

На правах рукописи

Безина Ольга Вячеславовна

Экологические особенности распределения  
наземных моллюсков в разнотипных биоценозах  
лесостепи Правобережного Поволжья

03.02.08 – экология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Саратов - 2010

Работа выполнена в Государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Пензенский государственный педагогический университет имени В.Г. Белинского» на кафедре зоологии и экологии

Научный руководитель: кандидат биологических наук, профессор  
Стойко Тамара Григорьевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Шилейко Анатолий Алексеевич

доктор биологических наук, профессор  
Аникин Василий Викторович

Ведущая организация: Самарский государственный университет

Защита состоится «11» ноября 2010 г. в 10.00 на заседании диссертационного совета Д 212.243.13 при Государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского» по адресу: 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83, учебный корпус № 5, аудитория № 61, факс (8452) 511635, e-mail: biosovet@sgu.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке имени В.А. Артисевич ГОУ ВПО «Саратовский ГУ».

Автореферат разослан « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2010 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,



Невский С.А.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Наземные моллюски широко распространены и играют существенную роль в экосистемах, однако в лесостепи Правобережного Поволжья малакоценозы природных экосистем подробно исследованы Ю.В. Сачковой только в пределах Самарской Луки (2006, 2009 и др.). В то же время знание видового состава наземных малакокомплексов необходимо для уточнения их ареалов, выявления редких видов и пр.

С другой стороны, наземные моллюски связаны с особенностями биотопов, рельефом и высотой над уровнем моря, зависят от химического состава почвы, растительности, условий микроклимата. Распространение наземных моллюсков определяется главным образом степенью увлажненности местообитания, достаточным количеством и качеством пищи и наличием соединений кальция, необходимых для построения раковины. Все эти особенности образа жизни делает их удобными объектами при решении ряда вопросов общей экологии. Один из них – выявление закономерностей изменения сообществ в соответствии с пространственно-временной гетерогенностью среды обитания в условиях лесостепной зоны.

Цель и задачи исследований. Цель настоящей работы – исследование особенностей экологического распределения наземных моллюсков в лесостепи Правобережного Поволжья в условиях перехода от лесных к открытым пространствам.

Для достижения цели были поставлены следующие основные задачи:

1. Выявить видовой состав моллюсков в лесных и открытых фитоценозах, а также в урбанизированных биотопах.
2. Определить видовую структуру малакоценозов, ее изменчивость в соответствии с ландшафтно-биотопической гетерогенностью в лесных и открытых фитоценозах лесостепи.
3. Изучить закономерности изменения структуры сообщества наземных моллюсков вдоль лесостепных катен и при переходе степи в лес.
4. Установить закономерности сукцессионных и сезонных изменений сообществ наземных моллюсков.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Впервые получены оригинальные данные по фауне и структуре сообществ наземных моллюсков Пензенской области, Республики Мордовия, а также отдельных районов Тамбовской и Ульяновской областей. Изучены малакоценозы городов Пензы и Заречного. Широкомасштабно исследованы малакокомплексы в основных зональных биогеоценозах лесостепи Правобережного Поволжья, включая пространственные градиенты, формирующиеся на границе «степь-лес» и вдоль ландшафтных катен, а также изменения сообществ во времени. Выполненное автором комплексное исследование наземной малакофауны определяет методический подход для аналогичных исследований. Полученные материалы имеют значение для разработки мер по сохранению биологического разнообразия лесостепных экосистем.

Практическая значимость. Материалы диссертации, сформулированные в ней научные положения и выводы, могут найти применение в работе природоохранных и лесохозяйственных организаций при оценке состояния лесных сообществ, организации многолетнего биомониторинга, составления кадастров животного мира России, а также при экологических экспертизах хозяйственных проектов. Материалы включены в отчеты кафедры по НИР по теме «Фауна, систематика, экология животных Поволжья и сопредельных территорий».

Реализация результатов исследования. Результаты проведенных исследований по теме диссертации используются в учебном процессе в Пензенском государственном педагогическом университете по специальности «Биология». Материалы использованы в Летописи Природы заповедников «Приволжская лесостепь» (Пензенская обл.), «Воронинский» (Тамбовская обл.), «им. П.Г. Смидовича» и Национального парка «Смольный» (респ. Мордовия), а также при подготовке к изданию Красной книги Пензенской обл. Часть материалов по моллюскам передана в зоологические коллекции (г. Белгород, г. Черновцы). Коллекционный материал использован в исследовательской работе учащимися пензенских школ. Издан «Определитель наземных моллюсков лесостепи Правобережного Поволжья».

Апробация. Материал работы представлен на 7 (16) Совещании по изучению моллюсков, посвященном памяти российских малакологов И.М. Лихарева и Я.И. Старобогатова (С.-Петербург, 2006 г.); международной конференции «Значение и перспективы стационарных исследований для сохранения биоразнообразия» (Львов, 2008); международной конференции «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения» (Пенза, 2008); научно-практической конференции «Живые объекты в условиях антропогенного пресса» (Белгород, 2008); международной конференции «Проблемы изучения крайних структур биоценозов» (Саратов, 2008); XV Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Москва, 2008); V международном симпозиуме «Степи Северной Евразии» (Оренбург, 2009); II Всероссийской конференции «Биогеография почв» (Москва, 2009); на заседаниях кафедры зоологии и экологии ПГПУ им. В.Г. Белинского.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 22 печатные работы, четыре из которых в изданиях Перечня ВАК РФ.

Декларация личного участия автора. Автором в период 2004-2010 гг. выполнены полевые работы, проведены камеральная обработка, определение моллюсков, оформление коллекции и базы данных, количественный учет, анализ структуры сообществ, аналитическая и обобщающая части исследования. В совместных публикациях вклад соискателя составил 30-50%. В диссертации использованы описания почв и геоботанические данные, полученные сотрудниками кафедры ботаники Г.Р. Дюковой, Л.А. Новиковой, А.А. Чистяковой. Математическую и статистическую обработку цифровых данных осуществляли при консультации Ю.А. Мазея.

### Основные положения, выносимые на защиту

1. Переходное состояние фитоценозов лесостепи Правобережного Поволжья от таежной зоны к степной отражает изменение состава сообществ наземных моллюсков.

2. В городских экосистемах по мере развития инфраструктуры, уничтожаются и постепенно исчезают естественные биотопы, и, соответственно, численность моллюсков снижается и выпадает большинство аборигенов этих территорий. При этом появляются новые виды в результате антропохории.

3. Сообщества моллюсков из крупных лесных массивов по видовому составу богаче, лесостепных и степных, а также испытывающих антропогенную нагрузку. Видовая структура малакоценозов открытых пространств зависит от эдафического фактора; лесных биогеоценозов – от возраста, размера, увлажненности, положения в пределах катены.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 163 страницах машинописного текста; работа состоит из введения, пяти глав, выводов, а также списка литературы содержащего 195 источников, в том числе 22 на иностранных языках. Работа проиллюстрирована 63 рисунками и 9 таблицами.

