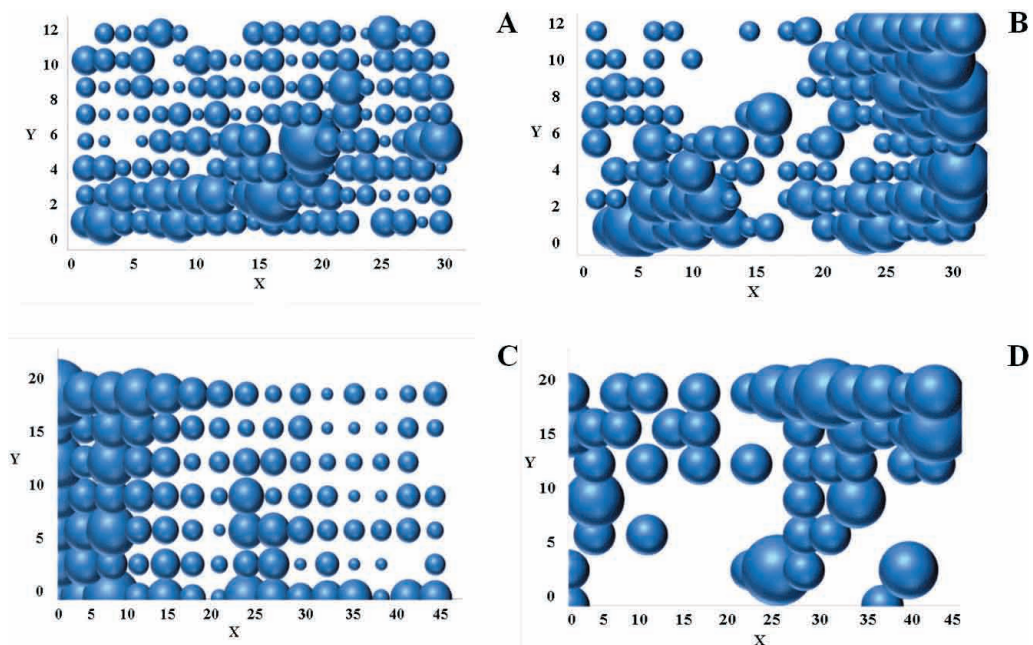


Рис. 1. Диаграммы распределения обилия наземного моллюска *B. cylindrica*: **A** – участок № 1, 2010 г.; **B** – участок № 2, 2011 г.; **C** – участок № 4, 2012 г.; **D** – участок № 5, 2012 г. (единицы измерения осей X и Y даны в метрах; численность особей пропорциональна размерам шариков).

Fig. 1. Diagram of the abundance distribution of the land snail *B. cylindrica*: **A** – site 1, 2010; **B** – site 2, 2011; **C** – site 4, 2012; **D** – site 5, 2012 (X and Y axes presented in meters; abundance proportional to sphere sizes).

С другой стороны, такие агрегации, формируемые разными видами, не совпадают пространственно.

Корреляция между численностью особей *B. cylindrica* и *M. cartusiana* в пределах одних и тех же пробных площадках или отсутствует (участок № 1, 2010 г.: $R_s=0.039$, $p>0.05$; участок № 4, 2012 г.: $R_s=0.124$, $p>0.05$), или же оказывается отрицательной (участок № 2, 2011 г.: $R_s=-0.182$, $p=0.021$; участок № 5, 2012 г.: $R_s=-0.197$, $p=0.044$).

Тип коррелограмм, отмеченных для моллюска *B. cylindrica* на участке № 4 (рис. 3), свидетельствует о наличии ярко выраженного тренда в пространственном размещении особей, а коррелограммы, полученные для моллюска *M. cartusiana* и *Ch. tridens* (рис. 4, 5), напротив, свидетельствуют о превалировании случайной компоненты в формировании паттерна пространственной структуры популяций этих видов в рамках масштаба опробования, принятого в настоящем исследовании.

При этом достоверное позитивное значение глобального индекса Морана для наименьшего интервала дистанции свидетельствует о наличии позитивной автокорреляции. Значение лага, для которого получено первая достоверная

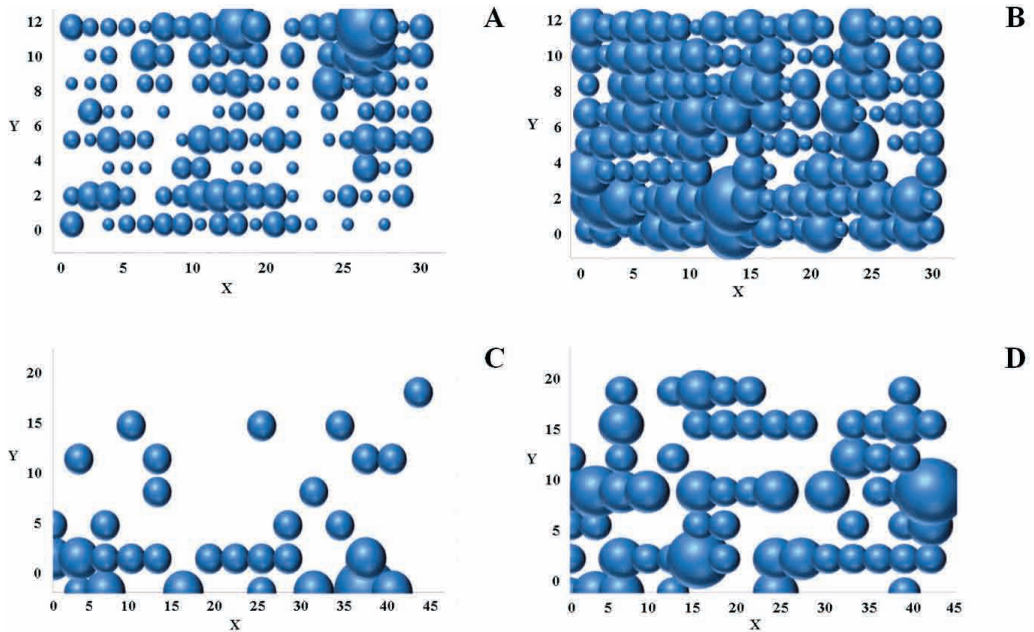


Рис. 2. Диаграммы распределения обилия наземного моллюска *M. cartusiana*: **A** – участок № 1, 2010 г.; **B** – участок № 2, 2011 г.; **C** – участок № 4, 2012 г.; **D** – участок № 5, 2012 г. (единицы измерения осей X и Y даны в метрах; численность особей пропорциональна размерам шариков).

Fig. 2. Diagram of the abundance distribution of the land snail *M. cartusiana*: **A** – site 1, 2010; **B** – site 2, 2011; **C** – site 4, 2012; **D** – site 5, 2012 (X and Y axes presented in meters; abundance proportional to sphere sizes).

отрицательная оценка глобального индекса Морана, дает нам величину расстояния между пробными площадками, наиболее отличающимися в отношении обилия улиток в них. Точка пересечения оси абсцисс линией коррелограммы, соединяющей первое наивысшее позитивное значение индекса Морана и первое наивысшее негативное значение дает оценку пространственной протяженности агрегации [Legendre, Fortin, 1989].

Средний диаметр формируемых агрегаций для исследованных видов улиток составляет примерно 10 м (с размахом от 6 до 17 м).

