

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Пензенский государственный университет»

На правах рукописи

КОМАРОВА Екатерина Валентиновна

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ
НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *CHONDRULA TRIDENS* (Müller, 1774)
В ЛЕСОСТЕПИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ**

Специальность 03.02.08 – экология (биологические науки)

диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Стойко Тамара Григорьевна

Пенза – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Экология и распространение наземного моллюска <i>Ch. tridens</i> в пределах ареала (обзор литературы)	8
Глава 2. Материал и методы	21
2.1. Физико-географическая характеристика Приволжской возвышенности	21
2.2. Материал и методы	34
Глава 3. Распространение вида <i>Ch. tridens</i> и структура малакоценозов открытых биотопов лесостепи Приволжской возвышенности	45
3.1. Распространение <i>Ch. tridens</i>	45
3.2. Структура сообществ наземных моллюсков	58
3.2.1. Структура малакоценозов разных биотопов	58
3.2.2. Наземные моллюски меловых склонов западной части Приволжской возвышенности (Республика Мордовия и Пензенская обл.), как индикаторы состояния ландшафта	66
3.2.3. Сообщества наземных моллюсков в Попереченской степи (2013 г.)	75
3.2.4. Локальные малакоценозы двух поселений <i>Ch. tridens</i> с разной антропогенной нагрузкой биотопов	81
Глава 4. Внутрипопуляционная изменчивость морфологии раковин <i>Ch. tridens</i>	87
4.1. Изменчивость раковины микропопуляций вида в разных биотопах Приволжской возвышенности и в локальных (Ухтинская степь)	87
4.2. Изменчивость раковины <i>Ch. tridens</i> в Жигулевских горах	105
4.3. Параметры раковины вида из горных и равнинных микропопуляций	114
Глава 5. Генетическая изменчивость <i>Ch. tridens</i> на основании анализа полиморфизма ДНК	125
5.1. Генетическая изменчивость микропопуляций <i>Ch. tridens</i> в четырех, отличающихся степенью антропогенного влияния, биотопах (по результатам ISSR–анализа)	125
5.2. Генетическая структура ареала <i>Ch. tridens</i> в правобережных районах Поволжья по данным анализа ядерной ДНК	130
Выводы	137
Список литературы	139

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность

Изменчивость – одно из фундаментальных свойств живого. Она проявляется на всех уровнях организации живой материи и выступает ключевым понятием в генетике, экологии, систематике, эволюционной теории (Майр, 1968, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Разнокачественность особей как результат изменчивости обуславливает популяционную устойчивость и пластичность, определяющих основную роль в поддержании гомеостаза популяций при флуктуациях параметров среды. С практической точки зрения определение роли внутривидовой морфологической изменчивости в освоении видом различных сред обитания «содействует познанию путей приспособления вида к изменяющимся условиям среды (в пространстве и во времени)» (Шварц, 1963), открывает возможности и для прикладных экологических исследований. Еще большие возможности открывает комплексный анализ экологических, морфологических и генетических характеристик популяций (Яблоков, 1987; Васильев, 1996).

В ходе изучения наземных моллюсков выявлены некоторые тенденции в их изменчивости (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1978; Хохуткин, 1997). Для подтверждения и уточнения полученных выводов необходим анализ структуры изменчивости морфологических признаков с экологических позиций в разных географических точках и регионах (Хохуткин, 1997). В оценке изменчивости вида при антропогенном воздействии на природные популяции наземных моллюсков актуален морфогенетический подход (Снегин, 2002, 2009). Популярным направлением исследований изменчивости этой группы животных также является изучение взаимодействия процессов и механизмов разных уровней, протекающих в разных пространственно-временных масштабах (Крамаренко, 2014).

В связи с вышесказанным специальное исследование требует наземный моллюск *Chondrula tridens* (Müller, 1774), испытывающий значительное раздробление на отдельные популяции в связи с усилением антропогенной фрагментации степных биотопов. Изменчивость вида касается не только размеров

и формы раковины, но и особенностей развития устьевой арматуры (Матекин, 1950; Шилейко, 1984). Ряд исследований в Западной Европе, Украине, России посвящено анализу морфологической изменчивости раковины, молекулярно-генетическим особенностям, истории формирования и динамики пространственного распределения вида, как в прошлом, так и в настоящем (Clessin, 1879, 1887; Крамаренко, Сверлова, 2003, 2006; Снегин, 2011, 2013; Снегин, Гребенников, 2011 и др.). При этом распространение и все формы изменчивости вида на Приволжской возвышенности, до сих пор остаются не изученными, что не позволяет составить полную картину процесса его внутривидовой дифференциации вида.

Цель работы

Изучение распространения и экологии моллюска *Chondrula tridens*, молекулярно-генетических особенностей популяций вида в пределах лесостепной части Приволжской возвышенности и закономерностей изменений морфологических параметров раковины в зависимости от географии местообитания и экологических факторов микробиотопа.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Изучить распространение наземного моллюска *Chondrula tridens* (Müller, 1774) в лесостепи Приволжской возвышенности.
2. Рассмотреть видовой состав, плотность и другие структурные параметры малакоценозов из типичных для *Chondrula tridens* (Müller, 1774) биотопов.
3. Выявить распределение сообществ наземных моллюсков, в составе которых *Chondrula tridens* (Müller, 1774), на участках с разной степенью антропогенного нарушения.
4. Проанализировать внутривидовую изменчивость морфологии раковин *Chondrula tridens* (Müller, 1774) и выявить факторы ее определяющие.
5. Оценить генетическую изменчивость в различных популяциях *Chondrula tridens* (Müller, 1774) на основании анализа полиморфизма ДНК с помощью различных маркеров.

Научная новизна и теоретическая значимость работы

Получены оригинальные данные по фауне и структуре сообществ наземных моллюсков открытых пространств лесостепи Приволжской возвышенности (Пензенская, Ульяновская, Саратовская области, Республики Мордовия). Изучена морфогенетическая изменчивость степного ксерофильного вида наземных моллюсков *Ch. tridens*. Указанный вид обитает в обширном ареале и подвержен значительному антропогенному влиянию в связи с освоением степных экосистем. Выполненное автором комплексное исследование малакоценозов и внутривидовой структуры отдельного вида определяет методический подход для аналогичных исследований. Полученные материалы имеют определенное значение для понимания внутривидовых адаптационных процессов и 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 организаций при оценке состояния сообществ животных открытых пространств, в организации многолетнего биомониторинга, составления кадастров животных 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 педагогическом институте при подготовке бакалавров по направлению 06.03.01 «Биология» (профиль подготовки «Биоэкология»). Материалы включены в Летопись Природы заповедника «Приволжская лесостепь» (Пензенская обл.), Хвалынского национального парка, а также учтены при подготовке второго издания Красной книги Пензенской области и Республики Мордовия. Коллекционный материал малакофауны используется в исследовательской работе бакалавров ПГУ и учащихся школ.

Апробация

Материалы работы представлены на: конференции молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН «Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее)» (Екатеринбург, 2009); Всероссийской научной конференции «Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны. Государственный военно-исторический и природный музей заповедник «Куликово поле» (Тула, 2011); 61-ой научной студенческой конференции (Пенза, 2012); IV Международной научно-практической конференции: «Моллюски: результаты, проблемы и перспективы исследований» (Житомир, 2012); XII и XIII Международных научно-практических экологических конференциях (Белгород, 2012; 2014); V Всероссийской конференции «Горные экосистемы и их компоненты» (Майкоп, 2014); VII Международном симпозиуме «Степи Северной Евразии» (Оренбург, 2015); заседаниях кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 14 печатных работ, 6 из которых в изданиях Перечня ВАК РФ.

Декларация личного участия автора

Автором в период 2010–2014 гг. выполнены полевые работы, проведены камеральная обработка и определение моллюсков, оформлены коллекции и базы данных, произведен количественный анализ структуры сообществ, составлены аналитическая и обобщающая части исследования. В совместных публикациях вклад соискателя составил 80%. В диссертации использованы геоботанические данные, полученные сотрудниками кафедры ботаники д.б.н. Л.А. Новиковой и к.б.н. А.А. Чистяковой. В процессе математической и статистической обработки материалов получали консультации д.б.н. Д.Г. Смирнова, а генетический анализ осуществляли с консультацией д.б.н. С.В. Титова.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Микропопуляции *Ch. tridens* на территории Приволжской возвышенности населяют различные естественные биотопы, сохранившиеся после активного использования человеком лесостепных биогеоценозов в процессе сельскохозяйственной деятельности. Основным лимитирующим фактором распространения хондрулы в таких биотопах является сукцессионное их зарастание древесной растительностью.

2. Внутрипопуляционная изменчивость морфологии раковины *Ch. tridens* на Приволжской возвышенности зависит от абиотических и антропогенных факторов, а также от истории формирования микропопуляций.

3. В популяциях, обитающих в биотопах с долговременной повышенной увлажненностью, отмечается бóльшая редукция зубов устья раковины улитки.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 157 страницах текста. Работа состоит из введения, пяти глав, выводов. Список литературы содержит 180 источников, в том числе 32 на иностранных языках. Работа проиллюстрирована 41 рисунком, 15 таблицами и 48 фотографиями.

ГЛАВА 1. ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *CHONDRULA TRIDENS* В ПРЕДЕЛАХ АРЕАЛА (обзор литературы)

Наземный моллюск *Chondrula tridens* – европейский степной вид (Лихарев, Раммельмейер, 1952). Его относят к подгруппе «ксерофильных видов центральной и юго-восточной Европы». Иногда он встречается в лесах, но, по всей видимости, первичными для него являются сухие безлесные биотопы. Вся организация хондрулы приспособлена для жизни в засушливых условиях: толстая раковина, зубы, прикрывающие устье и помогающие улитке выдавливать слизь при быстром изменении внешних условий. П. В. Матекин (1950) экспериментально доказал, что при быстром повышении температуры среды животное прячется в раковину, начинает интенсивно тереться ногой об устьевые зубы и несколько раз то прячет, то выставляет часть ноги. В результате этих действий в устье скапливается большое количество выжатой из желез ноги слизи, которая, подсыхая, образует плотную пленку, закупоривающую устье. Функция зубов сводится к дополнительному сдавливанию ноги, богатой слизистыми железами, а в конечном итоге помогает быстрому образованию пленки, весь процесс длится не более 20–40 секунд. Следовательно, устьевые зубы нужно рассматривать как морфофизиологические приспособления, позволяющие виду существовать в местообитаниях, где резкие колебания температуры и относительной влажности вполне возможны (Матекин, 1950). Есть сведения, что в засушливое время в степных и полупустынных участках, хондрула закапывается в почву (Шилейко, Рымжанов, 2013).

Ареал вида *Ch. tridens* занимает обширную территорию. Так, от юго-западных районов Франции и Балеарских островов он идет на восток до северо-западного Ирана и далее до Урала через Крым, Кавказ и запад Казахстана (Сахарнова, 1984). По атлантическому берегу доходит до Нидерландов. Распространение вида на восток примерно совпадает с северной границей степной зоны, в особенности в центре и на востоке ареала (Шилейко, Рымжанов, 2013).

Биотопическая приуроченность в разных частях ареала представляет большой интерес. Она позволяет составить ясное представление об экологии вида. Биоприуроченность служит замечательным примером к вопросам о поведении и морфологическим особенностям вида внутри ареала – а это уже проблема биогеографии и истории формирования ландшафтов.

В Западной Европе *Ch. tridens* обитает, как в открытых, так и лесных биотопах. Так, в Чешской и Словацкой республиках в долине реки Морава вид встречается не только на территории степей, но и в пределах широколиственных сухих лесов с преобладанием дуба (Vasatko, 2007; Steffek, 1997).

На территории Болгарии, в 200 км к востоку от Софии, в Верхней Фракийской долине *Ch. tridens* распространена очень широко. Она обнаружена на пастбищах, городских клумбах в центре и на окраине городов, городских и загородных лесонасаждениях (среди плюща). На территории Южной Болгарии вид обитает у подножья горы Средна. Все участки занятые ею отличаются высокой антропогенной нагрузкой и низкой степенью увлажнения (Georgiev, 2008; Georgiev, Stoycheva, 2009).

В Венгрии в западной части Вилани *Ch. tridens* обитает на территории степи с одиночными деревьями (*Quercus* и *Fraxinus*). При этом на территории настоящих степей, граничащих с предыдущим местом обитания, улитка не обнаружена (Peter, 2000). В административном округе (медье) Шомод на юго-западе Венгрии улитка обитает в лесном массиве в окрестностях г. Сомодживар, Карад и Озтопан (Klein, 1992).

В Южной Трансильвании (Румыния) *Ch. tridens* обнаружена на территории вторичных лугов (развивающихся на местах вырубок леса). Эти участки небольшие по площади и окружены лесом. Здесь формируются засушливые условия, неблагоприятные для большинства видов улиток. Хондрула же входит в комплекс доминирующих видов (Gheosa, 2012).

В Европейской России северная граница распространения примерно совпадает с южной границей подзоны хвойно-широколиственных лесов. Самая северная находка отмечена в долине р. Оки Серпуховского р-на (Малевич,

Старобогатов, 1958). На востоке вид обитает в Среднем Предуралье, в горной части Южного Урала (Хохуткин, 1961) и на Среднем Горном Урале. Несколько местообитаний на Среднем Урале находятся на границе лесной и лесостепной зон (Гребенников, 1999; Хохуткин и др., 2003). Общепринято мнение, что *Ch. tridens* не переходит из Европы через Урал в Сибирь. В то же время, пустые раковины обнаружены к востоку от современного ареала, поэтому уральские исследователи допускают его движение на восток (Хохуткин, 1961).

На граничащих с Россией территориях вид *Ch. tridens* распространен также широко (Увалиева, 1990; Шилейко, Рымжанов, 2013; Сверлова, 2006). На территории Украины он отмечен не только в степной зоне и Крыму (Кантор, Сысоев, 2005). Хондрула встречается в ксеротермных биотопах лесостепной (Крамаренко, Сверлова, 2003; Сверлова, 2004 и др.) и даже лесной (Байдашников, 1992) зон. В Украинских Карпатах спорадически встречается в условиях редколесий и антропогенных безлесных территорий (Байдашников, 1988), а также в равнинной части Закарпатской области (Здун, 1960).

В Приуральско-Тургайской провинции Казахстана вид проникает на юг в соседнюю, полупустынную зону, но не дальше Прикаспийской низменности (Увалиева, 1990).

Таким образом, ареал хондрулы трехзубой занимает лесостепную, степную и полупустынную зоны Европейской части (Лихарев, Раммельмейер, 1952), а также заходит в лесную (Байдашников, 1992 и др.).

Особенности биотопического предпочтения *Ch. tridens* зависят от природных условий региона. В Рязанской области вид обычен в остепненных районах (Танюшкин и др., 1999). На Среднерусской возвышенности (Тульская, Липецкая, Орловская, Курская, Белгородская и Воронежская обл.) вид населяет самые разные биотопы. Он отмечен по берегам рек, ручьев, прудов, на склонах облесенных и необлесенных балок, оврагов, кладбищах, окраинах садов и смешанных лесов. Предпочитает известняковые обнажения с крупными, средними и мелкими камнями и осыпями. В осыпях встречается, на камнях и под камнями, в подстилке, на траве, в прикорневой части растений и на земле.

Плотность популяций достигает 37 экз./ м². В лесостепи его можно обнаружить в средней части известняковых склонов. В степной зоне моллюски обитают преимущественно на склонах, покрытых ковыльно-типчаковой растительностью, на меловых осыпях, поросших редким кустарником (Николаев, 1973; Маматкулов, 2001). Хондрула трехзубая на обнажениях мела на юге лесостепной зоны Среднерусской возвышенности служит одним из индикаторов реликтовых ценозов (Снегин, 2002).

В Правобережном Среднем Поволжье улитка *Ch. tridens* отмечена в Пензенской, Ульяновской и Самарской областях. В Пензенской области вид найден на охраняемых степных и луговых участках, а также со значительным антропогенным воздействием недалеко от г. Пензы (Булавкина, Стойко, 2008). В Ульяновской обл. улитка отмечена в меловых и других степях, г. Ульяновске (Сачкова и др., 2001).

На территории Самарской области в пределах Самарской Луки вид найден в Шелехметском лесничестве и на склонах Жигулевских гор (Мельниченко 1936; Сачкова, 2007, 2009а). В пределах лесничества, в более низкой южной части Самарской Луки, расположено урочище выровненной поймы основного уровня с аллювиальными темноцветными среднесуглинистыми почвами под сухими краткопоемными липово-кленовыми дубравами. В лесной подстилке и почве хондрула обнаружена вместе с моллюсками, характерными для лиственных и смешанных лесов, и лугово-степных фитоценозов (Сачкова, 2009б).

В Левобережье (Самарское Заволжье) улитка обитает на территории Низменного Заволжья в пределах лесного массива, вытянувшегося вдоль р. Волга и Высокого Заволжья в различных биотопах Сокольных гор являющихся естественным продолжением Жигулевской возвышенности (Сачкова, 2009).

Наиболее благоприятны для моллюсков влажные биотопы широколиственных лесов, произрастающих в балках и оврагах (Школьный, Ломовой, Холодный овраг, Сухая Брусяна, распадок между Малой и Большой Бахилловыми горами), в пределах Жигулей и, частично, Шелехметского лесничества. Эти овраги с узким карстующимся днищем и крутыми

полузадернованными склонами, где на делювиальных суглинках формируются слаборазвитые бурые почвы под влажными и свежими кленово-липовыми дубравами. Основные древесные породы – клен, липа, вяз, дуб. Выше по склону встречается береза. Травостой слабо развит (копытень, подмаренник пахучий). На склонах создаются условия для мезофильных, а в устье – для термофильных видов моллюсков. У подножия Жигулевских гор на щебнистых осыпях резко выделяются степные участки, часто с сосновыми насаждениями, граничащими с остепнёнными кустарниковыми дубовыми субориями. Климат открытых участков по склонам гор, известных под сборным названием «каменистые степи», в сочетании с крайне слабым развитием почвенного покрова и острым дефицитом влаги можно охарактеризовать как сильно аридный. Во флоре преобладают кальцефильные виды, устойчивые к интенсивному освещению, с сильно развитой корневой системой. В достаточно широком наборе биотопов каменистой степи (в горах Змеиная, Большая Бахилова и Малая Бахилова) собрано 11 видов, в том числе и хондрула (Сачкова, 2009б).

В лесостепном Заволжье, вид *Ch. tridens* является фоновым (Сачкова, 2009б). Малакоценозы исследованы в биотопах, различающихся по почвенному, растительному покрову, микроклиматическим условиям, высоте расположения (пойменные, надпойменные, переходный склон, арена и солончаки). Выявлено, что в пойменных биотопах Заволжья *Ch. tridens* редок, удельное обилие не превышает 0.5%, и автор считает его скорее случайным (возможно заносным). В степных борах, образованных разными лиственными породами, *Ch. tridens* найдена в наиболее сухом участке. В нижней части переходного от арены к пойме склона в луговой степи, где почва луговая выщелоченная среднегумусированная мощная на песчаных отложениях, видовое разнообразие наземных моллюсков снижается и *Ch. tridens* (37%) вместе с другими мезоксерофильными видами *C. lubricella* (22%), *E. fulvus* (15%), *V. costata* (12%) составляет доминирующий комплекс. На солонцах и солончаках третьей надпойменной террасы, где почва – обыкновенные средне- и тяжелосуглинистые черноземы на сыртовых глинах, обнаружено только три вида: *Ch. tridens*, *C. lubricella*, и *V. pulchella*. Поселение

хондрулы обнаружено и в парковой зоне вокруг Самарского госуниверситета (Сачкова, 2007; 2009б).

В Нижнем Поволжье на территории Волгоградской области этот вид найден в сообществе моллюсков байрачных лесов (Матекин, 1950) и в наносах Дона (Чертопруд и др., 2002).