## ГЛАВА 1. ИЗУЧЕНИЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ (обзор литературы)

Раздел содержит обзор литературного материала, посвященного основным проблемам изучения моллюсков в лесостепной зоне и граничащих с ней территорий. Приводятся сведения по истории исследования моллюсков в Среднем Поволжье, начиная с работ П.С. Палласа (1773), Л. К. Круликовского (1889, 1891); В.А. Линдхольма (1901, 1908, 1911) и дополненные А.Н. Мельниченко (1936); М.М. Алейниковой и Н.Н. Акрамовским (1968); А.В. Виноградовым (1994, 2001), а также последние данные о фауне и экологических особенностях наземных моллюсков региона (Шахматова, Подолецкая, 2002; Сачкова, 2006, 2009 и др.).

## ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ТЕРРИТОРИИ ИССЛЕДОВАНИЯ. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### 2.1. Физико-географическая характеристика районов исследований

В разделе дана краткая характеристика геологического строения, орографических, климатических, почвенных условий, растительности, ландшафтов, и физико-географических районов в пределах Пензенской, Ульяновской, Тамбовской обл., Республики Мордовия.

### 2.2. Описание пробных площадей

Основные пробные площади расположены в следующих физико-географических районах (ФГР): I – Мокша-Алатырский и II – Заалатырский смешанных лесов; III – Присурский широколиственных лесов и лесостепей; IV – Инзенский, V – Засурский и VI – Вадо-Вышинский лесные, VII – Сурско-



Сиран (ШС) окр. с. Бикмурзино Неверкинского р-на, Жмакино (Ж) окр. с. Жмакино Кошлянского р-на, Светлополянские луга (СП) Бессоновского р-на, Симкинские склоны (МСС), окр. д. Гарт (МГ) Большеберезниковского р-на, а также Ульяновские Инзенские склоны (УИС), а в Кузоватовском р-не – луга (УЛ) и степи (УС).

Дополнительно исследованы малакоценозы в смешанных и широколиственных лесах следующих районов Мордовии – Ичалковский (Ич), Теньгушевский (Тн), Зубово-Полянский (ЗП), Больше-Игнатовский (БИ), Кочкуровский (Кч), Рузаевский (Р), Октябрьский (Ок), Краснослободский (Кс), а также сохранившихся степных участков – окр. с. Беково (Б), склонов Ухтинки (Ух) пригорода Пензы, г. Сердобска (С), Лопатинского (Л) и Тамалинского (Та) р-нов, Лашинских (МЛС) склонов в Дубенском р-не Мордовии.

### 2.3. Материал и методы

Объектами исследований послужили собственные сборы наземных моллюсков из различных точек лесостепного Правобережья Волги. В общей сложности собраны и определены около 100 качественных и 647 количественных проб, изготовлено около 100 временных препаратов генитальных структур.

Население наземных моллюсков изучали в 2004–2010 гг. общепринятыми методами (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Гиляров, 1965; Лихарев, Виктор, 1980; Шилейко, 1984; Сверлова, Гураль, 2005).

В каждом биотопе отбирали от 3 до 9 проб (25x25 см до глубины встречаемости) почвы с подстилкой, с последующим разбором в камеральных условиях. Для подсчета крупных видов улиток и слизней пробы брали размером 1x1 м и 2x2 м. Параметры (количество моллюсков каждого вида, характеристика почвы, травяного яруса, древостоя, толщина подстилки, влажность) заносили в базу данных, и обрабатывали с помощью пакетов программ MS Excel 2002 и Past 1.89 (Hammer et al., 2001).

Для характеристики сообществ использовали следующие показатели: число видов; плотность организмов (экз./м<sup>2</sup>); состав и структура доминирующего комплекса видов, доля которых более 10%; индекс разнообразия Шеннона; индекс выравненности Пиелу. Фоновыми видами считали те, встречаемость которых в пробах более 60%. Гетерогенность пространственной структуры в пределах биотопа оценивали по средним показателям для всех пар проб индексом сходства Чекановского.

Для классификации малакокомплексов использовали кластерный анализ методом среднего присоединения на основе матриц индексов сходства Раупа-Крика (по данным о присутствии-отсутствии видов), или Мориситы (по данным об относительных обилиях видов). Для определения основных направлений варьирования видовой структуры проводили ординацию сообществ методом главных компонент на основе относительных обилий доминирующих видов. Достоверность различий между параметрами сообществ оценивали при помощи критерия Манна-Уитни с поправкой Бонферрони для множественных сравнений.

## ГЛАВА 3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ЛЕСОСТЕПИ ПРАВОБЕРЕЖНОГО ПОВОЛЖЬЯ

### 3.1. Малакокомплексы природных экосистем

В разделе приведены сведения о распространении наземных моллюсков в разных районах лесостепи Поволжья, их таксономической принадлежности и аннотированный список 51 зарегистрированного вида из 21 семейства, 2 надотрядов. В таксономическом списке указаны еще 11 видов, обнаруженных другими исследователями (Сачкова, 2007; Сачкова и др., 2001; Шахматова, Подолецкая, 2002).

На исследуемой территории представлены в основном виды, характерные для европейско-сибирской подобласти Палеарктики. Среди отмеченных в ходе работы моллюсков мезофилов – 23, мезоксерофилов – 7, мезогигрофилов – 9, гигрофилов – 2, ксеромезофилов – 4. Основные представители малакофауны региона обитают в условиях средней влажности. Наличие на относительно небольшой территории, как влаголюбивых видов, так и толерантных к засушливым условиям, подтверждает переходное положение лесостепной зоны. Однако ввиду отсутствия здесь больших участков истинных степей, ксеромезофилы встречаются крайне редко.

Видовой состав малакокомплексов разнотипных смешанных и широколиственных лесов включает все известные для территории виды, кроме инвазионных моллюсков и предпочитающих открытые пространства – *Chondrula tridens*, *Pupilla bigranata*, *P. muscorum*, *Truncatellina cylindrica*, *T. costulata*. В то же время, некоторые из них все же встречаются на опушках и на окраинах степных лесов. Среди лесных улиток выявлены редкие виды *Macrogastra plicatula*, *Clausilia pumila sejuncta* и *Vertigo modesta*.

В травянистых фитоценозах обнаружено 29 видов. Из них часть – *Cochlicopa lubricella*, *T. cylindrica*, *T. costulata*, *Vertigo pygmaea*, *P. muscorum*, *P. bigranata*, *Vallonia excentrica*, *Ch. tridens* – характерные обитатели открытых пространств. Остальные виды здесь выживают благодаря специфичным условиям лесостепи (близости лесных фитоценозов). Среди степных моллюсков отмечены редкие виды *T. costulata*, *P. bigranata*.

### 3.2. Малакокомплексы нарушенных биотопов в городских условиях

Развитие городов и сел вносит изменения в состав и существование природных сообществ. Особенно остро это отражается на отдельных видах, которые во многих случаях снижают свою численность или вовсе исчезают. В урбанизированных биотопах Пензы и Заречного обнаружено 44 вида наземных моллюсков. Из них в собственно городских экосистемах – только 30. Шесть новых для региона видов появилось в результате антропохории: *Cepaea vindobonensis*, *Helix lucorum*, *H. pomatia*, *Limax flavus*, *L. maximus*, *Oxychilus draparnaudi*. Наибольшее видовое богатство и обилие моллюсков наблюдается в биотопах, наиболее приближенных к естественным, и/или имеющих связь с ними. В обедненных детритом биотопах (огороды, клумбы, кладбища) преобладают синантропы и растительные эврибионты. В более молодых районах (г. Заречный, р-н Арбеково в г. Пенза), видовой состав наземных мол-



люсков еще достаточно богат. Однако наблюдаются явные тенденции к его уменьшению. Малакофауна расположенных даже рядом с городами может существенно отличаться, из-за отличающейся истории их формирования (различие исходных биотопов и сообществ, условия застройки и пр.).

