

Wpływ siedliska na dynamikę populacji poczwarówki jajowatej *Vertigo* *moulinsiana* w dolinie Nidy

The influence of the habitat on the population
dynamics of the Desmoulin's whorl snail *Vertigo*
moulinsiana in the Nida Valley

Anna Lipińska



Kraków, 2020

AUTOR

MGR ANNA LIPIŃSKA

Instytut Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk

Al. A. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków

PROMOTOR

DR HAB. TADEUSZ ZAJĄC, PROF. IOP PAN

Instytut Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk

Al. A. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków

Spis treści

Podziękowania.....	4
Streszczenie.....	6
Summary.....	8
Wstęp.....	10
Wnioski.....	21
Literatura.....	22

Spis publikacji

- I Anna M. Lipińska, Maria J. Gołąb, Adam M. Ćmiel. 2016. Occurrence of Desmoulin's whorl snail *Vertigo moulinsiana* (Dupuy 1849) in the Nida Wetlands (South Poland): interactive effects of vegetation and soil moisture. *Journal of Conchology* 40(5):537
- II Anna M. Lipińska, Adam M. Ćmiel. 2016. Habitat structure effects on the distribution and abundance of the rare snail *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849). *Journal of Conchology* 42(3):79-83.
- III Anna M. Lipińska, Adam M. Ćmiel, Dorota Kwaśna, Stanisław Myzyk, Katarzyna Zając, Tadeusz A. Zając. 2020. The role of microhabitat and water level in regulating small-scale distribution, seasonal abundance and overwintering success of the protected snail *Vertigo moulinsiana* in a natural wetland. *Polish Journal of Ecology*. doi: 10.3161/15052249PJE2020.68.3.004

Badania wchodzące w skład tej rozprawy finansowano ze środków statutowych Instytutu Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk oraz częściowo z funduszy Komitetu Badań Naukowych i Narodowego Centrum Nauki (Projekty Badawcze nr NN304236733 i NN304 277940).

Podziękowania

W pierwszej kolejności dziękuję prof. dr hab. Katarzynie Zając, z którą po raz pierwszy znalazłam pewnego malutkiego ślimaczka na bagnach nadnidziańskich, i która potem zaproponowała mi pierwszy w życiu artykuł naukowy. To był moment, który odmienił moje życie i zmienił wielkie marzenie w rzeczywistość. Dziękuję za tę szansę i za następne lata pełne inspiracji i bezcennych porad, które wprowadziły mnie do malakologicznego świata. Dziękuję za cierpliwość, życzliwość i dobroć.

Szczególne wyrazy wdzięczności należą się promotorowi tej pracy prof. dr hab. Tadeuszowi Zającowi, przede wszystkim za bezcenną naukę odróżniania tego co ważne od tego co nie ważne, w badaniach i nie tylko, ale także za wielką przychylność i ciągłą wiarę w moje możliwości. Dziękuję za ogrom pracy włożony w moją edukację i za bardzo liczne rady, na które zawsze mogłam liczyć. Dziękuję również za wspianiałą, inspirującą atmosferę pracy oraz wykształcenie szlachetnego rytuału picia kawy.

Słowa wdzięczności należą się również moim znakomitym Kolegom z Zakładu Ochrony Ekosystemów, a przede wszystkim: Pawłowi Adamskiemu, Wojtkowi Bielańskiemu i Adamowi Ćmielowi za kopalnię dobrych pomysłów i długie godziny narad, kiedy uczyłam się planowania badań i analizy danych, a także nieoceniony wkład pracy fizycznej, szczególnie tej na mrozie. Marysi Gołąb dziękuję za tych kilka lat pracy na powierzchni badawczej, od 4 do 7 rano, gdzie znałyśmy już każdą kępę i każdego ślimaka, za mocno nadwyreżone zdrowie, za wsparcie w trudnych chwilach i za przyjaźń. Dziękuję również Pawłowi Olejniczakowi za wspianiałe rozmowy pełne inspiracji i energii do dalszego działania oraz cenne rady. Dziękuję również wielu innym osobom zatrudnionym w IOP, których nie zdołam wymienić z imienia i nazwiska, dzięki którym moja praca to coś więcej niż tylko praca.

Dziękuję mojej rodzinie: Michałowi, za to nasze wyjątkowe porozumienie, które jest najlepszym wsparciem, ale także za rozwiązania techniczne, bez których te badanie byłyby jeszcze mniej przyjemne, szczególnie te na mrozie. Rodzicom dziękuję za to, że nauczyli mnie nigdy się nie poddawać i zawsze wspierali moje zainteresowania, nie tylko finansowo. Tacie dziękuję za zainteresowanie mnie przyrodą, a Mamie za rozwój tych zainteresowań. Mamie z resztą należą się szczególne wyrazy wdzięczności za to, że mimo ogromnych trudności życiowych, zawsze przy mnie była, zawsze o mnie dbała i to głównie dzięki Niej jestem tym kim jestem. Dziękuję również rodzinie mojego męża, a przede wszystkim moim

wspaniałym Teściom: Małgorzacie i Mieczysławowi Lipińskim za ogromne wsparcie, również finansowe, i wielką życzliwość.

Dziękuję również mojej wspaniałej przyjaciółce Ani Kiełtyce za niezwykłą dobroć i za wsparcie, szczególnie w najtrudniejszych chwilach, i zaangażowanie w moje naukowe sprawy, mimo biegunowo odległych zainteresowań od kwestii ślimaczych.

Dziękuję również pani Katarzynie Dudzińskiej za pomoc w odnalezieniu właściwej drogi.

Wszystkim osobom, wymienionym i nie wymienionym powyżej, które w różnorodny sposób były zaangażowane w powstanie mojej pracy i których życzliwości doświadczyłam w trakcie prowadzenia badań, składam jeszcze raz wyrazy niezmiernej wdzięczności.

Streszczenie

Jak wykazują modele opisujące dynamikę populacji i rolę siedliska w tym procesie, trwanie populacji w czasie uzależnione jest od występowania wysokiej zmienności rozmieszczenia zasobów wewnątrz siedliska. Choć szereg klasycznych prac podnoszących temat reakcji osobników na zmienną jakość siedliska dotyczy kręgowców lub gatunków łatwo dyspersujących, rzadko stosuje się je wobec bezkręgowców o stosunkowo niewielkich możliwościach lokomotorycznych np. ślimaków lądowych.

Prezentowana rozprawa doktorska obejmuje trzy publikacje naukowe dotyczące badań prowadzonych w latach 2008-2010, na stanowisku poczwarówki jajowatej (*Vertigo moulinsiana*) położonym w Dolinie Nidy (województwo świętokrzyskie). Poczwarówka jajowata jest niewielkim ślimakiem lądowym z rodzaju *Vertigo*. Na Czerwonej Liście IUCN określa się go mianem „podatny na zagrożenia” w całej Europie, gatunek ten występuje też w załączniku II do Dyrektywy Siedliskowej. Teren badań, ze względu na dynamiczną hydrologię obszaru, liczne powodzie i zróżnicowaną rzeźbę terenu, roślinność wykazuje dużą zmienność w czasie i przestrzeni.

Pojawiło się pytanie jak w tak dynamicznym siedlisku, które rodzi się i zanika, utrzymuje się bardzo mało mobilny gatunek bezkręgowca? Jak zmiany te wpływają na dynamikę jego populacji w czasie i przestrzeni? Czy występują jakieś mechanizmy regulujące/stabilizujące ten układ siedlisko-gatunek?