В таблице 4 приведены оценки показателей сферической модели для вариограмм наземных моллюсков *B. cylindrica* и *M. cartusiana*. Как видим, адекватность модели (и, соответственно, степени агрегированности особей в пределах исследованных популяций) варьирует как в пределах разных участков, так и для разных видов наземных моллюсков. Важной величиной модели вариограмм, отражающей средний размер формируемых улитками агрегаций, является оценка радиуса влияния (A_ρ). В тех случаях, когда модель характеризовалась высокими значениями коэффициента детерминации (R^2), т.е. близкими к 1, размер агрегаций

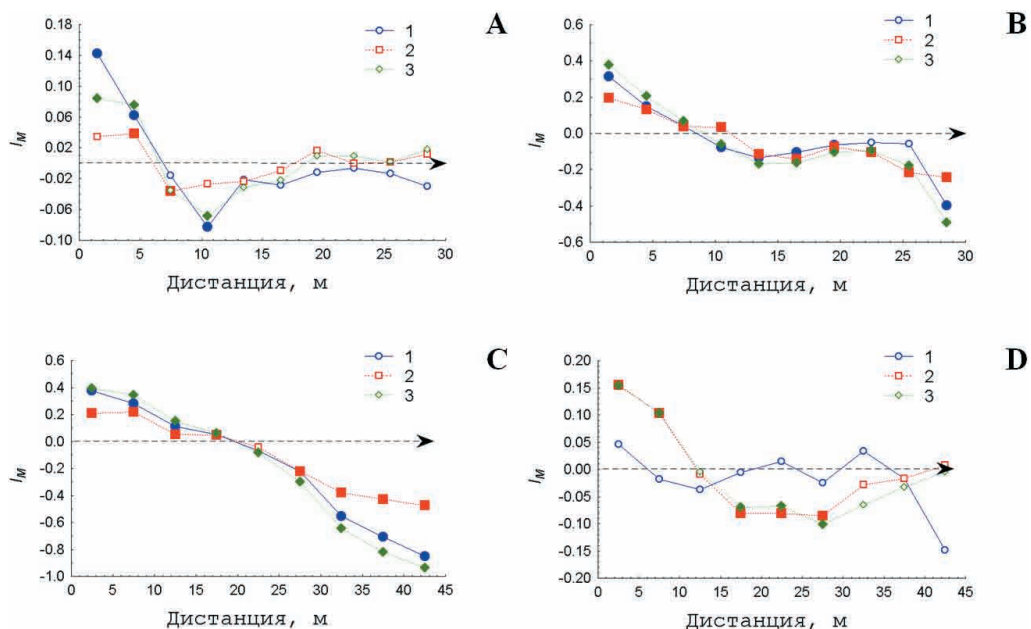


Рис. 3. Коррелограммы показателей обилия наземного моллюска *B. cylindrica* разных возрастных групп (1 – ювенильные; 2 – взрослые; 3 – все вместе): **A** – участок № 1, 2010 г.; **B** – участок № 2, 2011 г.; **C** – участок № 4, 2012 г.; **D** – участок №5, 2012 г. (достоверные оценки индекса Морана отмечены залитыми значками).

Fig. 3. Spatial correlogram of the land snail *B. cylindrica* age groups abundance (1 – juvenile; 2 – adult; 3 – total): **A** – site 1, 2010; **B** – site 2, 2011; **C** – site 4, 2012; **D** – site 5, 2012 (Moran index confidence value presented by filled signs).

варьировал от 4 до 17 м (табл. 4). Эти оценки оказываются близкими к величинам, полученным нами выше при использовании коррелограмм.

С другой стороны, рассматривая проблему оценивания типа пространственной структуры на примере исследованных видов наземных моллюсков, нельзя упускать из виду тот факт, что до сих пор все оценки были построены на основе выборок, собранных разово (или в одном месте, или в один момент времени). Тогда как, для получения реального паттерна пространственной организации необходим весь возможный спектр поведения организмов в разных условиях среды обитания и, прежде всего, при разных условиях плотности популяции. Для этих случаев Л. Тейлором [Taylor, 1961] была предложена модель, которая построена на основании многократных сборов (или в разных местах обитания, или в разные моменты времени).

В таблице 5 приведены оценки коэффициентов модели Тейлора для улиток *B. cylindrica* и *M. cartusiana*, собранных на разных участках в 2010–2012 гг. Оценки средней плотности и ее варианты рассчитывались для каждой линии

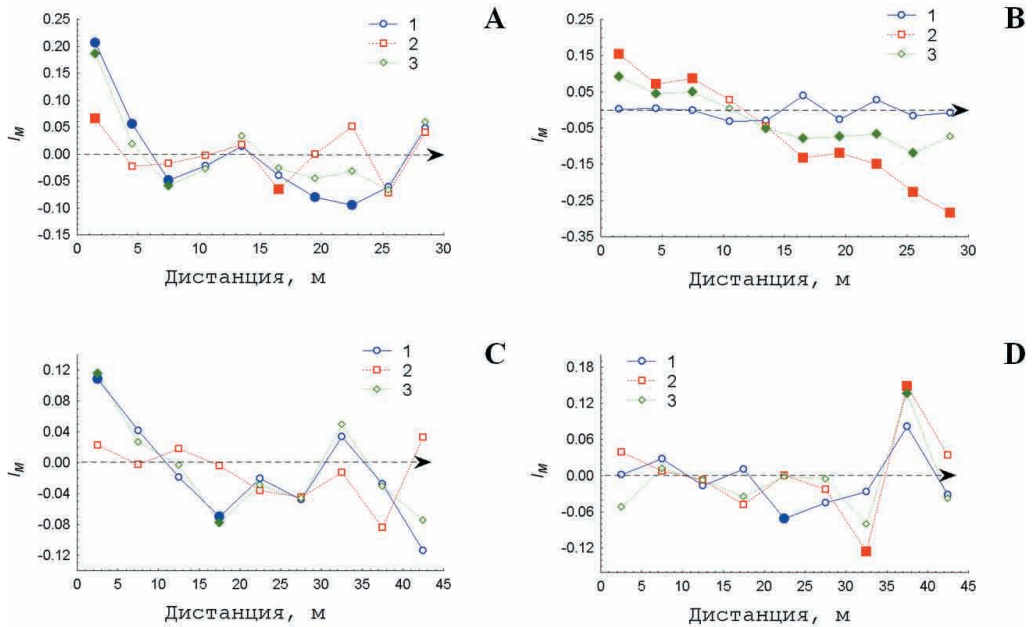


Рис. 4. Коррелограммы показателей обилия наземного моллюска *M. cartusiana* разных возрастных групп (1 – ювенильные; 2 – взрослые; 3 – все вместе): **А** – участок № 1, 2010 г.; **В** – участок № 2, 2011 г.; **С** – участок № 4, 2012 г.; **Д** – участок № 5, 2012 г. (достоверные оценки индекса Морана отмечены залитыми значками).

Fig. 4. Spatial correlogram of land snail *M. cartusiana* age groups abundance (1 – juvenile; 2 – adult; 3 – total): **A** – site 1, 2010; **B** – site 2, 2011; **C** – site 4, 2012; **D** – site 5, 2012 (Moran index confidence value presented by filled sings).

пробных площадок в отдельности (в 2010–2011 гг. их было по восемь, а в 2012 г. – по семь на участок).

Как видно, на разных участках тип пространственной организации улиток может варьировать, при этом, он имеет тесную связь с величиной плотности – в условиях низких оценок плотности тип пространственной структуры и *B. cylindrica* и *M. cartusiana* оказывается случайным, а в условиях высоких оценок – становится агрегированным (табл. 5).

При обобщении данных по всем четырем участкам отчетливо просматривается наличие агрегированного типа пространственной структуры исследованных популяций. Графики для модели Тейлора по обобщенным данным позволяют подтвердить наличие агрегаций (рис. 6). Как видно, нелинейность зависимости оценок дисперсии от плотности в модели Тейлора наблюдается только при использовании всего диапазона значений плотности популяции. На отдельных отрезках этого интервала криволинейная зависимость может маскироваться набором отдельных линейных зависимостей, что будет давать ошибочное представление о случайном типе распределения особей.

