

УДК 575.22; 502.4
doi: 10.17223/19988591/35/9

Э.А. Снегин, В.В. Адамова

Белгородский государственный национальный исследовательский университет
г. Белгород, Россия

Анализ демографических и морфологических показателей популяций адвентивного моллюска *Stenomphalia ravergensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности

Рассмотрены демографические и морфологические показатели семи популяций инвазивного наземного моллюска *Stenomphalia ravergensis* (Ferussac, 1835), обитающих в условиях юга Среднерусской возвышенности (г. Белгород). Отмечена приуроченность вида к антропогенно-измененным территориям. Установлены статистически значимые отличия ($p < 0,05$) исследуемых групп по метрическим признакам раковины, вызванные различием биотопических условий в урбанизированном ландшафте. Высокая плотность популяций (от 5 до 58 особей/м²) и наличие в них разновозрастных групп говорят о положительной динамике инвазионного процесса. Сопоставление адвентивных популяций с группой из исконного места обитания (Армения) позволило установить, что аборигенная группа отличается более округлым устьем, а также большими и стабильными значениями отношения объема раковины к площади устья, что, вероятно, является следствием стабилизирующего отбора в условиях пониженной влажности.

Ключевые слова: адвентивный вид; наземные моллюски; урбанизированный ландшафт.

Введение

Расселение видов за пределы естественного ареала вносит существенный вклад в формирование современного биоразнообразия. Локальное распространение вида на новой территории определяется преимущественно его адаптациями на популяционном уровне в сочетании с высокой уязвимостью среды к инвазиям [1–6]. Сейчас известны многочисленные примеры освоения адвентивными видами антропогенно-трансформированных биотопов, что может повлечь за собой их дальнейшую экспансию за пределами исконного ареала [7–11]. Одним из таких видов является наземный моллюск кавказского происхождения *Stenomphalia ravergensis* (Ferussac, 1835) (в некоторых источниках вид именуется как *Harmozica ravergensis* (Férussac, 1835) [18]), который в последнее десятилетие активно распространяется на территорию Донецкого края [12] и юг Среднерусской возвышенности [13]. При этом сегодня уже можно судить о последствиях непреднамеренной интродукции этого вида для аборигенной малакофауны. В частности, отмече-

но вытеснение им из исконных биотопов кустарниковой улитки (*Fruticicola fruticum* (Müller, 1774) [14].

Целью настоящей работы является оценка состояния адвентивных популяций *St. ravergiensis* на основе демографических и конхиометрических показателей.

Материалы и методики исследования

В начале летнего сезона (это период наибольшей активности наземных моллюсков в районе исследования) 2015 г. с целью выявления популяций адвентивных видов наземных моллюсков на юге Среднерусской возвышенности в г. Белгороде и его окрестностях обследованы территории, приуроченные к потенциальным инвазивным коридорам: обочины автотрасс Москва–Симферополь и Москва–Ростов-на-Дону, лесополосы и пустыри вблизи пунктов таможенного контроля, а также территории, прилегающие к плодоовощным рынкам, и т.д. Дополнительно обследованы естественные биоценозы (луговые, степные и лесные сообщества) (табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Пункты сбора *Stenomphalia ravergiensis* [Sites of *Stenomphalia ravergiensis* sampling]

№	Описание [Description]	Координаты [Coordinates]
1	Пойма р. Северский Донец. Заросли тополя, акации [Seversky Donets river floodplain. Poplar and acacia thickets]	50°35'52.13"N 36°36'55.03"E
2	Окрестности завода Белэнергомаш. Пустырь с рудеральной растительностью [Wasteland with ruderal plants around Belenergomash factory]	50°37'0.71"N 36°33'33.40"E
3	Территория Белгородского комбината строительных материалов (БКСМ) вблизи мелового склона [Territory of Belgorod Building Materials Plant near chalk hill]	50°36'34.62"N 36°36'33.79"E
4	Окрестности Ботанического сада БелГУ. Заросли клена, акации [Maple and acacia copse in the surroundings of BSU Botanical Garden]	50°35'39.32"N 36°33'17.07"E
5	Пойма реки Везелка вблизи частного сектора. Умеренно увлажненный участок, заросли клена, тополя, ивы [Vezjolka river floodplain close to single-storey houses. Moderately moistened area, thickets of maple, poplar and willow]	50°35'38.70"N 36°33'52.36"E
6	Открытый участок степной растительности между частным сектором и меловым карьером [Steppe area between single-storey houses and the chalk quarry]	50°37'35.90"N 36°31'1.33"E
7	Затененный участок в пойме реки Везелка вдоль железнодорожной линии. Заросли клена. В травяном ярусе – лопух, крапива, гравилат [Shady area in the Vezjolka river floodplain along the railway. Maple thickets. Herbal cover: burdock, nettle and avens]	50°35'25.00"N 36°34'3.54"E
8	Норатус (Армения). Окрестности озера Севан, опушка соснового леса, степная растительность. 1982 м над уровнем моря [Noratus (Armenia). Surroundings of Lake Sevan, edge of the pine forest, steppe vegetation. 1982 m asl.]	40°38'48.6"N 45°19'47.6"E