W pracy (I) zajęłam się opisem rozmieszczenia *V. moulinsiana* na tym obszarze. Wykazałam, że *V. moulinsiana* występowała istotnie częściej i w większych liczebnościach w miejscach porośniętych przez mannę mielec i turzyce, w mannie preferując miejsca określone jako „mokre”, a w turzyce unikając miejsc określanych jako „suche”. Również wpływ interakcji między roślinnością, a wilgotnością na zagęszczenie *V. moulinsiana*, okazał się istotny statystycznie. Występowanie poczwarówki jajowatej jest więc powiązane z przestrzenną strukturą roślinności (preferencja miejsc porośniętych przez mannę mielec i turzyce) porastającej teren o określonych warunkach hydrologicznych (głównie miejsca „mokre”), przez co następuje rozwój specyficznych warunków mikroklimatycznych (wysoki poziom wilgotności powietrza). Temat preferencji mikrosiedliskowych *V. moulinsiana* podjęłam w pracy (II), gdzie wewnątrz preferowanego siedliska zbadalam występowanie tego gatunku w odniesieniu do różnic siedliskowych i klimatycznych w bardzo małej skali przestrzennej. Potwierdziłam istotny wpływ rodzaju roślinności i wilgotności podłoża na

występowanie *V. moulinsiana*. Największe zagęszczenie ślimaków stwierdziłam w siedlisku ekotonalnym, na granicy płatów manny i turzycy, oraz w samej mannie, a najmniej w turzycy. Stwierdziłam też istotny wpływ grubości ściółki na zagęszczenie. Ponownie istotne okazały się interakcje badanych czynników. Wobec tego, rozmieszczenie *V. moulinsiana* może mieć formę nieregularną, z większymi zagęszczeniami w miejscach wilgotnych, porośniętych przez roślinność z udziałem manny mielec (lub samą manną), a co za tym idzie, grubą warstwą ściółki. Temat ten kontynuowałam w pracy (III) gdzie zajęłam się zbadaniem wpływu zróżnicowanego siedliska na dynamikę populacji i rozmieszczenie *V. moulinsiana*. Stwierdziłam, że dynamika liczebności tego gatunku charakteryzuje się stopniowym przyrostem w okresie od wiosny do lata, latem dochodzi do gwałtownego przyrostu i pojawia się wyraźny szczyt liczebności, który równie gwałtownie maleje wraz z nadejściem jesieni do poziomu sprzed szczytu, a następnie liczebność znowu stopniowo spada. Potwierdziłam, że gatunek ten preferuje siedliska wilgotne z udziałem manny mielec, ponieważ tylko w tym siedlisku obserwowałam gwałtowny przyrost liczebności populacji latem, który prawdopodobnie wynika z nagłego pojawienia się w populacji dużej liczby osobników młodocianych. Zatem tylko w tym siedlisku dochodzi do na tyle efektywnego rozmnażania się tych ślimaków, że ma ono wpływ na dynamikę populacji. Sprzężenie elementów cech historii życia z parametrami siedliskowymi prawdopodobnie tworzy mechanizm regulacji liczebności i rozmieszczenia osobników w przestrzeni. Model IFD nie sprawdza się w przypadku *V. moulinsiana* i gatunek ten potrzebuje specjalnego podejścia. Gwałtowny przyrost liczebności latem w mannie (źródło), umożliwiłaby wyprodukowanie osobników nadmiarowych, które bez szkody dla stabilności populacji w siedlisku źródłowym, mogłyby migrować do mniej korzystnych siedlisk (ujście), gdzie jednak ich populacje nie mogłyby się samodzielnie utrzymać, jednak w okresach wysokiej liczebności ślimaki mogłyby kolonizować kolejne płaty siedlisk źródłowych. Szczególnie w układzie siedlisk dynamicznym w czasie i przestrzeni, z jakim mamy do czynienia w przypadku opisywanego stanowiska. Można to uznać za kolejny model przestrzennego funkcjonowania populacji, oparty na systemie metapopulacji.

Summary

According to classical theories of population dynamics and the significance of the habitat to this process, the lifetime of a population depends on there being a highly variable distribution of resources within its habitat. Most classic works examining individuals' responses to variable habitat quality relate to vertebrates or easily dispersing species; just a few apply to invertebrates with relatively poor locomotive abilities such as land snails.

This PhD thesis covers three publications describing research conducted between 2008-2010 at the site of Desmoulin's whorl snail (*Vertigo moulinsiana*) situated in the Nida Valley (Świętokrzyskie province, south-eastern Poland). Desmoulin's whorl snail is a small land snail of the genus *Vertigo*. The IUCN Red List classifies it as "vulnerable" throughout Europe; it is also listed in Annex II of the Habitats Directive. At the study site, which is frequently inundated, and is characterized by a dynamic hydrology and varied topography, the vegetation is highly variable in time and space.

The thesis addresses three questions: 1) How does a very poorly mobile invertebrate species manage to survive in such a dynamic, ephemeral habitat? 2) How do these habitat changes affect the spatial and temporal dynamics of its population? 3) Are there any mechanisms regulating / stabilizing this habitat-species system?

In the first paper (I), I describe the distribution of *V. moulinsiana* in the study area. I show that *V. moulinsiana* occurs significantly more often and in greater numbers in locations supporting sweet grass and sedges, preferring places defined as "wet" in the sweet grass, and avoiding sites defined as "dry" in the sedges. The interaction between vegetation and humidity on the density of *V. moulinsiana* has turned out to be statistically significant. The presence of Desmoulin's whorl snail is therefore related to the spatial structure of the vegetation: it exhibits a preference for patches of sweet grass and sedges growing in an area governed by a particular set of hydrological conditions (mainly "wet" places) that in turn give rise to a specific microclimate (a high level of air humidity).

The second paper (II) looks at the microhabitat preferences of *V. moulinsiana*. Within its preferred habitat, I investigated the species' occurrence in relation to habitat and climate differences on a very small spatial scale, again finding that the type of vegetation and soil moisture had a significant influence on its occurrence. I recorded the highest densities of snails in the ecotone habitat between the sweet grass and sedge patches, and within the sweet grass itself; the lowest densities were in the sedge. I also found that the leaf litter thickness

had a significant influence on the population density. The distribution of *V. moulinsiana* may therefore be irregular, with greater densities in wet places supporting vegetation including sweet grass (or among sweet grass alone), which have a thick layer of leaf litter.

I continue this topic in the third paper (III), which describes my investigations of the influence of a diverse habitat on the population dynamics and distribution of *V. moulinsiana*. I found that the abundance dynamics of this species was characterized by a gradual increase in the period from spring to summer, a rapid increase and a clear peak in numbers in summer that, with the onset of autumn, dropped equally rapidly to the pre-peak level, and finally a gradual decrease. I confirmed that this species preferred humid habitats with sweet grass: only there was I able to observe the rapid summer population growth, due probably to the sudden appearance of a large number of juveniles in the population. Only in this habitat, therefore, can the snails reproduce effectively enough to affect the dynamics of its population(s). The coupling of elements of life history features with habitat parameters probably creates a mechanism for regulating the numbers and distributions of individuals in space. The IFD model does not work for *V. moulinsiana*, so this species requires a special approach. The rapid summer increase in abundance in the sweet grass (source) should allow the production of surplus specimens, which, without impairing the stability of the population in the source habitat, could migrate to less favourable habitats (sink). Although the populations in the latter habitats would be unlikely to persist there, they could provide, in periods of great abundance, sufficient numbers of snails capable of colonizing fresh patches of source habitats. This would occur with greater frequency in the system of spatially and temporally dynamic habitats present at the study site. This can be regarded as another model of the spatial functioning of a population, based on the metapopulation system.

Wstęp

Rola siedliska w kształtowaniu dynamiki populacji jest tematem podejmowanym od bardzo dawna (Malthus 1798, Verhulst 1838, Moffat 1903). Pierwsze prawa opisujące dynamikę populacji i rolę siedliska w tym procesie opierały się na dużych uproszczeniach, przede wszystkim dotyczących siedliska. Pierwsze modele zakładające istnienie siedlisk różniących się jakością, mówią o wyidealizowanych wewnątrznie jednorodnych siedliskach o dużej powierzchni, np. model bufora populacyjnego (Kluyver i Tinbergen 1953, Brown 1969), model idealnego swobodnego rozmieszczenia (ang. *Ideal Free Distribution, IFD*; Fretwell i Lucas 1969) czy bardziej współczesny model źródło-ujście (Holt 1985, Pulliam 1988).