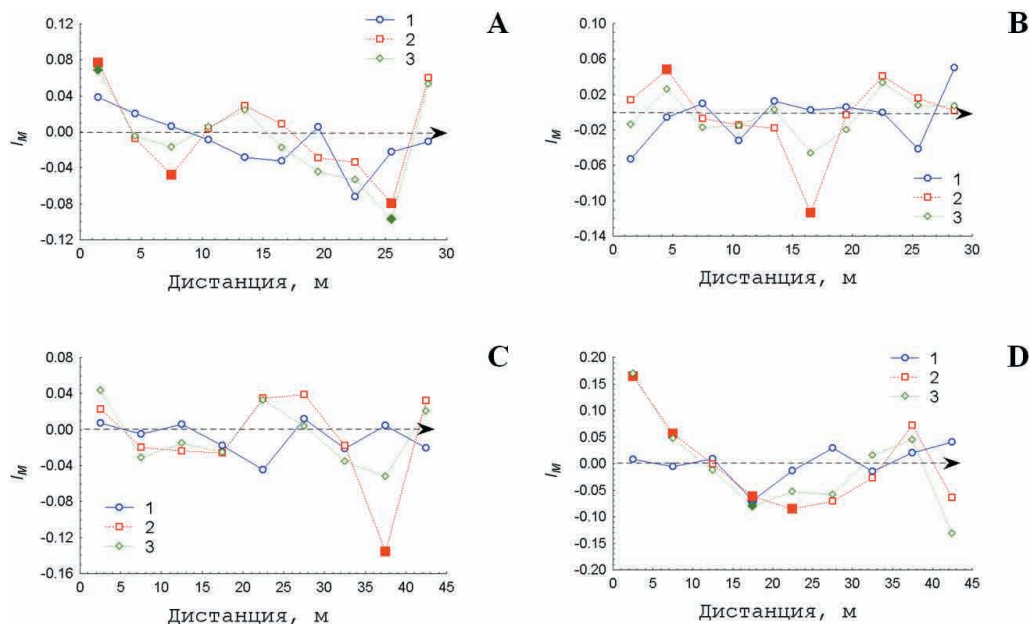


Рис. 5. Коррелограммы показателей обилия наземных моллюсков разных возрастных групп (1 – ювенильные; 2 – взрослые; 3 – все вместе): **А** – *H. lucorum*, участок № 1, 2010 г.; **В** – *Ch. tridens*, участок № 2, 2011 г.; **С** – *Ch. tridens*, участок № 4, 2012 г.; **Д** – *Ch. tridens*, участок № 5, 2012 г. (достоверные оценки индекса Морана отмечены залитыми значками).

Fig. 5. Spatial correlogram of the land snail different age groups abundance (1 – juvenile; 2 – adult; 3 – total): **A** – *H. lucorum*, site 1, 2010; **B** – *Ch. tridens*, site 2, 2011; **C** – *Ch. tridens*, site 4, 2012; **D** – *Ch. tridens*, site 5, 2012 (Moran index confidence value presented by filled signs).

Возможные механизмы формирования пространственных паттернов популяций наземных моллюсков

Одним из наиболее возможных факторов, определяющих формирование агрегированного типа распределения особей в пространстве исследованных популяций, может быть пространственная неоднородность экологических свойств участков исследования – физико-химических характеристик почвы и фитоценологических характеристик растительного покрова. В таблице 6 приведены оценки локального индекса Морана для разных параметров участков обитания наземных моллюсков, исследованных в 2010 г. и 2011 г.

Как видим, большая часть физико-химических характеристик почвы в пределах пробных площадок, на которых обитали наземные моллюски, а также фитомасса и проективное покрытие растений, характеризуются очень высоким уровнем пространственной автокорреляции. Соседние участки были подобны по своим характеристикам в большей степени, чем более удаленные. В наибольшей степени это относится к фитомассе, проективному покрытию, рН водной вытяжки почвы, содержанию в водной вытяжке различных анионов и катионов.

Таблица 4

Оценки показателей сферической модели для вариограмм наземных моллюсков

Table 4

Spherical variogram geostatistics for different land snails

Участок/год	Возрастная группа	Показатели				
		C_0	C	A_0	$\frac{C}{C+C_0}$	R^2
<i>B. cylindrica</i>						
Участок № 1, 2010 г.	ювенильные	2.0	1.1	3.9	0.35	0.686
	взрослые	6.9	1.8	3.7	0.20	0.387
	в целом	11.8	3.9	5.9	0.25	0.537
Участок № 2, 2011 г.	ювенильные	2.0	1.6	15.0	0.44	0.934
	взрослые	0.6	0.3	15.0	0.29	0.704
	в целом	2.9	2.4	16.0	0.45	0.962
Участок № 4, 2012 г.	ювенильные	5.8	8.5	17.0	0.59	0.810
	взрослые	2.5	0.4	15.0	0.14	0.553
	в целом	11.0	8.5	17.0	0.44	0.792
Участок № 5, 2012 г.	ювенильные	0.12	0.03	10.0	0.18	0.230
	взрослые	0.3	0.2	16.0	0.33	0.622
	в целом	0.4	0.2	17.0	0.33	0.638
<i>M. cartusiana</i>						
Участок № 1, 2010 г.	ювенильные	4.0	1.9	13.5	0.32	0.863
	взрослые	0.7	0.3	12.0	0.27	0.755
	в целом	5.4	3.1	11.0	0.36	0.910
Участок № 2, 2011 г.	ювенильные	2.3	0.5	3.0	0.16	0.082
	взрослые	2.9	0.4	3.1	0.11	0.106
	в целом	7.1	0.8	3.4	0.10	0.203
Участок № 4, 2012 г.	ювенильные	0.2	0.1	25.0	0.33	0.202
	взрослые	0.1	0.1	25.0	0.42	0.030
	в целом	0.4	0.2	25.0	0.27	0.295
Участок № 5, 2012 г.	ювенильные	0.2	0.1	2.0	0.27	0.000
	взрослые	0.4	0.1	3.0	0.23	0.000
	в целом	0.7	0.1	3.0	0.15	0.077

Таблица 5

Оценки коэффициентов модели Тейлора для улиток *B. cylindrica* и *M. cartusiana*, собранных на разных участках в 2010–2012 гг.

Table 5

The estimation of the Taylor coefficients for land snails *B. cylindrica* and *M. cartusiana* within different areas during 2010–2012

Участок/год	<i>B. cylindrica</i>				<i>M. cartusiana</i>			
	$\ln a$	b	TSS ¹	D^2	$\ln a$	b	TSS	D
Участок № 1, 2010 г.	-1.38	2.600	A	4.13	-0.03	1.897	A	2.44
Участок № 2, 2011 г.	0.78	1.177	R	2.20	-0.24	1.600	A	3.83
Участок № 4, 2012 г.	0.21	1.667	A	6.22	0.05	1.087	R	0.40
Участок № 5, 2012 г.	-0.28	0.805	R	0.58	-0.18	0.995	R	0.82
Для вида в целом	0.37	1.482	A	3.26	0.21	1.301	A	2.13

Примечание. ¹TSS – тип пространственной структуры: R – случайное распределение, A – агрегированное; ² D – средняя плотность (в особей/0.25м²).

Note. ¹TSS – types of spatial structure: A – aggregated; R – random; ² D – average population density (ind./0.25m²).

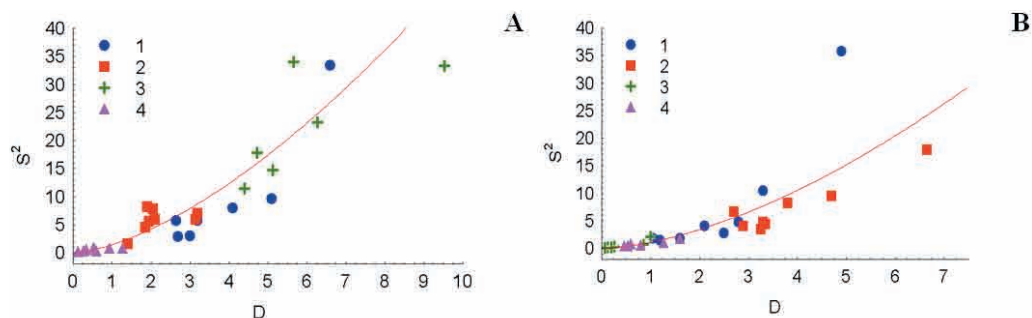


Рис. 6. Графики зависимости оценок варiances (S^2) от средней плотности (D) популяций наземных моллюсков *B. cylindrica* (А) и *M. cartusiana* (В): 1 – участок № 1, 2010 г.; 2 – участок № 2, 2011 г.; 3 – участок № 4, 2012 г.; 4 – участок № 5, 2012 г.

Fig. 6. Variance estimation (S^2) and average density (D) of the land snail *B. cylindrica* (А) and *M. cartusiana* (В) population scatter plots: 1 – site 1, 2010; 2 – site 2, 2011; 3 – site 4, 2012; 4 – site 5, 2012.