На территории широколиственных лесов западного склона Южного Урала хондрула трехзубая обитает среди типичных лесных видов. Здесь вид обнаружен в очень характерных биотопах – на земляных и каменистых осыпях по берегам р. Белой в Башкирии (Хохуткин, 1961).

Определенную ценность для изучения современного ареала и распространения в нем хондрулы имеют палеонтологические сведения. Так, согласно мнению И.М. Лихарева и Е.С. Раммельмейер (1952) вид *Ch. tridens* известен с плиоцена. В то же время, большая часть находок ископаемых остатков *Ch. tridens* приходится на верхний плейстоцен.

В Западной Европе большинство палеонтологических раскопок свидетельствуют о том, что вид *Ch. tridens* появляется в голоцене между атлантической и суббореальной фазами (Fűköh, 1997). Так, около деревни Смедеро-во в Сербии улитка обнаружена в четвертичных отложениях в период, соответствующий сухому засушливому климату. Причем улитка распространена довольно широко, она найдена во всех четырех точках раскопок (Mitrović, 2004). На территории Сербии в окр. Воеводина *Ch. tridens* обнаружена во всех исследованных слоях послеледникового четвертичного периода, благодаря чему автор сделал вывод, что климат был стабильно жарким, сухим. Ледник на данную территорию не заходил (Marković et al., 2005, 2006, 2007). В то же время около горного массива Велька *Ch. tridens* обнаружена в первых пяти слоях. В это время происходило постепенное отступление ледника и появление территории сухой степи (Ložek, 2012).

В Венгрии улитка в четвертичных отложениях распространена очень широко (Domokos, 1997; Andras, 2003). Здесь же, на территории степного кургана

в парке Хортобать, окруженного болотами, вид обнаружен в различных горизонтах, соответствующих сухим и засушливым периодам (Joo at all, 2007).

Данные палеонтологических исследований показывают, что улитка обитала в Германии во время отступления ледника в четвертичном периоде (Kovanda, 1995). Недалеко от Рохрендорфа и Котэ Гобелсберга хондрула обнаружена в образцах почвы, соответствующих нижнему плейстоцену (Havlíček, Holásek 1998).

Комплексные исследования плиоценовых и плейстоценовых отложений Башкирского Предуралья проводились, начиная с 60-х годов (Осипова, 2011). Получены основные сведения по четвертичной малакофауне (Яхимович и др., 1972, 1977, 1981, 1983, 1987, 2000). Согласно палеонтологическим данным, на вышеуказанной территории вид впервые появился в среднем плейстоцене. Исследованный период характеризовался засушливым степным климатом (Осипова, 2009, 2011).

В Южноуральском регионе ископаемые раковины хондрулы обнаружены в карстовых пещерах (Морозова, 2005). Находки в четвертичных отложениях вместе с другими моллюсками современного типа приходятся на неоплейстоцен (Средний Еловский и Верхний Кудашевский) и голоцен (Современный). Улитки в этот период обитали на хорошо прогреваемых остепненных каменистых склонах и осыпях южной экспозиции (Морозова, 2005; Данукалова и др., 2006). Между деевнями Карагаевка и Новоусмановка вид обнаружен в четвертичных отложениях, относящихся к рисс-вюрмскому времени среднечетвертичного отдела (Осипова, 2011). В то же время, в Южном Предуралье у с. Климовка, недалеко от предыдущего места исследования вид отмечен во всех слоях, относящихся к голоцену (во всех трех периодах: верхний, средний и нижний). В плейстоцене, хондрула не найдена (Данукалова и др., 2006).

На территории Восточной Сибири палеонтологические исследования позднего плейстоцена показали, что, несмотря на схожесть малакофаун на участках Большого Нарына Байкальского и Южноуральского региона, *Ch. tridens* на последнем не обитала (Данукалова и др., 2013).

На территории Украины в южных районах Приднепровской возвышенности и Причерноморья *Ch. tridens* вместе с другими степными видами *Cerpea vindobonensis*, *Euconulus fulvus*, *Pupilla sterri*, *Pseudotrichia rubiginosa*, *Vertigo substriata*, *Helicella candicans* обнаружена в черноземовидных почвах верхнего плейстоцена (Куница, 2007).

У с. Преображенье Рассказовского района Тамбовской области обнаружен и изучен разрез мучкапских озерных отложений четвертичного периода, выходящих на дневную поверхность (Глушков и др., 2005). Из мергелей и других озерных отложений получен богатый комплекс фаунистических остатков, в том числе и коллекция раковин моллюсков, проанализированная сотрудником Института геологических наук НАН Беларуси А.Ф. Санько. Фауна моллюсков включала 3 наземных и 29 пресноводных таксонов. Она видимо принадлежала к озерным фаунистическим комплексам межледникового типа. Господствующими элементами фауны в таксономическом и количественном отношении были водные виды, типичные для постоянных озер. Нахождение в раскопках наземного степного вида *Ch. tridens*, занимающего сухие и солнечные биотопы, позволило автором предположить, что наземная природная обстановка, в которой жил этот моллюск, и была свойственна ландшафтам, окружающим древний водоем.

Анализ данных палеонтологии позволяет сделать вывод, что условия обитания хондрулы в четвертичном периоде были более однородными, чем современные.

Как отмечено выше, в Поволжье хондрула трехзубая наряду с природными биотопами живет в городских условиях (Ульяновск, Самара). На западе Украины (Прут-Днестровское междуречье) хондрула также обнаружена в окрестностях села Черновки (Хлус, Сверлова, 2004). Очень часто вид отмечается в искусственных насаждениях. Например, в степном Приднепровье (г. Желтые воды) хондрула является одним из семи видов наземных моллюсков, населяющих территорию, испытывающую сильное антропогенное влияние, при этом отмечается ее высокая численность (Кульбачко, Унковская, 2008).

Согласно литературным данным, *Ch. tridens* очень вариабельный вид (Kerney et al., 1983). Изменчивость на внутри- и межпопуляционном уровне касается не только размеров и формы раковины, но и развития устьевой арматуры (Матекин, 1950; Шилейко, 1984). В результате многочисленных исследований выделено много форм, подвидов и даже самостоятельных видов, которые впоследствии были сведены в один вид *Ch. tridens* (Шилейко, 1984). По строению сперматофора, например, обнаружен непрерывный ряд переходов между наиболее различающимися особями, что, позволяет считать *Ch. tridens* не комплексом видов, а одним видом (Маматкулов, 2007). С целью получения дополнительных данных для решения проблемы таксономического статуса *Ch. tridens* проведен компараторным методом анализ первых четырех оборотов раковины улитки из коллекции зоологического музея МГУ. В результате исследования был сделан вывод, что имеющиеся различия в размерах и скорости роста раковины незначительны и не могут трактоваться как межвидовые (Муратов, 1990).

Тем не менее, внутривидовая структура, а также реакция вида на экологические условия продолжает вызывать интерес у исследователей. Изначально выделялось два самостоятельных вида *Ch. albolimbata* и *Ch. galiciensis* (Clessin, 1879, 1887). В 2003 году С.С. Крамаренко и Н.В. Сверлова по морфометрическим данным и статистическому анализу установили, что оба вида являются формами *Ch. tridens*. На территории Украины обе формы вида часто обитают в одном биотопе (Крамаренко, Сверлова, 2003). Они различаются по основным параметрам раковины: высоте, ширине, высоте завитка, высоте устья, ширине устья, количестве оборотов, а также, степени развития устьевой арматуры. В обеих группах прослеживается четкая закономерность между степенью развития раковины и условиями обитания (Крамаренко, Сверлова, 2006). Авторы считают, что для окончательного выяснения их таксономического статуса необходимо провести аналогичные морфометрические исследования раковин из других частей видового ареала.

На Среднерусской возвышенности В.А. Николаев (1973) выделял две морфы: первая (высота раковины 11-14, ширина 5-6 мм) и вторая (высота 8.5-11.7, ширина 3.6-4.7 мм). Он указывает, что крупные и мелкие формы совместно не обитают. Детальное изучение разных популяций этого вида позже позволило выявить, что в нескольких поселениях сосуществуют особи двух указанных морф с многочисленными промежуточными вариантами (Снегин, Присный, 2008). Например, такие популяции обнаружены в заповедном участке «Стенки Изгорья» и в Ровеньском природном парке (урочище «Калюжный яр»).

Почти через 30 лет в исследованиях на юге Среднерусской возвышенности были получены морфометрические показатели раковин *Ch. tridens* на участках отличных по градиентам экологических факторов (Ермаков, Снегин, 2002). Размеры раковины и степень развития устьевой арматуры (индекса зазубленности) зависит от температуры и влажности. При этом наибольшая средняя высота раковины и наименьший индекс зазубленности отмечены на участке с влажными условиями, а наименьшая средняя высота раковины и наибольший индекс зазубленности зафиксированы на территории с более ксеротермными условиями. В последних исследованиях обсуждается таксономический статус изученных моллюсков. По морфометрическим параметрам на исследуемой территории предполагается существование двух форм: преобладающей *Ch. var. galiciensis* и только на одном участке «Стенки Изгорья» (меловой склон с реликтовой растительностью) *Ch. var. albolimbata* (Снегин, 2011).

Уральская группа улиток по морфометрическим признакам так же относится к форме «*albolimbata*» и имеет большую степень сходства с поселением из Белгородской области «Стенки Изгорья» (Снегин, Гребенников, 2011).

Строение раковины не обошли вниманием и исследователи в Нижнем и Среднем Поволжье (Матекин, 1950; Сачкова, 2006). Обнаружив в сообществе моллюсков байрачных лесов Нижнего Поволжья вид *Ch. tridens*, П.В. Матекин (1950) делает вывод, что толстые стенки раковины – специфическое приспособление к существованию в ксеротермных условиях. Именно для сухих и

удаленных от поймы участков в верхних горизонтах почвы характерно избыточное количество углекислого кальция, доступное для ассимиляции улитками. Им также показано, что устьевая арматура хондрулы, обитающей в момент исследования, по сравнению с полуископаемыми формами с этой территории, более развита. Вероятно, в условиях более сухого климата усиливаются те приспособления, которые помогают виду выжить.

На территории Самарской области обнаружены две популяции вида *Ch. tridens*, особи которых принадлежат к разным экологическим морфам: морфа 1 – типовой вид, описанный Мюллером в 1774 г. и морфа 2 – вариация *eximia*, описанная Россмайссером в 1835 г. (Сачкова, 2006). Популяции имеют абсолютную географическую изолированность друг от друга, благодаря водоразделу, и разные условия обитания. Морфа 1 обитает в сухом открытом биотопе каменистой степи в Жигулях (Правобережье), а морфа 2 – во влажном биотопе полузатененной структуры в парково-газонной зоне СамГУ (Левобережье). Это в значительной мере отражается на изменчивости как морфометрических признаков раковины, так и окраски. По всем исследованным конхиологическим признакам получены достоверные различия.

На востоке Украины обнаружены популяции хондрулы, которых авторы, учитывая особенности устьевой арматуры, позиционируют как подвид *Ch. tridens martynovi* (Гураль-Сверлова, Гураль, 2010). В России этот подвид отмечен на территории Крыма в Бахчисарае и его ближайших окрестностях (Гураль-Сверлова, Гураль, 2012).

В настоящее время наряду с конхиологическими параметрами изучается генофонд *Ch. tridens* (Снегин, Иванова, 2009). Например, установлено, что под влиянием ГОК (горно-обоганительный комбинат) количество гомозиготных особей увеличивается, это приводит к снижению жизнеспособности хондрулы. Э.А. Снегин (2011) на основании данных генетического анализа оценил уровень гетерозиготности по исследуемым локусам и частоте аллелей. Результаты кластерного анализа на основе генетических расстояний (Nei, 1978) невзвешенным парногрупповым методом (UPGMA) дают пеструю картину

распределения популяций по группам. При этом географическое положение популяций, как и в случае с раковинными фенотипами не оказывает решающего влияния на схожесть в соотношении частот аллелей и их комбинаций. Как предполагают авторы на уровень аллельного и фенотипического разнообразия популяций *Ch. tridens* оказывают влияние не только современные геоморфологические процессы, обусловленные влиянием человека, но и исторические аспекты (Снегин, 2011; Снегин, Гребенников, 2011).

В последующих исследованиях указано, что полиморфизм особей выше в популяциях, обитающих в черте города. Также отмечается высокий уровень генетического сходства между далеко расположенными друг от друга популяциями (Снегин, 2013). Такие результаты, по мнению автора, могут свидетельствовать о сходных векторах естественного отбора в условиях лесостепи, а также дрейфе генов и процессе генетической революции в изолированных группах (Майр, 1968).

В силу особенностей ландшафтов Среднерусской возвышенности в период расселения улиток по территории лесостепи происходило естественное дробление населения вида на изолированные группы. Если такие популяции издавна подвергались дополнительному прессингу со стороны человека: распашка территории, перевыпас скота, выжигание растительности, то постоянное колебание их численности при обитании на одном и том же месте, или при вынужденном освоении новых территорий усиливали мономорфность этих групп. В последнем случае предполагается возможность таких явлений как «эффект бутылочного горлышка» или «эффект основателя». Кроме того, дробление ареала вида в условиях лесостепи могло спровоцировать так называемый эффект «генетической революции», который описан для узколокальных изолированных групп (Снегин, 2013).

Детальные исследования распространения и плотности вида в сообществах малакоценозов позволили в некоторых регионах объявить о необходимости его охраны. Например, в Московской области улитка *Ch. tridens* занесена в Красную книгу (Шилейко, 1998). В ходе изучения вида пополняются сведения о его

биологии и экологии. Уральские исследователи изучают биотические отношения вида с позвоночными животными. Установлено, что хондрула присутствует в рационе питания птиц семейства воробьиных, обитающих в южной тайге Урала (Бельский и др., 1998).

Таким образом, ареал вида *Ch. tridens* широк и в пределах некоторых регионов его распространение и изменчивость хорошо изучены. Однако специальных исследований по выяснению особенностей распределения этого вида в лесостепи Среднего Поволжья и его изменчивости не проводили. Поэтому настоящая работа посвящена этим вопросам.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2. 1. Физико-географическая характеристика Приволжской возвышенности

Рельеф и история развития поверхности. По сравнению со многими другими возвышенностями Русской равнины Приволжская возвышенность сравнительно **молодая**: возраст ее средне третичный (т.е. ее история насчитывает только около 30 миллионов лет). Понять особенности современного рельефа Приволжской возвышенности можно только в том случае, если будет **прослежена ее история с момента возникновения до наших дней**. Для настоящего исследования этот вопрос имеет несомненное значение, поскольку рельеф во многом определяет современное распределение наземных моллюсков.

В течение геологических эпох на территории, занятой современной Приволжской возвышенностью, периоды морских трансгрессий неоднократно сменялись периодами континентальной суши. Это было связано с колебательными движениями земной коры. В начале палеогена (палеоцен) последний раз море затопило почти всю территорию нынешней Приволжской возвышенности. В конце палеогена и начале неогена (на границе олигоцена и миоцена) произошли крупные тектонические движения, которые привели к подъему дна моря с палеоценовыми отложениями. Приволжская возвышенность, будучи молодым образованием, имела вид **высокого, целостного плато**.

Приволжская возвышенность контрастно выделяется на окружающей территории, прежде всего потому, что по своей восточной и северной границе она круто обрывается к Волге, за которой располагается обширная долина этой реки. Молодая Приволжская возвышенность была в своей центральной части на 60-80 км шире современной. Волга за период около 30 миллионов лет разрушила огромную территорию этого участка суши.

Помимо общего поднятия Приволжская возвышенность, начиная с неогена, испытала и целый ряд локальных тектонических движений сопровождавшихся денудационными процессами. Но определенная роль в формировании рельефа Приволжской возвышенности принадлежала и процессам континентальной

аккумуляции, отрицательные формы рельефа стали заполняться континентальными отложениями.

Таким образом, в миоцене первичный тектонический рельеф Приволжской возвышенности стал уже тектонически-денудационным. Сильно усложнила поверхность и начавшаяся развиваться гидрографическая сеть. Центральная часть Приволжской возвышенности сильно повысилась, так как сформировался Южно-Ульяновский водораздел и образовались другие возвышенные территории. В результате значительная часть Приволжской возвышенности получила уклон на север. Все это привело к тому, что началось новое, еще более интенсивное денудационное расчленение поверхности и энергичный эрозионный размыв. В то же время возникли и противоположные аккумулятивные процессы, проявляющиеся в виде отложения делювия в основании склонов и заносе отложениями пониженных форм рельефа. Особенно сильное эрозионное расчленение началось по восточному краю Приволжской возвышенности. Волга, постоянно подмывая правый берег, сильно активизировала процессы эрозии, что привело, по выражению Г.В. Обедиентовой (1957), к образованию «денудационных гор». И действительно, здесь склоны крутые, долины и балки, образующие густую сеть, узки и глубоко врезаны (до 200 м), а водоразделы представляют собой узкие гребни или отдельные острые вершины. Особенно наглядно такой тип расчленения выражен в Жигулях, на Хвалынских и Змеевых горах. Образование уклона на север повлияло на гидрографическую сеть. Многие реки, которые текли на юг, теперь изменили свое направление. Это относится к Суре, Свияге и их притокам.

Во второй половине плиоцена обстановка в районе Приволжской возвышенности резко изменилась. Поднятие суши или поверхности сменилось длительным опусканием. К этому времени приурочена акчагыльская трансгрессия. Акчагыльское море не только залило долину Волги, но и проникло в долины многих ее притоков и в различные понижения. В результате сформировавшиеся к тому времени глубокие долины были заполнены мощной толщей песчано-глинистых отложений. В связи с этим базис эрозии сильно

повысился, и в развитии рельефа Приволжской возвышенности, особенно ее восточной части, наступила аккумулятивная фаза (Кесь, 1949). В этот период, сильно расчлененный рельеф доакчагыльского времени под влиянием аккумулятивных процессов приобрел более мягкие, спокойные очертания.

В течение последнего отрезка геологической истории – **четвертичного периода** – происходило окончательное оформление современного рельефа. Весь четвертичный период характеризовался колебательными тектоническими движениями на Приволжской возвышенности, что сказывалось на ходе развития рельефа. Эрозионные циклы многократно чередовались с фазами выравнивания и аккумуляции. В пределах самой возвышенности, по словам А.Д. Архангельского (1911), наибольшие высоты оказываются приуроченными к областям наибольшего поднятия слоев. Тектоникой, например, обусловлены большие высоты Жигулевских гор, Керенско-Чембарской возвышенности, Алатырского поднятия и т. д. (Милюков, 1953). В этот период окончательно складывалась современная гидрографическая сеть.

Таким образом, рельеф Приволжской возвышенности вырабатывался в течение длительного времени как результат взаимодействия тектонических сил и денудационных процессов. Современный рельеф является ярким выражением этого взаимодействия.

Самым важным проявлением противоречивой взаимосвязи эндогенных и экзогенных сил следует считать ярусное или ступенчатое строение рельефа Приволжской возвышенности. Оно проявляется в том, что на Приволжской возвышенности имеется три равнинные поверхности, расположенные на разных высотных уровнях и отделенные друг от друга уступами.

Верхнее или высокое плато (280–350 м) образовано породами палеогена, обогащенными кремнеземом и практически в большинстве своем совершенно бескарбонатными (пески, песчаники, опоки). Среднее и низкое плато (240–280 м и 140–180 м) сложены глинами нижнего мела и карбонатными породами (мел, известковые мергели) верхнего мела. Только в зонах глубоких тектонических прогибов поверхность плато нижнего яруса состоит из пород палеогена.