В ходе проведенных наблюдений в пределах г. Белгорода обнаружены семь адвентивных колоний *St. ravergensis*, обитающих в изолированных друг от друга антропогенно-измененных биотопах.

В естественных сообществах вид не обнаружен. С целью сопоставления выбрана группа моллюсков из исконного места обитания (Армения). Оценку обилия изучаемого вида проводили с помощью показателя абсолютной плотности, для определения которого применяли метод пробных площадок. На обследуемой территории выбирали относительно однородный участок, где случайным образом располагали по три пробные площадки (1 м² каждая), в пределах которых вручную собирали живых особей всех возрастных классов. Абсолютную плотность организмов на участке определяли как среднее арифметическое зарегистрированных в границах каждой пробной площадки организмов данного вида [15]. Параллельно с определением плотности популяций изучали их возрастную структуру. В соответствии с общепринятым в малакологии подходом [16] все собранные особи разделены на три размерно-возрастных класса в зависимости от числа оборотов раковины: I – до 3,5 оборота, II – больше 3,5 оборота, без отворота устья, III – со сформированным отворотом устья (данный признак указывает на то, что рост раковины прекратился).

Для конхиометрического анализа в каждом пункте делали по одной случайной выборке, состоящей из 100 половозрелых особей, относящихся к III размерно-возрастному классу. Проводили измерения морфометрических параметров и вычисляли стандартные индексы раковины (рис. 1) [17]: ширина раковины [shell width] (ШП [SW]), высота раковины [shell height] (ВР [SH]), высота завитка [spire height] (ВЗ [SpH]), высота устья [aperture height] (ВУ [AH]), ширина устья [aperture width] (ШУ [AW]); рассчитывались объем раковины ($V = ШП^2 \times ВР / 2$) и площадь устья ($S = 3,145 \times ВУ \times ШУ / 4$); определялись индексы ВР/ШП, ВУ/ШУ, ВЗ/ВР, V/S.

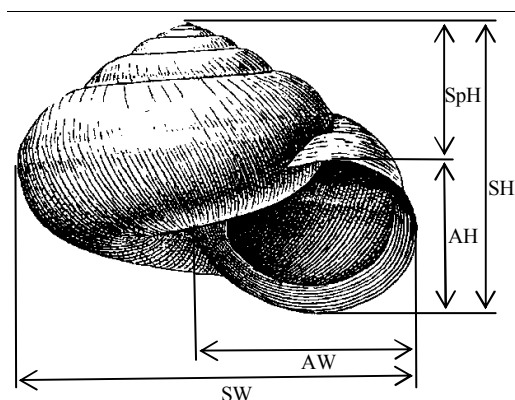


Рис. 1. Схема промеров раковины *Stenomphalia ravergensis* (расшифровка показателей в тексте)

[Fig. 1. *Stenomphalia ravergensis* shell measurement scheme: SW - Shell width, SH - Shell height, SH - Spire height, AH - Aperture height, AW - Aperture width]

Для проверки статической значимости различий между группами применяли однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Статистическая обработка полученных данных проводилась в программе Excel и StatSoft STATISTICA 6.0 for Windows.