Таблица 6

Оценки локального индекса Морана и его уровня значимости
для разных экологических параметров участков исследования в 2010 и 2011 гг.

Table 6

Moran local index estimation and its significance
for different ecological parameters during 2010 and 2011

Параметр	Участок № 1, 2010 г.		Участок № 2, 2011 г.	
Фитомасса	0.246	<0.05	0.285	<0.05
Проективное покрытие	0.304	<0.05	0.146	<0.05
Электропроводность	0.127	<0.05	0.138	<0.05
Твердость на глубине: 0–5 см	–0.005	ns	0.064	ns
5–10 см	0.107	<0.05	0.044	ns
10–15 см	0.086	<0.05	–0.003	ns
15–20 см	0.033	ns	0.002	ns
20–25 см	–0.012	ns	–0.020	ns
25–30 см	–0.003	ns	0.002	ns
30–35 см	0.005	ns	–0.016	ns
35–40 см	0.029	ns	–0.008	ns
40–45 см	0.069	ns	–0.007	ns
45–50 см	0.091	<0.05	–0.029	ns
Доля агрегатных фракций: >10 мм	0.033	ns	0.099	<0.05
7–10 мм	–0.007	ns	0.137	<0.05
5–7 мм	0.031	ns	0.159	<0.05
3–5 мм	0.076	<0.05	0.109	<0.05
2–3 мм	0.028	ns	0.159	<0.05
1–2 мм	0.191	<0.05	0.098	<0.05
0.5–1 мм	0.098	<0.05	0.311	<0.05
0.25–0.5 мм	0.310	<0.05	0.160	<0.05
<0.25 мм	0.068	ns	0.235	<0.05

Таблица 6 (окончание)

Параметр	Участок № 1, 2010 г.		Участок № 2, 2011 г.	
Гумус	0.168	<0.05	0.159	<0.05
pH	0.302	<0.05	0.196	<0.05
Хлориды	0.128	<0.05	0.470	<0.05
Сульфаты	0.384	<0.05	0.224	<0.05
Кальций	0.456	<0.05	0.651	<0.05
Магний	0.346	<0.05	0.338	<0.05
Гидрокарбонаты	0.264	<0.05	0.396	<0.05
Калий + натрий	0.473	<0.05	0.407	<0.05
Сумма ионов	0.422	<0.05	0.376	<0.05
Сухой остаток	0.322	<0.05	0.371	<0.05

Примечание. ns – оценка индекса Морана не достоверна.

Note. ns – Moran local index estimates are not significantly different from zero ($p > 0.05$).

В таблице 7 приведены оценки коэффициента Хи-квадрат Пирсона для модели логистической регрессии зависимости присутствия/отсутствия особей четырех разных видов наземных моллюсков (*B. cylindrica*, *M. cartusiana*, *Ch. tridens* и *H. lucorum*) от характеристик участков их обитания в 2010 г. и 2011 г.

Как видим, такие эдафические показатели, как твердость почвы и её агрегатная структура, оказывают значительное влияние на вероятность встречи моллюсков в пределах изучаемых участков (табл. 7). Причем лимитирующие экологические факторы оказываются сходными для разных видов наземных моллюсков, что свидетельствует о том, что эти характеристики местообитаний оказывают влияние на эколого-физиологические процессы моллюсков. Как известно, наземные моллюски зарываются в грунт в периоды, когда погодные условия оказываются для них наименее пригодными, впадая в зимнюю (гибернация) или летнюю (эстива) спячку [Ваг, 1986, 1993]. Таким образом, неблагоприятные физические характеристики почвы могут привести к невозможности зарывания и последующей гибели особей. Поэтому в пределах участков с непригодными условиями наземные улитки отсутствуют (рис. 7, 8). Кроме того, физические условия почвы оказывают влияние на растительный покров – его обилие, флористический и экологический облик. Опосредованное влияние через растения, с которыми тесно связаны моллюски, также может быть механизмом влияния физических свойств почвы на пространственную организацию популяций моллюсков.

Таблица 7

Оценки коэффициента Хи-квадрат Пирсона (при $df=1$) для модели логистической регрессии зависимости присутствия/отсутствия особей разных видов наземных моллюсков от характеристик участков их обитания в 2010 и 2011 гг.

Table 7

Logistic regression Chi-square estimation ($df=1$) of the dependence, presence/absence of the individuals of land snail species from the site ecological parameters in 2010 and 2011

Параметр	Участок № 1, 2010 г.			Участок № 2, 2011 г.		
	<i>B.c.</i> ¹	<i>M.c.</i>	<i>H.l.</i>	<i>B.c.</i>	<i>M.c.</i>	<i>Ch.t.</i>
Фитомасса	ns ²	ns	ns	ns	ns	ns
Проективное покрытие	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Электропроводность	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Твердость на глубине:						
0–5 см	ns	ns	ns	ns	ns	ns
5–10 см	4.336	ns	ns	4.218	4.145	3.723
10–15 см	ns	5.352	5.167	ns	ns	ns
15–20 см	ns	ns	5.394	ns	ns	ns
20–25 см	ns	ns	3.951	7.983	ns	ns
25–30 см	ns	ns	ns	8.259	ns	ns
30–35 см	ns	ns	ns	5.753	ns	ns
35–40 см	ns	ns	ns	7.900	ns	ns
40–45 см	ns	ns	ns	15.379	ns	ns
45–50 см	ns	ns	ns	13.738	ns	ns
Доля агрегатных фракций:						
>10 мм	ns	ns	ns	ns	5.288	ns
7–10 мм	ns	ns	ns	ns	4.477	ns
5–7 мм	ns	ns	ns	ns	5.961	ns
3–5 мм	ns	ns	ns	ns	6.176	ns
2–3 мм	ns	ns	ns	ns	4.200	ns
1–2 мм	ns	ns	ns	ns	ns	ns
0.5–1 мм	ns	ns	ns	3.758	ns	ns

Таблица 7 (окончание)

Параметр	Участок № 1, 2010 г.			Участок № 2, 2011 г.		
	<i>B.c.</i> ¹	<i>M.c.</i>	<i>H.l.</i>	<i>B.c.</i>	<i>M.c.</i>	<i>Ch.t.</i>
0.25–0.5 мм	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<0.25 мм	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Гумус	ns	ns	ns	ns	4.350	ns
pH	ns	ns	ns	ns	ns	5.566
Хлориды	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Сульфаты	ns	ns	ns	6.441	ns	4.716
Кальций	ns	ns	ns	13.880	ns	ns
Магний	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Гидрокарбонаты	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Калий + натрий	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Сумма ионов	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Сухой остаток	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Примечание. ¹ *B.c.* – *B. cylindrica*; *M.c.* – *M. cartusiana*; *H.l.* – *H. lucorum*; *Ch.t.* – *Ch. tridens*; ²ns – оценки коэффициента Пирсона достоверно не отличается от нуля.

Note. ¹ *B.c.* – *B. cylindrica*; *M.c.* – *M. cartusiana*; *H.l.* – *H. lucorum*; *Ch.t.* – *Ch. tridens*; ²ns – Chi-square estimates are not significantly different from zero ($p > 0.05$).

Как видим, для участка № 2 концентрация некоторых анионов и катионов в водной вытяжке также оказалась существенной характеристикой, определяющей вероятность встречи улиток на конкретных пробных площадках. Тогда как для участка № 1 существенным фактором, влияющим на обилие улиток, оказывается только твердость почвы (рис. 7, 8).

Итоговые оценки адекватности полученных моделей множественной линейной регрессии оказываются относительно невысокими. Модели для улиток *B. cylindrica* в целом описывают только около 21% общей изменчивости обилия особей данного вида в пределах исследованных пробных площадок (табл. 8). Для улиток *M. cartusiana* уровень адекватности полученных нами моделей оказываются еще ниже (5.73–8.21%).

Таким образом, разные виды наземных моллюсков характеризуются различными экологическими предпочтениями в отношении экологических свойств мест их обитания, что сказывается на их обилии и формировании паттернов пространственной организации популяций этих видов.