Современные средства и методы (геоинформационные системы, космические снимки и ЦМР) позволяют получить объективные данные о природных компонентах (рельефе, растительности) региона (Кликунов, 2013). Общая схема верхних плато Приволжской возвышенности представлена на рис 1. Они большей частью расположены на территории Пензенской области (в бассейне р. Суры), в том числе и известная возвышенность «Сурская шишка». На верхнем плато исследуемый вид не был найден.

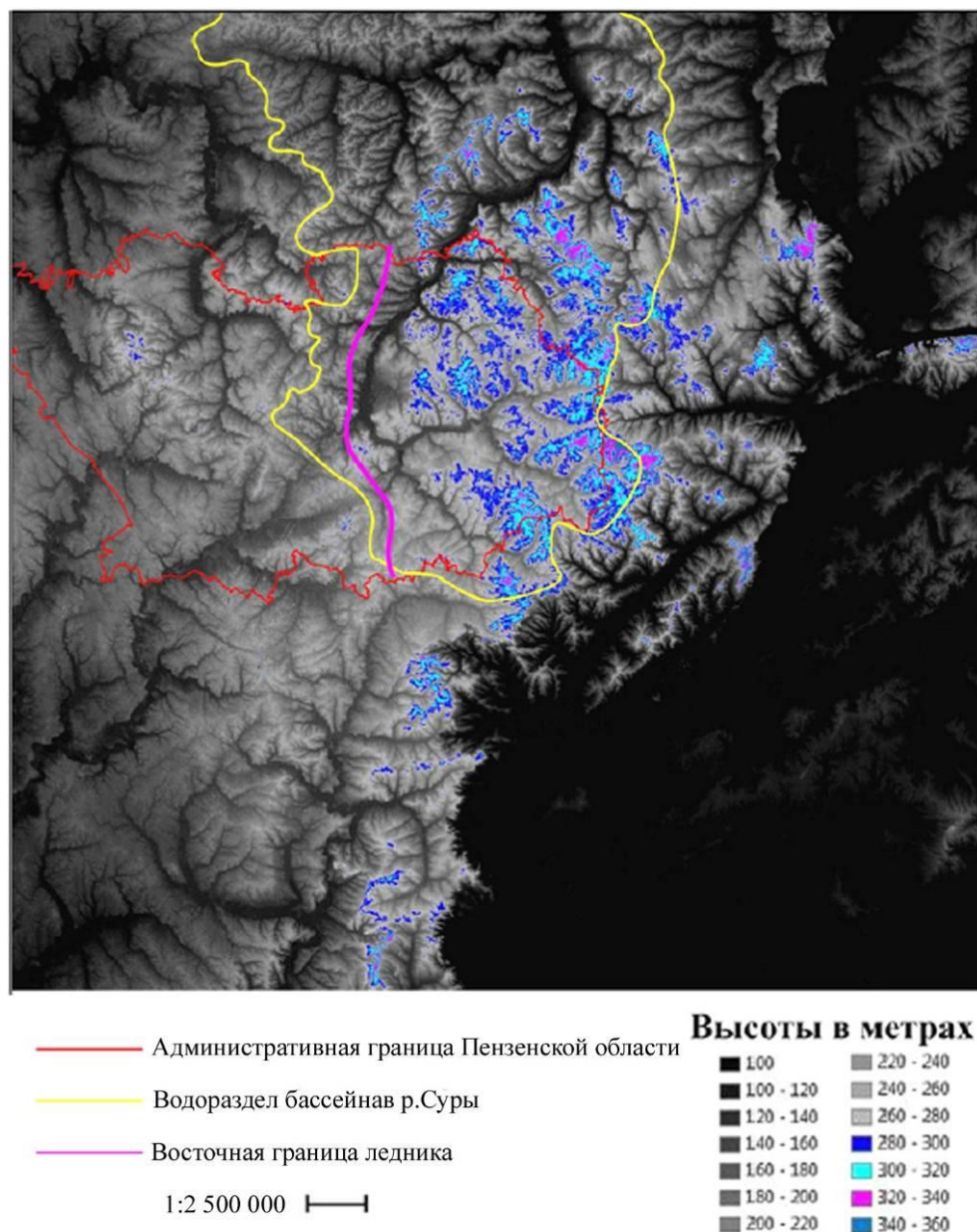


Рис. 1. Схема расположения верхних плато в центральной части Приволжской возвышенности (Кликунов, 2013).

Климат Приволжской возвышенности в прошлом. В течение геологических эпох климат Русской равнины, включая и тот ее район, который сейчас занят Приволжской возвышенностью, неоднократно менялся, и нередко самым существенным образом.

Начало формирования Приволжской возвышенности относят к рубежу палеогена и неогена. По имеющимся данным, климат палеогена на всем земном шаре был теплее и однообразнее современного (Шварцбах, 1955). В начале третичного периода – в палеоцене в Поволжье был очень теплый субтропический, а может даже и тропический климат (Баранов, 1959). К концу палеогена произошло похолодание, климат стал более умеренным, однако был теплее, чем теперь. По-видимому, формирование Приволжской возвышенности и началось в условиях такого климата. В плиоцене, конце третичного периода, климат Приволжской возвышенности был теплее, чем современный. К концу плиоцена в Европе существовали почти все современные роды наземных моллюсков и многие современные виды наземных моллюсков, в том числе и *Ch. tridens* (Лихарев, Раммельмейер, 1952).

В начале четвертичного периода (1.8 млн лет назад) климат, как отмечено выше, был такой же, как и в плиоцене. Наступившее затем первое оледенение Русской равнины – миндельское (лихвинское) – вряд ли существенно изменило климат на Приволжской возвышенности, так как этот ледник близко к ней не подходил. Принято считать, что существенное влияние на климат Приволжской возвышенности оказало – третье (рисское, днепровское – 230–100 тыс. лет назад) оледенение, когда ледник не только подошел к ней вплотную, но и занял ее северные и западные окраины. В настоящее время целый ряд исследователей, и с большим основанием, выражают сомнение в том, что тогда на Приволжской возвышенности был климат тундры или лесотундры, т.е. климатические условия были очень суровыми. С отступлением рисского ледника, вероятно, установился умеренный и достаточно влажный климат (климат тайги). Этот климат должен был сохраниться и в период последнего – вюрмского оледенения (50 тыс. лет

назад), так как этот ледник находился достаточно далеко от границ Приволжской возвышенности.

Таким образом, к началу голоцена климат на Приволжской возвышенности был типично таежный. В течение всего голоцена он не испытывал коренных изменений, но имели место неоднократные более или менее сильные его колебания, что постепенно привело к созданию современной климатической обстановки.

В нашем исследовании важно понять каковы взаимоотношения леса и степи, что такое лесостепной ландшафт. О происхождении лесостепного ландшафта и взаимоотношении леса и степи существует большое число гипотез и точек зрения. Решением этих вопросов занимались крупнейшие отечественные ботаники и географы (Мильков, Гвоздецкий, 1969). Мы не будем анализировать все гипотезы по этой теме, обратимся к следующему выводу. Взаимоотношения леса и степи следует рассматривать в палеогеографическом плане. Можно с уверенностью говорить, что в неогене, когда происходила деградация вечнозеленых и широколиственных листопадных лесов, шло наступление степей на лес. Сокращение площади лесов наблюдалось также в эпоху максимального (днепровского) оледенения, во время господства «холодной» березово-сосново-лиственничной лесостепи. Но уже с начала послеледникового времени происходит резкое увеличение лесистости юга Русской равнины, что свидетельствует о начавшемся процессе наступления леса на степь. Это наступление ясно прослеживается вплоть до атлантического периода (послеледниковый климатический оптимум), после чего оно прекращается как под воздействием природных, так и особенно антропогенных факторов (Мильков, Гвоздецкий, 1969).

Степь формируется в среднем голоцене, атлантическом периоде (5.3–7.9 тыс. лет назад). Можно предположить, что именно с этого времени начинается история хондрулы на возвышенности.

Показателем климатических изменений в историческом развитии описываемой территории (Восточноевропейские леса ..., 2004) можно считать

распространение и численность степного сурка – *Marmota bobak* (Müller, 1776). Этот вид достаточно хорошо изучен. Анализ палеонтологического материала по сурку дает возможность предположить и процесс расселения степной улитки *Ch. tridens*. Известно, что степной сурок живет колониями, роет норы глубиной до 2.5 м, зимой впадает в спячку. Если почвенная мерзлота достигает камер сурков, они замерзают. Таким образом, находки ископаемых останков сурков указывают на наличие открытых пространств, которые не подвергались промерзанию до такой глубины. В позднем плейстоцене (12–40 тыс. лет назад) сурок относительно многочислен: в южных и центральных регионах европейской части, на Кавказе и на Урале, на юге Сибири и в Северном Казахстане. В раннем (7.7–9.8 тыс. лет назад) голоцене (мезолите) число находок сокращается, но он есть в Крыму, на Кавказе и Южном Урале. В среднем голоцене обнаружено всего четыре местонахождения сурка – в предгорьях Южного Урала, на северо-западе Мещеры, на западе Ивановской области и в Приднестровье. В позднем (500–2.5 тыс. лет назад) голоцене (эпоху железа) несколько увеличивается число находок, особенно в южных районах: в бассейнах Днепра и Дона, в Предкавказье и в Среднем Поволжье.

Предполагается, что в первой половине голоцена условия жизни сурка нарушила мезофитизация травяного покрова и трансгрессия лесов. Позже под влиянием усиливающейся пастбищной дигрессии степи Русской равнины вновь стали более ксерофитными, судя по расширению его ареала и росту численности (Динесман, Савинецкий, 2000). Процветание байбака на Русской равнине остановила распашка степи и лесостепи. Население росло, развивалось земледелие, дробя ареал на мелкие поселения, делая их уязвимыми для прямого уничтожения, что пагубно повлияло на численность и ареал сурка (Паллас, 1773; Зельницкий, 1804). Еще до 18 века сурок был распространен на север вплоть до Тамбовской области, а до начала 19 века – до Калужской области. В последние десятилетия численность и ареал сурка восстанавливается (Румянцев и др., 1996).

Климат. Приволжская возвышенность, тянется в меридиональном направлении с севера на юг около 1000 км, поэтому оказывается в несколько климатических зонах. Возвышенный характер территории и обилие лесов во многих районах в известной степени нивелируют климатические различия и не делают их такими резкими, как на пониженных, выровненных и бедных лесом пространствах Русской равнины. Тем не менее, климатические различия на Приволжской возвышенности выражены вполне отчетливо.

Климат Приволжской возвышенности, как и Русской равнины, умеренно континентальный, с отчетливо выраженными сезонами года (Милюков, 1953). Существует следующая закономерность: при движении с северо-запада на юго-восток континентальность климата увеличивается, так как усиливаются восточное и юго-восточное влияние, и ослабляется западное и северо-западное. Однако на отдельных участках Приволжской возвышенности эта закономерность нарушается из-за местных условий – возвышенного рельефа и растительности. Также следует отметить частое появление на Приволжской возвышенности климатических аномалий, что легко понять, если учесть столкновение в этом районе взаимодействия различных по происхождению воздушных масс.

Остановимся на характеристике отдельных климатических элементов.

Температура. В соответствии с континентальностью климата Приволжская возвышенность отличается резким колебанием температур в течение года. Это хорошо можно проиллюстрировать сравнением средних температур самого холодного и самого теплого месяцев (табл. 1).

Таблица 1. Средние температуры июня и января на Приволжской возвышенности

Пункты	Средняя (январь)	Средняя (июнь)	Амплитуда
Саранск	–11.6°C	+19.1°C	30.7°C
Пенза	–13.3°C	+19.9°C	33.2°C
Ульяновск	–13.3°C	+20.3°C	33.6°C
Саратов	–13.0°C	+20.0°C	33.0°C

Таким образом, амплитуда температур всюду является типичной для континентального климата. Также из приведенных данных видно, что с северо-запада на юго-восток повышаются температуры самого теплого и понижаются – самого холодного месяца. Имеются отличия и в средних температурах года. В северной половине Приволжской возвышенности средняя годовая температура равна $+5.0^{\circ}\text{C}$, а в ее южной половине она составляет $+6.5^{\circ}\text{C}$.

Наряду с этой общей закономерностью, местные температурные условия могут отличаться большим разнообразием в зависимости, прежде всего, от рельефа и растительности. Местные температурные изменения иногда находятся даже в противоречии с географическими температурными закономерностями. Это можно хорошо проиллюстрировать на примере Ульяновского правобережья Волги (Колосов, 1948). Поселок Сурское, расположенный на высоте 39 м над уровнем моря, имеет среднюю температуру января -11.8°C и среднюю температуру июля $+19.4^{\circ}\text{C}$. Г. Инза, лежащий южнее на высоте 172 м, имеет среднюю температуру января -13.0°C , а июля $+19.4^{\circ}\text{C}$. Город Кузнецк (Пензенская обл.), расположенный еще южнее, на высоте 225 м имеет среднюю температуру января -13.2°C и среднюю температуру июля $+19^{\circ}\text{C}$. Из этих примеров видно, что местности, расположенные к югу и отличающиеся большими абсолютными высотами, имеют более низкие температуры как летом, так и зимой. Следовательно, повышенный рельеф, а также большая облесенность вызывают некоторое «осевечение» климата.

Осадки. Не в меньшей степени выражена континентальность климата и в распределении осадков на Приволжской возвышенности. Здесь ясно проявляется общая закономерность убывания осадков с севера на юг. Так, в северной части Приволжской возвышенности среднее годовое количество осадков равно 500 мм, в ее центральной части оно составляет 450-400 мм, а в южной части достигает лишь 350 мм. Нужно сказать, что годовое количество осадков подвержено резким колебаниям, что особенно хорошо выражено в южной части Приволжской возвышенности. Так, в районе Саранска годовое количество осадков колеблется от 500 до 550 мм, а в районе Хвалынска – около 450–600 мм. Однако указанная

общая закономерность изменения количества осадков нарушается большими местными отклонениями, что опять-таки связано с влиянием рельефа и лесной растительности. Общим правилом в данном случае является то, что в районах с возвышенным и имеющим много лесов рельефом количество осадков возрастает.

Снеговой покров на Приволжской возвышенности устанавливается почти всюду в ноябре. Продолжительность устойчивого снегового покрова в среднем – 140–150 дней. Средняя высота снегового покрова в центральных частях Приволжской возвышенности 40–50 см, а в южных – она значительно меньше. На более возвышенных территориях устойчивый снеговой покров устанавливается несколько раньше, так как температуры на них ниже. Начало таяния снега почти повсеместно наблюдается в начале апреля.

Больше всего осадков выпадает в мае, июне и июле, причем дожди часто имеют ливневый характер, а меньше – в январе и феврале, а иногда и в марте. Однако бывают очень засушливые весна и лето (например, 2010 г.) и очень снежные зимы.

Влажность воздуха. На всей Приволжской возвышенности абсолютная влажность воздуха сравнительно одинакова, например: в Ульяновске – 5.6 мм, Сызране – 5.7 мм, Саратове – 5.7 мм. При этом наиболее бедны по абсолютному содержанию водяных паров зимние месяцы, в особенности январь, а наиболее богатые – летние месяцы (июль).

Иначе обстоит дело с относительной влажностью воздуха. В северной половине Приволжской возвышенности она заметно больше, чем в южной. Так, среднегодовая относительная влажность воздуха в Ульяновске – 78%, в Саратове – 70% свидетельствует об увеличении засушливости климата с севера на юг. Зимой на всей территории Приволжской возвышенности наблюдается наиболее высокая относительная влажность, летом же она особенно низка, причем в самых южных районах Приволжской возвышенности относительная влажность воздуха падает особенно низко.

Подобная же картина наблюдается и с дефицитом влажности. Если в Ульяновской области среднегодовой дефицит влажности 2.6–3.0 мм, то в

Саратове – 4.1 мм. Наиболее высок дефицит влажности в середине лета на юге Приволжской возвышенности.

Нарастание летних температур воздуха при движении с северо-запада на юго-восток и понижение в том же направлении годовой суммы атмосферных осадков ведет к тому, что величина испаряемости с открытых водоемов начинает превышать годовую сумму осадков (потенциально отрицательный частный баланс влаги). На юге лесостепи годовая сумма атмосферных осадков меньше, чем величина испаряемости; на севере лесостепи соотношение тепла и влаги оптимальное – годовая сумма атмосферных осадков здесь в большинстве случаев равна величине испаряемости (Мильков, 1953).

Современные ландшафты и почва. Климатические, почвенные условия, особенности растительности, антропогенная нагрузка зависят от высоты и геологического строения отдельных плато Приволжской возвышенности. С увеличением высоты понижаются годовые, июльские и январские температуры (то есть уменьшается амплитуда температурных колебаний), увеличивается количество осадков (Колосов, 1948; Колобов, Хайруллин, 1978).

Таким образом, климат высоких плато, по сравнению со средними и низкими, более прохладный и влажный, то есть более «осеверённый». Сочетание прохладного и влажного климата высокого плато с преобладанием на поверхности кремнеземистых, чаще всего бескарбонатных легкопроницаемых и богатых грунтовыми водами пород палеогена благоприятствуют в ходе почвообразования оподзоливанию. Поэтому на высоких плато широко представлены оподзоленные почвы (светло-серые, серые и темно-серые). Именно здесь наблюдается развитие лесных сообществ, в которых сохраняются многие лесные бореальные и неморальные элементы флоры (Масленников, 2008).

Другой ландшафт характерен для средних и низких плато. На них в условиях чуть более сухого и теплого климата и господства карбонатных и глинистых пород меловой степи, формируются перегнойно-карбонатные и черноземные почвы. Степная и полупустынная растительность по выходам карбонатных пород и глин и производным от них почвам распространяется в

южной части возвышенности. Следуя рельефным особенностям среднего и низкого плато, она проникает по долинам Волги и ее притоков в центральную, восточную и северную части исследуемого района, где формируются степные сообщества и группировки с кальцефилами. Лесные массивы встречаются нечасто. В настоящее время на месте бывших зональных степей и лесов преобладают открытые распаханное пространства (агроценозы), степная растительность сохраняется по склонам оврагов, балок и урочищам-останцам. Она носит островной характер (Масленников, 2008).

Степная растительность. На территории Приволжской возвышенности создается такой комплекс микроклиматических, литологических и эдафических условий, который приводит к продвижению на юг лесной растительности с характерным спектром боровых и бореальных видов и, наоборот, к проникновению на север степной растительности, приуроченной к долинам рек в районе массового развития карбонатных субстратов на среднем и низком плато.

Нас в настоящем исследовании более интересует распространение степной растительности, предпочитающей карбонатные субстраты, поскольку изучаемый нами вид наземных моллюсков – степной кальцефильный вид. В настоящее время степная растительность Поволжья в значительной степени уничтожена человеком в результате распашки, а из-за массовых рубок лесов произошла смена коренных сосново-широколиственных лесов и их производных некоторыми вторичными степными сообществами (Благовещенский и др., 1978). В эти сообщества расселились виды из коренных степных участков.

Степная растительность Приволжской возвышенности представлена песчаными, луговыми, каменистыми, кустарниковыми, ковыльно-типчаковыми, разнотравно-типчаково-ковыльными степями (Масленников, 2008; Новикова, 2012, 2013).

Песчаные степи возникают на месте вырубленных лесов на песчаных почвах. Типичные кальцефилов практически нет, или они встречаются в переходной зоне контакта песчаных пород палеогене и карбонатных пород верхнего мела, или в местах подтока грунтовых вод, богатых ионами кальция.

Кустарниковые степи, в прошлом более широко распространенные, занимают теперь лишь отдельные, оставшиеся нераспаханными участки плакорных водоразделов среднего плато, реже – верхние части северных склонов меловых холмов.