#### ГЛАВА 4. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ РАЗНОТИПНЫХ БИОЦЕНОЗОВ

Важным аспектом изучения экологических особенностей наземных моллюсков является анализ их биотопического распределения (Шиков, 1979, 1985; Корнюшин, 1988; Байдашников, 1985, 1992; Сачкова, 2006). Для исследования структуры малакоценозов выбраны осинники, ольшаники и дубравы в провинциях смешанных и широколиственных лесов и лесостепей Приволжской возвышенности и смешанных лесов Окско-Донской низменности в пределах Среднего Поволжья (Мордовия, Пензенская, Ульяновская и Тамбовская области). Исследованные биотопы располагаются в пределах девяти ФГР.

##### 4.1. Малакокомплексы осиновых лесов

В осинниках обнаружено 38 видов наземных моллюсков, среди которых 9 фоновых, и столько же редких. Малакоценозы разделяются на несколько групп, различающихся видовым составом. Наиболее специфично население самого остепненного Вороно-Хоперского ФГР (О), где отмечены два вида – *Chondrula tridens* и *Truncatellina cylindrica* – характерные для открытых экосистем (степей и лугов). Вторую группу образуют сообщества из участков широколиственного леса Арбеково (биотопы А<sub>1</sub>, А<sub>2</sub>) и Засурского леса (биотоп ЗЛ+Ш), где найдены виды из семейства Clausiliidae (*Cochlodina laminata* и *Bulgarica cana*), а также *Merdigera obscura* – обитатели древесных стволов, потребители растительных остатков и грибов, развивающихся на древесине. В третью группу попадают ценозы из мордовских (МЗ) и тамбовских (Т) осинников, где отмечены три вида, не обнаруженные в пензенских лесах: обитатели сырой подстилки, гнилых пней и валежника *Clausilia pumila sejuncta* и пойменных кустарников *Succinea putris*, обитатель более сухого редколесья – *Cochlicopa lubricella*. Четвертую группу формируют малакоценозы из осинников, окруженных степями (К<sub>1</sub> и К<sub>2</sub>). Здесь не встречаются формы, обычные в лесных экосистемах других районов (например, *Carychium minimum*, *C. tridentatum* и др.). Пятую группу формируют сообщества из осинников некоторых лесных ФГР – Вадо-Вышинского (З<sub>1</sub>, З<sub>2</sub>) и Засурского (СП), только в них отмечены гигрофильные виды *Pseudotrichia rubiginosa* и *Zonitoides nitidus*.

По структуре доминирующего комплекса сообщества объединяются следующим образом (рис. 2). Около половины (44.7%) всех различий обусловлено особенностями распределения доминантов *Vallonia costata* (на его долю приходится 25–40% от общей численности) в наиболее остепненных ФГР (биотопы О, К<sub>1</sub> и К<sub>2</sub>), а также *Cochlicopa lubrica* и *Columella edentula* (10–25%), которые характерны для сообществ в биотопах старовозрастных осиновых лесов в пределах лесного (З<sub>1</sub> и З<sub>2</sub>) и лесостепного (А<sub>1</sub> и А<sub>2</sub>) ФГР. Еще 20% различий отражают специфику биотопов Кунчеровской лесостепи (К<sub>2</sub>) и Арбеково (А<sub>1</sub>),

где массово (15–20%) развиваются *Vertigo pusilla*, а во втором еще и *Cochlicopa nitens* и малочислен обильный в других местообитаниях вид *Punctum pygmaeum*.

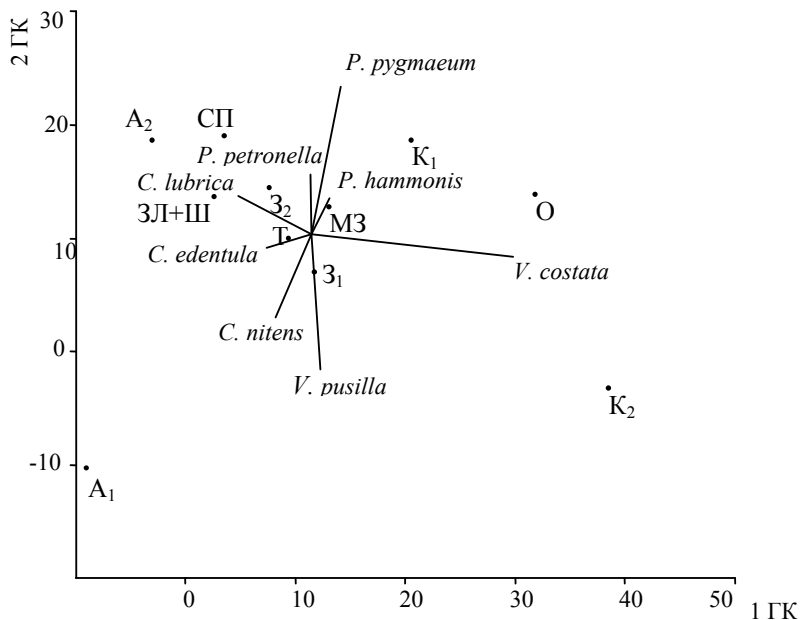


Рис. 2. Результаты ординации сообществ моллюсков из разных осинников методом главных компонент на основе относительных обилий доминирующих видов. 1 ГК – первая главная компонента объясняет 44.7% общей дисперсии видовой структуры, 2 ГК – 19.2%. Обозначение см. в тексте

Видовое разнообразие увеличивается (рис. 3) от степных и лесостепных ФГР к лесным (различия в количестве видов и индексе Шеннона между этими группами достоверны на уровне  $p < 0.05$ ). Причем тенденции изменения индекса видового разнообразия Шеннона в большей степени отражают эту зависимость, чем показатель выравнивания распределения видовых обилий (индекс Пиелу).