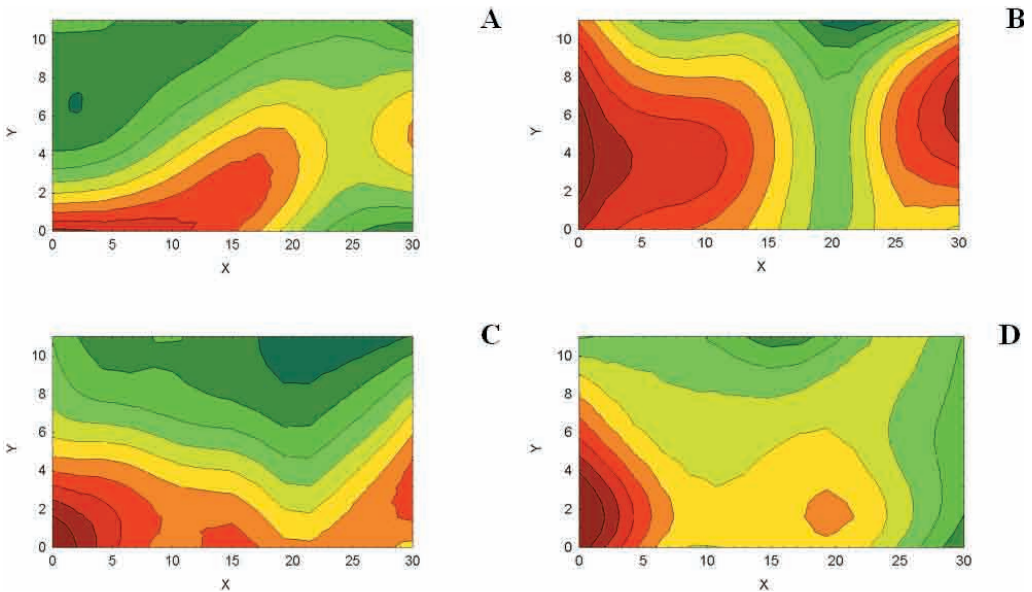


Рис. 7. 3D-диаграммы пространственного распределения обилия моллюска *B. cylindrica* (A), фитомассы (B), проективного покрытия (C), твердости грунта на глубине 5–10 см (D) на участке № 1 в 2010 г. (единицы измерения осей X и Y даны в метрах).

Fig. 7. 3D-diagrams of the abundance spatial distribution of the snail *B. cylindrica* (A), phytomass (B), plants projective cover (C), 0–10 cm layer soil penetration resistance (D) at the site 1 in 2010. (axes X and Y presented in meters).

Обсуждение

Характер распределения группы организмов зависит от масштаба исследования, а проблемы оценки и интерпретации пространственного распределения особей детально обсуждены в работах [Southwood, 1978; Greig-Smith, 1983].

Распределение особей наземных моллюсков в популяции определяется целым рядом абиотических факторов, таких как обилие кальция в почве, температура, экспозиция, влажность и количество осадков [Boycott, 1934; Cameron, 1970; Parkin, 1972].

Изученные виды наземных моллюсков демонстрировали различные паттерны пространственной структуры популяций, с превалированием агрегированности, т.е. формирование «пятен» с более высокой плотностью, чем в соседних участках. Стремление к агрегированности в пространственном распределении особей была уже ранее отмечена для разных видов наземных моллюсков [Pomeroy, 1969; Baker, 1988; Baur, 1993; Szybiak et al., 2009]. Это может явиться результатом двух процессов: выбора предпочтительных участков в пределах места обитания и/или некоторых форм взаимодействия между особями [Chase et al., 1980]. Второй из них может играть существенную роль для крупномасштабного распределения особей.

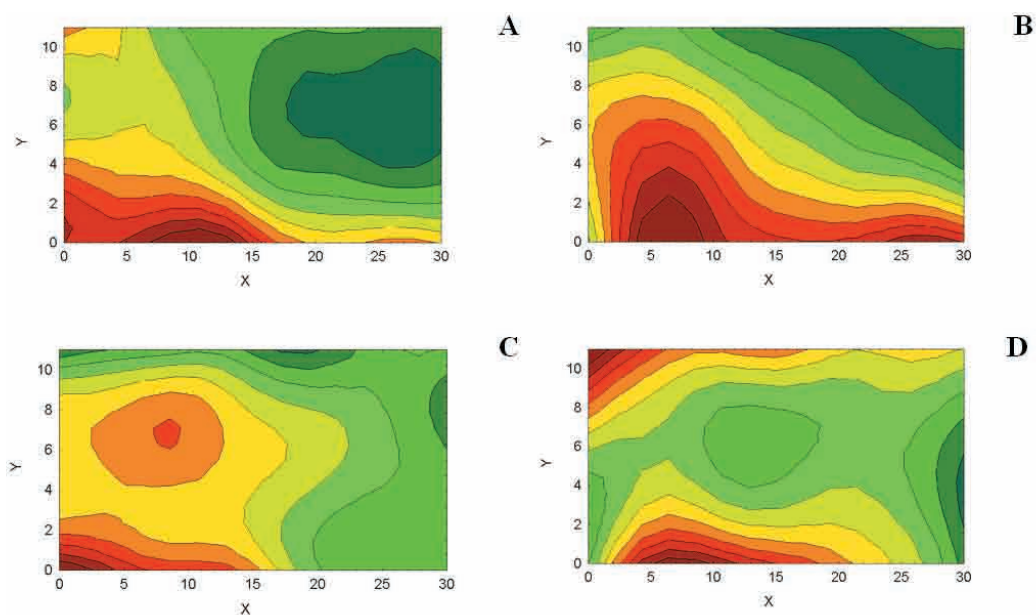


Рис. 8. 3D-диаграммы пространственного распределения обилия моллюска *M. catrusiana* (A), фитомассы (B), твердости грунта на глубине 5–10 см (C) и доли агрегатных фракций 3–5 мм (D) на участке № 2 в 2011 г. (единицы измерения осей X и Y даны в метрах).

Fig. 8. 3D-diagrams of the abundance spatial distribution of the land snail *M. catrusiana* (A), phytomass (B), 0–10 cm layer soil penetration resistance (C), aggregate particle size 3–5 mm (D) at the site 1 in 2011 (axes X and Y presented in meters).

Наземные моллюски очень часто формируют группы особей на стеблях растений, используя их как места отдыха, возможно, извлекая пользу от тени, формирующей другими особями [McQuaid et al., 1979; Cowie, 1982]. Более того, предпочтение улитками отдельных видов растений (как пищевого объекта или мест отдыха) может также привести к формированию агрегаций. Многие виды улиток питаются крапивой (*Urtica dioica*) или чертополохом (*Cirsium arvense*), а как места отдыха на альпийских лугах, например, предпочитали аконит (*Aconitum compactum*) [Fromming, 1954; Baug, 1986]. В этом случае, улитки избегали теплой поверхности почвы, с одной стороны, а, с другой, оберегались от вытаптывания или поедания рогатым скотом, поскольку листья аконита не поедаются коровами из-за содержания в них алкалоидов [Baug, 1986].

С другой стороны, улитки могут формировать скопления, вследствие комбинации разбросанных мест-убежищ и проявлений микроклиматических условий. Величина таких скоплений может быть связана с гетерогенностью места обитания, тогда как интенсивность формирования скоплений, возможно, зависит от погоды, сезона года и поведенческих реакций в течении периода половой активности [Baug, 1986, 1993]. Так, особи *Sepaea nemoralis* (L., 1758) могли

Таблица 8

Оценки коэффициентов множественной линейной регрессии зависимости обилия разных видов наземных моллюсков от характеристик участков их обитания в 2010 и 2011 гг.