Луговые степи на севере Центральной части Приволжской возвышенности занимают склоны северных экспозиций, и выходят на ровные плакорные участки водоразделов, а в южной части – распространены исключительно по северным склонам и опушкам нагорных лесов. Они развиты на перегнойно-карбонатных, черноземных или реже суглинистых почвах черноземного типа. В них наряду с доминирующими злаками встречается большое количество разнотравья, представленного мезоксерофитными видами и ксеромезофитными элементами остепненных лугов. Для многих луговых степей очень характерно развитие мохового яруса из *Tuidium abietinum*.

На участках луговых степей в нижних частях склонов и по ложбинам стока при сильном задернении отмечается малое количество кальцефилов и обилие мезофитного разнотравья. При появлении микронарушений на таких участках становятся обычны кальцефильные виды.

Разнотравно-типчаково-ковыльные, разнотравно-типчаковые и ковыльно-типчаковые степи встречаются сейчас в основном в южных районах исследованной территории и занимают южные склоны меловых холмов, реже, – оставшиеся нераспаханными участки водораздельных плакоров с черноземами и перегнойно-карбонатными почвами. При сильной пастбищной дигрессии происходит выпадение ковылей и образование растительных сообществ обедненных степными кальцефильными элементами.

Вдоль берега Волги и ее притоков в южной части исследуемой территории по глинистым породам нижнего мела встречаются небольшие по площади участки типчаково-ковыльных (бедноразнотравных) степей.

Каменистые степи и обнажения Приволжской возвышенности в настоящее время достаточно широко распространены, хотя не занимают больших площадей. Они формируются на щебневатых, или даже скелетных почвах с близким

залеганием у поверхности карбонатных горных пород или на чистых обнажениях этих пород, чаще на мелах, обычных или известковистых мергелях, реже – известняках (например, Жигули).

Каменистые степи встречаются главным образом на среднем плато и в Жигулях. Наиболее часто они приурочены к южным склонам, гораздо реже формируются на северных. Очень редко они встречаются на ровных участках, но в этом случае слабо выражены и нетипичны. От каменистых степей среднего плато на Приволжской возвышенности отличаются каменистые степи Жигулей, часть из которых, по мнению И.И. Спрыгина (1931) сохранились с третичного периода.

2. 2. Материал и методы

В течение 2009–2014 гг. было исследовано более 40 открытых биотопов в лесостепи Приволжской возвышенности – возможных местах обитания *Ch. tridens* (рис. 2). В каждом из 33 биотопов отбирали не менее трех количественных (25x25 см) образцов почвы и подстилки для описания сообществ наземных моллюсков. Каждую почвенную пробу разбирали в камеральных условиях. Раковины моллюсков идентифицировали с помощью определителей (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1982, 1984; Сверлова, Гураль, 2005).

Для характеристики сообществ использовали следующие показатели: число видов; плотность организмов (экз./м²); структура и состав доминантного комплекса (виды с относительным обилием более 10%); индексы видового разнообразия Шеннона, индекс выравненности Пиелу. Малакокомплексы классифицировали с помощью кластерного анализа методом среднего присоединения на основе матриц индексов сходства Раупа-Крика (по данным о присутствии-отсутствии видов) и Мориситы. Рассчитывали частоту встречаемости всех обнаруженных видов. Очень подробно изучены малакоценозы в заповеднике «Приволжская лесостепь» (Пензенская область). В Кунчеровской лесостепи проанализировано 27 проб и в Попереченской лесостепи – 54.

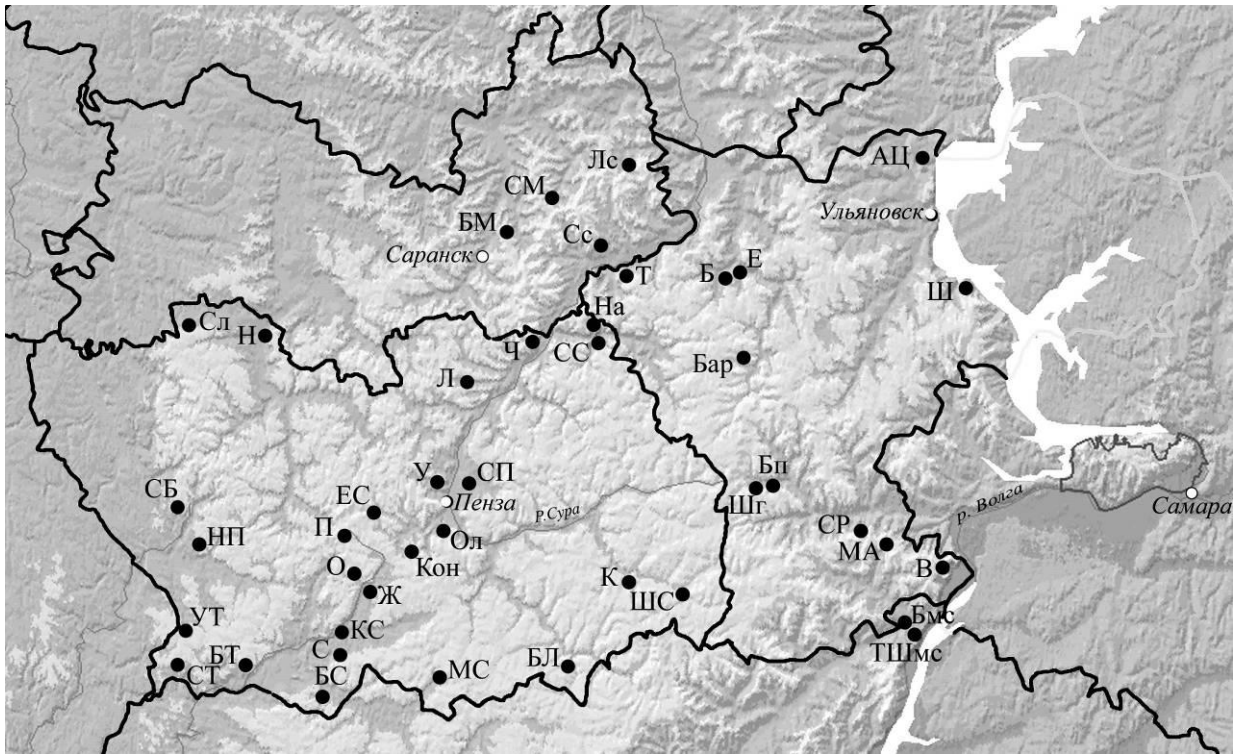


Рис. 2. Пункты исследования сообществ наземных моллюсков и места обнаружения *Ch. tridens**, а также сведения о них по литературным источникам**.

Республика Мордовия: *БМ – с. Белогорское Лямбирский р-н, *СМ – Сабур-Мачкасы Чамзинский р-н, Лс – урочище Лашинские склоны Дубенский р-н, Сс – Симкинские склоны Большеберезниковский р-н;

Пензенская область: Н – окр. Наровчата, *СП – окр. Спасска, НП – окр. с. Нижняя Поляна и СБ – окр. с. Студенки Белинский р-н, На – с. Новоариповка и СС – Субботинские склоны Никольский р-н, *Ч – урочище «Чердак» и Л – окр. Мерлинки Лунинский р-н, *У – пос. Ухтинка и СП – Светло-Полянские луга Бессоновский р-н, *О – Островцовская лесостепь, *П – Попереченская лесостепь, *БТ – п. Беково, *СТ – д. Садовая и *УТ – с. Ульяновка Тамалинский р-н; *КС – окр. Куракино и *БС – Байка Сердобский р-н, *С – г. Сердобск, *МС – Малая Сердоба, *БЛ – с. Белогорье Лопатинский р-н, *К – Кунчеровская лесостепь, ШС – урочище «Шуро-Сиран» Неверкинский р-н, Ол – Ольшанские склоны, Кон – окр. с. Краснополье, ЕС – Еланские степи окр. с. Большая Елань Пензенского р-на, Ж – окр. с. Жмакино Колышлейского р-на;

Ульяновская область: Т – с. Тияпино Инзенский р-н, **АЦ – с. Арбузовка Цильнинский р-н, **Бар – Барыш, *Шг – урочище «Шихан-гора» и *Бп – Белый пруд Николаевский р-н, *Ш – государственный ландшафтный комплексный заказник «Шиловская лесостепь» Сенгилеевский р-н, *Б – с. Бекетовка и *Е – Ермоловка Вешкаймский р-н, *СР – Суруловская лесостепь на границе Радищевского и Новоспасского р-нов, МА – лесостепное урочище «Малая Атмала» и *В – ландшафтный комплексный памятник природы близ села Вязовка Радищевский р-н;

Саратовская область: Хвалынский национальный парк: *ТШмс – гора Три Шишки, *Бмс – холм без названия.



Рис. 3. Места взятия проб в Жигулях Самарской области.

Вг – гора Верблюд, Мг – гора Монастырская, Пг – гора Попова, Мол – гора Молебная, МБг – гора Малая Бахилова, Т-Ткс – гора Тип-Тяв, Лс – гора Лысая, Срл – г. Самара, Бс – Барина поляна в Красносамарском лесничестве.

Описание биотопов исследованных пунктов.

Республика Мордовия. *(БМ) окр. с. Белогорье ($54^{\circ}15'00''$ с.ш. и $45^{\circ}27'00''$ в.д.) – крутой степной склон со многими редкими степными и кальцефильными растениями на выходах известняка, у подножия сырой луг. В последние годы из-за резкого снижения пастбищной нагрузки сокращается площадь карбонатных обнажений. *(СМ) окр. с. Сабур-Мачкасы ($54^{\circ}28'60''$ с.ш. и $45^{\circ}52'60''$ в.д.) – степной карбонатный склон, на плакоре сосново-широколиственный лес. (Лс) урочище «Лашинские склоны» ($54^{\circ}19'00''$ с.ш. и $46^{\circ}22'00''$ в.д.) – степные участки с выходом карбонатов на овражно-балочной системе с относительными высотами от 50 до 150 метров. (Сс) Симкинские склоны ($54^{\circ}15'00''$ с.ш. и $46^{\circ}10'00''$ в.д.) – степной участок на карбонатных склонах. Из-за близости населенного пункта существует постоянная нагрузка в виде прогона и выпаса скота, сенокошения, вытаптывания.

Пензенская область. *(Н) окр. с. Морозовка ($53^{\circ}52'60''$ с.ш. и $43^{\circ}46'60''$ в.д.) – луг на меловом останце, рядом расположен лес на изрезанной оврагами территории. (НП) окр. с. Нижние Поляны ($52^{\circ}53'60''$ с.ш. и $43^{\circ}34'00''$ в.д.) –

остатки луговой степи на песках. **(На)** окр. с. Новоараповка (53°53'60" с.ш. и 46°08'60" в.д.) – степная кальцефитная флора на склонах мелового карьера южной экспозиции (Новикова и др., 2012). **(СС)** окр. с. Субботино (53°52'60" с.ш. и 46°04'00" в.д.) – разнотравно-злаковая степь на меловых склонах. Встречаются фрагменты кустарниковых степей с участием кизильника (Чистякова, Новикова, 2001) (Чистякова, Новикова, 2001). ***(Сл)** пойма р. Студенец, окр. пос. Спасск (53°55'38" с.ш. и 43°11'16" в.д.) – южный склон на глинистых почвах с остепненным лугом в верхнем ярусе и настоящим лугом в нижнем ярусе. ***(Ч)** урочище «Чердак», окр. с. Белый Ключ (53°52'60" с.ш. и 45°28'00" в.д.) – мыс крупного лесистого плато со смытыми черноземами на карбонатных почвах. В местах перехода дубрав в травяные сообщества остепненный луг (Новикова, Леонова, 2014). ***(У)** пос. Ухтинка (53°16'00" с.ш. и 45°01'00" в.д.) – южный склон черноземной степи, изрезанный глубокими балками и оврагами. По днищу оврагов обильна мезофильная растительность. В связи с выпасом животных и постоянными палами травянистая растительность обеднена. ***(О)** заповедник «Приволжская лесостепь», окр. с. Островцы (52°48'00" с.ш. и 44°24'00" в.д.) – возвышенная интенсивно расчлененная равнина. На черноземах разные варианты степной растительности, заросли мезофильных и ксеромезофильных кустарников и участков из клена татарского и черемухи обыкновенной (Новикова, Соколова, 2008). ***(П)** заповедник «Приволжская лесостепь», окр. с. Поперечное (52°48'00" с.ш. и 44°24'00" в.д.) – равнина и пологие склоны двух балок. На черноземных почвах разной степени оподзоливания и выщелачивания степные ассоциации и кустарники (Дюкова, 1999; Новикова, 1999, 2006). ***(БТ)** окр. пос. Беково (52°28'00" с.ш. и 43°43'00" в.д.) – пологий склон балки, пойменно-луговая степь на черноземе луговом и типично среднегумусном мощном. ***(КС)** окр. с. Куракино (52°32'60" с.ш. и 44°02'60" в.д.) – крутой склон правого берега (юго-западная экспозиция) р. Сердобы, степь на выщелоченном черноземе. ***(С)** г. Сердобск (52°28'00" с.ш. и 44°13'00" в.д.) в пойме р. Сердобы луговая степь на пойменно-луговой почве. ***(БС)** окр. с. Байка (52°22'00" с.ш. и 44°13'00" в.д.) – южный степной склон с небольшими зарослями кустарника на типично карбонатном и

солонцеватом черноземе. Площади, находящиеся под сильным антропогенным влиянием, заняты в основном типчаково-ковыльно-полынкковой ассоциацией (Новикова, 2006). *(БЛ) окр. с. Белогорье (52°25'60" с.ш. и 45°52'60" в.д.) – пойма р. Вершаут, степной пологий склон на черноземе, выщелоченном малогумусном среднемощном. *(К) Кунчеровская лесостепь, окр. с. Красное Поле (52°49'60" с.ш. и 46°17'60" в.д.) – южный склон черноземной луговой степи на карбонатном делювии, подстилаемом песками палеогена (Леонова и др., 2011). *(МС) Малая Сердоба (52°27'58" с.ш. и 44°57'5" в.д.) – степь на карбонатных черноземах. (ШС) урочище «Шуро-Сиран» (52°46'53" с.ш. и 46°48'43" в.д.) – песчаная луговая степь. (Ж) окр. с. Жмакино (52°39'6" с.ш. и 44°20'55" в.д.) – солонцовая степь. (СП) Светлополянские луга (53°13'60" с.ш. и 45°06'00" в.д.) – орхидная черноземная луговая степь. (ЕС) окр. с. Большая Елань (53°03'23" с.ш. и 44°41'10" в.д.) – песчаная луговая степь. (Ол) Ольшанские склоны (53°04'60" с.ш. и 45°01'00" в.д.) – влажный луг с участием мезофильных растений, способных расти при слабой степени засоления (Новикова, Разживина, 2009). (Кон) окр. Краснополья (53°05'12" с.ш. и 44°51'50" в.д.) – черноземная луговая степь. (СБ) окр. Студенки (53°22'33" с.ш. и 43°31'12" в.д.) – черноземная луговая степь. *(СТ) окр. д. Садовая (52°25'00" с.ш. и 43°22'60" в.д.) – пойменно-луговая степь на черноземе. *(УТ) окр. С. Ульяновка (52°40'60" с.ш. и 43°16'00" в.д.) – пойменно-луговая степь на черноземе. (Л) окр. Мерлинки (53°37'00" с.ш. и 45°01'60" в.д.) – солонцовая степь.

Ульяновская область. (Т) окр. с. Тияпино (54°08'60" с.ш. и 46°07'00" в.д.) – меловой луг на правом берегу р. Суры. *(Б) окр. с. Бекетовка (54°06'00" с.ш. и 46°52'00" в.д.) – степной участок на пологом меловом склоне. *(Е) окр. с. Ермоловка (54°00'18" с.ш. и 46°52'15" в.д.) – степной участок на меловом склоне. *(Ш) заказник «Шиловская лесостепь» (54°02'60" с.ш. и 48°38'60" в.д.) – каменистая степь. *(СР) Суруловская лесостепь (53°04'60" с.ш. и 47°43'60" в.д.) – степной участок на карбонатных склонах. (МА) урочище «Малая Атмала» (52°57'00" с. ш. и 48°04'60" в.д.) – каменистая меловая разнотравная степь. *(Шг) меловой останец урочище «Шихан-гора» (53°04'60" с.ш. и 47°15'00" в.д.) –

северный крутой склон луговых разнотравных и злаково-разнотравных степей (Масленников, 2008). ***(Бп)** пруд на р. Ардовать (53°04'60" с.ш. и 47°25'60" в.д.) – на холмистой равнине меловая степь (Масленников, 2008). ***(В)** окр. с. Вязовка (52°52'00" с.ш. и 48°22'60" в.д.) – степь на карбонатных глинах низкого плато.

Саратовская область. ***(ТШмс)** Хвалынский национальный парк, гора «Три Шишки» (52°29'00" с.ш. и 48°06'00" в.д.) – степь с кальцефитной флорой на холмах различной высоты с глиняными осыпями и открытым мелом (Забалуев и др., 2009). ***(Бмс)** окр. г. Хвалынска (52°29'00" с.ш. и 48°06'00" в.д.) – меловая степь на западных склонах холмов.

Самарская область (рис. 3). Материал собран на правом берегу Волги в Жигулевских горах. **(Вг)** – верхняя часть крутых каменистых склонов горы Верблюд (Национальный парк Самарская Лука), покрытых смешанным лесом. В верхней части склонов горы Верблюд преобладают дерново-карбонатные типичные (карбо-литоземные темногумусовые типичные) почвы. Каменистые склоны горы Верблюд мало доступны для посещения туристами. **(Пг)** – средняя часть склона горы Попова (Жигулёвский государственный заповедник). При движении вниз по склону горы Попова карболитоземы сменяются буроземами темными (подтип остаточного-карбонатные). Эти почвы сформированы под влиянием специфических климатических условий: более мягкий и влажный климат, терморегулирующее влияние Волги, более длительное сохранение снегового покрова (Абакумов и др., 2004; Абакумов и др., 2008). На Пг расположена смотровая площадка и проходит экскурсионный маршрут. Кроме того, в этой горе располагаются Ширяевские штольни, в которых добывался известняк. Из-за интенсивных горных разработок, проводимых в 30-х годах прошлого века, связанных с массивными взрывами внутри нее, а также обширными по всему склону горы отвалами пустой породы, гора подверглась сильному изменению.

(Мг) – гора Монастырская, расположена с восточной стороны села Ширяево. На ее склоне установлен поклонный крест, а сама возвышенность несколько вдаётся в область поселения. С северной стороны Монастырской горы проходит узкая дорога, идущая на восток, и сразу за ней начинается берег Волги.

Пробы взяты на участке каменистой степи. (**Мол**) – южный крутой склон каменистой степи в верхней части горы Молебная, со всех сторон окружен соснами, у подножья этой горы лиственные деревья и кустарники. (**МБг**) – гора Малая Бахилова. Правый склон приустьевой части Бахиловской долины. Живописнейший склон с отвесными выходами скал и безлесными участками, занятыми каменистой степью с обильной травянистой растительностью. Малая Бахилова гора является классическим местом произрастания ряда редких травянистых растений.

В левобережье исследованы раковины улиток, собранные Ю.В. Сачковой. (**Срл**) – равнинный биотоп сквера Самарского государственного университета (г. Самара), представляющего собой разнотравный луговой участок с локальными кустарниково-древесными посадками. (**Бс**) – Баринова поляна в Красносамарском лесничестве (Самарская обл.), представляющая равнинный биотоп (с небольшим уклоном ок. 10° к руслу р. Самара) разнотравно-типчаково-ковыльной степи с редким кустарником вишни степной и миндаля обыкновенного. Почва здесь каменистая, суглинистый песчаник с конкрециями карбоната кальция. Еще два биотопа левобережья расположены на юго-западных склонах Сокольных гор (**Лг**) – скальный участок на горе Лысая и участок каменистой степи на горе Тип-Тяв (**Т-Ткс**). Располагаются данные степи на каменистых обнажениях с бедными, сильно смытыми почвами, имеющими чаще всего тяжелый механический состав. Во флоре преобладают кальцефильные, устойчивые к интенсивному освещению виды растений с сильно развитой корневой системой, в которой находят укрытие моллюски.