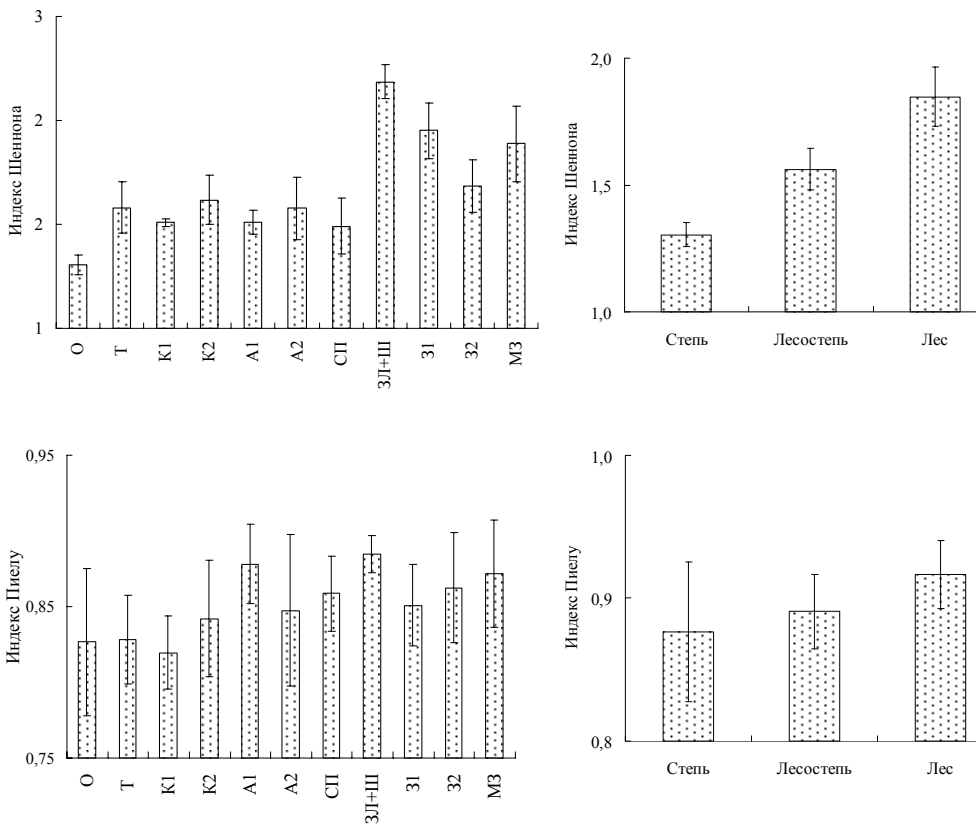


Рис. 3. Параметры видового разнообразия в сообществах наземных моллюсков из разных осинников (слева) и типов физико-географических районов (справа). Планки погрешностей – ошибка средней. Обозначение см. в тексте

Однородность индекса Пиелу, по-видимому, указывает на сходный способ (характер) распределения нишевого пространства в одном и том же типе биотопов (осинниках) независимо от их местоположения. Вместе с тем, в лесных ФГР, по всей видимости, больше объем нишевого пространства, что приводит к возрастанию здесь видового богатства и обилия. Минимальная плотность моллюсков отмечена в арбековских осинниках (биотопы А<sub>1</sub> и А<sub>2</sub>) из окрестностей г. Пензы, испытывающих мощный антропогенный пресс в последние 20 лет, в связи со строительством нового микрорайона.

#### 4.2. Малакокомплексы ольшаников

В ольшаниках обнаружено 32 вида наземных моллюсков. Более трети видов (13) фоновые. Основу преобладающего комплекса видов в отличие от малакоценозов осинников и других фитоценозов составляют влаголюбивые

виды *Zonitoides nitidus*, *Cochlicopa nitens*, *Pseudotrichia rubiginosa*, *Carychium minimum*, и эврибионты – *Perpolita hammonis*, *Cochlicopa lubrica*. Во всех биотопах преобладают гигрофильные виды, но их комбинации в разных группах сообществ отличаются.

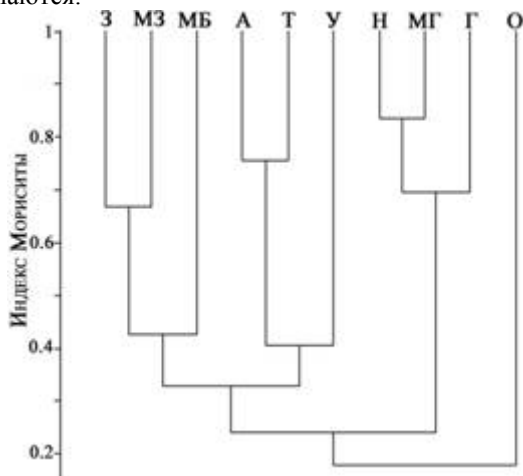


Рис. 4. Диаграмма сходства структуры сообществ наземных моллюсков из разных ольшаников. Обозначения см. в тексте

Среди сообществ моллюсков можно выделить несколько групп, различающихся по структурным показателям (рис. 4). Больше всего отличается население ольшаника степного ФГР – Островцовской лесостепи (О), в составе которого преобладают виды – *Z. nitidus*, *C. minimum*, а также нечасто встречаемые или малочисленные в других биотопах – *Vallonia costata* и *Vallonia pulchella*. Две другие группы малакоценозов характерны для ольшаников, расположенных в лесных (МЗ, З и МБ) и лесостепных (А, Т, У) ФГР. В лесных районах (МЗ и З) среди доминантов, *C. lubrica* и *P. hammonis*, а также *C. minimum* – в первом и *Z. nitidus* – во втором. Два последних вида преобладают и в пойменном лесу (МБ). В лесостепных районах (А, Т и У) общий доминирующий вид – *C. nitens*, а в первых двух и – *Z. nitidus*. Еще одна группа малакокомплексов (МГ, Г и Н) с доминантами *P. rubiginosa*, *C. lubrica* и *P. hammonis* сформирована в ольшаниках лесостепных и близко расположенном биотопе из лесного ФГР.

#### 4.3. Малакокомплексы дубрав

В дубравах обнаружено 32 вида наземных моллюсков, из них фоновых – 8. Больше всего видов (21) найдено в Шнаевской дубраве. Наиболее богатое сообщество наземных моллюсков обитает в дубравах лесных районов, где сохранились старовозрастные деревья, т. е. эти фитоценозы, а вместе с ними и малакокомплексы их населяющие, прошли более длительный сукцессионный путь развития. В малакоценозах дубрав, или парцелл дубрав пространственная

гетерогенность видового богатства и обилия ниже, чем в осинниках и ольшаниках.

По структурным параметрам малакокомплексы тамбовских дубрав (Т) отличаются от остальных (рис. 5). Здесь доминирует вид *Aegopinella minor*. По классификации С.В. Александровича (Alexandrowicz, 1987) этот вид мезофильный кальцефил. Он встречается еще в Шнаевской (Ш) дубраве, но там немногочисленный.

Малакоценозы Арбековской (А) и Присурской (П) дубрав, расположенных в черте и окрестностях г. Пензы отличаются от остальных, и между собой – у них разные доминирующие виды: эврибионтный *Fruticicola fruticum* – в первой и терпимый к широкому спектру влажности, от низкой до очень высокой *Vallonia costata* – в другой. Сообщество моллюсков Арбековской дубравы испытывает сильный антропогенный пресс. Присурская дубрава до 1979 г. ежегодно на длительное время подтоплялась, что, по-видимому, повлияло на состав малакоценоза.

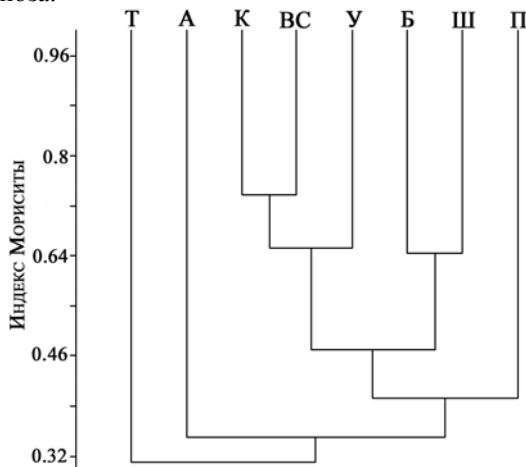


Рис. 5. Диаграмма сходства структуры сообществ наземных моллюсков из разных дубрав. Обозначение см. в тексте

В малакоценозах Шнаевской дубравы (Ш) и Верховьев Суры (ВС) три общих доминантных вида (*Punctum pygmaeum Cochlicopa lubrica, Perpolita petronella*) обычных для дубрав, что подтверждает наличие в этих фитоценозах сочетания типичного комплекса факторов. В эту группу входят сообщества гастропод, обитающих в дубравах лесостепи (К, У) и степном ландшафте (Б). Условия в этих фитоценозах самые сухие, на это показывает присутствие в Ульяновской (У) дубраве в составе доминантов, ксеромезофильного вида *Cochlicopa lubricella*. Во всех трех вышеназванных дубравах среди доминантов мезоксерофильный вид *Vitrina pellucida*, обладающий значительной толерантностью к экологическим факторам.