Table 8

Multiple regression coefficients estimation of dependence of land snail species abundance from the site ecological parameters in 2010 and 2011

Параметр	Участок № 1, 2010 г.		Участок № 2, 2011 г.	
	<i>B. cylindrica</i>	<i>M. cartusiana</i>	<i>B. cylindrica</i>	<i>M. cartusiana</i>
<i>b</i>	5.2147	3.6423	3.5821	0.7522
Фитомасса	-0.0074	ns	ns	0.0015
Проективное покрытие	0.0087	ns	ns	ns
Электропроводность	ns	ns	ns	ns
Твердость на глубине 0–5 см	ns	ns	ns	ns
5–10 см	ns	ns	ns	ns
10–15 см	ns	-0.0844	ns	ns
15–20 см	ns	ns	ns	ns
20–25 см	ns	ns	ns	ns
25–30 см	ns	ns	ns	0.0550
30–35 см	ns	ns	ns	ns
35–40 см	-0.1221	ns	ns	ns
40–45 см	ns	ns	-0.0769	ns
45–50 см	0.1343	ns	ns	ns
Доля агрегатных фракций >10 мм	0.0075	ns	ns	ns
7–10 мм	ns	ns	ns	ns
5–7 мм	ns	ns	ns	ns
3–5 мм	ns	ns	ns	ns
2–3 мм	ns	ns	ns	ns
1–2 мм	ns	ns	ns	ns

Таблица 8 (окончание)

Параметр	Участок № 1, 2010 г.		Участок № 2, 2011 г.	
	<i>B. cylindrica</i>	<i>M. cartusiana</i>	<i>B. cylindrica</i>	<i>M. cartusiana</i>
0.5–1 мм	ns	0.0200	ns	ns
0.25–0.5 мм	ns	ns	0.1739	ns
<0.25 мм	ns	ns	ns	ns
Гумус	ns	ns	ns	ns
pH	ns	ns	ns	ns
Хлориды	-122.9908	ns	-130.3853	ns
Сульфаты	ns	ns	-33.6340	ns
Кальций	-176.7974	ns	ns	ns
Магний	ns	ns	-104.5948	ns
Гидрокарбонаты	ns	ns	ns	ns
Калий + натрий	-66.7116	ns	ns	ns
Сумма ионов	ns	-35.9526	ns	ns
Сухой остаток	ns	ns	ns	ns
Коэффициент детерминации (R^2)	0.2063	0.0573	0.2155	0.0821

Примечание. ns – оценка коэффициента частной корреляции не достоверна.

Note. ns – regression coefficient estimates are not significantly different from zero ($p > 0.05$).

обнаруживать подходящие убежища с более высокой влажностью на расстоянии более 1 м [Rollo, Wellington, 1981].

С использованием методов геостатистики нами было установлено, что размер агрегаций изученных видов наземных моллюсков варьирует от 4 до 17 м (в среднем составляет около 10 м). Для моллюска *Arianta arbustorum* (L., 1758) размер агрегаций также существенно варьировал и соответствовал пятну травянистого покрова на альпийском лугу [Baur, 1986]. При этом интенсивность формирования агрегации варьировала в различные сезоны и чаще всего оказывалась самой высокой в сухой жаркий летний период. В целом, тенденция формировать скопления наиболее выражена в гетерогенных местах обитания или при ярко выраженных колебаниях условий внешней среды (например, при наличии засушливого периода) [Baur, 1993].

Важной методической проблемой при анализе типа пространственной структуры популяций наземных моллюсков является выбор адекватного и статистически обоснованного критерия, позволяющего однозначно отнести ту или иную эмпирическую популяцию к трем основным классам – с равномерным типом распределения особей, случайным или агрегированным. Использование разовых сборов также могут давать неоднозначные результаты, поскольку, в разные сезоны годы тип пространственной структуры популяций наземных моллюсков может изменяться [Cameron, 1982; Baur, 1986; Baker, 1988; Baker, Vogelzang, 1988; Kleewein, 1999]. Более приемлемыми в этом случае могут быть методы оценки пространственной структуры популяций, основанные на многократных учетах, разделенных как хронологически, так и пространственно [Винарский и др., 2012].

В таблице 9 приведены оценки коэффициентов модели Тейлора и Ивао для различных видов наземных моллюсков, полученные нами как при анализе собственных данных, так и при анализе литературных данных. Всего был исследован тип пространственной структуры популяций для 37 видов наземных моллюсков на основе многократных учетов. В целом можно отметить, что для изученных видов наземных моллюсков отмечается ярко выраженный агрегированный тип пространственной структуры популяций – коэффициент b модели Тейлора достоверно превышал единицу ($b=1.359\pm 0.082$; $n=44$; 95% доверительный интервал – от 1.194 до 1.525).

Таблица 9

Коэффициенты моделей Тейлора и Ивао для разных видов наземных моллюсков

Table 9

Taylor's and Ivao's model coefficients for different species of land snails

Вид	Модель Тейлора			Модель Ивао			Источник
	$\ln a$	b	R^2	α	β	R^2	
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud, 1805)	-0.161	1.633	0.68	-0.981	1.629	0.856	Cameron [1982]
<i>Albinaria caerulea</i> (Deshayes, 1835)	-0.692	2.4	na	na	na	na	Giokas et al. [2005]
<i>Arion fasciatus</i> (Nilsson, 1823)	0.136	0.983	0.705	0.218	0.989	0.988	Jennings, Barkham [1975]
<i>Arion hortensis</i> Férussac, 1819	0.218	0.933	0.573	0.323	0.977	0.987	Jennings, Barkham [1975]
<i>A. hortensis</i>	4.217	1.037	0.701	81.812	0.886	0.2	Phillipson [1983]
<i>Arion intermedius</i> Normand, 1852	0.842	0.613	0.316	0.24	0.979	0.998	Jennings, Barkham [1975]
<i>Brephulopsis bidens</i> (Krynicky, 1833)	na	na	na	45.1	1.006	na	Livshits [1983]

Таблица 9 (продолжение)

Вид	Модель Тейлора			Модель Ивао			Источник
	$\ln a$	b	R^2	α	β	R^2	
<i>Brephulopsis cylindrica</i> (Menke, 1828)	0.836	1.765	0.89	10.01	1.654	0.837	Крамаренко [1997]
<i>B. cylindrica</i>	2.209	1.426	0.852	16.845	1.73	0.845	Вичалковська [2009]
<i>B. cylindrica</i>	0.365	1.482	0.982	0.161	1.579	0.865	Собственные данные
<i>Cepaea vindobonensis</i> (Férussac, 1821)	3.26	0.563	0.115	24.443	-1.577	0.015	Staikou [1998]
<i>Cerņuella virgata</i> (da Costa, 1778)	0.633	1.876	0.825	-7.36	7.66	0.823	Baker [1988]
<i>Chondrula tridens</i> (Müller, 1774)	0.411	1.219	0.877	-0.136	1.875	0.761	Собственные данные
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)	3.1	0.88	0.595	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)	0.34	1.073	0.255	0.477	1.018	0.043	Cameron [1982]
<i>C. laminata</i>	0.621	1.25	0.885	-0.126	2.772	0.722	Собственные данные
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	2.99	0.97	0.741	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Discus cronkhitei</i> (Newcomb, 1860)	1.772	1.37	0.742	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Discus rotundatus</i> (Müller, 1774)	0.275	2.194	0.925	-1.479	2.789	0.939	Cameron [1982]
<i>Eobania vermiculata</i> (Müller, 1774)	2.035	-0.604	0.235	0.769	0.763	0.953	Lazaridou-Dimitriadou, Kattoulas [1991]
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	2.721	1.06	0.767	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	0.304	1.533	0.698	-0.586	1.855	0.821	Собственные данные
<i>Fruticicola fruticum</i> (Müller, 1774)	1.833	1.34	0.72	6.42	1.955	0.439	Staikou et al. [1990]
<i>Helicella caperata</i> (Montagu, 1803)	0.303	1.482	0.799	-0.253	1.63	0.744	Baker [1988]
<i>Helicella pappi</i> Schütt, 1962	0.105	2.043	na	na	na	na	Lazaridou-Dimitriadou [1995]
<i>Helicella virgata</i> (da Costa, 1778)	1.596	1.302	0.878	5.429	1.432	0.647	Pomeroу [1969]
<i>Helix lucorum</i> L., 1758	2.206	0.912	0.502	8.542	0.763	0.182	Staikou et al. [1988]

Таблица 9 (окончание)