Równocześnie w literaturze przewija się wątek wewnętrznego zróżnicowania siedlisk. Już w 1954r. H. G. Andrewartha i L. C. Birch poruszyli kwestię doniosłej roli wewnętrznego zróżnicowania siedliska w odtwarzaniu się populacji po okresach spadku liczebności. Z kolei Huffaker (1958, 1991) wykazał, że w układzie drapieżnik-ofiara skomplikowany układ rozmieszczenia zasobów w przestrzeni gwarantuje przeżywanie populacji ofiary. Model metapopulacji Levinsa (1969) jest klasycznym przykładem uwzględniania zmienności wewnątrz siedliska (poprzez występowanie subpopulacji w modelu) jednak zakłada się tu zróżnicowanie siedliska w dużej skali i jego zmienność w czasie.

Według tych klasycznych prac, trwanie populacji w czasie uzależnione jest od występowania wysokiej zmienności rozmieszczenia zasobów wewnątrz siedliska. Obszarów nawet niewielkich, ale na tyle produktywnych lub bezpiecznych, że kompensują wpływ niezależnych od zagęszczenia czynników fizycznych oddziałujących nawet w skali geograficznej (Andrewartha i Birch 1954) lub zależnego od zagęszczenia wpływu drapieżników czy patogenów (Lack 1954). Wysoka różnorodność wewnątrzna siedliska umożliwia zawsze przetrwanie części populacji i szybkie odbudowanie jej wzrostu (Łomnicki 1988).

Bardzo charakterystyczną cechą niektórych populacji bezkręgowców jest sezonowy „boom” populacji i szybkie rozprzestrzenianie się w przestrzeni, po raz pierwszy opisane przez Andrewartha i Birch'a (1954). Choć znane kontrowersje dotyczące zależnej od zagęszczenia natury wyników Andrewartha wydają się być kwestią przeszłości (Brook i Bradshaw 2006), pulsowanie liczebności populacji i jej rozkład przestrzenny można zaobserwować w przyrodzie i egzogeniczne (niezależne od zagęszczenia), czynniki mogą tymczasowo przytłoczyć procesy endogenne (zależne od gęstości), co nadal stwarza szereg

problemów. Niewiele wiadomo na temat tego wzoru dynamiki populacji w czasie i przestrzeni, tym bardziej w połączeniu z zagadnieniem wewnętrznego zróżnicowania siedlisk.

Szereg klasycznych prac podnoszących temat reakcji osobników na zmienną jakość siedliska dotyczy kręgowców lub gatunków łatwo dyspergujących (Howard 1920, Kluyver i Tinbergen 1953, Brown 1969, Fretwel i Lucas 1969), rzadko stosuje się je wobec bezkręgowców o stosunkowo niewielkich możliwościach lokomotorycznych np. ślimaków lądowych (Łomnicki 1971). Większość z nich ma niewielkie rozmiary, wszystkie mają bardzo słabe zdolności ruchowe (Łomnicki 1971) i są bardzo ściśle związane z określonymi typami siedlisk (Podroužková i in. 2015). Tak więc ich aktywna dyspersja (i jej pochodne: imigracja i emigracja - czynniki, które są tak ważne w modelach rozmieszczenia przestrzennego) jest ograniczona i odbywa się głównie w sposób pasywny: poprzez transport wodny osobników unoszących się na powierzchni lub przytwierdzonych do roślinności pływającej (Killeen 2003), na sierści ssaków (Dörge i in. 1999, Killeen 2003) lub na stopach i piórach ptaków (Zenzal i in. 2017, Killeen 2003); poprzez transport na ślimakach nagich, na małych ssakach lub pośród rozwiewanej ściółki (Cameron i in. 2003); w jelitach ptaków (Simonová i in. 2016); a nawet przychepione do samochodu (Kurek i Najberek 2009). Jednak związek dyspersji z dynamiką populacji źródłowej, kwestia jak zagęszczenie wpływa na rozkład przestrzenny rosnącej populacji oraz relacje między cechami historii życia/biologii gatunku a jego dynamiką, to pytania, które wciąż nie zostały wystarczająco zbadane u bezkręgowców; dotyczy to szczególnie mięczaków, które pomimo tego, że są drugim po owadach najliczniejszym typem świata zwierząt, pomimo istotnych funkcji i świadczeń ekosystemowych, są ciągle mało zbadane.

Obiekt badań

Poczwarówka jajowata (*Vertigo moulinsiana*) jest niewielkim ślimakiem lądowym z rodzaju *Vertigo* (wysokość muszli: 2,2-2,7 mm, szerokość: 1,3-1,6 mm (Wiktor 2004)). Na Czerwonej Liście IUCN określa się go mianem „podatny na zagrożenia” w całej Europie (Killeen i in. 2012) i występuje w załączniku II do Dyrektywy Siedliskowej (Rada Wspólnot Europejskich, 1992). Ślimak ten występuje na otwartych terenach podmokłych o wysokiej zawartości wapnia zarówno w wodzie, jak i glebie (Killeen 2003, Pokryszko 2004, Zajac 2004, Lipińska i in. 2012). Głównym czynnikiem odpowiedzialnym za występowanie tego gatunku jest odpowiedni poziom wody, który oscyluje wokół poziomu gruntu (Killeen 2003, McInnes i Tattersfield 2003, Książkiewicz-Parulska i Ablett 2016). Największa liczba

populacji *V. moulinsiana* w Europie występuje w Wielkiej Brytanii, gdzie gatunek ten żyje w stale mokrych, zwykle wapiennych, bagnach, torfowiskach i mokradłach, wzdłuż brzegów rzek, jezior i stawów lub na obszarach zalewowych rzek (Killeen 2003). W Polsce gatunek ten jest związany z płaskowyżami morenowymi zdominowanymi przez osady nieprzepuszczalnej gliny (Książkiewicz i Gołdyn 2015) lub szerokimi, nizinnymi dolinami rzecznyymi (Zajac i Zajac 2006), gdzie zamieszkuje tereny podmokłe: olsy, młaki eutroficzne i szuwary porośnięte głównie przez rośliny jednoliścienne, takie jak turzyce, manna mielec lub trzcina pospolita (Pokryszko 1990, 2003, Książkiewicz i in. 2015, Książkiewicz-Parulska i Pawlak 2017).

W obrębie swojego siedliska gatunek ten występuje zarówno w ściółce, jak i na roślinach (Pokryszko 1990, Killeen 2003, Książkiewicz-Parulska i Gołdyn 2017). Charakterystyczne dla osobników *V. moulinsiana* jest wspinanie się po roślinności (Killeen 2003, McInnes i Tattersfield 2003) i można je znaleźć do 2 m (Killeen 2003) nad ziemią (zwykle 30-50 cm; Pokryszko 1990), przy istotnie większej liczebności wiosną w ściółce, a latem na roślinach (w zależności od miejsca; Książkiewicz-Parulska 2019, Jankowiak i Bernard 2013). Wraz z nadejściem zimy *V. moulinsiana* schodzi na ziemię lub zimuje na kępach turzycy (Pokryszko 1990, Killeen 2003, Książkiewicz-Parulska i Pawlak 2016). Dorosłe osobniki *V. moulinsiana* zwykle zimują na roślinach (Książkiewicz-Parulska i Pawlak 2016, Książkiewicz-Parulska, Pawlak i Gołdyn 2018), podczas gdy młode zimują w ściółce (Książkiewicz-Parulska, Pawlak i Gołdyn 2018). Pod koniec zimy, tuż przed rozpoczęciem aktywności reprodukcyjnej, liczba dorosłych jest wyjątkowo niska (Pokryszko 1992). Co ciekawe nawet kilka osobników, które przeżyły zimę, jest wystarczające do odtworzenia populacji i to już w ciągu kilku tygodni (Pokryszko 1992).