#### 4.4. Взаимосвязь структуры малакокомплексов с сукцессионными стадиями фитоценозов смешанного леса

Для исследования выбраны малакоценозы из разных типов растительного покрова Засурского леса, находящихся после рубок на отличающихся стадиях сукцессионного развития. Обнаружено 29 видов улиток. Установлено, что существует связь сообщества наземных моллюсков с некоторыми структурными показателями (видовое разнообразие, доминантный состав и пр.) растительного покрова Засурского леса. Выделены две значительно отличающиеся по составу и структуре группы малакоценозов. Более простые сообщества (с 1-2 доминантами, низкими видовым богатством и обилием) развиваются в антропогенно нарушенных, а потому находящихся на ранних стадиях сукцессии, березняках и сосняках. Наиболее сложные варианты сообщества (с 4-7 доминантами, богаче видовым составом и обилием) формируются в биотопах смешанного леса со значительной долей липы, осины, а также в ясеневой дубраве.

Для выяснения вопроса, какие участки смешанного леса могут быть резерватами наземных моллюсков, сравнивали количество видов и численность малакокомплексов из находящихся на разных стадиях восстановления после рубок: березняке (Б), липняке (Л), осиннике (О) и дубраве (Д). Оказалось, что самое богатое сообщество моллюсков в дубраве, оно включает почти все виды, обнаруженные в Засурском лесу (рис. 6). Поэтому на восстанавливающиеся участки именно из дубравы возможно расселение улиток.

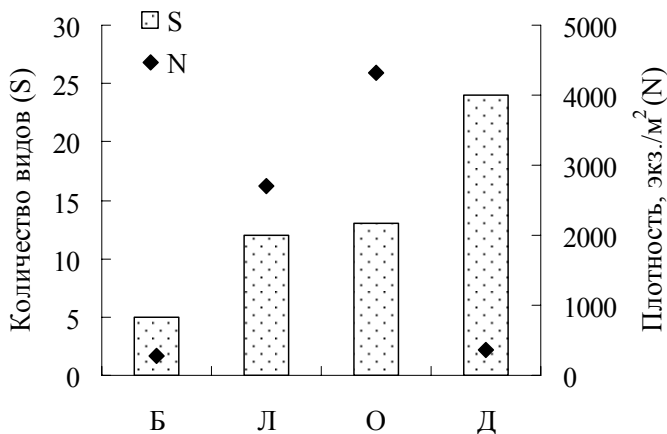


Рис. 6. Структурные параметры малакокомплексов, находящихся на разных стадиях восстановления. Обозначения см. в тексте

#### 4.5. Структура сообществ наземных моллюсков в открытых биоценозах

Выявлена зависимость видовой структуры малакоценозов от эдафического фактора. Пять сообществ моллюсков – мордовских меловых склонов (МСС, МГ), пензенских черноземных лугов (ПЛ, О) и песчаных заливных лугов (СП) в большей мере отличаются от других (табл.). В первых двух сообществах значительную долю занимает доминант *Vallonia costata*, в двух других – *Vertigo pygmaea*, и в последнем – гигрофильный *Carychium minimum*.

Таблица

Видовое сходство сообществ наземных моллюсков травянистых фитоценозов, развивающихся на разных почвах

| Название пробных площадок          | Эдафические варианты | Основные доминанты   |
|------------------------------------|----------------------|----------------------|
| Симкинские склоны – МСС            | Меловые              | <i>V. costata</i>    |
| Окрестности д. Гарт – МГ           | Меловые              | <i>V. costata</i>    |
| Островцовская лесостепь – О        | Черноземные          | <i>V. pygmaea</i>    |
| Попереченская лесостепь – ПЛ       | Черноземные          | <i>V. pygmaea</i>    |
| Светлополянские луга – СП          | Песчаные             | <i>C. minimum</i>    |
| Еланские степи – ЕС                | Песчаные             | <i>C. lubricella</i> |
| Кунчеровская степь – К             | Песчаные             | <i>C. lubricella</i> |
| Шуро-Сиран – ШС                    | Песчаные             | <i>C. lubricella</i> |
| Ульяновские луга – УЛ              | Песчаные             | <i>C. lubricella</i> |
| Ульяновские степи – УС             | Меловые              | <i>C. lubricella</i> |
| Урочище «Чердак» – Ч               | Меловые              | <i>V. pulchella</i>  |
| Субботинские склоны – СС           | Меловые              | <i>V. pulchella</i>  |
| Ульяновские Инзенские склоны – УИС | Каменисто-песчаные   | <i>V. pulchella</i>  |
| Чистые пруды – ЧП                  | Каменисто-песчаные   | <i>V. pulchella</i>  |
| Ольшанские склоны – ОС             | Каменисто-песчаные   | <i>V. pulchella</i>  |
| Жмакино – Ж                        | Солонцовые           | <i>V. pulchella</i>  |

Остальные сообщества малакокомплексов разделились на две группы. В первой объединились малакокомплексы песчаных (ЕС, К, ШС, УЛ) и меловых (УС) степей. Во всех этих сообществах моллюсков большая доля ксеромезофильного вида *Cochlicopa lubricella*. Во второй вместе оказались обитатели песчано-каменистых (ОС, УИС, ЧП) и меловых (СС, Ч) степей, а также биотопа на засоленных почвах (Ж). Во всех этих малакокомплексах высокая доля эврибионтной мезофильной улитки *Vallonia pulchella*.

Основные доминанты на меловых субстратах – *V. costata* и *V. pulchella*, реже *C. lubricella*, на черноземах – *V. pygmaea*, на песчано-каменистых – *V. pulchella*, на песчаных – *C. lubricella*. Из всего разнообразия открытых пространств наземные моллюски для жизнедеятельности предпочитают меловые степи и черноземные луга с богатым содержанием кальция.

## ГЛАВА 5. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ЛЕСОСТЕПНЫХ ГРАДИЕНТАХ

### 5.1. Наземные моллюски вдоль ландшафтного градиента (катены)

Катена представляет собой совокупность местообитаний с закономерным изменением экологических условий, обусловленных рельефом местности (Мордкович и др., 1985). В верхней части катены отсутствует привнос вещества (кроме осадков), в нижней – его вынос. Начальный элемент катены – элювиальный ландшафт, конечный – аккумулятивный (Полынов, 1956). Между ними располагаются транзитные ландшафты (Глазовская, 1964). Лесостепные катены характеризуются тем, что на одном склоне происходит смена травянистых фитоценозов на лесные. В настоящем разделе приведены результаты изучения структуры сообществ наземных моллюсков в биоценозах, сменяющих друг друга вдоль ландшафтного склона.