Исследования морфологии раковин. Изменчивость раковин *Ch. tridens* исследовали в 27 поселениях, в том числе в пяти пунктах правобережья и четырёх – левобережья р. Волги в Самарской области (см. рис. 3, рис. 16). Всего обследовано 423 экземпляра.

Для конхиологической характеристики использован ряд общепринятых промеров (рис. 4). Для сравнения формы раковины представителей выделенных микропопуляций в расчеты также включены индексы ШР/ВР, ВР/ШР, ВУ/ВР,

ШУ/ШР, ВУ/ШУ, И1 = (ВУ+ШУ)/(a+b+c); И2 = (angular+suprapalatal+colum)/3. Степень развития зубов в устье характеризовали в баллах: 0 – не развит, 1 – развит плохо, 2 – развит хорошо. Все измерения проводили под биноклем МБС-9 (ЛОМО, Россия). По каждому параметру вычисляли статистические показатели: среднее арифметическое (M), стандартную ошибку (SE) и коэффициент вариации (CV).

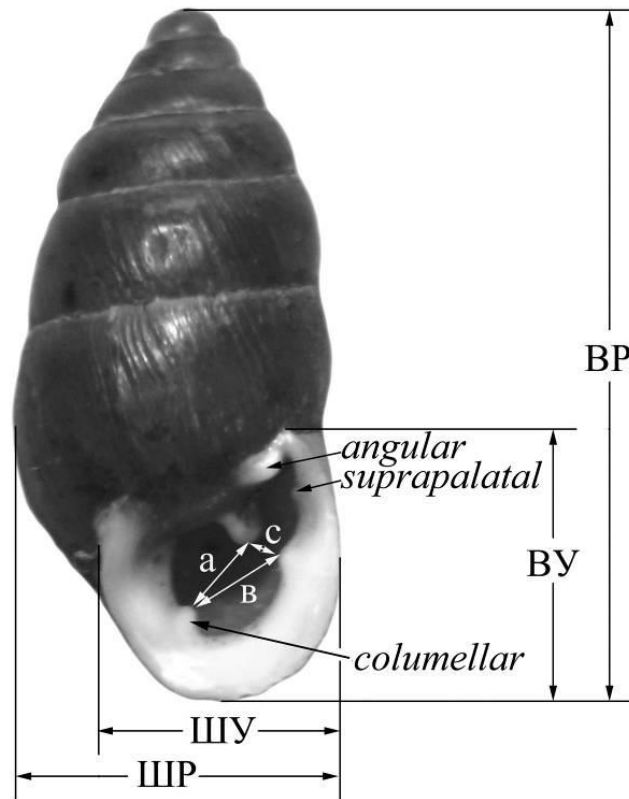


Рис. 4. Схема измерения раковины *Ch. tridens*: BP – высота и ШР – ширина раковины, ВУ – высота и ШУ – ширина устья. Зубы: ангулярный – *angular*, супрапалатальный – *suprapalatal*. Буквами обозначено расстояние между: а – колумеллярным (*columellar*) и париетальным (*parietal*), в – колумеллярным и палатальным (*palatal*), с – париетальным и палатальным зубами.

Для оценки уровня дифференциации выборок из разных микропопуляций по совокупности абсолютных промеров морфологических признаков использовали дискриминантный анализ. В качестве переменных дискриминантного анализа использовали промеры, позволяющие наилучшим образом разделить группы моллюсков изучаемых биотопов. Классификацию

раковин из разных микропопуляций с учетом морфологической дистанции между центроидами всех выборок, полученных в пространстве канонических переменных, проводили с помощью кластерного анализа (UPGMA-метод) по матрице дистанций Евклида (D).

Чтобы выявить уровень сходства и различия микропопуляций по форме и пропорциям раковин проводили статистическую ординацию их относительных показателей (индексов) методом главных компонент. Критерием для правильности выбора размерности факторного пространства служили собственные значения факторов. Анализировали те факторные оси, у которых значения собственных чисел была > 1 . Вклады индексов оценивали по значениям факторных нагрузок, которые были коэффициентами корреляции переменной к координате.

При изучении влияния факторов окружающей среды на морфологию раковин в пунктах сбора *Ch. tridens* учитывали географическое положение и некоторые климатические показатели. Для характеристики таких важных биотопических факторов, как температура и влажность, использовали материалы агроклиматического районирования (Агроклиматические справочники по Пензенской, Саратовской и Ульяновской областям, 1958). Данные по сумме средних суточных температур, общему количеству осадков, среднемесячным температурам и осадкам в апреле, мае, августе, сентябре, соответствующим времени активности улиток, а также степени увлажнения почвы были взяты с электронных ресурсов <http://www.atlas-yakutia.ru/meteostation.html>; Гисметео (www.gismeteo.ru); <http://meteoinfo.ru/klimatgorod>.

Зависимость между морфологическими параметрами раковин и факторами среды устанавливали по коэффициенту ранговой корреляции Спирмена (R_s). Степень влияния отдельных факторов среды на изменчивость конхиологических показателей и оценку их вкладов анализировали с помощью множественной регрессии по алгоритму обобщенных нелинейных моделей (GLZ). Вклад каждого климатического фактора (предиктора) в предсказание наилучших значений отклика оценивали по значениям стандартизированных (Beta) и

нестандартизированных ($b_0 \pm SE$) регрессионных коэффициентов. С помощью коэффициента Beta проводили ранжирование предикторов по степени их влияния на отклик. Для определения уровня объяснения дисперсии и оценки качества предсказаний линейной регрессионной модели использовали коэффициент детерминации (R^2) и коэффициент множественной регрессии (R).

В генетическом анализе при выявлении полиморфизма ДНК из шести опробованных выбраны три наиболее информативных ISSR-маркера: ISSR-3 [(GAG)₉C], ISSR-5 [(AGC)₉G], ISSR-6 [(ACC)₆G].

Использовали фрагмент тела моллюска, зафиксированный в 96% этаноле. ДНК выделяли по стандартной методике, включающей обработку додецилсульфатом натрия (SDS) и протеиназой К при 50°C с последующими фенольно-хлороформной очисткой и осаждением охлажденным абсолютным этиловым спиртом в сильно солевой среде (Sambrook et al., 1989).

PCR-реакцию проводили в стандартной реакционной смеси (50 mM трис-HCl (pH 8.9), 20 mM сульфата аммония, 20 мкМ ЭДТА, 150 мкг/мл бычьего сывороточного альбумина, смесь дезоксинуклеозидтрифосфатов (200 мкМ каждого), 2 mM хлористого магния, 15 пмоль праймера и 2 ед. акт. *Taq*-полимеразы в течение 30 циклов в режиме: 94°C – 1 мин, 55°C – 1 мин, 72°C – 2 мин. Продукты амплификации разделяли электрофорезом в 6% полиакриламидном геле в 1x TBE буфере. Гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в проходящем ультрафиолетовом свете в системе Gel-Doc XR («Bio-Rad», США). Полученные генетические данные (матрица 0-1) были обработаны при помощи специализированной генетической программы *GenAlEx* 6.5. При этом «наличие полосы» – 1 и «отсутствие полосы» – 0 расценивалось нами как существование в популяции двух гаплотипов.

Для анализа генетической структуры и генетического разнообразия популяций улитки *Ch. tridens* из лесостепных районов Приволжской возвышенности в качестве ядерного маркера использовали фрагмент генов 2-ого внутреннего спейсера транскрипции, 5.8S и 28S частицы рДНК (722 пн), полученные при амплификации образцов с оригинальными праймерами (Ch28S D

– 5'-CATTGAACATCGACACCTTGAA-3' Ch28S R – 5'-CCAGTATTTAGCCTTAGATGGA). Полученные в ходе секвенирования нуклеотидные последовательности фрагментов ДНК ($n = 19$) были проанализированы с помощью пакета программ MEGA 6.06 (Tamura et al., 2013), DnaPS 4.10 (Rozas et al., 2003) и Network 4.6.1.3 с целью выяснения генетических дистанций между популяциями, гаплотипического разнообразия и построения филогенетических реконструкций генетической структуры ареала.

Все вычисления проводили в статистическом пакете Statistica for Windows 6.0, MS Excel 2002, PAST-2.15. Отличия считали достоверными при пороге значимости $p \leq 0.05$.

Некоторые аспекты экологии хондрулы. Особенности экологии вида и сообщества рассматривали на двух степных участках с разным антропогенным влиянием: в Попереченской степи в заповеднике «Приволжская лесостепь», и в Ухтинке. На обеих территориях пробы взяты на прямоугольных площадках (2×0.5 м) в 100 квадратах (10×10), а также по три почвенные пробы размером 25×25 см. При этом в Попереченской степи образцы взяты в двух биотопах: с преобладанием травянистых растений и кустарников. На плакоре в Ухтинке взяты только три пробы. Для выявления распределения моллюсков в пространстве использовали показатель дисперсии – отношение дисперсии к среднему (Покаржевский, 2007).

На обоих участках в трех повторностях анализировали следующие параметры почвы: механический состав, содержание кальция и гумуса. Механический состав определяли методом отмучивания; содержание кальция – атомно-абсорбционным с использованием спектрометра Квант-2а; гумуса – фотометрическим, ГОСТ 26213-91, с помощью колориметра КФК-2. Для установления достоверности различий вычисляли критерий Стьюдента.

ГЛАВА 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДА *Ch. tridens* И СТРУКТУРА МАЛАКОЦЕНОЗОВ ОТКРЫТЫХ БИОТОПОВ ЛЕСОСТЕПИ

3.1. Распространение *Ch. tridens*

На Приволжской возвышенности исследовано более 40 биотопов. Координаты нахождения этих пунктов (рис. 2, 3) и краткое описание фитоценозов представлено в главе 2. Только в 25 из них обнаружен вид *Ch. tridens* (эти биотопы обозначены значком*). По литературным данным известно обитание вида в с. Арбузовка Цильнинского р-на и с. Барыш Николаевского р-на Ульяновской обл., а также в Жигулях (Сачкова и др., 2001).

В Республике Мордовия для исследования выбраны территории на богатых карбонатами субстратах. Из четырех обследованных биотопов *Ch. tridens* обнаружена в двух, которые пространственно расположены ближе к центру Мордовии. Первый – это степные склоны на выходах известняка и остепненная дубрава близ с. Белогорское Лямбирского р-на (фото 1). У подножья склона расположен сырой луг вдоль ручья. В последние годы резко снизилась пастбищная нагрузка и поэтому сокращается площадь карбонатных обнажений (Редкие ..., 2006). Доля хондрулы в малакоценозе на этих склонах пока достаточно высокая – 12%. Второй участок – степной карбонатный склон и сосново-широколиственный лес на третичном холме-останце близ с. Сабур-Мачкасы Чамзинского р-на (фото 2). На этом останце, возможно, не затронутым ледником, отмечено большое флористическое разнообразие (Редкие ..., 2004). В малакоценозе обнаружена всего одна раковина *Ch. tridens*, при этом она принадлежала улитке, которая на меловом холме жила давно. В настоящее время этот вид исчез. Об этом свидетельствуют и повторные исследования открытых участков останца. На двух огромных по площади участках с выходами карбонатов Симкинские склоны (60 га) и Лашинские склоны (750 га) хондрула не обнаружена (фото 3, 4).

В Ульяновской области хондрула трехзубая отмечена в семи биотопах. На степных участках меловых склонов в окр. сел Бекетовка и Ермоловка (фото 5, 6) доля хондрулы 11% и 9%, соответственно. Ландшафтный комплексный заказник

«Шиловская лесостепь» расположен к югу от с. Шиловка Сенгилеевского р-на на отрогах Сенгилеевских гор, сложенных песками палеогена, мелами верхнего мела и нижнемеловыми глинистыми породами. Половину территории занимают леса. Уникальность Шиловской лесостепи в том, что здесь на сравнительно небольшой площади встречаются почти все имеющиеся в области типы степей: кустарниковые, ковыльно-типчаковые, луговые и каменистые (Масленников, Шалдыбина, 1992). Доля хондрулы в малакоценозе Шиловской каменистой степи 2% (фото 7). На северном крутом склоне луговой разнотравной и злаково-разнотравной степи мелового останца урочище «Шихан-гора» в малакоценозе доля хондрулы 6%, а в расположенной рядом холмистой меловой степи у пруда на р. Ардовать – 20% (фото 8, 9).



Фото 1. С. Белогорское (БС).



Фото 2. Останец Сабур-Мачкасы (СМ).



Фото 3. Симкинские склоны (Сс).



Фото 4. Лашинские склоны (ЛС).



Фото 5. Окрестности с. Бекетовка (Б).



Фото 6. Окрестности с. Ермоловка (Е).



Фото 7. Шиловская степь (Ш).



Фото 8. Урочище «Шихан-гора» (Шг).



Фото 9. Безымянный пруд (Бп).



Фото 10. Суруловская степь (СР).

Суруловская лесостепь одно из наиболее возвышенных мест на Приволжской возвышенности. Вершина возвышенности прикрыта лишь

маломощными песчаниками палеогена, которые располагаются на поверхности верхнего мела. На склонах возвышенности палеогеновые слои почти полностью разрушены и на поверхности находятся верхнемеловые отложения. На вершине возвышенности и в верхних частях склонов располагаются древние леса и меловые реликтовые сосняки. После разрушения палеогеновых отложений на этой возвышенности в конце миоцена и в плиоцене обнажились на больших площадях верхнемеловые породы, и к этому времени следует отнести появление третичных реликтов меловых сосняков. Сейчас с хозяйственной деятельностью человека в Суруловской лесостепи их осталось мало. Там, где она исчезла, имеются каменистые степи или просто обнажения. На более пологих склонах с перегнойно-карбонатными почвами располагаются тырсовая и разнотравная степи (Благовещенский и др., 1997). На этих склонах доля хондрулы очень низкая 0.9% (фото 10). Самая высокая доля (40%) хондрулы оказалась в локальном степном биотопе на карбонатных глинах низкого плато в окр. с. Вязовка, представленном небольшим карстовым провалом, заросшим плетущимся кустарником, возможно, ежевикой (фото 11).



Фото 11. Окрестности с. Вязовка (В).



Фото 12. Окрестности с. Тияпино (Т).

В двух биотопах: окр. с. Тияпино и урочище «Малая Атмала» хондрула не обнаружена. Первый фитоценоз – меловой луг на правом берегу р. Суры (фото 12). Второй – каменистая меловая разнотравная степь, расположенная в 2 км юго-восточнее д. Средниково Радищевского р-на на большом меловом останце

среднего плато. Здесь сочетаются эталонные лесные и степные сообщества, т.е. эталонный лесостепной ландшафт (фото 13).

В степи Хвалынского национального парка (Саратовская обл.) с кальцефитной флорой доля хондрулы в малакоценозах на холмах различной высоты с глиняными осыпями и открытым мелом (Забалуев и др., 2009) низка. Так в условиях горы «Три Шишки» (фото 14) она не превышает 2.21%. В меловой степи на западных склонах Безымянных холмов достигает 20% (фото 15).



Фото.13. Окрестности с. Малая Атмала (МА).



Фото. 14. Гора Три Шишки (ТШмс).



Фото. 15. Безымянные холмы (Бмс).

На севере Пензенской области сохранился уникальный лесостепной природный комплекс на мергелевом субстрате урочища «Чердак» с перепадом относительных высот (40–70 м). В 1912 г. И.И. Спрыгин (1998) отмечал на Чердаке растительность богатую степными и меловыми видами. Немного позже вершины и склоны урочища «Чердак» были распаханы, уцелел от распашки

только крутой склон, который был покрыт ковыльной степью. После прекращения хозяйственной деятельности (выпаса скота, кошения травы) очень быстро произошло залесение значительной территории, в том числе и тех участков, где раньше собирали хондрулу (фото 16). Исчезли многие светлюбивые травы опушек и лесных полян, весной более длительное время стал задерживаться снег (Новикова, Леонова, 2014). В малакоценозе разнотравного степного участка помимо улитки *Ch. tridens* обитает еще 14 видов. Плотность хондрулы здесь была очень низкой (0.01%), в числе доминантов другие обитатели открытых биотопов *V. pulchella* (42%), *T. cylindrica* (14%), *C. lubricella* (11%). В последние два года в урочище «Чердак» хондрулу не удалось обнаружить.

Не многочисленна хондрула в окрестностях п. Спасск. Биотоп характеризуется гетерогенным фитоценозом, представленным на склоне безостокострецовым настоящим лугом с ежой сборной, полынно-земляничным остепненным лугом, участком с осокой ранней и вейником, у подножья – настоящим лугом, а в овраге – болотистым лугом (фото 17).

В пос. Ухтинка (северная окраина г. Пензы) на степном участке, изрезанном балками и оврагами интенсивно выпасают крупный и мелкий рогатый скот (фото 18). В различных стадиях типчаково-разнотравной степи с обедненной травянистой растительностью на черноземных почвах сообщество моллюсков не богатое, а плотность *Ch. tridens* на участке распределена неравномерно (результаты детальных исследований малакоценозов и микропопуляции хондрулы представлены в разделах 3.2.4 и 4.1).

В рельефе Островцовской и Попереченской лесостепи заповедника «Приволжская лесостепь» чередуются низменности с широкими пойменными асимметричными долинами (фото 19, 20). Многочисленные древние балки, прорезают склоны долин и междуречий (Курицын, Марденский, 1991). В Островцах преобладают средневыщелоченные и тучные черноземы (Силева, Чернова, 1999). В малакоценозе этой лесостепи не только виды открытых пространств, но и лесных (*C. lubrica*, *V. pusilla*, *P. petronella*, *F. fruticum*, *P. rubiginosa*, *S. oblonga*). *Ch. tridens* обнаружена в наземнейниково-

разнотравной степи, на участках зарастающих кустарниками (вишарник, миндальник, терновник), а также низкорослыми и высокорослыми лесами (осинник, черемушник, высокорослый терновник). Доля этого вида во всех биотопах низкая (0.39%, 0.64%, 0.84%, соответственно).



Фото 16. Урочище Чердак (Ч).



Фото 17. Склон оврага у Спасска (Сп).



Фото 18. Ухтинка (У).



Фото 19. Островцовская лесостепь (О).



Фото 20. Попереченская степь (П).



Фото 21. Кунчеровская лесостепь (К).

В Попереченской степи почвы представлены черноземами разной степени оподзоливания и выщелачивания (Дюкова, 1999). Улитки обнаружены в южной части, примыкающей к двум балкам. Растительность здесь отличается наиболее мезофильным характером. Степная растительность распространена только на прибалочных склонах, где она вытесняется зарослями степных кустарников, преимущественно миндаля низкого и вишни степной. Малакокомплекс беднее по сравнению с Островцами, а доля *Ch. tridens* также не высокая – 0.63%.

На Кунчеровском участке степь занимает высокий ровный водораздел, с трех сторон ее окружает лиственный лес с примесью сосны (Новикова, Соколова, 2008). Почвенный покров лесостепи беден, преобладают серые лесные почвы различного механического состава и неполноразвитые маломощные черноземы (Дюкова, 2007). Улитки сохранились на окраине заповедного участка в дерновинно-злаковой степи на склонах балки, зарастающей степными кустарниками (раkitник, миндаль, спирея), на песках (фото 21). Их доля в сообществе низкая – 0.04%.

На юге области в Лопатинском р-не в окрестностях с. Белогорье на склонах правого берега р. Чечуйка в нарушенной злаковой степи на карбонатных почвах в малакоценозе плотность хондрулы низкая, доля в сообществе 1.2% (фото 22).