Вид	Модель Тейлора			Модель Ивао			Источник
	$\ln a$	b	R^2	α	β	R^2	
<i>H. lucorum</i>	0.329	1.249	0.866	-0.227	1.864	0.631	Собственные данные
<i>Helix pomatia</i> L., 1758	-2.886	2.93	0.757	-1.042	1.447	0.864	Собственные данные
<i>Marmorana serpentina</i> (Férussac, 1821)	0.837	1.334	0.955	0.362	1.845	0.889	Fiorentino et al. [2009]
<i>Monacha cartusiana</i> (Müller, 1774)	1.777	1.374	0.855	7.12	1.622	0.679	Staikou, Lazaridou-Dimitriadou [1990]
<i>Monacha cartusiana</i>	0.213	1.301	0.928	-0.37	1.476	0.863	Собственные данные
<i>Nesovitrea electrina</i> (Gould, 1841)	2.418	1.22	0.807	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Oxychilus helveticus</i> (Blum, 1881)	0.508	1.372	0.714	-0.176	2.146	0.357	Cameron [1982]
<i>Punctum minutissimum</i> (Lea, 1841)	2.657	1.16	0.895	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	0.628	1.161	0.944	0.397	1.494	0.857	Балашев [2011]
<i>Theba pisana</i> (Müller, 1774)	0.937	1.619	0.896	2.381	2.016	0.823	Baker, Vogelzang [1988]
<i>T. pisana</i>	0.059	2.006	0.963	-3.98	2.458	0.975	Odendaal et al. [2008]
<i>Truncatellina costulata</i> (Nilsson, 1823)	0.337	1.259	0.952	-0.096	1.418	0.918	Балашев [2011]
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)	0.701	1.303	0.898	0.088	2.055	0.71	Балашев [2011]
<i>Vertigo goldii</i> (Binney, 1843)	2.523	1.31	0.736	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Vitrina pellucida</i> (Müller, 1774)	0.481	1.318	0.823	0.382	1.297	0.597	Балашев [2011]
<i>Xerolenta obvia</i> (Menke, 1828)	-0.097	1.807	0.931	0.706	1.45	0.964	Lazaridou-Dimitriadou, Chatziioannou [2005]
<i>Xeropicta arenosa</i> (Krynicky, 1836)	0.884	2.01	na	na	na	na	Staikou, Lazaridou-Dimitriadou [1991]
<i>Xeropicta derbentina</i> (Krynicky, 1836)	2.003	1.349	0.845	9.425	1.631	0.812	Собственные данные

Примечание. na – данные отсутствуют.

Note. na – data are not available.

Однако экологические предпочтения вида (прежде всего, отношение к влажности места обитания) сказывались на степени агрегированности. Для ксерофильных и мезофильных видов значения коэффициента b модели Тейлора достоверно превышали единицу (для ксерофильных видов: $b=1.421\pm 0.130$; $n=22$; для мезофильных видов: $b=1.389\pm 0.113$; $n=18$), тогда как для слизней отмечался случайный тип пространственной структуры популяции ($b=1.092\pm 0.095$; $n=4$).

Тип пространственной структуры, выраженный значениями коэффициента b модели Тейлора, оказывается видоспецифичным показателем и сохраняется более-менее неизменным у видов, изученных с различных территорий. Так, например, для моллюска *B. cylindrica*, популяции которого были исследованы в Крыму (1992–1993 гг.), в г. Николаев (2003 г.) и в Днепропетровской области (2010–2012 гг.), оценки коэффициента b модели Тейлора составляли 1.765, 1.426 и 1.482, соответственно. Для моллюска *M. cartusiana* оценки коэффициента b модели Тейлора из греческой популяции составляла 1.374 [Staikou, Lazaridou-Dimitriadou, 1990], а для украинской – 1.301. Для моллюска *Theba pisana* (Müller, 1774) оценки коэффициента b модели Тейлора из австралийской популяции составляла 1.619 [Baker, Vogelzang, 1988], а для южно-африканской – 2.001 [Odendaal et al., 2008].

Метод Ивао [Ivao, 1968] дает более детальную информацию о характере размещения организмов в пределах территории, занятой популяцией [Винарский и др., 2012]. В целом, для изученных видов наземных моллюсков значение коэффициента α модели Ивао составляет 3.62 ± 1.62 (с 95% доверительным интервалом от 0.33 до 6.91), а значение коэффициента β модели Ивао – 1.674 ± 0.215 (с 95% доверительным интервалом от 1.236 до 2.112). Таким образом, для них типичным является объединение особей в агрегации (поскольку $\alpha > 0$), которые в свою очередь собраны в агрегации второго порядка (поскольку $\beta > 1$).

Хотя, с другой стороны, у видов наземных моллюсков с разными экологическими предпочтениями тип размещения особей в пространстве может существенно отличаться. На основе рассчитанных оценок коэффициентов α и β модели Ивао можно отметить, что у ксерофильных видов наземных моллюсков особи формируют агрегации, размещенные в пространстве неслучайным образом. У мезофильных видов особи чаще все распределены поодиночке, но неслучайным образом, тогда как для слизней особи распределены поодиночке и в более-менее выраженном случайном порядке на территории, занимаемой популяцией.

Литература

- Балашов І.О. 2011. Наземні молюски (Gastropoda) лісостепу України. Автореферат дисертації ... кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. Київ: Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. 19 с.
- Винарский М.В., Крамаренко С.С., Лазуткина Е.А., Андреева С.И., Андреев Н.И. 2012. Статистические методы в изучении континентальных моллюсков // Статистические методы анализа в биологии и медицине. Омск: Вариант-Омск. С. 5–94.

- Вичалковська Н.В. 2009. Наземні молюски *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) у Північному Причорномор'ї (поширення, морфологічна мінливість та аутоекологія). Автореферат дисертації ... кандидата біологічних наук за спеціальністю 03. 00. 08 – зоологія. Київ: Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. 20 с.
- Воронов А. Г. 1973. Геоботаника. М.: Высшая школа. 384 с.
- Крамаренко С.С. 1997. Некоторые аспекты экологии наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda; Buliminidae) // Вестник зоологии. Т. 31, № 4. С. 51–54.
- Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука. 145 с.
- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высшая школа. 303 с.
- Anselin L. 1995. Local Indicators of Spatial Association – LISA // Geographical Analysis. V. 27. P. 93–115.
- Baker G.H. 1988. Dispersal of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae) // Journal of Applied Ecology. V. 25. P. 889–900.
- Baker G.H., Vogelzang B.K. 1988. Life history, population dynamics and polymorphism of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae) in Australia // Journal of Applied Ecology. V. 25, N 3. P. 867–887.
- Baur B. 1986. Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae) // Holarctic Ecology. V. 9, N 2. P. 117–125.
- Baur B. 1993. Population structure, density, dispersal and neighbourhood size in *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Pulmonata: Helicidae) // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Bd. 94/95B. S. 307–321.
- Bohan D.A., Bohan A.C., Glen D.M., Symondson W.O.C., Wiltshire C.W., Hughes L. 2000a. Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs // Journal of Animal Ecology. V. 69. P. 367–379.
- Bohan D.A., Glen D.M., Wiltshire C.W., Hughes L. 2000b. Parametric intensity and the spatial arrangement of the terrestrial mollusc herbivores *Deroceas reticulatum* and *Arion intermedius* // Journal of Animal Ecology. V. 69. P. 1031–1046.
- Boycott A.E. 1934. The habitats of land mollusca in Britain // Journal of Ecology. V. 22. P. 1–38.
- Cameron R.A.D. 1970. The survival, weight-loss and behaviour of three species of land snail in conditions of low humidity // Journal of Zoology. V. 160. P. 143–157.
- Cameron R.A.D. 1982. Life histories, density, and biomass in a woodland snail community // Journal of Molluscan Studies. V. 48. P. 159–166.
- Chase R., Croll R.P., Zeichner L.L. 1980. Aggregation in snails, *Achatina fulica* // Behavioral and Neural biology. V. 30. P. 218–230.
- Cliff A.D., Ord J.K. 1981. Spatial Processes. London: Pion. 266 p.
- Conrad K.F. 2001. SADIEShell. Version 1.22. IACR Rothamsted.
- Cowie R.H. 1982. Studies on the Ecology and Ecogenetics of the Helicid Land Snail *Theba pisana* (Müller): Ph.D. Thesis. Liverpool: University of Liverpool. 472 p.
- Cressie N.A. C. 1993. Statistics for Spatial Data. New York: J.Wiley. 900 p.
- Iwao S. 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations // Researches on Population Ecology. V. 10, N 1. P. 1–20.
- Fiorentino V., Caruso T., Manganelli G., Giusti F. 2009. Population dynamics of an urban population of the land snail *Marmorana serpentina* (Gastropoda: Pulmonata) // Malacologia. V. 51, N 1. P. 201–209.
- Fortin M.-J., Dale M.R.T., ver Hoef J. 2002. Spatial Analysis in Ecology // Encyclopedia of Environmetrics. V. 4. P. 2051–2058.
- Frömming E. 1954. Biologie der Mitteleuropäischen Landgastropoden. Berlin: Duncker und Humblot. 404 S.
- Giokas S., Pafilis P., Valakos E. 2005. Ecological and physiological adaptations of the land snail *Albinaria caerulea* (Pulmonata: Clausiliidae) // Journal of Molluscan Studies. V. 71, N 1. P. 15–23.
- Greig-Smith P. 1983. Quantitative Plant Ecology. Oxford: Blackwell Scientific. 359 p.