Исследования проводили в Островцовской лесостепи на катене, расположенной на понижающемся со 198 до 179 м над ур. моря участке юго-западной экспозиции и включающей 5 растительных ассоциаций. Остепненный луг – на плакоре (элювиальный ландшафт), терновник – на пологом, а осинник – более крутом участке склона (транзитные ландшафты). В балке (аккумулятивный ландшафт) – ольшаник и ветляник. На плакоре под мезоксерофитными лугами – типичные черноземы. Ниже, в зарослях терна – слабовыщелоченный чернозем. В верхней части крутого склона, где внутрисочвенный сток усилен из-за дренирующего воздействия оврага – чернозем оподзоленный, а ближе к основанию на более ровных площадках – чернозем луговой. В самом низу катены почвы дерново-глеевые и местами иловато-болотные.

Обнаружено 27 видов наземных моллюсков. В ольшанике найден очень редкий в Пензенской обл. и пока не отмеченный в Среднем Поволжье вид *V. modesta*. Установлены экологические преферендумы видов по влажности: из эврибионтных видов *V. costata* и *V. pulchella* предпочитают более влажные условия, а *V. pellucida* и *V. excentrica* – сухие. Максимум видового богатства улиток приходится на лесные биотопы, т.е. на аккумулятивные позиции катены (рис. 7). Численность возрастает от второй транзитной позиции (осинника) к обоим краям катены (остепленному лугу и терновнику, с одной стороны, ольшанику и ветлянику – с другой). Пространственная гетерогенность структуры сообщества, обилия и видового богатства максимальна в осиннике и понижается как вверх, так и вниз по склону. Пространственная вариабельность видового разнообразия постепенно снижается вниз по катене.

### 5.2. Градиент «остепненный луг – вишарник – терновник – черемушник»

Сообщество моллюсков анализировали в мае (м) 2006 г., а также в мае, июле (и) и октябре (о) 2007 г. В центральной части заповедника по 3 пробы взяты на трансекте в наземной разнотравной ассоциации (Л), в опушечном фитоценозе (В), в низкорослых лесных фитоценозах жестеро-терновнике (Т) и черемушнике (Ч) редкотравных. Расстояние между площадками не более 100 м.



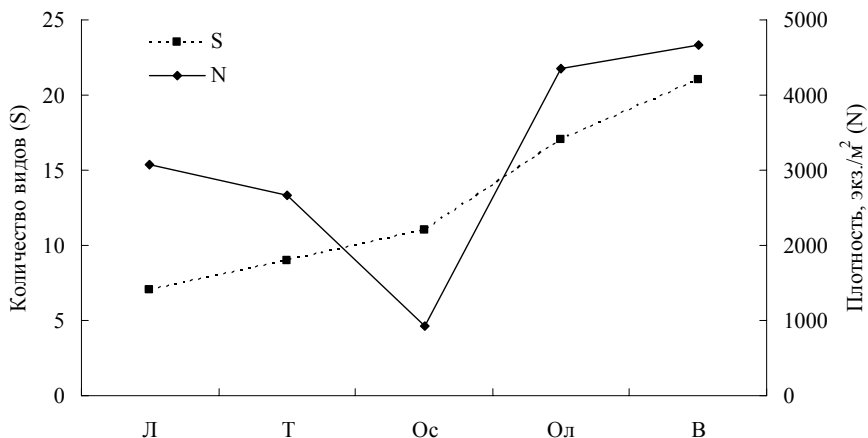


Рис. 7. Изменение количества видов (S) и плотности, экз./м<sup>2</sup> (N) наземных моллюсков вдоль катены (Л – луг, Т – терновник, Ос – осинник, Ол – ольшаник, В – ветляник).

Обнаружено 14 видов улиток. С увеличением увлажненности растет видовое богатство (10 в травянистых фитоценозах и 14 в лесных). На лугу и в вишарнике доминируют улитки *C. lubricella*, *V. pulchella*, *V. pygmaea*. В лесных биотопах, с более стабильными условиями формируется доминантный комплекс из видов (*V. costata*, *T. cylindrica*, *P. pygmaeum*), населяющих как лесные, так и открытые биотопы. Весной в следующие друг за другом годы, количество видов выше в терновнике, а численность на лугу (рис. 8). В течение вегетационного сезона количество видов всегда выше в лесных биотопах, а численность, весной выше на лугу, летом – в вишарнике и терновнике, а осенью – в терновнике и черемушнике, т. е. часть улиток перемещается к осени в лесные фитоценозы, а также возвращается на луг.

### 5.3. Градиент «остепненные луга – кустарниковые опушки – леса»

Более масштабное исследование проведено на условной трансекте, включающей три лугово-степных – два разных участка луговых степей и один остепненный луг (Луг), три опушечных степных кустарниковых – миндальник, вишарник, молодой терновник (Опушка) и три лесных фитоценоза – низкорослые старый терновник и черемушник, а также высокорослый осинник (Лес).

Несмотря на большой охват территории обследования, обнаружены те же 14 видов, что и при мелкомасштабном исследовании. На плакоре лесостепи средние значения количества видов закономерно увеличиваются в лесных биотопах, а численность – в опушечных биотопах. Иными словами, с увеличением увлажненности и стабильности условий обитания видовое богатство растет, а для увеличения численности необходим такой фактор, как пища, который более благоприятен в опушечных фитоценозах.

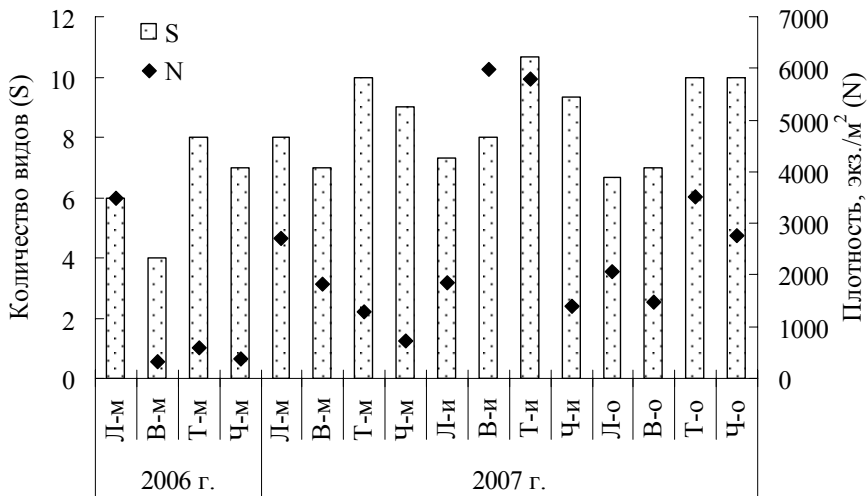


Рис. 8. Динамика количества видов (S) и плотности, экз./м<sup>2</sup> (N) моллюсков в различных фитоценозах (луг, вишарник, терновник, черемушник), в мае 2006 г. и за вегетационный сезон 2007 г. Обозначения см. в тексте

В пределах лесостепи сформированы три варианта сообществ, соответствующие крайним фитоценозам в лесостепном градиенте (луговым степям и лесным), а также экотонным (опушечным). Основные доминанты в степных и опушечных условиях *V. pygmaea* и *V. pulchella*, а в лесных – *V. costata*, *T. cylindrica*, *P. pygmaeum*. На всей территории лесостепи многочислен ксеро-мезофильный вид *C. lubricella* (рис. 9).