Западнее, четыре поселения найдены в Сердобском р-не. Первое в г. Сердобске на маломощных супесчаных черноземах (берег р. Сердобы). Моллюски с этой территории заползают на станцию юннатов (фото 23). Летом они взбираются на растущий ревень и другие культурные растения, в апреле при температуре воздуха +22°C на влажной земле улитки спариваются. Второе поселение найдено у проезжей дороги недалеко от д. Яблочково на песчаном субстрате, зарастающем соснами и травянистыми растениями – злаками, полынью (фото 24). Третье поселение расположено на степном участке севернее г. Сердобска у с. Куракино на правом берегу р. Сердоба (фото 25). Четвертая микропопуляция – обнаружена на склоне балки у д. Байка (фото 26). В малакоценозе этой территории доля *Ch. tridens* 9%.



Фото 22. Окрестности с. Белогорье (БЛ).



Фото 23. Сердобск (С), берег р. Сердобы, станция юннатов.



Фото 24. Окрестности д. Яблочково, недалеко от г. Сердобска.



Фото 25. Окрестности с. Куракино (КС) берег р. Сердобы.

В окрестностях п. Беково на черноземных почвах склона балки, по дну которой течет ручей, заросший кустарниками и деревьями, а также на разнотравном остепненном лугу в малакоценозе много влаголюбивых видов (фото 27). Плотность улитки *Ch. tridens* здесь высокая, ее доля составляет 6%. В Тамалинском районе в небольших оврагах с. Ульяновки и у д. Садовая на склонах глубокой балки, по дну которой течет ручей, также обнаружены хондрулы (фото 28). Второе поселение расположено на сильно нарушенном дерновинно-злаковом пастбище с супесчаным субстратом. Поскольку участок вытаптывается пасущимися животными, улитки встречаются редко. В п. Малая Сердоба

хондрула (3%) обнаружена на небольшом участке с остатками степной растительности и внизу крутого мелового обнажения (фото 29).



Фото 26. Окрестности с. Байка (БС).



Фото 27. Окрестности п. Беково (БТ).



Фото 28. Окрестности д. Садовая (СТ).



Фото 29. Окрестности п. Малая Сердоба (МС).

В пяти малакоценозах на песчаном субстрате: урочище «Шуро-Сиран» (ШС), Елшанские степи (ЕС), окр. с Нижние Поляны (НП) (фото 30–32), окр. д. Яблочково и «Кунчеровская лесостепь» (К) хондрула, как отмечено выше, обнаружена в последних двух. Возможно, нахождение этого кальцефильного вида на песчаном субстрате обусловлено тем, что в этих местах наблюдается неоднородность геологического строения материнских пород. Здесь протекают различные формы эрозии поверхности, где формируется переходная зона контакта песчаных палеогеновых пород и верхнемеловых карбонатов. Вторая возможная причина — в складках и понижениях рельефа происходит вынос и

подток ионов кальция и карбонат-ионов. Аналогичные нарушения наблюдаются в распространении кальцефильных растений (Масленников, 2008).

Еще в трех малакоценозах на солонцах: Ольшанские склоны (Ол), окр. с. Жмакино (Ж), окр. д. Мерлинка (Л) хондрула не была обнаружена (фото 33–35).



Фото 30. Урочище «Шуро-Сиран» (ШС).



Фото 31. Елшанские склоны (ЕС).



Фото 32. Окрестности д. Нижняя Поляна (НП).



Фото 33. Ольшанские склоны (Ол).



Фото 34. Жмакино (Ж).



Фото 35. Окрестности д. Мерлинка (Л).

Не обнаружен вид *Ch. tridens* и в луговых сообществах на черноземах: окр. с. Студенка (СБ), окр. с. Краснополье (Кон), Светло-Полянские луга (СП), на меловых склонах урочища «Субботинские склоны» (СС), Новоараповка (На) и небольшом меловом останце – окр. с. Морозовка (Н) (фото 36–41).



Фото 36. Окрестности с. Студенка (СБ).



Фото 37. Окрестности с. Краснополье (Кон).



Фото 38. Светлополянские луга (СП).



Фото 39. Субботинские склоны (СС).



Фото 40. Окрестности с. Новоараповка (На).



Фото 41. Окрестности д. Морозовка (Н).

Таким образом, на территории Приволжской возвышенности *Ch. tridens* обитает в сохранившихся лугово-степных участках, на песчаных и меловых почвах, а также на черноземах. При этом вид может перемещаться в кустарниковые и разреженные лесные биотопы. Он выдерживает значительный антропогенный пресс. Плотность микропопуляций хондрулы в разных местообитаниях, даже расположенных рядом, отличается значительно. Самые обильные микропопуляции в БМ, Б, Е, Бп, В, Бмс на меловых склонах. В том случае, когда на участках, где обнаружен вид, происходит смена травянистой растительности на лесную, плотность хондрулы снижается, и она даже исчезает. Такую ситуацию мы наблюдали в Пензенской обл. на ООПТ «Чердак». В связи с наступлением леса, вид *Ch. tridens* на степном склоне к 2014 г. исчез. Также, только остатки единственной хондрулы обнаружены в Республике Мордовия на меловом останце Сабур-Мачкасы (рис. 5).



Рис. 5. *Chondrula tridens* (слева – из мелового останца в Сабур-Мачкасах, справа – из меловых склонов окр. с. Белогорское).

3.2. Структура сообществ наземных моллюсков

3.2.1. Структура малакоценозов разных биотопов

Из всех обследованных биотопов сообщества моллюсков изучены в 33 (рис. 6). В малакоценозах обнаружено 29 видов улиток из 17 семейств (табл. 2).

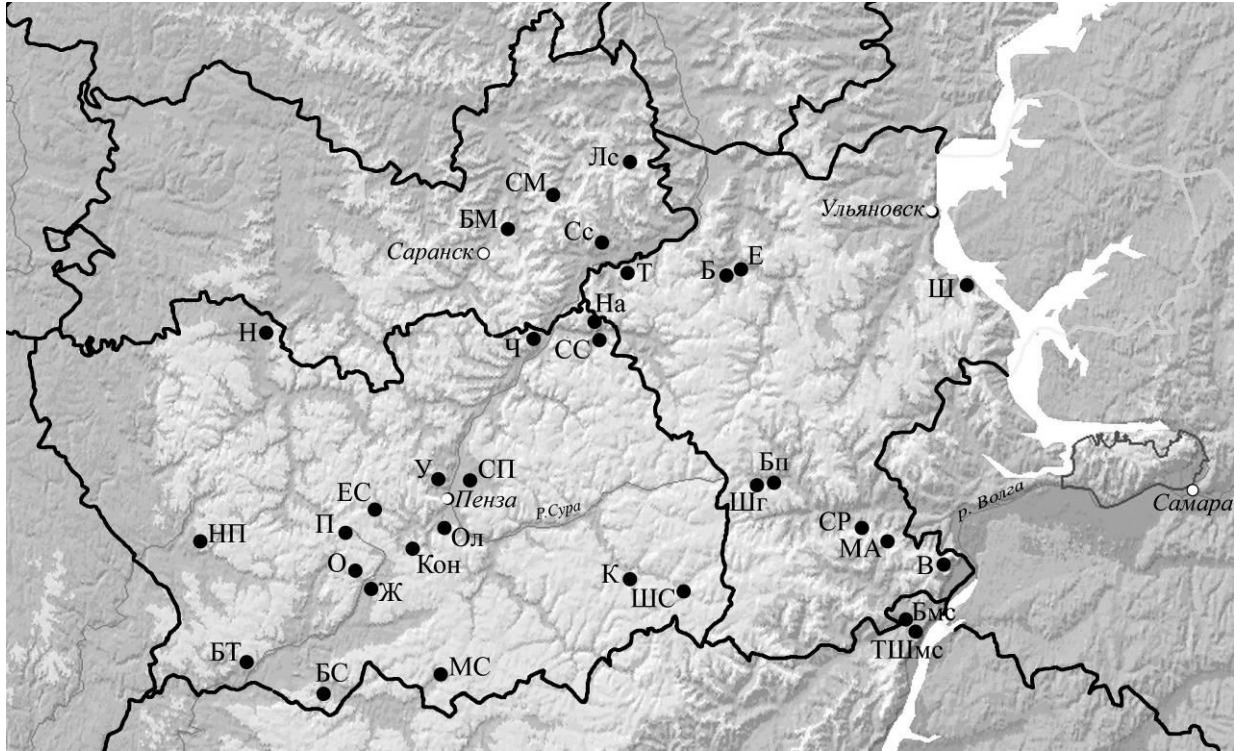


Рис. 6. Пункты исследования сообществ наземных моллюсков. Обозначения в тексте.

Половина видов достаточно часто встречаются в исследуемых малакоценозах: *V. pulchella* (88%), *V. costata* (82%), *C. lubricella* (73%), *V. pellucida* (39%), *C. lubrica* (36%), *P. pygmaeum* (30%), *E. fulvus* (39%), *V. pygmaea* (64%), *Ch. tridens* (57%), *P. muscorum* (42%), *T. cylindrica* (42%), *P. rubiginosa* (36%), *E. strigella* (30%), *P. bigranata* (27%). Среди них первые семь видов – эврибионтные, экологически пластичные, живут как в открытых биотопах, так и лесных, остальные – преимущественно в различных степных и луговых биоценозах. *Ch. tridens*, *T. cylindrica* – европейские степные кальцефильные виды, но могут встречаться и на опушках леса. Они широко распространены в центральной и юго-восточной Европе. К ним относится и редкий вид – *T. costulata* (9%).

Таблица 2. Видовой состав малакоценозов открытых биотопов. Обозначения на рис. 2.

Таксон	БМ	Лс	СМ	Сс	Е	Б	Ш	В
Сем. Carychiidae Jeffreys, 1830								
<i>Carychium minimum</i> Müller, 1774								
<i>C. tridentatum</i> (Risso, 1826)								
Сем. Succeneidae Beck, 1837								
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)								
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)								
<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)								
Сем. Cochlicopidae Hesse, 1922								
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)								
<i>C. lubricella</i> (Ziegler in Porro, 1838)	+		+	+	+	+		+
<i>C. nitens</i> (Gallenstein, 1852)								
Сем. Valloniidae Morse, 1864								
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>V. pulchella</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	+	+	+	
Сем. Pupillidae Turton, 1831								
<i>Pupilla muscorum</i> (Linnaeus, 1758)		+	+		+	+		
<i>P. bigranata</i> (Linnaeus, 1758)	+		+		+	+	+	
Сем. Vertiginidae Fitzinger, 1833								
<i>Vertigo pusilla</i> Müller, 1774								
<i>V. pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	+		+	+				
<i>V. substriata</i> (Jeffreys, 1830)								
<i>Vertilla angustior</i> (Jeffreys, 1830)								
Сем. Truncatellinidae Steenberg, 1925								
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)								
<i>Truncatellina costulata</i> (Ferussac, 1807)	+							
<i>T. cylindrica</i> (Ferussac, 1807)	+		+			+		+
Сем. Enidae Woodward, 1903								
<i>Chondrula tridens</i> (Müller, 1774)	+		+		+	+	+	+
Сем. Clausiliidae Gray, 1855								
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)			+					
Сем. Punctidae Morse, 1864								
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)			+					
Сем. Zonitidae								
<i>Perpolita petronella</i> (L. Pfeiffer, 1853)			+					
<i>P. hammonis</i> (Strom, 1765)				+				
Сем. Vitrinidae Fitzinger, 1833								
<i>Vitrina pellucida pellucida</i> (Müller, 1774)								
Сем. Gastrodontidae Tryon, 1868								
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller, 1774)								
Сем. Euconulidae H. Baker, 1928								
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	+		+		+	+		
Сем. Bradybaenidae Pilsbry, 1939								
<i>Fruticicola fruticum</i> (Müller, 1774)	+		+					
Сем. Hygromiidae Tryon, 1866								
<i>Pseudotrachia rubiginosa</i> (A. Schmidt, 1853)	+		+					
<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	+		+	+				
Сем. Agriolimacidae								
<i>Deroceras agreste</i> (Linnaeus, 1758)								

Таксон. Продолжение, 2	МА	СР	Т	ШГ	БП	ТШМС	БМС
Сем. Carychiidae Jeffreys, 1830							
<i>Carychium minimum</i> Müller, 1774							
<i>C. tridentatum</i> (Risso, 1826)							
Сем. Succeneidae Beck, 1837							
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)							
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)							
<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)							
Сем. Cochlicopidae Hesse, 1922							
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)				+			
<i>C. lubricella</i> (Ziegler in Porro, 1838)	+	+	+	+			
<i>C. nitens</i> (Gallenstein, 1852)							
Сем. Valloniidae Morse, 1864							
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+		+	+
<i>V. pulchella</i> (Müller, 1774)		+	+	+	+		
Сем. Pupillidae Turton, 1831							
<i>Pupilla muscorum</i> (Linnaeus, 1758)			+	+	+	+	
<i>P. bigranata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+				
Сем. Vertiginidae Fitzinger, 1833							
<i>Vertigo pusilla</i> Müller, 1774							
<i>V. pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)		+		+			
<i>V. substriata</i> (Jeffreys, 1830)							
<i>Vertilla angustior</i> (Jeffreys, 1830)							
Сем. Truncatellinidae Steenberg, 1925							
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)							
<i>Truncatellina costulata</i> (Ferussac, 1807)							
<i>T. cylindrica</i> (Ferussac, 1807)	+	+				+	+
Сем. Enidae Woodward, 1903							
<i>Chondrula tridens</i> (Müller, 1774)		+		+	+	+	+
Сем. Clausiliidae Gray, 1855							
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)							
Сем. Punctidae Morse, 1864							
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)		+					
Сем. Zonitidae							
<i>Perpolita petronella</i> (L. Pfeiffer, 1853)							
<i>P. hammonis</i> (Strom, 1765)							
Сем. Vitrinidae Fitzinger, 1833							
<i>Vitrina pellucida pellucida</i> (Müller, 1774)							
Сем. Gastrodontidae Tryon, 1868							
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller, 1774)							
Сем. Euconulidae H. Baker, 1928							
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)							
Сем. Bradybaenidae Pilsbry, 1939							
<i>Fruticicola fruticum</i> (Müller, 1774)							
Сем. Hygromiidae Tryon, 1866							
<i>Pseudotrachia rubiginosa</i> (A. Schmidt, 1853)		+		+	+		
<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	+						
Сем. Agriolimacidae							
<i>Deroceras agreste</i> (Linnaeus, 1758)							

Таксон. Продолжение, 4	ЕС	БТ	У	НП	МС	БС	П	СП	Кон
Сем. Carychiidae Jeffreys, 1830									
<i>Carychium minimum</i> Müller, 1774							+	+	+
<i>C. tridentatum</i> (Risso, 1826)									
Сем. Succeneidae Beck, 1837									
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)		+			+	+		+	
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)			+		+	+	+	+	
<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)		+							
Сем. Cochlicopidae Hesse, 1922									
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)		+	+		+	+	+	+	+
<i>C. lubricella</i> (Ziegler in Porro, 1838)	+			+	+	+	+	+	
<i>C. nitens</i> (Gallenstein, 1852)		+							
Сем. Valloniidae Morse, 1864									
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)		+	+		+	+	+	+	
<i>V. pulchella</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Сем. Pupillidae Turton, 1831									
<i>Pupilla muscorum</i> (Linnaeus, 1758)			+					+	
<i>P. bigranata</i> (Linnaeus, 1758)									
Сем. Vertiginidae Fitzinger, 1833									
<i>Vertigo pusilla</i> Müller, 1774									
<i>V. pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>V. substriata</i> (Jeffreys, 1830)								+	
<i>Vertilla angustior</i> (Jeffreys, 1830)								+	
Сем. Truncatellinidae Steenberg, 1925									
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)						+			
<i>Truncatellina costulata</i> (Ferussac, 1807)									
<i>T. cylindrica</i> (Ferussac, 1807)							+		
Сем. Enidae Woodward, 1903									
<i>Chondrula tridens</i> (Müller, 1774)		+	+		+	+	+		
Сем. Clausiliidae Gray, 1855									
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)									
Сем. Punctidae Morse, 1864									
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)						+	+	+	+
Сем. Zonitidae									
<i>Perpolita petronella</i> (L. Pfeiffer, 1853)		+						+	
<i>P. hammonis</i> (Strom, 1765)		+		+	+		+	+	
Сем. Vitrinidae Fitzinger, 1833									
<i>Vitrina pellucida pellucida</i> (Müller, 1774)	+	+	+			+	+	+	
Сем. Gastrodontidae Tryon, 1868									
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller, 1774)		+				+		+	
Сем. Euconulidae H. Baker, 1928									
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	+				+		+	+	+
Сем. Bradybaenidae Pilsbry, 1939									
<i>Fruticicola fruticum</i> (Müller, 1774)								+	
Сем. Hygromiidae Tryon, 1866									
<i>Pseudotrachia rubiginosa</i> (A. Schmidt, 1853)		+	+	+				+	
<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)				+					+
Сем. Agriolimacidae									
<i>Deroceras agreste</i> (Linnaeus, 1758)			+				+		

Голарктические виды *V. pygmaea* и *P. muscorum* из-за мелких размеров относительно стойки к длительному пересыханию, обитают в основном в открытых и сухих фитоценозах. Встречаются они намного реже остальных видов этой группы. *E. strigella* – европейский лесной вид, наиболее ксерофитный. Возможно леса являются вторичным биотопом для него (Балашёв, 2011). Палеарктические виды *P. bigranata* – кальцефил населяет сухие биотопы (Шилейко, 1984), а *P. rubiginosa* – пойменные. Второй вид в суходольных фитоценозах встречается в особых микростациях, балках и оврагах, по днищу которых текут ручьи.

Реже встречаемые виды обнаружены в одном-двух биотопах (3-20%) предпочитают лесные, либо влажные участки в оврагах лугов и степей. Среди них палеарктические – *S. oblonga*, *P. petronella*, *S. putris*, *C. minimum*, *D. agreste*, *C. nitens*; голарктические – *P. hammonis*, *Z. nitidus*, *C. edentula*; европейские – *C. tridentatum*, *F. fruticum*, *C. laminata*, *V. angustior*, *V. substriata*.

Сходство сообществ наземных моллюсков различных биотопов отражено на рис. 7. Наиболее отличаются малакоценозы трех местообитаний (СП, Кон и БТ) в которых больше влаголюбивых видов. Остальные сообщества распределились на две группы с индексом сходства 0.62. В первой группе объединяются сообщества моллюсков разных биоценозов из территории Пензенской области, занимающей западные склоны возвышенности, где выше влажность и температура ниже (Мильков, 1953). Вторую группу составляют малакоценозы, которые населяют меловые степи севера и запада Приволжской возвышенности, с более ксерофитными условиями. Видовое разнообразие и доминантный состав сообществ моллюсков первой группы пестрый, состоит из обитателей степных и лесных фитоценозов, а второй – представлен в основном степными видами.

Сообщества первой группы разделились на две подгруппы с индексом сходства 0.66. Они отличаются из-за присутствия в первой подгруппе (Ч, ШС, ЕС, К, О, П, МС, БС) следующих видов *Ch. tridens*, *T. cylindrica*, *P. pygmaeum* и *E. fulvus*, а во второй (СС, На, Н, У и Сс, НП, Ол, Ж) – *P. muscorum* и *P. rubiginosa*. При этом отличающееся сообщество Ч из первой подгруппы расположено

севернее остальных. Оно состоит из 15 видов из-за попадания некоторых улиток из лесного фитоценоза, расположенного на верхнем плато склона.