Результаты исследования и обсуждение

На первом этапе нами исследованы демографические показатели изучаемых популяций. Результаты анализа демографических параметров приведены в табл. 2.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Плотность популяции и частота различных размерно-возрастных классов *Stenomphalia ravergiensis*

[The population density and the frequency of different *Stenomphalia ravergiensis* size-age classes]

Пункт [Site]	Число особей на 1 м ² [Number of individuals per 1m ²]	Доли особей разных возрастных классов [Proportion of individuals of different size-age classes]		
		I	II	III
1	46	0,217	0,587	0,196
2	58	0,345	0,466	0,189
3	47	0,149	0,383	0,468
4	51	0,392	0,373	0,235
5	54	0,167	0,363	0,370
6	27	0,259	0,556	0,185
7	5	0,200	0,200	0,600
8	25	–	–	1,000

Примечание. Сборы *Stenomphalia ravergiensis* в пункте № 8 (Армения) проводились в осенний период, когда особи младших возрастных групп были неактивны.

[*Note:* *Stenomphalia ravergiensis* sampling in Site 8 (Armenia) was conducted in autumn, when individuals of younger age groups were inactive].

Согласно полученным данным плотность популяции *St. ravergiensis* в большинстве исследованных биотопов находится на довольно высоком уровне. Возрастная структура популяции в целом характеризуется преобладанием ювенильных форм (исключение составили только пункты № 3 и 7), что объясняется наибольшим уровнем репродуктивной активности в начале лета. Указанные значения демографических параметров характеризуют положительную динамику инвазионного процесса [19].

Значения морфометрических показателей раковин в исследуемых популяциях представлены в табл. 3. Полученные результаты демонстрируют, что в различных биотопах метрические значения варьируют, о чем свидетельствует однофакторный дисперсионный анализ, который показал статистически значимые различия параметров раковины между группами по всем используемым признакам (табл. 4). Известно, что параметры раковины наземных моллюсков могут определяться характером местообитаний.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Значения биометрических параметров раковины *Stenomphalia ravergensis* в исследованных популяциях (M±m)
[The values of *Stenomphalia ravergensis* shell biometric parameters in the studied populations (M ± m)]

Пункт [Site]	SW	SH	SpH	AH	AW	SH/SW	AH/AW	SpH/SH	V	S	V/S
1	12,65 ±0,06	9,68 ±0,05	2,98 ±0,04	6,99 ±0,03	7,41 ±0,04	0,765 ±0,003	0,944 ±0,004	0,307 ±0,003	784,87 ±10,07	40,92 ±0,40	19,12 ±0,17
2	14,19 ±0,06	11,08 ±0,08	3,74 ±0,05	7,57 ±0,04	8,17 ±0,05	0,781 ±0,005	0,928 ±0,004	0,337 ±0,003	1130,17 ±14,75	48,90 ±0,48	23,03 ±0,21
3	14,24 ±0,08	10,81 ±0,09	3,81 ±0,05	7,43 ±0,08	8,31 ±0,06	0,759 ±0,004	0,895 ±0,009	0,352 ±0,003	1123,33 ±19,65	49,19 ±0,74	24,10 ±1,66
4	12,43 ±0,05	9,67 ±0,05	3,42 ±0,04	6,71 ±0,03	7,27 ±0,04	0,778 ±0,003	0,925 ±0,004	0,354 ±0,003	756,55 ±9,28	38,56 ±0,38	19,59 ±0,17
5	12,60 ±0,06	9,71 ±0,06	3,24 ±0,04	6,83 ±0,04	7,56 ±0,04	0,771 ±0,004	0,904 ±0,004	0,334 ±0,003	782,70 ±11,06	40,87 ±0,43	19,05 ±0,15
6	13,15 ±0,07	10,24 ±0,06	3,54 ±0,03	7,21 ±0,04	7,42 ±0,05	0,779 ±0,003	0,974 ±0,005	0,346 ±0,002	902,87 ±14,34	42,42 ±0,50	21,13 ±0,19
7	13,35 ±0,07	10,22 ±0,07	3,78 ±0,05	7,34 ±0,04	8,10 ±0,05	0,766 ±0,004	0,907 ±0,005	0,369 ±0,003	929,76 ±15,02	47,04 ±0,51	19,57 ±0,18
8	13,05 ±0,06	10,13 ±0,06	3,301 ±0,04	6,77 ±0,03	6,74 ±0,05	0,776 ±0,004	1,008 ±0,006	0,326 ±0,003	874,93 ±12,01	36,07 ±0,41	24,18 ±0,19