Bardzo charakterystyczne dla tego gatunku są duże wahania liczebności populacji w ciągu sezonu (Killeen 2002, Stebbings i Killeen 1998), których mechanizm nie został jeszcze wyjaśniony. Większość osobników żyje przez 10-15 miesięcy. W zależności od czasu wylęgu i warunków środowiskowych możliwe są trzy lub cztery pokolenia w ciągu roku (Killeen 2003). Śmiertelność dorosłych z miesiąca na miesiąc wynosi od 10 do 15% (Myzyk 2011). Jaja składane są w ściółce (Killeen 2003). W sezonie lęgowym osobniki składają od 2 do 13 jaj w roku wylęgu oraz od 11 do 32 jaj w następnym roku. Składanie jaj rozpoczyna się w kwietniu i na początku maja, a kończy w lipcu i sierpniu. Jaja wykluwają się po okresie od 10 do 67 dni, w zależności od temperatury. Młode ślimaki osiągają dojrzałość średnio 99 dni po wykluciu. Chociaż 10–15% dojrzeje już w sezonie wylęgu, większość robi to w kolejnym

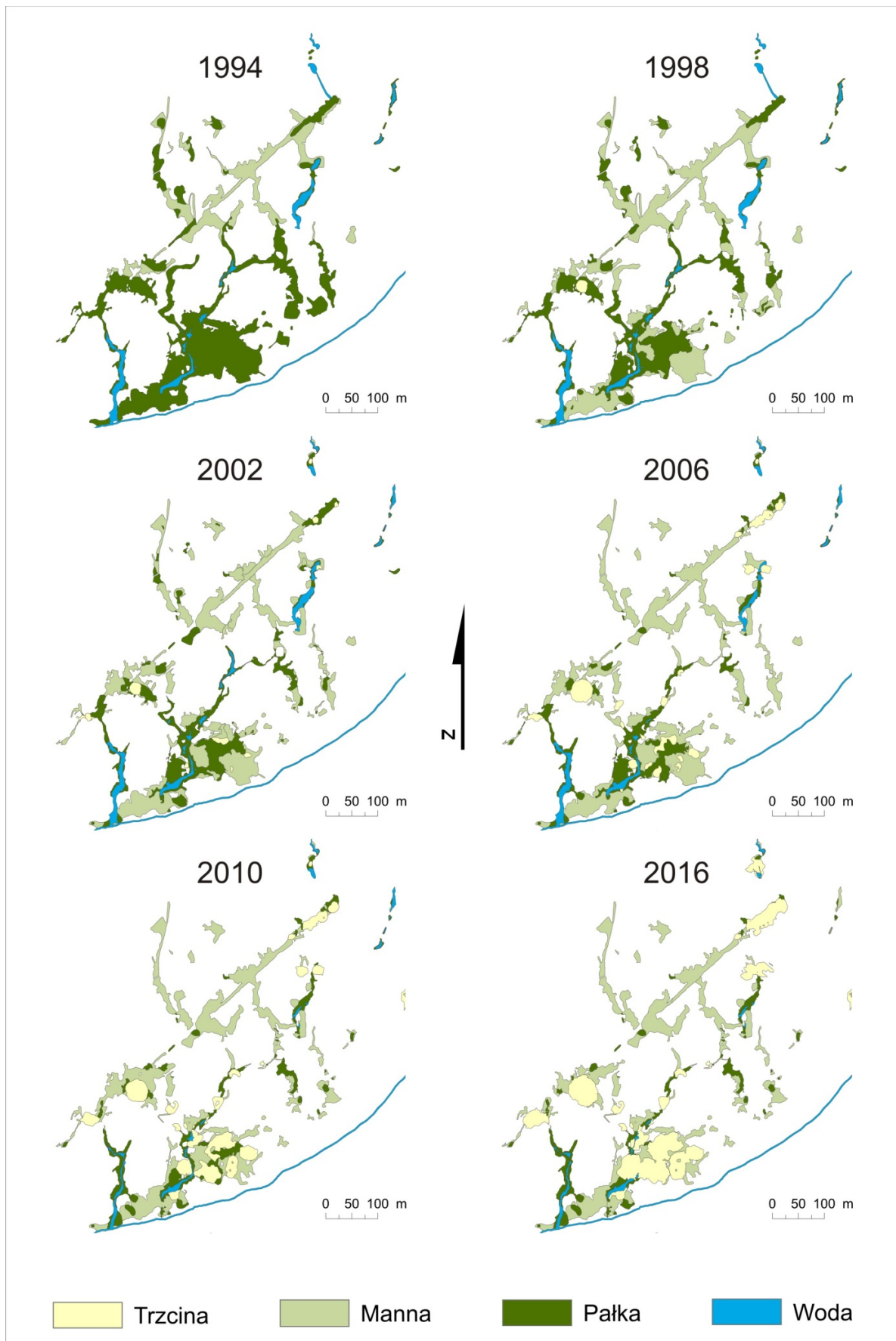
sezonie (Myzyk 2011). Zarówno osobniki młode, jak i dorosłe zimują (Książkiewicz-Parulska, Pawlak i Gołdyn 2018).

Teren badań

Jedno z ok. 40 stanowisk *V. moulinsiana* znanych obecnie w Polsce (Wyniki Monitoringu gatunków i siedlisk przyrodniczych w latach 2013-2014. Państwowy Monitoring Środowiska/Główny Inspektorat Ochrony Środowiska), znajduje się w tak zwanej delcie śródlądowej rzeki Nidy (50 ° 34'30" N, 20 ° 31'27" E). Stanowisko zostało opisane w 2006 r. (Zajac and Zajac 2006). Jak wykazano w wyniku wstępnej inwentaryzacji terenu, na obszarze 60 km doliny Nidy (od Motkowic, do Nowego Korczyna (ujście do Wisły)), występują tylko dwa stanowiska *V.moulinsiana* w odległości ok. 400 m od siebie.

Obszar zajęty przez *V.moulinsiana* leży w zapadlisku tektonicznym (około 20 km²) wypełnionym osadami polodowcowymi, dzięki czemu teren jest prawie całkowicie płaski, powodując anastomozowanie rzeki. W rezultacie powstało bardzo różnorodne środowisko (Ryc. 1), z dużą liczbą starych koryt rzecznych na różnych etapach sukcesji (Zajac i Zajac, 2006). Obszar ten został objęty ochroną w systemie Natura 2000 (PLH260003 „Ostoja Nidziańska”). Ze względu na dynamiczną hydrologię obszaru, liczne powodzie i zróżnicowaną rzeźbę terenu, roślinność wykazuje dużą zmienność w czasie i przestrzeni (Ryc. 1).

Występują tu zbiorowiska makrofitów (zespół „lili wodnych” *Nupharo-Nymphaeetum*), pleustonowe zgrupowania rzęs *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* oraz zbiorowiska roślin zanurzonych w wodzie, jak *Elodeetum canadensis* i *Ceratophylletum demersi*. W miejscach położonych nieco dalej od starorzeczy występują łąki świeże reprezentujące zespół *Arrhenatheretum medioeuropaeum* (12%). Najbardziej mokre obniżenia porośnięte szuwarem pałki szerokolistnej *Typhaetum latifoliae*, czy trzciny pospolitej *Phragmitetum australis*, są otoczone przez szuwar miany mielec *Glycerietum maximae* oraz rozległe płaty turzycy sztywnej *Carex elata* (Korzeniak et al., 1995; Ryc. 1). Na stanowisku nie ma zgrupowań drzew ani krzewów.



Rycina 1. Dynamika siedliska na stanowisku *V.moulinsiana* w Umianowicach w Dolinie Nidy.