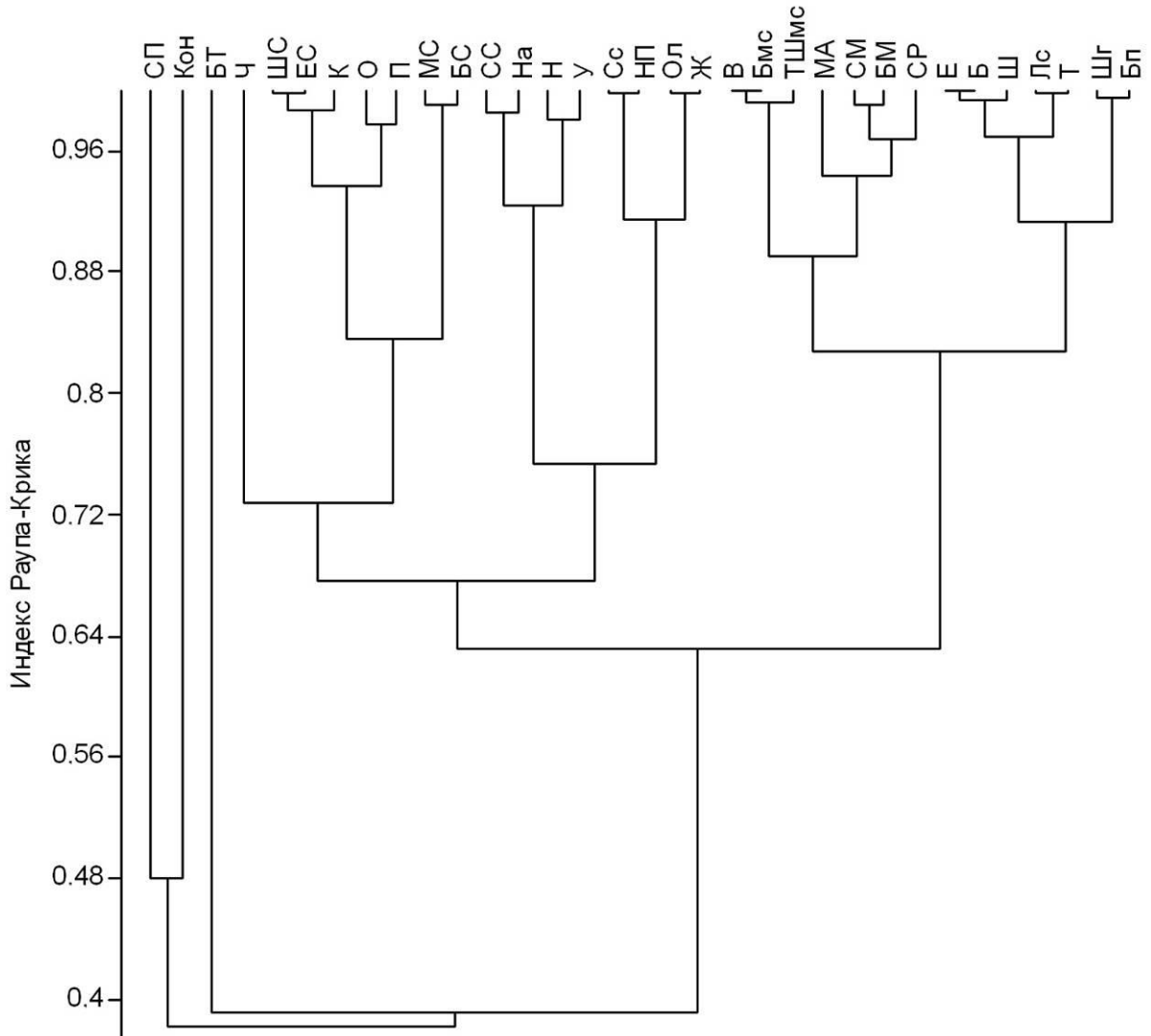


Рис 7. Диаграмма сходства видового состава сообществ наземных моллюсков из разных биотопов открытых территорий. Обозначения выборок приведены на рис. 2.

Малакоценозы ШС, ЕС, К – объединены в одну группу возможно из-за адаптации видов к комплексу условий формирующихся на песчаном субстрате. Два других сообщества О и П обитают в черноземной заповедной степи. Еще два малакоценоза МС и БС населяют черноземные степи, богатые карбонатом. Сообщества второй подгруппы также неоднородны. Четыре из них обитают на севере области на меловых склонах (СС, На, Н) и в черноземной степи богатой карбонатами (У), где по сравнению с другими исследуемыми территориями выше влажность и ниже средние температуры (Комарова и др., 2014). Видовой состав

оставшихся сообществ очень беден, на меловых горах (Сс), песчаном субстрате (НП) и на солонцах (Ол и Ж).

В группе сообществ второй группы только в трех (СМ, БМ и СР) малакоценозах отмечены еще и лесные виды, поскольку на вершинах склонов располагаются лесные массивы. В остальных доминанты представлены четырьмя эврибионтными видами и пятью видами открытых пространств (рис. 8). По видовому составу они разделились на две подгруппы с коэффициентом сходства (0.82), возможно, из-за присутствия в одной из них вида *P. muscorum*, а во второй – *T. cylindrica*.

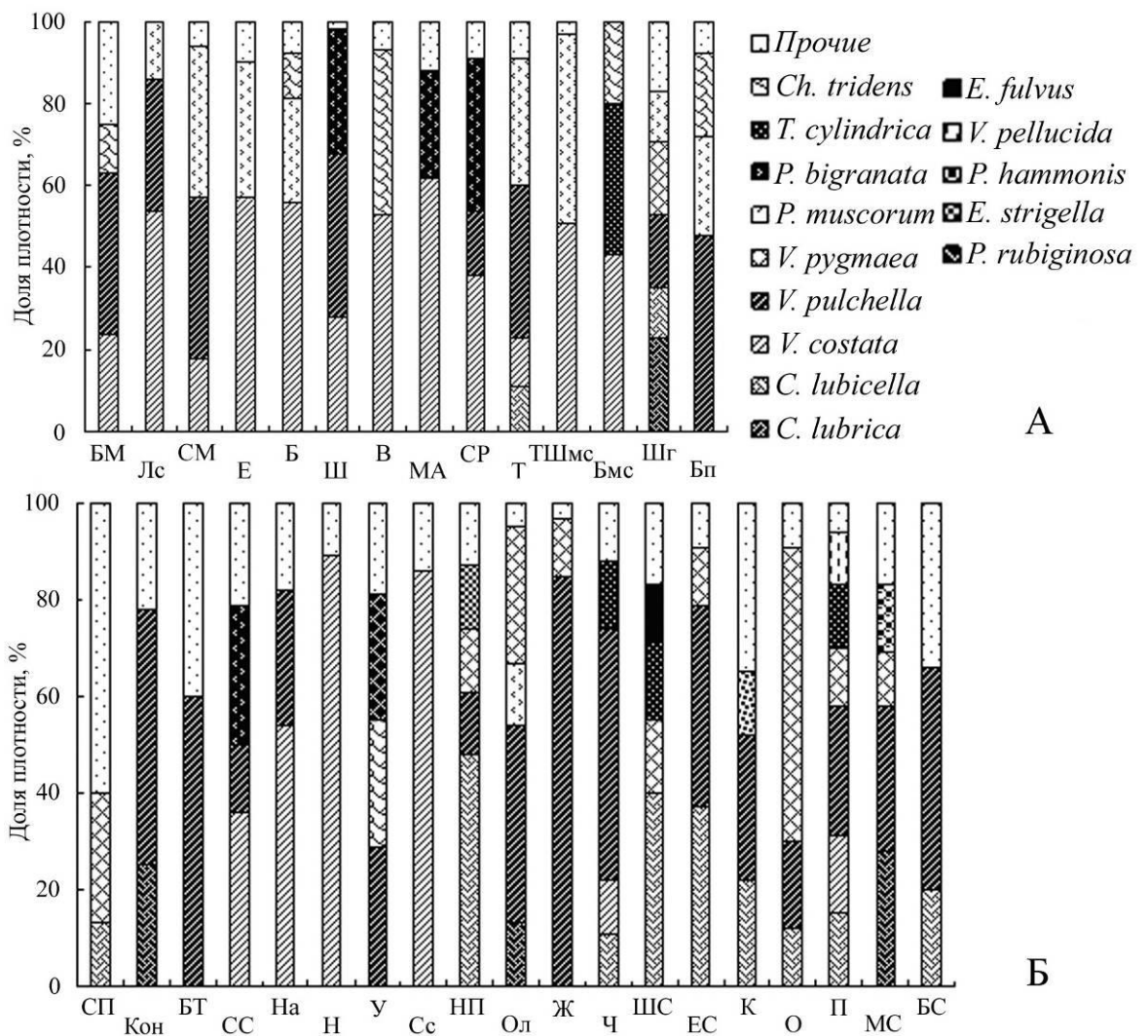


Рис. 8. Доминанты наземных моллюсков в различных биотопах Приволжской возвышенности. Обозначения выборок приведены на рис. 2.

Итак, на Приволжской возвышенности сообщество наземных моллюсков достаточно убедительно индицирует различие условий западных склонов

относительно центральных и восточных. На западных склонах возвышенности, где выше обеспеченность растений влагой, происходит активное внедрение кустарников и деревьев на открытые территории, и, поэтому малакоценозы неоднородные, состоят из степных, луговых и лесных видов.

3.2.2. Наземные моллюски меловых склонов западной части Приволжской возвышенности (Республика Мордовия и Пензенская обл.), как индикаторы состояния ландшафта

Еще одна интересная задача была решена в ходе изучения сообществ наземных моллюсков в лесостепной зоне Приволжской возвышенности. О формировании степной зоны и происхождении ксерофильных видов был сделан обзор в гл. 2. После окончания третьего оледенения наступила эпоха, отличавшаяся климатом более сухим и теплым, чем современная (у ботаников – ксеротермическая эпоха). В это время на юге Европейской части России окончательно сформировалась степная зона, которая простиралась значительно дальше к северу, чем теперь (Лихарев, Раммельмейер, 1952). Поскольку степная зона один из наиболее молодых ландшафтов, комплекс наземных моллюсков небольшой и не имеет ни одного эндемичного вида. Он в основном состоит из ксерофильных видов. Некоторые из них, а именно: *Chondrula tridens*, *Euomphalia strigella*, *Pupilla muscorum*, *Vertigo pygmaea* обитали на юго-востоке Европы и в третичное время.

В настоящее время некоторые степные виды населяют и лесостепную зону. Один из вопросов, который можно понять, изучая малакофауну лесостепи, касается выяснения **древности** ее на тех или иных участках. Установить это можно, если в фауне наземных моллюсков будут обнаружены редкие ксерофильные виды, характерные для заведомо реликтовых территорий. В этом плане интересны участки с выходами на дневную поверхность мелов и, которые испытали наименьшее воздействие ледников. В подобных исследованиях можно также выявить закономерности распространения степных видов на меловых субстратах в пределах лесостепи Среднего Поволжья.

В качестве примера рассмотрим особенности малакофауны центра Среднерусской возвышенности (Орловская обл.), где интразональными биотопами лесостепной зоны являются меловые и известняковые скалы и осыпи. Они исключительно богаты убежищами с различными микроклиматическими условиями (Николаев, 1974). Наиболее своеобразен видовой состав двух реликтовых участков: Северо-Донского и Пооскольского. В урочищах на известняках и мелах, где хорошо представлены нагорные дубравы, нагорные березняки, лиственные леса с преобладанием липы, кустарниковые и каменистые степные участки, отмечены ксерофильные виды *Truncatellina cylindrica*, *T. costulata* (редкий вид), *Pupilla triplicata*, *P. sterri*, *Chondrula tridens*, *Helicopsis striata* (Николаев, 1973, 1974). Северо-восточнее в Рязанской области еще один редкий вид *P. bigranata* населяет открытые склоны, хорошо прогреваемые солнцем. Встречается в районах с остепненным растительным покровом среди щебня, под корнями кустарников, в осыпях, предпочитая выходы известняка (Жильцов и др., 2000).

В Среднем Поволжье известен древний полуостров Самарская Лука (Обедиентова, 1953). Он образован глубоким изгибом р. Волги в ее среднем течении. Здесь расположены Жигулевские горы, возникшие в конце палеогена. И.И. Спрыгин (1931) считал, что каменистые степи Жигулей, сохранились с третичного периода. По данным Ю.В. Сачковой (2005), перечисленные выше виды ксерофильных моллюсков, за исключением *P. sterri* и *Helicopsis striata*, обитают на каменистых субстратах Приволжской возвышенности в Жигулях. Один из редких видов моллюсков *T. costulata* отмечен также в лесной подстилке, гнилых трухлявых пнях в разреженных лесных фитоценозах севернее на мелах, в Сенгилеевском р-не Ульяновской обл. (Сачкова и др., 2011).

На Приволжской возвышенности ледники касались лишь ее самого западного края. По геологической структуре в своём составе она имеет значительные участки меловых отложений. Распространены они неравномерно. В Ульяновско-Саратовском прогибе преобладают: мергель и писчий мел. В Пензенской области выходы карбонатных отложений на поверхность известны на

склонах в долине р. Суры, в Лунинском и Никольском районах. На остальной площади прогиба они перекрыты палеогеновыми отложениями. В западной и центральной части области обнажения меловой системы находятся по склонам речных долин, оврагов и в карьерах (Архангельский, 1916).

Как было указано выше (гл. 2), нами исследовались малакоценозы на особо охраняемых территориях в Мордовии и Пензенской обл. (рис. 9). В 8 степных и двух лесных биотопах на меловых субстратах, в фитоценозах которых обнаружены кальцефильные растения (Силаева и др., 2006; Новикова, Леонова, 2014 и др.). Всего изучено 80 проб по общепринятым методам.

Помимо этого взяты пробы улиток еще из трех биотопов. В Большеберезниковском р-не Республики Мордовия на известняковом склоне в окрестностях с. Гарт, на левом берегу реки Пиксаур (далее Г). Пробы взяты не только на склоне, с редкой растительностью, но и в небольшом ольшанике. В Пензенской обл. исследованы еще два лесных сообщества наземных моллюсков: первый – в смешанном лесу у заброшенной деревни Ивановка (далее Ив), второй – в Примокшинском лесу (Наровчатский р-н) у Троице-Сканова монастыря (далее Н). В XVI-XVII веках этот лес входил в «Большой Мокшанский лесной массив» (Спрыгин 1986). Сейчас он занимает сравнительно небольшую территорию. Эти меловые участки расположены в разных физико-географических районах Пензенской обл.: первый (Ив) – Засурском, а второй (Н) – Сурско-Мокшанском.

В ходе исследования обнаружено 34 вида наземных моллюсков, 17 семейств (табл. 3). Группы видов по характеру географического распространения распределены примерно одинаково: голарктические (12), лесные и степные европейские (11) и палеарктические (11). Из голарктических видов два мелких *P. muscorum* и *V. pygmaea* обычно живут в отрытых и сухих фитоценозах, и, соответственно, они относительно стойки к длительному пересыханию. К степным европейским относятся: *P. bigranata*, *T. cylindrica*, *T. costulata*, *Ch. tridens*, *E. strigella*. И хотя некоторые из этих видов иногда встречаются в лесах, по всей видимости, первичными для них являются сухие безлесные биотопы (Балашёв, 1911).

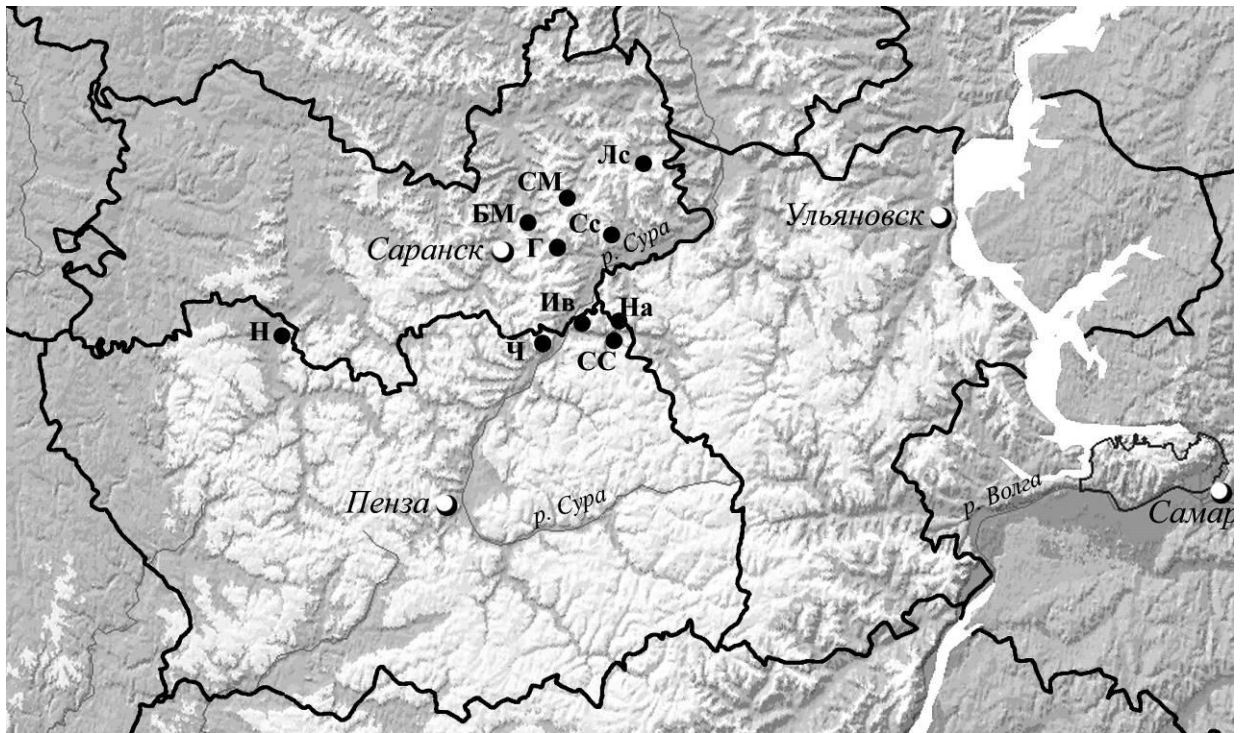


Рис. 9. Пробные площади исследования малакоценозов на меловых субстратах в лесостепи Приволжской возвышенности (Республика Мордовия и Пензенская обл.). Обозначения биотопов: Республика Мордовия – Симкинские склоны (Сс), Лашинские склоны (Лс), окр. с. Белогорское (БМ), с. Сабур-Мачкасы (СМ) и с. Гарт (Г); Пензенская обл. – урочище «Чердак» (Ч), окр. с. Субботино (СС), у с. Новоараповки (На), близ с. Ивановки (Ив), у Троице-Сканова монастыря (Н).

Девять видов фоновые – *V. costata*, *V. pulchella*, *C. lubricella*, *V. pellucida*, *E. strigella*, *V. pygmaea*, *P. rubiginosa*, *P. petronella*, *F. fruticum*, *E. fulvus*. Еще восемь видов зафиксированы в 3–5 биотопах – *S. oblonga*, *P. muscorum*, *T. costulata*, *T. cylindrica*, *C. lubrica*, *Ch. tridens*, *P. pygmaeum*, *P. bigranata*. Остальные – отмечены в одном-двух биотопах.

Таблица 3. Видовой состав моллюсков в биотопах на меловых субстратах (Республика Мордовия и Пензенская обл.).

Обозначения выборок приведены на рис. 8.