#### 5.4. Градиент «луговая степь – опушка – лес»

В Кунчеровской лесостепи исследовали сообщество моллюсков вдоль трансекты, включающей луговую степь (Л. степь), опушку (Опушка), и разные участки леса (Лес). Обнаружено 17 видов моллюсков. При ординации сообществ моллюсков из разных фитоценозов выделяются три варианта с доминантами: в луговой степи – *C. lubricella*, *V. pulchella*, на опушке – *P. pygmaeum*, *V. costata*, и в лесных биотопах – *P. pygmaeum*, *V. costata*, *P. petronella* (рис. 10).

С увеличением влажности растет видовое богатство (от 2-5 видов в луговой степи до 11 в лесных биотопах). В то же время численность в них примерно одинакова. Самый бедный и малочисленный – малакоценоз опушки. Этот биотоп представляет резкую зону перехода от степи к лесу. Здесь, в маргинальных условиях, испытывают угнетение как обитатели очень бедного степного сообщества моллюсков, так и лесных.

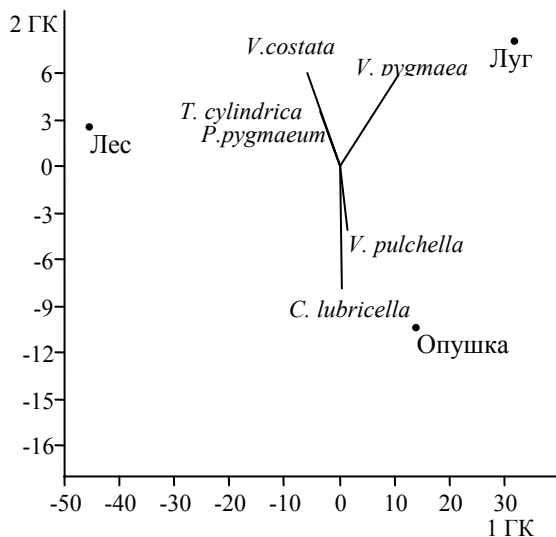


Рис. 9. Результаты ординации сообществ наземных моллюсков методом главных компонент. 1 ГК – первая главная компонента объясняет 94.8% дисперсии видовой структуры, 2 ГК – 5.2%. Обозначения см. в тексте

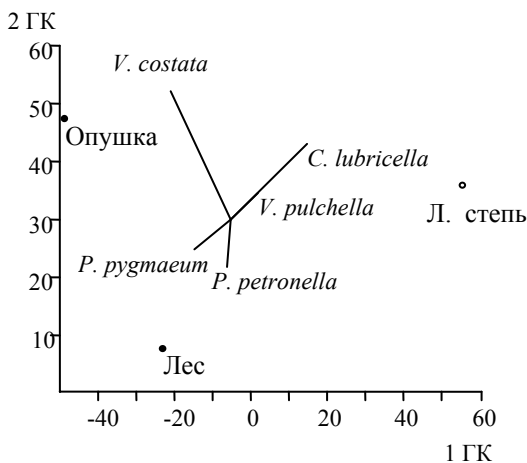


Рис. 10. Результаты ординации сообществ наземных моллюсков методом главных компонент. 1 ГК – первая главная компонента объясняет 87% дисперсии видовой структуры, 2 ГК – 12%. Обозначения см. в тексте

## ВЫВОДЫ

1. В лесостепи Правобережного Поволжья обнаружен 51 вид наземных моллюсков из 21 семейства, 2 надотрядов. Выявлены редкие виды: лесные – *Macrogastra plicatula*, *Clausilia pumila sejuncta* и степные – *Truncatellina costulata*, *Pupilla bigranata*. Малакокомплексы смешанных и широколиственных лесов включают в себя все известные для территории виды, кроме инвазионных моллюсков и характерных для открытых пространств: *Chondrula tridens*, *Pupilla muscorum*, *P. bigranata*, *Truncatellina costulata*, *T. cylindrica*. Последние изредка встречаются на опушках и окраинах степных лесов. В травянистых фитоценозах помимо обитателей открытых пространств, отмечены виды-эврибионты толерантные к разной инсоляции, а также ряд лесных видов, выживающих благодаря переходным условиям лесостепи.

2. В городах Пенза и Заречный обнаружено 44 вида наземных моллюсков, из которых в собственно городских экосистемах – только 30. Шесть новых видов появилось в результате антропохории. В обедненных детритом биотопах преобладают синантропы и растительноядные эврибионты. По мере развития инфраструктуры города, усиления строительства наблюдается снижение плотности моллюсков и выпадение большинства аборигенов этих территорий.

3. По видовому составу и структуре выделяются малакоценозы, соответствующие: а) старым дубравам и осинникам в относительно крупных лесных массивах; б) остепненным дубравам, из лесостепных территорий, и небольшим осиновым «кустам», окруженным степями; в) пригородным дубравам, испытывающим определенный уровень антропогенной нагрузки, а также крупным лесным массивам, где осинники представляют собой переходную стадию в сукцессионных системах. Малакокомплексы ольшаников, будучи специфичными сообществами, от осинников и дубрав отличаются комплексом доминантов.

4. В травянистых фитоценозах обнаружено 29 видов моллюсков. Фоновые виды *Vertigo pygmaea*, *Cochlicopa lubricella*, *Vallonia costata*, *V. pulchella* входят в комплекс основных доминантов: на меловых субстратах – *V. costata* и *V. pulchella*, реже *C. lubricella*, на черноземах – *V. pygmaea*, на песчано-каменистых – *V. pulchella*, на песчаных – *C. lubricella*. Из-за близости к небольшим по площади степным участкам лесных массивов, большинство доминантов эврибионтные виды. Из всех открытых пространств наземные моллюски предпочитают меловые степи и черноземные луга с богатым содержанием кальция.

5. Вдоль лесостепных катен малакоценозы изменяются в соответствии со сменами фитоценозов, типов почв и уровня увлажненности. На верхних позициях катены (лугах и кустарниковых опушках) беднее видовой состав, ниже обилие и пространственная гетерогенность, ярче выражено доминирование. Доминантные моллюски специализированные, умеющие лучше использовать кальций из почвы, пищи и пр. На нижних позициях катены (лесные фитоценозы) гетерогенность выше, больше видов находит для себя оптимальные условия, плотность отдельных видов распределена более равномерно.

6. В пределах различных вариантов лесостепных градиентов формируются три варианта сообществ. В Островцовской лесостепи они соответствуют крайним фитоценозам (луговым степям и лесным), а также экотонным (опушечным). Основные доминанты в степных и опушечных условиях *Vertigo pygmaea* и *Vallonia pulchella*, а в лесных – *Vallonia costata*, *Punctum pygmaeum*, *Truncatellina cylindrica*. В Кунчеровской лесостепи в луговой степи доминируют *V. pulchella*, *C. lubricella*, на опушке преобладают *V. costata*, *P. pygmaeum*, а в лесных биотопах – *V. costata*, *P. pygmaeum*, *Perpolita petronella*.

7. В березняках и сосняках Засурского леса, находящихся на ранних стадиях сукцессии, развиваются простые по структуре малакокомплексы. В фитоценозах на более поздних стадиях восстановления (со значительной долей липы, осины) формируются более сложные варианты сообщества улиток (с 4-7 доминантами, богатым обилием или видовым составом). В ясеневой дубраве, находящейся ближе к климаксному состоянию, малакокомплексы наиболее богаты и могут быть резерватами наземных моллюсков восстанавливающегося леса.