Problem

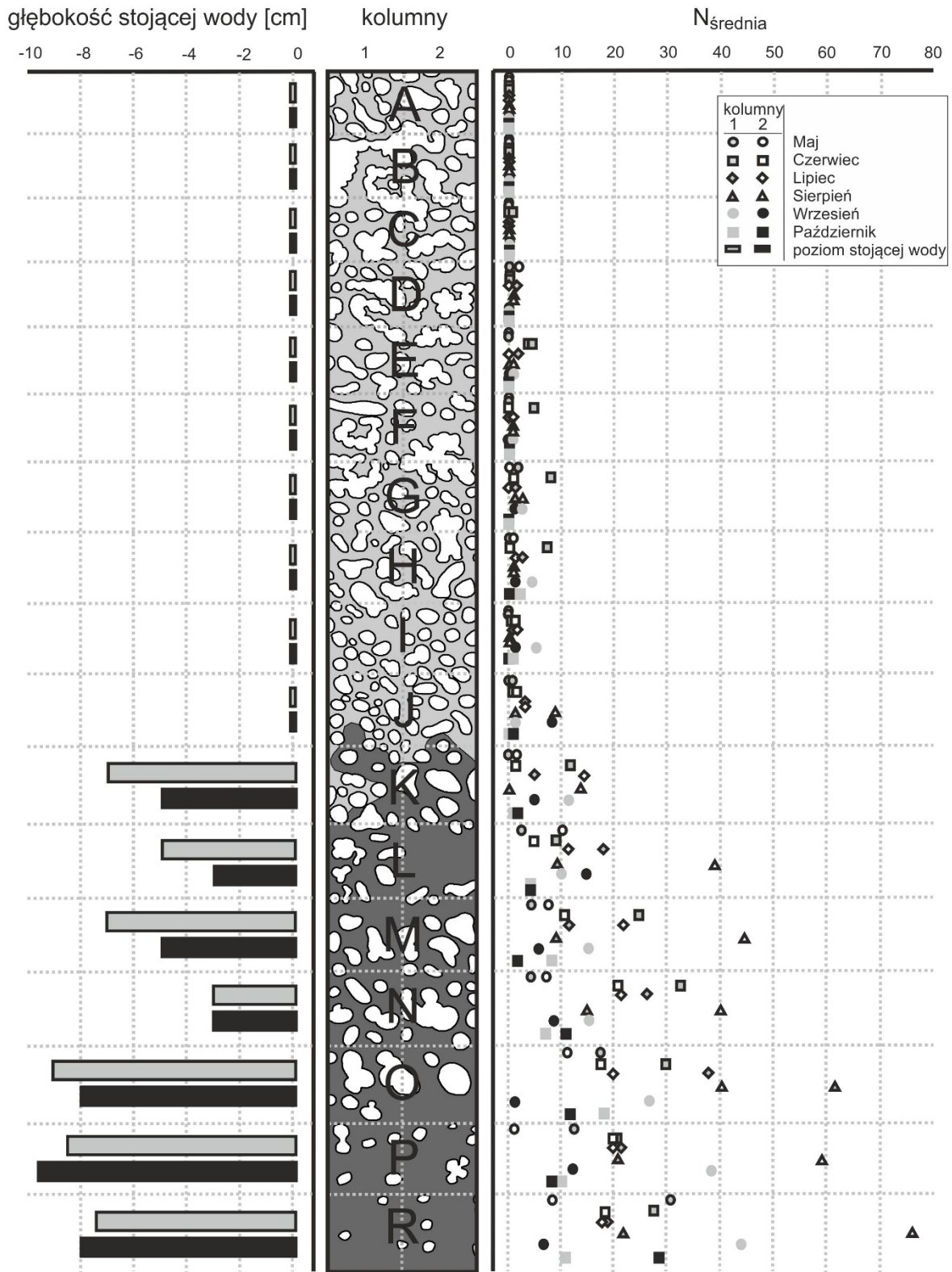
Pojawiło się pytanie jak w tak dynamicznym siedlisku, które rodzi się i zanika, utrzymuje się bardzo mało mobilny gatunek bezkręgowca? Jak zmiany te wpływają na dynamikę jego populacji w czasie i przestrzeni? Czy występują jakieś mechanizmy regulujące/stabilizujące ten układ siedlisko-gatunek?

Wyniki

Zgodnie z podanymi powyżej danymi literaturowymi występowanie *V. moulinsiana* zależy głównie od wilgotności gruntu i rodzaju roślinności porastającej teren. Mając do dyspozycji stanowisko z pełnym spektrum wilgotności gruntu i porastającej je odpowiedniej do warunków podłoża roślinności, w pracy (I) zajęłam się opisem rozmieszczenia *V. moulinsiana* na tym obszarze. Wyodrębniłam 5 rodzajów siedlisk występujących na obszarze badań i wylosowałam 60 punktów, w których sprawdzona została liczebność poczwarówki jajowatej. W każdym punkcie opisane zostało siedlisko z uwzględnieniem rodzaju roślinności i wilgotności podłoża. Wykazałam, że *V. moulinsiana* występowała istotnie częściej i w większych liczebnościach w miejscach porośniętych przez mannę mielec i turzyce, w mannie preferując miejsca określane jako „mokre”, a w turzycy unikając miejsc określanych jako „suche”. Po porównaniu wyników moich badań z danymi pochodzącymi ze stanowisk poczwarówki jajowatej z terenu całej Europy, zauważyłam, jak zależne są charakterystyki tych siedlisk od szerokości geograficznej i klimatu. Tak wysoka różnorodność siedlisk, zarówno pod względem rodzaju roślinności, jak i preferowanego poziomu wilgotności podłoża, świadczyć może o kluczowej roli interakcji pomiędzy roślinnością a wilgotnością, dla występowania tego gatunku ślimaka. Porównałam zatem wpływ interakcji między roślinnością a wilgotnością na zagęszczenie *V. moulinsiana*, który okazał się istotny statystycznie. Występowanie poczwarówki jajowatej jest więc powiązane z przestrzenną strukturą roślinności (preferencja miejsc porośniętych przez mannę mielec i turzyce) porastającej teren o określonych warunkach hydrologicznych (głównie miejsca „mokre”), przez co następuje rozwój specyficznych warunków mikroklimatycznych (wysoki poziom wilgotności powietrza).

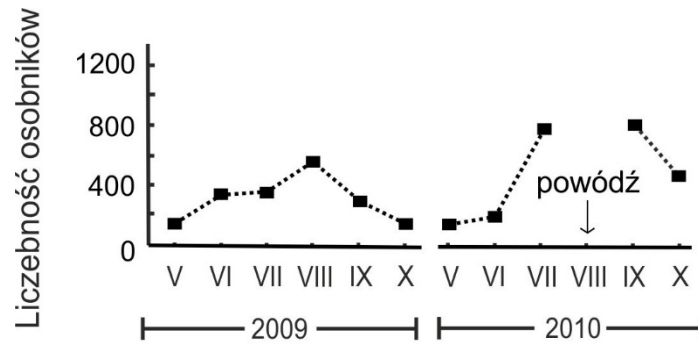
Temat preferencji mikrosiedliskowych *V. moulinsiana* podjęłam w pracy (II), gdzie wewnątrz preferowanego siedliska zbadalam występowanie tego gatunku w odniesieniu do różnic siedliskowych i klimatycznych w bardzo małej skali przestrzennej. Badania