В этой связи наблюдаемые отличия по метрическим показателям, вероятно, являются следствием градиента биотопических условий между изучаемыми территориями. При этом особи с наиболее крупными раковинами встречаются в основном в аридных биотопах с меловыми обнажениями (пункты 2, 3). В этих же пунктах отмечено наибольшее соотношение показателей объема раковины к площади устья. В увлажненных же местах преобладают особи относительно мелких размеров (пункты 1, 5). Такое явление подтверждает положение, согласно которому у ксерофильных и ксеромезофильных видов моллюсков в засушливых биотопах отбор способствует сохранению форм с крупными раковинами и относительно мелким устьем, что позволяет накапливать и сохранять воду в теле [20].

Тем не менее для изучаемых адвентивных популяций ксеромезофильного вида *St. ravergensis* это правило не абсолютно. Например, в пунктах 6 и 7, несмотря на явный градиент увлажнения, популяции характеризуются сходными морфометрическими показателями. Данное явление, вероятно, можно объяснить тем, что изучаемые колонии имеют различный возраст, и в более молодых группах мы застаем постепенное становление фенотипического облика, отвечающего биотопическим характеристикам. Выявленная

изменчивость конхиологических параметров может служить выражением эврибионтности *St. ravergensis*, которую вид демонстрирует как на вновь освоенных территориях, так и на территориях своего исконного ареала [21]. Стоит также отметить, что по вычисленному индексу ВР/ШР выявлена наименьшая межпопуляционная дисперсия, демонстрирующая, вероятно, сохранение видоспецифичных пропорций раковин.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Результаты однофакторного дисперсионного анализа
конхиометрических параметров *Stenomphalia ravergensis*
[ANOVA results for conchological parameters of *Stenomphalia ravergensis*]**

Признак [Parameter]	Источник изменчивости [Variability source]	SS – сумма квадратов [Sum of Squares]	df – степень свободы [De- grees of freedom]	MS – средний квадрат [Mean Square]	F – значения критерия Фишера [The values of Fisher's test]	P – вероят- ность критерия Фишера [Chance of Fisher's test]
SW	Между группами [Between groups]	335,87	7	47,98	116,31	$4,43 \times 10^{-117}$
	Внутри групп [Within groups]	326,73	792	0,41		
SH	Между группами [Between groups]	193,84	7	27,69	64,02	$5,79 \times 10^{-73}$
	Внутри групп [Within groups]	342,61	792	0,43		
SpH	Между группами [Between groups]	61,62	7	8,803	51,89	$6,32 \times 10^{-61}$
	Внутри групп [Within groups]	134,35	792	0,17		
AH	Между группами [Between groups]	74,74	7	10,68	52,96	$5,06 \times 10^{-62}$
	Внутри групп [Within groups]	159,67	792	0,202		
AW	Между группами [Between groups]	266,97	7	38,14	165,35	$3,18 \times 10^{-150}$
	Внутри групп [Within groups]	182,68	792	0,23		
SH/SW	Между группами [Between groups]	0,043	7	0,006	4,34	$9,77 \times 10^{-05}$
	Внутри групп [Within groups]	1,12	792	0,001		
AH/AW	Между группами [Between groups]	1,04	7	0,15	53,19	$3,01 \times 10^{-62}$
	Внутри групп [Within groups]	2,22	792	0,003		
SpH/SH	Между группами [Between groups]	0,25	7	0,036	37,12	$4,64 \times 10^{-45}$
	Внутри групп [Within groups]	0,77	792	0,001		

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Признак [Parameter]	Источник изменчивости [Variability source]	SS – сумма квадратов [Sum of Squares]	df – степень свободы [Degrees of freedom]	MS – средний квадрат [Mean Square]	F – значения критерия Фишера [The values of Fisher's test]	P – вероятность критерия Фишера [Chance of Fisher's test]
V	Между группами [Between groups]	14532700,58	7	2076100,08	111,51	$1,79 \times 10^{-113}$
	Внутри групп [Within groups]	14744986,33	792	18617,41		
S	Между группами [Between groups]	16142,058	7	2306,01	94,61	$4,08 \times 10^{-100}$
	Внутри групп [Within groups]	19303,16	792	24,37		
V/S	Между группами [Between groups]	3485,81	7	497,97	13,29	$2,86 \times 10^{-16}$
	Внутри групп [Within groups]	29678,25	792	37,47		

Выборка из популяции, обитающей в окрестностях оз. Севан (пункт 8), характеризуется промежуточными значениями конхиометрических показателей и попала в один кластер с колониями из пунктов 6 и 7 (рис. 2).