8. В кустарниковой лесостепи в течение сезона количество видов моллюсков всегда выше в лесных биотопах, а плотность меняется, отражая их миграции: весной – выше на лугу, летом – в вишарнике и терновнике, а осенью – в терновнике и черемушнике. В результате часть сообщества улиток летом перемещается в кустарниковую опушку, избегая влияния низкой увлажненности, а к осени – в лесные фитоценозы и возвращается на луг.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

\* - публикации в печатном издании перечня ВАК РФ

1. Безина (Булавкина) О.В. Наземные моллюски Пензенской области // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского, 2006. № 2 (4). С.13-14.

2. Безина (Булавкина) О.В. Материалы по фауне наземных раковинных моллюсков Пензенской области (часть I) // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского, 2007. № 3 (7). С. 263-267.

3. Безина (Булавкина) О.В.Стойко Т.Г. Наземные моллюски зоны защитных мероприятий объекта по уничтожению химического оружия // Мониторинг природных экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия / Сб. статей под ред. А.И. Иванова. Пенза: ПГСХА, 2007.Ч. 1. С. 19-25.

4. Безина (Булавкина) О. В., Стойко Т.Г. Дополнения к фауне наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) Среднего Поволжья (Пензенская область) // Поволжский экологический журнал, 2007. № 3. С. 245-249.

5. Стойко Т.Г., Безина (Булавкина) О.В. Особливості малакофауни лісостепового заповідника в Середньому Поволжжі // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття Матер. міжн. наук. конф., присвяченої 50-річчю функціонування високогірного біологічного ста-

ціонару «Пожижевська» (Львів-Пожижевська, 23-27 вересня 2008 р.). Львів: ТзОВ «Простір – М», 2008. С. 392-393.

6. Стойко Т.Г., Безина (Булавкина) О.В. Матеріали по фауні наземних моллюсков Пензенської області (частина II) // Известия ПГПУ ім. В.Г. Бєлінського, 2008. № 10 (14). С. 66-71.

7. \* Стойко Т.Г., Безина (Булавкина) О.В., Мазей Ю.А. Особенности пространственного распределения наземных раковинных моллюсков Засурского леса (Среднее Поволжье, Пензенская область) // Поволжский экологический журнал, 2008. № 2. С. 126-135.

8. Безина (Булавкина) О.В., Стойко Т.Г. Наземные раковинные моллюски охраняемых территорий Пензенской области // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Матер. междунауч. конф., посвященная 135-летию со дня рождения им. И.И. Спрыгина. Часть II. Пенза: ПГПУ, 2008. С. 186-189.

9. Безина (Булавкина) О.В., Стойко Т.Г. 2008. Малакофауна городов Пензы и Заречного (Среднее Поволжье, лесостепная зона) // Живые объекты в условиях антропогенного пресса. Матер. научн.-практической экологической конф. Белгород: БелГУ. С. 34-35.

10. Безина (Булавкина) О.В., Стойко Т.Г. Есть ли экотон в сообществе наземных моллюсков лесостепного заповедника? // Проблемы изучения крайних структур биоценозов. Матер. 2-й Всерос. научн. конференции. Саратов: СГУ, 2008. С. 134-138.

11. Мазей Ю.А., Стойко Т.Г., Швеевкова Ю.Б., Ембулаева Е.А. Безина (Булавкина) О.В. Есаулов А.С. Структура сообщества почвенной фауны в лесостепи: эффект масштаба // Проблемы почвенной зоологии. Матер. XV Всерос. совещ. по почвенной зоологии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 202-203.

12. Стойко Т.Г., Безина (Булавкина) О.В. Фауна и структура сообществ наземных раковинных моллюсков в разнотипных фитоценозах лесостепи // Проблемы почвенной зоологии. Матер. XV Всерос. совещ. по почвенной зоологии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 92-93.

13. Безина (Булавкина) О.В., Стойко Т.Г. Наземная малакофауна (Gastropoda, Pulmonata) национального парка Мордовии «Смольный» // Научные труды национального парка «Смольный». Саранск-Смольный: ООО Референт, 2008. Вып. 1. С. 33-35.

14. Безина (Булавкина) О.В., Стойко Т.Г. Новые виды наземных моллюсков, предлагаемые к внесению в Красную книгу Пензенской области // Состояние редких видов животных Пензенской области. Материалы ведения Красной книги Пензенской области. Пенза: «Т-сервис», 2008. С. 4-6.

15. Безина (Булавкина) О.В., Стойко Т.Г. Малакофауна городов Пензы и Заречного (Среднее Поволжье, лесостепная зона) // Научные ведомости Белгородского Государственного университета. Естественные науки, 2009. № 3 (58). Вып. 8. С. 47-53.

16. Безина (Булавкина) О.В., Стойко Т.Г. Наземные моллюски заповедника «Воронинский» // Труды государственного природного заповедника «Воронинский». Тамбов: Изд-во Першина Р.В., 2009. Т. 1. С. 157-168.

17. Безина (Булавкина) О.В., Стойко Т.Г. К фауне наземных моллюсков степных и луговых биоценозов лесостепной зоны Приволжской возвышенности // Степи Северной Евразии: Матер. V межд. симп. Оренбург: ИС УрО РАН, 2009. С. 179–181.

18. Безина (Булавкина) О.В., Стойко Т.Г. Зависимость богатства малакоценозов Кунчеровской лесостепи от почвенного покрова // Биогеография почв. Тез. докл. II Всерос. конф., посв. 70-летию со дня рождения Д.А. Криволицкого. М.: МГУ, 2009. С. 14.

19. \* Стойко Т.Г., Безина (Булавкина) О.В., Мазей Ю.А. Структура сообществ наземных раковинных моллюсков в лесостепной катене // Зоологический журнал, 2009. Т. 88. № 10. С. 1155-1162.

20. \* Стойко Т.Г., Безина (Булавкина) О.В., Мазей Ю.А. Наземные раковинные моллюски Островцовской лесостепи (Среднее Поволжье) // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический, 2009. Т.114. № 3. С. 39–43.

21. Стойко Т.Г., Безина (Булавкина) О.В. Определитель наземных моллюсков лесостепи Правобережного Поволжья. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 96 с. + 17 цв. таблиц.

22. \* Стойко Т.Г. Безина (Булавкина) О.В., Мазей Ю.А. Сообщества наземных моллюсков в осиновых лесах правобережья Среднего Поволжья // Зоологический журнал, 2010. Т. 89. № 5. С. 519-527.

**Благодарности.** Выражаю глубокую признательность Г.Р. Дюковой, Л.А. Новиковой, А.А. Чистяковой, Ю.А. Мазею за консультации и ценные замечания по ходу работы, А.Б. Ручину за организацию исследований в Республике Мордовия, а также своему научному руководителю Т.Г. Стойко за постоянную поддержку и помощь.

Подписано в печать 5.10. 2010 Формат 60x84/16.  
Бумага писчая белая. Печать трафаретная. Объем 1,5 п.л.  
Тираж 120 экз. Заказ № 12/09

Отпечатано в типографии ИП Тугушева С.Ю.  
440600, г. Пенза, ул. Московская, 74, ком. № 220.  
Тел.: (8412) 56-37-16