prowadzone były w miejscu, gdzie teren jest maksymalnie różnorodny siedliskowo. Poza liczebnością *V. moulinsiana*, rodzajem roślinności na jakiej bytowały ślimaki i wilgotnością podłoża, mierzone były takie parametry jak: wysokość pędów roślin i grubość ściółki, zawartość materii organicznej w glebie oraz parametry klimatyczne: temperatura i wilgotność powietrza, nasłonecznienie i ilość promieniowania UV pod okapem roślinności. Szczegółowe zbadanie preferencji mikrosiedliskowych potwierdziło istotny wpływ rodzaju roślinności i wilgotności podłoża na występowanie *V. moulinsiana*. Co ciekawe, szczegółowa analiza liczebności tego ślimaka w odniesieniu do typów roślinności porastających badany teren wykazała, że największe zagęszczenie ślimaków stwierdzono w siedlisku ekotonalnym, na granicy płatów manny i turzycy, oraz w samej mannie, a najmniej w turzycy. Stwierdzono też istotny wpływ grubości ściółki na zagęszczenie. Natomiast żaden z badanych parametrów klimatycznych nie miał istotnego wpływu na zagęszczenie poczwarówki jajowatej. Stwierdziłam, że wewnątrz badanego siedliska nie występuje istotna zmienność tych parametrów i pod tym względem siedlisko to jest dość jednorodne, z dużym nasłonecznieniem ponad okapem roślinności, a niskim pod i z wysoką wilgotnością powietrza na całym badanym obszarze. Ponownie istotne okazały się interakcje badanych czynników, ponieważ grubość ściółki, której budulec stanowią uschnięte fragmenty roślin, zależy od rodzaju roślinności, a ta zależy od wilgotności podłoża. Ściółka pełni funkcję izolatora: utrzymuje wysoką wilgotność i chroni przed skokami temperatur, z tego względu w niej właśnie składane są jaja i rozwijają się osobniki młodociane, najbardziej wrażliwe na wysychanie. Manna mielec produkuje tej ściółki stosunkowo dużo, co potwierdza wysoka zawartość materii organicznej w podłożu, w którym rośnie. Wobec tego, rozmieszczenie *V. moulinsiana* może mieć formę nieregularną, z większymi zagęszczeniami w miejscach wilgotnych, porośniętych przez roślinność z udziałem manny mielec (lub samą manną), a co za tym idzie, grubą warstwą ściółki (Ryc.2).



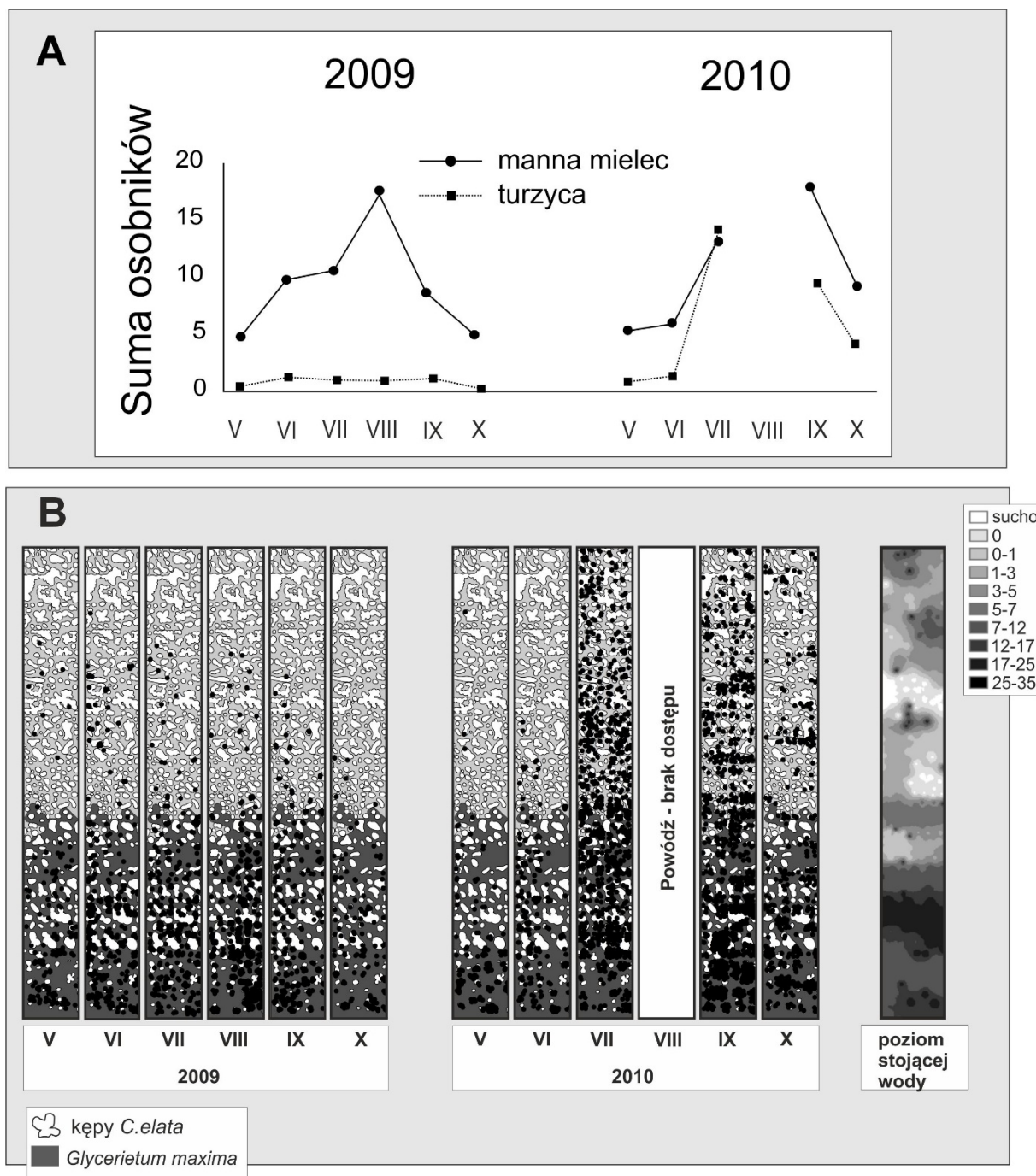
Rycina 2. Głębokość stojącej wody i średnia liczebność osobników *V. moulinsiana* na powierzchni badawczej w 2009r.

Temat ten kontynuowałam w pracy (III) gdzie zajęłam się zbadaniem wpływu zróżnicowanego siedliska na dynamikę populacji i rozmieszczenie *V. moulinsiana*. W tym celu wyznaczyłam powierzchnię badawczą, z dwoma preferowanymi przez ten gatunek rodzajami roślinności: manną mielec i turzycą sztywną. Utworzyłam szczegółową mapę położenia wszystkich kęp roślinności na powierzchni badawczej i raz w miesiącu, notowałam położenie każdego znalezionego ślimaka. Badania prowadziłam przez dwa sezony wegetacyjne: od maja do października 2009 i 2010. Stwierdziłam, że dynamika liczebności tego gatunku charakteryzuje się stopniowym przyrostem w okresie od wiosny do lata, latem dochodzi do gwałtownego przyrostu i pojawia się wyraźny szczyt liczebności, który równie gwałtownie maleje wraz z nadejściem jesieni do poziomu sprzed szczytu, a następnie liczebność znowu stopniowo spada (Ryc. 3). Analizując dynamikę liczebności w kontekście przestrzennym w odniesieniu do preferencji siedliskowych gatunku, stwierdziłam, że opisany powyżej wzorzec dynamiki populacji występuje jedynie w siedlisku z dominującym udziałem manny mielec, które jest jednocześnie siedliskiem bardziej wilgotnym. Natomiast w drugim rodzaju siedliska z dominującym udziałem turzycy sztywnej do tego przyrostu nie dochodzi, a liczebność populacji utrzymuje się na stałym poziomie przez cały sezon wegetacyjny. Biorąc pod uwagę cechy historii życia *V. moulinsiana* można przyjąć, że za gwałtowny przyrost liczebności obserwowany latem odpowiada pojawienie się osobników młodocianych. Z kolei zarówno jaja, jak i osobniki młodociane, są silnie podatne na wysychanie (Myzyk 2011). Można zatem wysnuć wniosek, że wobec tego w siedlisku z turzycą do rozmnażania nie dochodzi wcale lub jest ono skrajnie nieefektywne. Możliwe jest też, że część populacji obserwowana w turzycy ("ujście") nie mogłaby istnieć bez „wspomagania” ze strony populacji intensywnie rozmnażającej się w „super siedlisku” w mannie ("źródło"). Wówczas turzycowisko zasilane by było osobnikami „nadmiarowymi” migrującymi z manny dzięki czemu możliwa jest kolonizacja kolejnych płatów. Byłby to mechanizm regulacji liczebności w dynamicznym siedlisku złożonym z mozaiki mikrosiedlisk oparty na systemie metapopulacji, ze źródłem w wilgotnej mannie i ujściem w suchej turzycy.