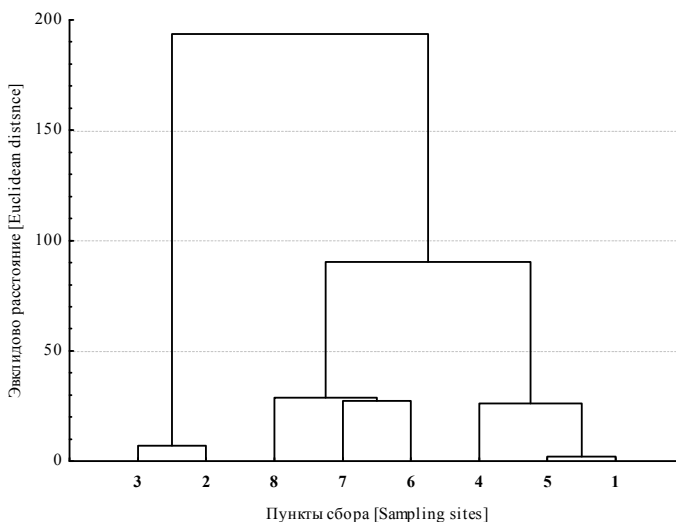


Рис. 2. Дендрограмма евклидова расстояния, вычисленного на основе сопоставления конхиологических признаков *Stenomphalia ravergiensis* [Fig. 2. Dendrogram of the Euclidean distance based on comparing conchological parameters of *Stenomphalia ravergiensis*. On the X axis - Sampling sites; on the Y axis - The Euclidean distance]

В отличие от своих адвентивных «родственников» аборигенные улитки отличаются более округлым устьем, о чем свидетельствует отношение ВУ/ШУ (отворот устья у данного вида выражен одинаково в разных популяциях и равномерно утолщен по всему периметру). Кроме того, в этой группе отмечены довольно большие и более стабильные значения индекса V/S, которые, вероятно, являются следствием стабилизирующего отбора в условиях пониженной влажности. Для сравнения, в адвентивной колонии из пункта 3, где отмечены подобные высокие значения этого индекса, его дисперсия значительно превышает группу из Закавказья.

Заключение

Таким образом, полученные данные свидетельствуют об успешном освоении *St. ravergensis* антропогенных биотопов на территории юга Среднерусской возвышенности. Высокая плотность популяции и преобладание доли ювенильных особей в демографическом составе позволяют прогнозировать дальнейшую экспансию вида на рассматриваемой территории. Выявленная изменчивость морфометрических параметров раковины моллюсков из различных биотопов косвенно свидетельствует об относительно широкой экологической валентности указанного инвазивного вида, что может служить одной из причин его успешной интродукции в различных ландшафтах Восточной Европы.

Литература

1. Colautti R.I., MacIsaac H.J. A neutral terminology to define 'invasive' species // Diversity and Distributions. 2004. № 10. P. 135–141.
2. Hoffmann M.H., Meng S., Kosachev P.A., Terechina T.A., Silanteva M.M. Land snail faunas along an environmental gradient in the Altai mountains (Russia) // Journal of Molluscan Studies. 2011. № 77. P. 76–86.
3. Horsák M., Juříčková L., Kintrová K., Hájek O. Patterns of land snail diversity over a gradient of habitat degradation: a comparison of three Czech cities // Biodiversity and Conservation. 2009. № 18 (13). P. 3453–3466.
4. Kark S., van Rensburg B.J. Ecotones: marginal or central areas of transition? // Israel Journal of Ecology & Evolution. 2006. № 52. P. 29–53.
5. Lewin I. Occurrence of the Invasive Species *Potamopyrgus antipodarum* (Prosobranchia: Hydrobiidae) in Mining Subsidence Reservoirs in Poland in Relation to Environmental Factors // Malacologia. 2012. № 55 (1). P. 15–31.
6. Neubert M.G., Kot M., Lewis M.A. Invasion speeds in fluctuating environments // Proceedings Of The Royal Society Of London B. 2000. № 267. P. 1603–1610.
7. Сон М.О. Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 37–48.
8. Jerde C.L., Lewis M.A. Waiting for Invasions: A Framework for the Arrival of Nonindigenous Species // The American Naturalist. 2007. № 170. P. 1–9.
9. Peltanová A., Petrusek A., Kment P., Juříčková L. A fast snail's pace: colonization of Central Europe by Mediterranean gastropods // Biological Invasions. 2012. № 14 (4). P. 759–764.