- Hairston N.G., Hill R., Ritte U. 1971. The interpretation of aggregation patterns // G.P. Patil, E.C. Pileou, W/E. Waters (Eds.) Statistical Ecology 1: Spatial Patterns and Statistical Distributions. PA: Penn State Univ. Press. P. 337–356.
- Hummer O., Harper D.A.T. Ryan P.D. 2001. PAST version 1.39: Paleontological statistical software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. V. 4, N 1. P. 1–9.
- Iwao S. 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations // Researches on Population Ecology. V. 10, N 1. P. 1–20.
- Jennings T.J., Barkham J.P. 1975. Food of slugs in mixed deciduous woodland // Oikos. V. 26. P. 211–221.
- Johnson M.P., Hanley M.E., Frost N.J., Mosley M.W.J., Hawkins S.J. 2008. The persistent spatial patchiness of limpet grazing // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 365. P. 136–141.
- Kleewein D. 1999. Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae) // Journal of Molluscan Studies. V. 65. P. 303–315.
- Kostylev V., Erlandsson J. 2001. A fractal approach for detecting spatial hierarchy and structure on mussel beds // Marine Biology. V. 139. P. 497–506.
- Kralka R. 1986. Population characteristics of terrestrial gastropods in boreal forest habitats // American Midland Naturalist. V. 115. P. 156–164.
- Kristensen T.K., Malone J.B., McCarroll J.C. 2001. Use of satellite remote sensing and geographic information systems to model the distribution and abundance of snail intermediate hosts in Africa: a preliminary model for *Biomphalaria pfeifferi* in Ethiopia // Acta Tropica. V. 79. P. 73–78.
- Lazaridou M., Chatziioannou M. 2005. Differences in the life histories of *Xerolenta obvia* (Menke, 1828) (Hygromiidae) in a coastal and a mountainous area of Northern Greece // Journal of Molluscan Studies. V. 71. P. 247–252.
- Lazaridou-Dimitriadou M. 1995. The life cycle, demographic analysis, growth and secondary production of the snail *Helicella (Xerotrachia) pappi* (Schütt, 1962) (Gastropoda Pulmonata) in E. Macedonia (Greece) // Malacologia. V. 37. P. 1–11.
- Lazaridou-Dimitriadou M., Kattoulas M.E. 1991. Energy flux in a natural population of the land snail *Eobania vermiculata* (Muller) (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) in Greece // Canadian Journal of Zoology. V. 69. P. 881–891.
- Legendre P., Fortin M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis // Plant Ecology. V. 80, N 2. P. 107–138.
- Livshits G.M. 1983. Ecology of the terrestrial snail (*Brephulopsis bidens*): age composition, population density and spatial distribution of individuals // Journal of Zoology. V. 199. P. 433–446.
- Matheron G. 1971. The theory of regionalized variables and its applications // Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique de Fontainebleau. N 5. P. 1–211.
- McQuaid C.D., Branch G.M., Frost P.G.H. 1979. Aestivation behaviour and thermal relations of the pulmonate *Theba pisana* in a semi-arid environment // Journal of Thermal Biology. V. 4. P. 47–55.
- Morisita M. 1959. Measuring of the dispersion and analysis of distribution patterns // Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University. Series E: Biology. V. 2. P. 215–235.
- Morisita M. 1962. I_{δ}^2 -Index: a measure of dispersion of individuals // Researches on Population Ecology. V. 4, N 1. P. 1–7.
- Nunes G.K.M., Santos S.B. 2012. Environmental factors affecting the distribution of land snails in the Atlantic Rain Forest of Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ, Brazil // Brazilian Journal of Biology. V. 72, N. 1. P. 79–86.
- Odendaal L.J., Haupt T.M., Griffiths C.L. 2008. The alien invasive land snail *Theba pisana* in the West Coast National Park: is there cause for concern? // Koedoe. V. 50, N 1. P. 93–98.
- Parkin D.T. 1972. Climatic selection in the land snail *Arianta arbustorum* in Derbyshire, England // Heredity. V. 28. P. 49–56.
- Perry J.N. 1995. Spatial analysis by distance indices // Journal of Animal Ecology. V. 64. P. 303–314.

- Phillipson J. 1983. Slug numbers, biomass and respiratory metabolism in a beech woodland – Wytham Woods, Oxford // *Oecologia*. V. 60, N 1. P. 38–45.
- Pielou E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. New York – London – Sydney – Toronto: John Wiley and Sons. 385 p.
- Pomeroy D.E. 1969. Some aspects of the ecology of the land snail, *Helicella virgata*, in South Australia // *Australian Journal of Zoology*. V. 17. P. 495–514.
- Rangel T.F., Diniz-Filho J.A.F. Bini L.M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology // *Ecography*. V. 33. P. 46–50.
- Rollo C.D., Wellington W.G. 1981. Environmental orientation by terrestrial Mollusca with particular reference to homing behaviour // *Canadian Journal of Zoology*. V. 59, N 2. P. 225–239.
- Sawada M. 1999. ROOKCASE: An Excel 97/2000 Visual Basic (VB) Add-in for Exploring Global and Local Spatial Autocorrelation // *Bulletin of the Ecological Society of America*. V. 80, N. 4. P. 231–234.
- Southwood T.R.E. 1978. *Ecological Methods, with Particular Reference to the Study of Insect Populations*. London: Chapman and Hall. 524 p.
- Staikou A. 1998. Aspects of life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the pulmonate snail *Cepaea vindobonensis* (Ferussac, 1821) in northern Greece // *Journal of Molluscan Studies*. V. 64. P. 297–308.
- Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M. 1990. Aspects of the life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Monacha cartusiana* (Muller, 1774) (Gastropoda; Pulmonata) in Greece // *Malacologia*. V. 31. P. 353–362.
- Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M. 1991. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Xeropicta arenosa* Ziegler (Gastropoda Pulmonata) in northern Greece // *Zoological Journal of the Linnean Society*. V. 101. P. 179–188.
- Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M., Pana E. 1990. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Bradybaena (B.) fruticum* (Müller, 1774) (Gastropoda; Pulmonata) in northern Greece // *Journal of Molluscan Studies*. V. 55. P. 137–146.
- Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M., Farmakis N. 1988. Aspects of the life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the edible snail *Helix lucorum* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata) in Greece // *Journal of Molluscan Studies*. V. 54. P. 139–155.
- Szybiak K., Błoszyk J., Koralewska-Batura E., Goldin B. 2009. Small-scale distribution of wintering terrestrial snails in forest site: relation to habitat conditions // *Polish Journal of Ecology*. V. 57, N. 3. P. 525–535.
- Taylor L.R. 1961. Aggregation, variance and the mean // *Nature*. V. 189. P. 732–735.
- Zhang Z.Y., Xu D.Z., Zhou X.N., Zhou Y., Liu S.J. 2005. Remote sensing and spatial statistical analysis to predict the distribution of *Oncomelania hupensis* in the marshlands of China // *Acta Tropica*. V. 96, N. 2–3. P. 205–212.