Rycina 3. Dynamika populacji *V. moulinsiana* na stanowisku w Umianowicach w Dolinie Nidy, w latach 2009-2010

W badanej populacji trudno jest określić, czy przestrzenne rozmieszczenie ślimaków jest efektem rozprzestrzeniania się, spowodowanym dyspersją z obszarów o największej liczebności, zapoczątkowanym efektami przegęszczenia, zmuszającymi osobniki do przemieszczania się w siedlisko nieoptymalne (modele bufora populacyjnego lub IFD), czy też to jedynie wzrost bardzo lokalnej, niewykrywalnej części populacji. W pierwszym przypadku możemy przewidzieć, że w obrębie siedliska źródłowego zagęszczenie powinno być stabilne i nie powinno rosnać proporcjonalnie do wzrostu zasięgu populacji, gdyż osobniki emigrują do siedliska suboptymalnego na skutek przegęszczenia w optymalnym siedlisku (model IFD, Fretwell & Lucas 1969). W tym drugim przypadku zagęszczenie początkowo bardzo nielicznych, niewykrytych osobników powinno rosnać wszędzie, zarówno na siedliskach optymalnych, jak i nieoptymalnych, powodując proporcjonalne rozłożenie przestrzenne populacji. Taki wzorzec obserwowałam w drugim sezonie badań (w 2010r; Ryc. 4), kiedy na skutek silnych opadów deszczu na całym obszarze badań przez większą część roku utrzymywał się podwyższony poziom wody. Zagęszczenie wzrosło wówczas zarówno w optymalnych, jak i nieoptymalnych siedliskach. Jednak we wrześniu zmniejszyło się w siedlisku nieoptymalnym, podczas gdy jednocześnie jeszcze bardziej wzrosło w optymalnym, co wskazuje, że nie została osiągnięta pojemność siedliska optymalnego (Ryc. 4A). W związku z tym przypuszczam, że obserwowane rozprzestrzenianie się jest spowodowane głównie lokalnym i czasowym wzrostem niewykrywalnej części populacji, co zbiega się z wystąpieniem odpowiednich warunków pogodowych. Potwierdza to analiza „dziedziczenia” liczby ślimaków na tych samych stanowiskach (kępach turzycy) na przestrzeni lat i między miesiącami (Ryc. 4B). Gdyby ślimaki były bardziej mobilne i miały wystarczające zdolności dyspersyjne, ich zagęszczenie w poszczególnych kępach byłoby bardziej wyrównane.



Rycina 4. Dynamika populacji (A) i zmiany w rozmieszczeniu osobników *V. moulinsiana* (B) w latach 2009-2010, na stanowisku w Umianowicach w Dolinie Nidy.

Wynika z tego, że ta populacja ślimaków nie odpowiada założeniom typowych modeli stworzonych dla kręgowców lub innych zwierząt o dużych zdolnościach do rozprzestrzeniania się (takich jak model IFD), i wymaga specjalnego podejścia, opartego na najlepiej tu pasującym systemie metapopulacji.

Wnioski

Stwierdziłam, że gatunek ten preferuje siedliska wilgotne z udziałem manny mielec i tylko w tym siedlisku dochodzi do na tyle efektywnego rozmnażania się tych ślimaków, że ma ono wpływ na dynamikę populacji. Tylko w tym siedlisku obserwowałam gwałtowny przyrost liczebności populacji latem, który prawdopodobnie wynika z nagłego pojawienia się w populacji dużej liczby osobników młodocianych. Sprzężenie elementów cech historii życia z parametrami siedliskowymi prawdopodobnie tworzy mechanizm regulacji liczebności i rozmieszczenia osobników w przestrzeni. Model IFD nie sprawdza się w przypadku *V. moulinsiana* i gatunek ten potrzebuje specjalnego podejścia. Gwałtowny przyrost liczebności latem w mannie, będącej w tym układzie „super siedliskiem” umożliwiłaby wyprodukowanie osobników nadmiarowych, które bez szkody dla stabilności populacji w siedlisku źródłowym, mogłyby migrować do mniej korzystnych siedlisk (ujście), gdzie jednak ich populacje nie mogłyby się samodzielnie utrzymać, jednak w okresach wysokiej liczebności ślimaki mogłyby kolonizować kolejne płyty siedlisk źródłowych. Szczególnie w układzie siedlisk dynamicznym w czasie i przestrzeni, z jakim mamy do czynienia w przypadku opisywanego stanowiska. Można to uznać za kolejny model przestrzennego funkcjonowania populacji, oparty na systemie metapopulacji.

Literatura

- Andrewartha H.G., Birch L.C. 1954. The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Brook B.W., Bradshaw C.J.A. 2006. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species, *Ecology* 87: 1445-1451.
- Brown J.L. 1969. The buffer effect and productivity in tit populations. *The American Naturalist* 103 (932): 347–354.
- Cameron A.D.R., Colville B., Falkner G., Holyoak G.A., Hornung E., Killeen I.J., Moorkens E.A., Pokryszko B.M., von Proschwitz T., Tattersfield P., Valovirta I. 2003. Species Accounts for snails of the genus *Vertigo* listed in Annex II of the Habitats Directive: *V. angustior*, *V. genesi*, *V. geyeri* and *V. moulinsiana* (Gastropoda, Pulmonata: Vertiginidae). *Heldia* 5: 151-170.
- Dörge N., Walther C., Beinlich B., Plachter H. 1999. The significance of passive transport for dispersal in terrestrial snails (*Gastropoda, Pulmonata*). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 8: 1–10.
- Fretwell S.D., Lucas H.L. 1969. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16–36. DOI:10.1007/BF01601953
- Holt R.D. 1996. Adaptive evolution in source-sink environments: Direct and indirect effects of density-dependence on niche evolution. *Oikos* 75: 182–192.
- Howard H.E. 1920. *Territory in bird life*, John Murray, London.
- Huffaker C. 1958. Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27(14): 343-383. DOI:10.3733/hilg.v27n14p343
- Jankowiak, A., Bernard, R. 2013. Coexistence or spatial segregation of some *Vertigo* species (*Gastropoda: Vertiginidae*) in *Carex* rich fen in Central Poland. *Journal of Conchology* 41 (3): 399-406.
- Killeen, I.J. 2002. Surveys of EU Habitats Directive *Vertigo* species in England: 3. *Vertigo moulinsiana* Part 1: Summary and monitoring protocol. English Nature Research Report No. 450. English Nature, Peterborough.
- Killeen, I.J. 2003. Ecology of Desmoulin's Whorl Snail. *Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series No. 6*. English Nature, Peterborough.
- Killeen, I., Moorkens, E., Seddon, M. 2012. *Vertigo moulinsiana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T22939A128409258. DOI: 10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T22939A128409258.en. Downloaded on 04 December 2020.