10. Wang Z., Pei Y. Ecological risk resulting from invasive species: a lesson from riparian wetland rehabilitation // *Procedia Environmental Sciences*. 2012. № 13. P. 1798–1808.
11. With K.A. Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes // *Risk Analysis*. 2004. № 24. P. 803–815.
12. Сверлова Н.В. О распространении некоторых видов наземных моллюсков на территории Украины // *Ruthenica*. 2006. № 16 (1-2). С. 119–139.
13. Снегин Э.А., Присный А.В. Новые сведения о наземных моллюсках Среднерусской возвышенности // *Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки*. 2008. Т. 6, № 3(43). С. 101–105.
14. Снегин Э.А. Временная динамика генетической структуры и эффективная численность популяций *Bradybaena fruticum* Müll. (Mollusca, Gastropoda, Pullmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности // *Экология*. 2015. № 3. С. 198–205.
15. Винарский М.В., Крамаренко С.С., Лазуткина Е.А., Андреева С.И., Андреев Н.И. Статистические методы в изучении континентальных моллюсков / под ред. А.Г. Патюкова // *Статистические методы анализа в биологии и медицине*. Омск : Вариант-Омск, 2012. С. 5–95.
16. Крамаренко С.С. Некоторые методы популяционной биологии наземных моллюсков. Николаев : Волтрон, 1995. 40 с.
17. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. Л. : Наука, 1978. Т. 3, вып. 6. 384 с.
18. Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V., Shklyaruk A.N., Baidashnikov A.A., Vasyliuk A.V. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine // *Malacologica Bohemoslovaca*. 2013. № 12. P. 62–69.
19. Blackburn T.M., Pysek P., Bacher S., Carlton T.J., Duncan R.P., Vojtech J., Wilson J.R.U., Richardson D.M. A proposed unified framework for biological invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2011. № 26 (7). P. 333–339.
20. Матёкин П.В. Приспособительная изменчивость и процесс видообразования у среднеазиатских наземных моллюсков семейства Enidae // *Зоологический журнал*. 1959. Т. 38, вып. 10. С. 1518–1536.
21. Кияшко П.В. Особенности высокогорной малакофауны Западного Кавказа // *Моллюски. Морфология, таксономия, биогеография и экология: сборник научных трудов по материалам Седьмого совещания по изучению моллюсков* / ред. Э.Н. Егорова, П.В. Кияшко, Б.И. Сиренко. СПб. : ЗИН РАН, 2007. С. 124–127.

Поступила в редакцию 10.03.2016 г.; повторно 08.08.2016 г.;
принята 17.08.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.

Авторский коллектив:

Снегин Эдуард Анатольевич – д-р биол. наук, доцент, зав. лабораторией популяционной генетики и генотоксикологии Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия).

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Адамова Валерия Владиславовна – аспирант кафедры экологии, физиологии и биологической эволюции Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия).

E-mail: vla3140@yandex.ru

Snegin EA, Adamova VV. Analysis of demographic and morphological parameters of adventitious *Stenophalia ravergiensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) populations in the south of the Central Russian Upland. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):149-160. doi: 10.17223/19988591/35/9 In Russian, English summary

Eduard A. Snegin, Valeria V. Adamova

Belgorod State National Research University, Belgorod, Russian Federation

Analysis of demographic and morphological parameters of adventitious *Stenomphalia ravergiensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) populations in the south of the Central Russian Upland

We present demographic and morphological parameters of seven populations of invasive terrestrial mollusk *Stenomphalia ravergiensis* (Ferussac, 1835) from the south of the Central Russian Upland (Belgorod). A sample of snails from the native area (Armenia) was taken for comparison. The total number of measured shells was 800. We determined the absolute density of organisms at the site (using test plots 1 m² each) and their age structure. For conchometric analysis at each point, we took randomly samples of 100 mature individuals. We measured morphometric parameters and calculated the standard shell index (see Tables).