- Kluyver H.N., Tinbergen L. 1953. Territory and the regulation of density in titmice. Archives Néerlandaises de Zoologie 10: 265–273, 278–287.
- Korzeniak J, Zając K., Zając T. 1995. Delta środkowej Nidy – stan aktualny i perspektywy Ochrony. Chrońmy Przyrodę Ojczystą 51: 27–46.
- Książkiewicz Z., Bierežnoj-Bazille U., Krajewski Ł., Gołdyn B. 2015 – New records of *Vertigo geyeri* Lindholm, 1925, *V. moulinsiana* (Dupuy, 1949) and *V. angustior* Jeffreys, 1980 (*Gastropoda: Pulmonata: Vertiginidae*) in Poland – Folia Malacologica 23: 121–136.
- Książkiewicz Z., Gołdyn B. 2015. Needle in a haystack: Predicting the occurrence of wetland invertebrates on the basis of simple geographical data. A case study on two threatened micro-mollusc species (*Gastropoda: Vertiginidae*) from Poland. Wetlands 35(4): 667–675. DOI: 10.1007/s13157-015-0656-0.
- Książkiewicz-Parulska, Z., Ablett, J.D. 2016. Investigating the influence of habitat type and weather conditions on the population dynamics of land snails *Vertigo angustior* Jeffreys, 1830 and *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849). A case study from western Poland. Journal of Natural History, 50, 1749-1758. DOI: 10.1080/00222933.20161156178.
- Książkiewicz-Parulska Z., Pawlak K. 2016 – Rare species of micro-molluscs in the city of Poznań (W. Poland) with some notes on wintering of *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849). Folia Malacologica 24: 97–101.
- Książkiewicz-Parulska Z., Pawlak K., Gołdyn B. 2018. Overwintering of *Vertigo moulinsiana* and *Vertigo angustior* (Mollusca: Gastropoda) – Annales Zoologici Fennici. 55: 115–122.
- Książkiewicz-Parulska, Z., Gołdyn B. 2017. Can you count on counting? Retrieving reliable data from non-lethal monitoring of micro-snails. Perspect. Ecol. Conserv. 15 (2): 124-128. DOI: 10.1016/j.pecon.2017.03.005.
- Książkiewicz-Parulska, Z., Pawlak, K. 2017. The influence of temperature on the hibernation patterns and activity of *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) (*Gastropoda: Pulmonata: Vertiginidae*). Turkish Journal of Zoology 41: 370-374.
- Książkiewicz-Parulska Z. 2019. Vertical migrations in two hygrophilous species of micro-snails in relation to time of the year and habitat type. Invertebrate Biology 138: e12253.
- Kurek K., Najberek K. 2009. From the Black Sea Coast to Poland - An Incredible Journey of *Monacha Cartusiana* (O. F. Müller, 1774). Folia Malacologica 17(1): 41-42. DOI: 10.2478/v10125-009-0005-0.
- Lack D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, Oxford.

- Levins R. 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control, *Bulletin of the Entomological Society of America*, Vol. 15, Issue 3, Pages 237–240, DOI: 10.1093/besa/15.3.237.
- Lipińska A., Książkiewicz Z., Zajac K., Barga-Więcławska J.A. 2012. Poczwarówka jajowata *Vertigo moulinsiana*. W: Makomaska-Juchiewicz M., Baran P. (eds.). Monitoring gatunków zwierząt. Przewodnik metodyczny. Część II. GIOŚ, Warszawa.
- Łomnicki A. 1971. Struktura i regulacja wielkości populacji ślimaka winniczka, *Helix pomatia* L., a niektóre zagadnienia jego ochrony (population structure and regulation of population size of the Roman snail, *Helix pomatia* L., and some problems of its conservation). *Ochrona Przyrody* 36: 189-255.
- Łomnicki A. 1988. Population ecology of individuals. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Malthus, T. R. 1798. An essay on the principle of population. J. Johnson, London.
- McInnes, R. J., Tattersfield, P. 2003. Hydrological requirements of *Vertigo moulinsiana*. English Nature Research Report, 549, 1-82. Northminster House, Peterborough.
- Moffat, C. B. 1903. The spring rivalry of birds. Some views on the limit to multiplication. *The Irish Naturalist*, 12 (6): 152–166.
- Myzyk, S. 2011. Contribution to the biology of ten vertiginid species. *Folia Malacologica*, 19: 55-80. DOI:10.2478/v10125-011-0004-9
- Podroužková, Š., Janovský, Z., Horáčková, J., and Juříčková, L. 2015. Do snails eat exotic plant species invading river floodplains? *Journal of Molluscan Studies* 81: 139-146. DOI: 10.1093/mollus/eyu073
- Pokryszko, B.M. 1990. The *Vertiginidae* of Poland (*Gastropoda: Pulmonata: Vertiginidae*) - a systematic monograph. *Annales Zoologici*, 43, 133-257.
- Pokryszko, B.M. 1992. Life history of *Vertigo pusilla* O.F. Müller, 1774 (*Gastropoda, Pulmonata, Vertiginidae*). In: Gittenberger E. and Goud J. (eds.): Proceedings of the Ninth International Malacological Congress, Edinburgh, 31 August – 6 September 1986: 247-256. Unitas Malacologica in cooperation with the National Museum of Natural History, Leiden, Netherlands.
- Pokryszko, B.M. 2003. *Vertigo* of Continental Europe – autecology, threats and conservation status. *Heldia* 5, 13-26. PAN, Kraków.
- Pokryszko B.M. 2004. *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849). Desmoulin's whorl snail. In: Głowaciński Z., Nowacki J. (red.). Polish Red Data Book of Animals. Invertebrates. IOP PAN, Kraków.

- Pulliam H. R. 1988 – Sources, sinks, and population regulation – *Am. Nat.* 132: 652 – 661.
- Rada Wspólnot Europejskich. 1992. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Official Journal of the European Communities*, L206, 7–50.
- Simonová J., Simon O. P., Kapic Š., Nehasil L., Horsák M. 2016. Medium-sized forest snails survive passage through birds' digestive tract and adhere strongly to birds' legs: more evidence for passive dispersal mechanisms. *Journal of Molluscan Studies*, 82 (3): 422–426.
- Stebbing R. E., Killeen I. J. 1998. Translocation of the habitat for the snail *Vertigo moulinsiana* in England. *Journal of Conchology*, Special Publication No. 2, 191-204.
- Verhulst P.F. 1838. [Notice on the law that the population follows in its growth] *Correspondance Mathématique et Physique*, 10: 113-126 (in French).
- Wiktor A. 2004. Ślimaki lądowe Polski. Mantis, Olsztyn.
- Wyniki Monitoringu Gatunków i Siedlisk Przyrodniczych w latach 2013-2014. Państwowy Monitoring Środowiska / Główny Inspektorat Ochrony Środowiska: [http://siedliska.gios.gov.pl/images/pliki_pdf/wyniki/2013-2014/dla_zwierzat/Poczwarwka-jajowata-Vertigo-moulinsiana.pdf]
- Zenzal T. J. Jr., Lain E. J., Sellers J. M. Jr. (2017). An Indigo Bunting (*Passerina cyanea*) transporting snails during spring migration. *Wilson J. Ornithol.* 129(4): 898-902
- Zajac K. (2004). *Vertigo (Vertigo) moulinsiana* (Dupuy, 1849) Poczwarówka jajowata. In: Adamski P., Bartel R., Bereszyński A., Kepel A., Witkowski Z. (ed.). *Gatunki zwierząt (z wyj. ptaków). Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny*. Tom 6. Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 158–161.
- Zajac, A., and Zajac, K. 2006. Poczwarówka jajowata *Vertigo moulinsiana* - rzadki gatunek ślimaka chroniony Dyrektywą Siedliskową. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 62 (2): 105–109.

Artykuł I

Ten artykuł jest chroniony prawem autorskim i wszystkie prawa należą do The Conchological Society of Great Britain and Ireland.

This article is protected by copyright and all rights are held by The Conchological Society of Great Britain and Ireland.

Artykuł II

Ten artykuł jest chroniony prawem autorskim i wszystkie prawa należą do The Conchological Society of Great Britain and Ireland.

This article is protected by copyright and all rights are held by The Conchological Society of Great Britain and Ireland.

Artykuł III

Ten artykuł jest chroniony prawem autorskim i wszystkie prawa należą do Muzeum i Instytutu Zoologii, Polskiej Akademii Nauk - BioOne. Pełna wersja artykułu znajduje się w BioOne COMPLETE.

<https://bioone.org/journals/polish-journal-of-ecology/volume-68/issue-3/15052249PJE2020.68.3.004/The-Role-of-Microhabitat-and-Water-Level-in-Regulating-the/10.3161/15052249PJE2020.68.3.004.short>

This article is protected by copyright and all rights are held by Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences - BIOONE. The final publication is available at BioOne COMPLETE.

<https://bioone.org/journals/polish-journal-of-ecology/volume-68/issue-3/15052249PJE2020.68.3.004/The-Role-of-Microhabitat-and-Water-Level-in-Regulating-the/10.3161/15052249PJE2020.68.3.004.short>