Our study indicates that anthropogenically-altered areas are prevalent for non-indigenous *St. ravergiensis* population, due to the ways of invasions in combination with a high vulnerability of urban ecosystems to invasion. The analysis of variance (ANOVA) demonstrated significant divergence of the groups in biometric shell parameters that is, probably, caused by the difference in biotopic conditions in the urban landscape. We found the largest shells in arid habitats with chalk outcrops. Moreover, we registered the highest index of shell volume/aperture square here. Snails with smaller shell sizes were more common in humid habitats. This fact supports the hypothesis about the selective advantage of forms which have large shells with small aperture among xerophilic and xero-mesophilic species of terrestrial mollusks. In arid habitats these conchological parameters allow collecting and storing water in the body. However, this rule is not absolute for alien population of *St. ravergiensis*: despite moisture gradient of some plots, samples had the same morphological parameters. This phenomenon may be caused by differences in the age of snail colonies, so in groups, formed recently, we observed the formation of phenotypes which are response to microclimatic conditions of the habitat. We registered the smallest interpopulation dispersion for the index of shell height to shell width, which probably suggests conservative species-specific shell proportions. The results obtained from field research demonstrated that the population was composed of different age groups and had a high level of density (5-58 of individuals per square meter), which showed positive trends of the invasion process and the successful *St. ravergiensis* expansion across the studied area. The sample of the population from the native species area (surroundings of Sevan Lake, Armenia) is characterized by intermediate values of shell parameters. Comparing alien populations with the native Caucasian groups, we established both significant similarities and significant differences between them. A high level of population density and prevalence of juveniles in the age structure allows predicting further expansion of this alien species across the given territory. Variability of morphometric shell parameters from different habitats may indicate a wide ecological valence of the invasive species, which may influence successful introduction of *St. ravergiensis* into new territories.

The article contains 2 Figures, 4 Tables, 21 References.

Key words: adventive species; terrestrial mollusks; urbanized landscape.

References

1. Colautti RI, MacIsaac HJ. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*. 2004;10:135-141. doi: [10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x](https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x)

2. Hoffmann MH, Meng S, Kosachev PA, Terechina TA, Silanteva MM. Land snail faunas along an environmental gradient in the Altai mountains (Russia). *Journal of Molluscan Studies*. 2011;77:76-86.
3. Horsák M, Juříčková L, Kintrová K, Hájek O. Patterns of land snail diversity over a gradient of habitat degradation: a comparison of three Czech cities. *Biodiversity and Conservation*. 2009;18(13):3453-3466. doi: [10.1007/s10531-009-9654-y](https://doi.org/10.1007/s10531-009-9654-y)
4. Kark S, van Rensburg BJ. Ecotones: marginal or central areas of transition? *Israel Journal of Ecology & Evolution*. 2006;52:29-53. doi: [10.1560/IJEE.52.1.29](https://doi.org/10.1560/IJEE.52.1.29)
5. Lewin I. Occurrence of the invasive species *Potamopyrgus antipodarum* (Prosobranchia: Hydrobiidae) in mining subsidence reservoirs in Poland in relation to environmental factors. *Malacologia*. 2012;55(1):15-31. doi: [10.4002/040.055.0102](https://doi.org/10.4002/040.055.0102)
6. Neubert MG, Kot M, Lewis MA. Invasion speeds in fluctuating environments. *Proc Biol Sci*. 2000;267(1453):1603-1610. doi: [10.1098/rspb.2000.1185](https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1185)
7. Son MO. Alien mollusks within the territory of Ukraine: Sources and directions of invasions. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010;1:37-44. doi: [10.1134/S207511171001008X](https://doi.org/10.1134/S207511171001008X)
8. Jerde CL, Lewis MA. Waiting for invasions: a framework for the arrival of nonindigenous species. *The American Naturalist*. 2007;170(1):1-9. doi: [10.1086/518179](https://doi.org/10.1086/518179)
9. Peltanová A, Petrusek A, Kment P, Juříčková L. A fast snail's pace: colonization of Central Europe by Mediterranean gastropods. *Biological Invasions*. 2012;14(4):759-764. doi: [10.1007/s10530-011-0121-9](https://doi.org/10.1007/s10530-011-0121-9)
10. Wang Z, Pei Y. Ecological risk resulting from invasive species: a lesson from riparian wetland rehabilitation. *Procedia Environmental Sciences*. 2012;13:1798-1808. doi: [10.1016/j.proenv.2012.01.173](https://doi.org/10.1016/j.proenv.2012.01.173)
11. With KA. Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes. *Risk Analysis*. 2004;24(4):803-815. doi: [10.1111/j.0272-4332.2004.00480.x](https://doi.org/10.1111/j.0272-4332.2004.00480.x)
12. Sverlova N.V. On the distribution of some species of land molluscs on the territory of Ukraine. *Ruthenica*. 2006;16(1-2):119-139. In Russian, English Summary
13. Snegin EA, Prisman AV. New date on of terrestriall mollusks of Central Russian Upland. *Belgorod State University Scientific bulletin. Natural Sciences*. 2008;3(6):101-105. In Russian
14. Snegin EA. Temporal dynamics of the genetic structure and effective size of *Bradybaena fruticum* Müll. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) populations in the south of the Central Russian Upland. *Russian Journal of Ecology*. 2015;46(3):260-266. doi: [10.1134/S1067413615020113](https://doi.org/10.1134/S1067413615020113)
15. Vinarskiy MV, Kramarenko SS, Lazutkina EA, Andreeva SI, Andreev NI. Statisticheskie metody v izuchenii kontinental'nyh mollyuskov [Statistical methods in the study of continental mollusks]. In: *Statisticheskie metody analiza v biologii i medicine* [Statistical analysis methods in biology and medicine]. Patyukov AG, editor. Omsk: Variant-Omsk Publ.; 2012. pp. 5-95. In Russian
16. Kramarenko SS. Nekotorye metody populyatsionnoy biologii nazemnykh mollyuskov [Some methods of population biology of terrestrial molluscs]. Nikolaev: Voltron Publ.; 1995. 40 p. In Russian
17. Shileyko AA. Nazemnye mollyuski nadsemeystva Helicoidea. Fauna SSSR. Mollyuski. [Terrestrial mollusks of Helicoidea superfamily. USSR fauna. Mollusks. New edition]. Vol. 3. Iss. 6. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 384 p. In Russian
18. Balashov IA, Kramarenko SS, Zhukov AV, Shklyaruk AN, Baidashnikov AA, Vasyliuk AV. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine. *Malacologica Bohemoslovaca*. 2013;12:62-69.
19. Blackburn TM, Pysek P, Bacher S, Carlton TJ, Duncan RP, Vojtech J, Wilson JRU, Richardson DM. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol*. 2011;26(7):333-339. doi: [10.1016/j.tree.2011.03.023](https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023)

20. Matekin PV. Prispособitel'naya izmenchivost' i protsess vidoobrazovaniya u sredneaziatskikh nazemnykh mollyuskov semeystva Enidae [Adaptive variability and the process of speciation in the Central Asian terrestrial mollusks of Enidae family]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1959;33(10):1518-1536. In Russian
21. Kijashko PV. Characteristic features of the high-mountainous malacofauna of the West Caucasus. In: *Mollusks. Morphology, taxonomy, phylogeny, biogeography and ecology*. The Collected articles. Seventh Conference of Study of Molluscs (Saint Petersburg, Russia, 14-17 November, 2006). Egorova EN, Kijashko PV, Sirenko BI, editors. Saint Petersburg: Russian Academy Of Science, Zoological Institute, Malacological Society Publ.; 2007. pp. 124-127. In Russian

*Received 10 March 2016; Revised 8 August 2016;
Accepted 17 August 2016; Published 21 September 2016*

Author info:

Snegin Eduard A, Dr. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Head of the Laboratory of Population Genetics and Gene Toxicology, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Adamova Valeria V, Postgraduate, Department of Ecology, Physiology and Evolutionary Biology, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: vla3140@yandex.ru