Виды	Сс	Г	БМ	СМ	Лс	Ч	СС	На	Ив	Н
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Семейство Carychiidae										
<i>Carychium minimum</i> Müller, 1774	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. tridentatum</i> (Risso, 1826)	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–
Семейство Succeneidae										
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–
<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Семейство Cochlicopidae										
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)	–	+	–	–	–	–	+	+	–	+
<i>C. lubricella</i> (Ziegler in Porro, 1838)	+	–	+	+	–	+	+	+	+	+
<i>C. nitens</i> (Gallenstein, 1852)	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+
Семейство Valloniidae										
<i>Acanthinula aculeata</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>V. pulchella</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–
Семейство Pupillidae										
<i>Pupilla muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	+	+	+	–	+	+	–	–
<i>P. bigranata</i> (Rossmässler, 1839)	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–
Семейство Vertiginidae										
<i>V. pusilla</i> Müller, 1774	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>V. pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	+	–	+	+	–	+	+	+	–	–
<i>Vertilla angustior</i> (Jeffreys, 1830)	–	–	–	–	–	–	+	–	+	+
Семейство Truncatellinidae										
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Truncatellina costulata</i> (Nilsson, 1822)	–	–	+	–	–	+	–	+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>T. cylindrica</i> (Ferussac, 1807)	–	–	+	+	–	+	+	+	+	–
Семейство Enidae										
<i>Chondrula tridens</i> (Müller, 1774)	–	–	+	+	–	+	–	–	–	–
Семейство Clausiliidae										
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)	–	–	–	+	–	–	–	–	+	+
<i>Bulgarica cana</i> (Held, 1836)	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Laciniaria plicata</i> (Rossmässler, 1836)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Семейство Punctidae										
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	+	–	+	–	–	+	+
Семейство Discidae										
<i>Discus ruderatus</i> (Ferussac, 1821)	–	+	–	–	–	–	–	–	+	+
Семейство Zonitidae										
<i>Aegopinella minor</i> (Stabile, 1864)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Perpolita petronella</i> (L.Pfeiffer, 1853)	–	–	–	+	–	+	+	+	+	+
<i>P. hammonis</i> (Strom, 1765)	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Семейство Vitrinidae										
<i>Vitрина pellucida</i> (Müller, 1774)	+	+	–	–	–	+	+	+	+	+
Семейство Gastrodontidae										
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller, 1774)	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Семейство Euconulidae										
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	–	+	+	+	–	+	+	–	+	+
Семейство Bradybaenidae										
<i>Fruticicola fruticum</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	–	+	–	–	+	+
Семейство Hygromiidae										
<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (A.Schmidt, 1853)	–	+	+	+	–	+	+	+	+	–
<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	+	+	+	+	–	+	+	+	+	+
Количество видов	8	15	12	15	5	15	16	13	19	20

Три вида (*T. costulata*, *P. bigranata* и *L. plicata*) на территории исследования оказались редкими (Стойко, Булавкина, 2010; Стойко, 2012). Моллюски *T. costulata* обнаружены, как на открытых меловых обнажениях (БМ, Ч и На), так и в лесных фитоценозах (Ив и Н), *P. bigranata* – только на меловых обнажениях (СС и СМ), а *L. plicata* – в лесу (Н). Подобное распределение первых двух видов отмечают в заповеднике «Медоборы» (Подольская возвышенность) на Украине (Байдашников, 2002) и на Среднерусской возвышенности (Николаев, 1973; Жильцов и др., 2000; Маматкулов, 2001). В то же время моллюск *L. plicata* на Украине обитает в разных биотопах, включая и урбоэкосистемы (Гураль-Сверлова, Гураль, 2012). Еще ряд степных видов *Ch. tridens*, *E. strigella*, *P. muscorum*, *V. pugnata* распространены по Приволжской возвышенности значительно шире и встречаются на других субстратах (Булавкина, Стойко, 2009).

Определив долю ксерофильных видов в сообществах, удалось установить определенную зависимость. Степные виды в малакоценозах исследуемых меловых склонов составляют не более 46% (рис. 10). Доля этих улиток самая низкая в лесных биотопах.

Сообщества наземных моллюсков по видовому составу (индекс Раупа-Крика) делятся на две группы – лесные и открытых территорий: обнажений и степных биотопов (рис. 11). В лесных биотопах богатство улиток выше, а в степных – меньше и разброс числа видов большой. Малакоценоз из окрестностей с. Гарт (Г) отличается от остальных из открытых территорий. В сообществе 15 видов улиток, среди которых и влаголюбивые, обитающие в ольшанике. Каких-либо закономерностей в распределении плотности моллюсков не выявлено. На меловых склонах у р. Суры и Инзы плотность моллюсков высокая (от 1925 до 2974 экз./м²), а в Примокшинском лесном массиве значительно ниже (676 экз./м²).

Сообщества наземных моллюсков лесных и открытых биоценозов отличаются и по структурным параметрам. В лесных фитоценозах выше видовое богатство, значения индекса Шеннона 2.08 и 2.60, а выравненности (индекс Пиелу) 0.71 и 0.88. В степных биотопах значения первого показателя ниже и изменяются в пределах 0.62–1.84, а второго – 0.3–0.9. Полученные результаты

очевидны и подтверждают большее предпочтение наземными моллюсками лесных биотопов.

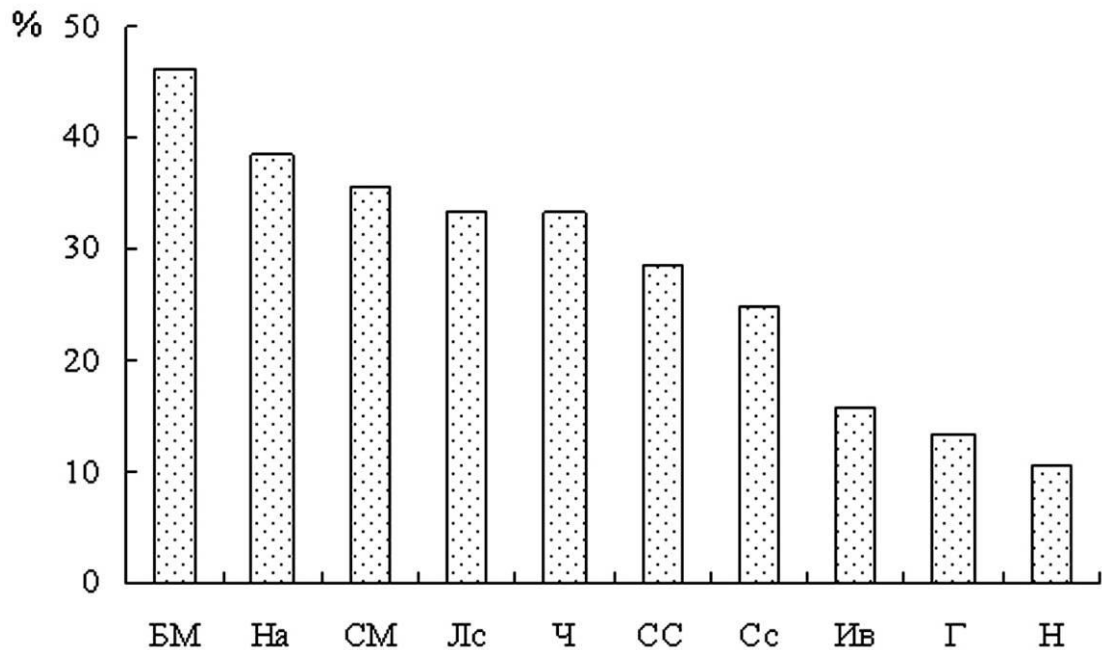


Рис. 10. Доля ксерофильных видов в сообществах наземных моллюсков. Обозначения выборок приведены на рис. 9.

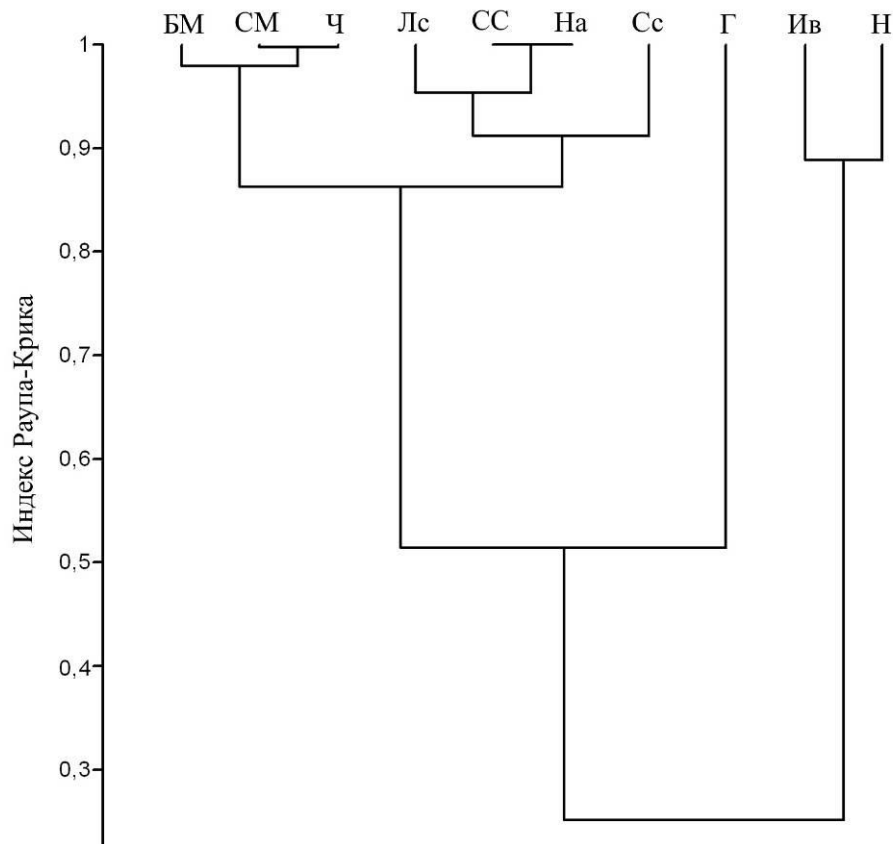


Рис. 11. Диаграмма видового сходства сообществ наземных моллюсков разных меловых склонов. Обозначения выборок приведены на рис. 9.

Малакоценозы остепненных карбонатных склонов, и, особенно, обнажений, не богаты видами, большинство из которых встречаются единично. Общая доля доминантов заметно превышает 50% (рис. 12). При этом в комплекс преобладающих видов часто попадают одни и те же характерные улитки: *V. costata* (в 9 из 10 биотопов), *V. pulchella* (в 6 из 10), *P. muscorum* (в 3 из 10). Наименее выровнено сообщество моллюсков Симкинских склонов (Сс) – здесь только один доминирующий вид *V. costata*, доля которого составляет около 86% от числа всех особей моллюсков из данного биотопа. Самое большое число преобладающих видов (*V. pulchella*, *T. cylindrica*, *C. lubricella*, *V. costata*) отмечено в урочище «Чердак» (Ч). Доля остальных видов (см. табл. 3) очень мала (12%).

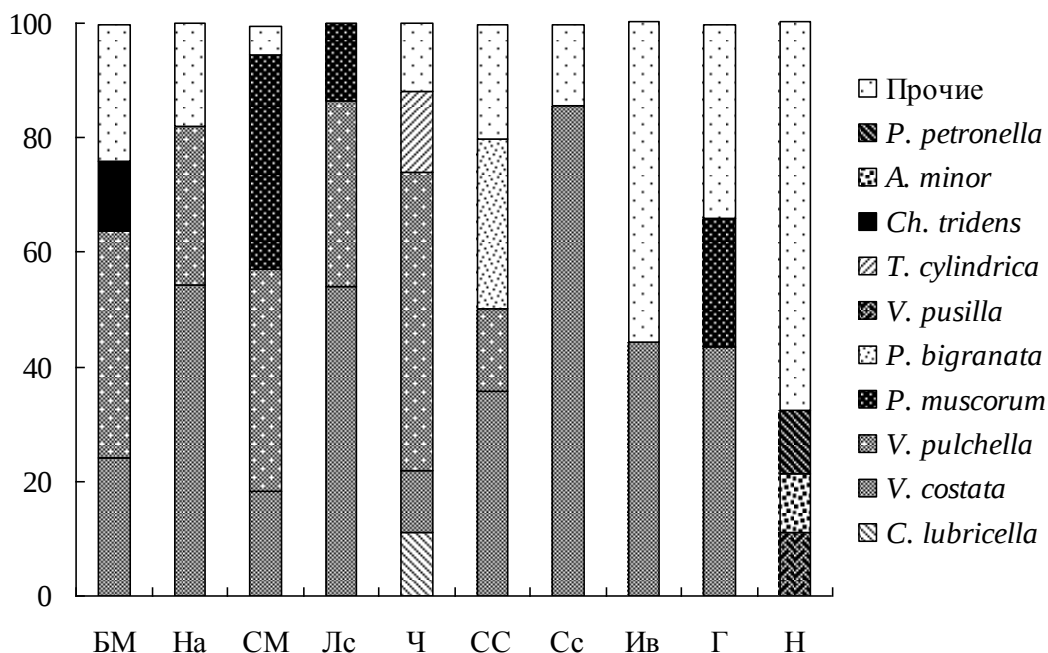


Рис. 12. Доминирующие виды в сообществах наземных моллюсков разных меловых склонов. Обозначения выборок приведены на рис. 9.

Основные отличия сообществ открытых меловых биотопов обусловлены видами, составляющими доминирующий комплекс. При этом особое влияние оказывают редкие для исследуемой территории улитки, такие как *P. bigranata* (30%) из Субботинских склонов (СС), *T. cylindrica* (14%) из урочища «Чердак» (Ч), входящие в число превалирующих видов.

Таким образом, в лесостепи Среднего Поволжья на карбонатных субстратах, как количество видов, так и их разнообразие больше в лесных

фитоценозах, чем в степях и на обнажениях. О том, что в Среднем Поволжье малакоценозы лесных сообществ богаче, было установлено ранее в исследованиях О.В. Безиной (2010). Структурные параметры сообщества моллюсков двух лесных фитоценозов, расположенных в разных лесных массивах и физико-географических районах, отличаются значительно.

В долине реки Суры в центре Республики Мордовия и на севере Пензенской области и на той же широте (а также южнее) в Ульяновской области найдены два вида моллюсков *T. costulata* и *P. bigranata*. Первый вид обитает как в лесных, так и степных биотопах, а второй – встречается только на степных участках. Восточнее они живут в Жигулях (Сачкова, 2005). На западной границе Приволжской возвышенности, на склонах Примокшинского лесного массива обнаружены виды *T. costulata* и *L. plicata*.

Можно предположить, что в исследованных фитоценозах сохранились реликтовые поселения наземных моллюсков. Возможно, эти виды были распространены значительно шире на этой территории Приволжской возвышенности, когда климат был суше и теплее. Сейчас же они обитают преимущественно на мелах, где абиотические условия больше соответствуют их требованиям, то есть именно на меловом субстрате сохранились те уникальные условия, которыми отличалась эта территория в тот период, когда степные участки были представлены богаче. Улитки *P. bigranata* и *T. costulata* – кальцефилы. Первый вид населяет сухие и теплые открытые биотопы, а второй – относительно сухие и теплые биотопы, разреженные леса, кустарники, реже – сухие луга. В связи с тем, что мест, населенных видами реликтовой малакофауны на территории Республики Мордовия и в Пензенской области осталось немного, их необходимо охранять.

3.2 3. Сообщества наземных моллюсков в Попереченской степи (2013 г.)

Физико-географическая характеристика. Только небольшая восточная часть степи занимает ровное водораздельное плато, западная ее часть начинает понижаться к Арчаде и здесь находятся вершины балок, направляющихся к этой

речке. Начинающиеся на степи две вершины балок в юго-западной части (Прямой овраг) и на юго-востоке (Кладовой овраг) обладают довольно крутыми повсюду задернованными склонами, с хорошо сохранившейся почвой. Северо-западная часть степи представляет собой древнюю залежь. У границы степи имеются два искусственных кургана, мары, как их здесь называют – наиболее возвышенные точки. На водораздельном плато рядом с границей с другой стороны в км от курганов находится едва заметное на глаз замкнутое понижение – водораздельная западина, ранее занятая осиновым кустом и известная до сего времени под именем «Агапова куста». На водоразделе и пологих склонах преобладают выщелоченные черноземы. В центральной западине – оподзоленные черноземы (Спрыгин, 1923).

Последнее геоботаническое картирование степи проведено в 1992 г. Л.А. Новиковой (1999). На водоразделе наибольшую площадь занимают разнотравные луговые степи с доминированием ковыля перистого (22%), меньшую – с преобладанием ковыля узколистного, типчака и костреца берегового (12%). В связи с заповедным режимом значительное распространение получили остепненные луга с господством вейника наземного (28%) и костреца безостого (22%), а также участки с закустариванием степи. На водоразделе распространяются кустарниковые луговые степи (10%). По склонам балок начинается формирование лесопушечных комплексов, по днищу балок растут осинники, отдельные деревья березы и ветлы.

Почвы здесь представлены черноземами разной степени оподзоливания и выщелачивания (Дюкова, 1999). Разнотравная степь этого участка имеет наиболее мезофитный характер. Степная растительность распространена только на прибалочных склонах, где она вытесняется зарослями степных кустарников, преимущественно миндаля низкого и вишни степной (Новикова, 1999, 2006). Степной характер растительности поддерживается случайными пожарами. Нахождение в травяном покрове степи многих влаголюбивых форм, которые не принято считать свойственными степи, невольно подсказывает мысль о вторичном происхождении северных степей.

Для исследования видового состава и структурных параметров в западной части заповедника выбраны следующие участки: луговые степи у искусственных курганов, или маров (далее М), на правом берегу Прямого оврага (далее Пс), в ветлянике, развивающемся на дне оврага (далее Пв), в центре – у Агапова куста (далее А). На юго-востоке почвенные пробы взяты: в луговой степи кустарниковой вблизи Кладового оврага в терновнике (далее Кт), на южном склоне среди миндаля (далее Км) и на остепненном лугу (далее Кс), а также на дне оврага – в осиннике (Ко) и ветлянике (далее Кв).

При описании видового состава учитывали данные 2007–10 гг., а в 2013 г. взяты по три пробы размером 25×25 см на глубину не менее 5 см. Всего проанализировано 54 пробы. При камеральной обработке учитывали все раковины улиток.

На территории Попереченской степи обнаружено 14 видов моллюсков, относящихся к 12 семействам (табл. 4). Согласно зоогеографической классификации: *Ch. tridens* и *T. cylindrica* – ксерофильные виды центральной и юго-восточной Европы, *C. minimum*, *S. oblonga*, *C. lubricella* и *D. agreste* – палеарктические, остальные – голарктические, наиболее распространенные среди современных видов наземных моллюсков с широким ареалом. Все фоновые улитки (*C. lubricella*, *V. pulchella*, *V. pygmaea*, *V. pellucida*) эврибионты. При этом виды *C. lubricella* и *V. pulchella* во всех локальных сообществах доминируют. Некоторые улитки приурочены к увлажненным условиям на дне балки или оврага (*C. minimum*, *S. oblonga*). Ксерофильные виды – обитатели открытых пространств, но при возможности, перемещаются в места со сглаженными перепадами температур, под покров кустарников, или деревьев.

Число видов и плотность улиток в сообществе ниже всего у маров, где самая возвышенная часть степи, условия наиболее сухие, доминирует ковыль перистый (рис. 13). Ближе к Прямому оврагу разнообразие и плотность выше. В центре степи в незначительном понижении (Агапов куст) сообщество моллюсков богаче, однако разнообразие (индекс Шеннона) и выровненность такая же, как в западной части территории.

Таблица 4. Видовой состав и распределение наземных моллюсков в Попереченской степи

Таксон	Фитоценозы*								
	М	Пв	Пс	Кт	Ко	Кв	Км	А	Кс
<i>Carychium minimum</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Succinella oblonga</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Cochlicopa lubrica</i>	—	—	—	—	+	+	+	—	+
<i>C. lubricella</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Vallonia costata</i>	—	—	—	+	+	—	+	+	+
<i>V. pulchella</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Vertigo pygmaea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Truncatellina cylindrica</i>	—	—	+	+	+	—	+	+	+
<i>Chondrula tridens</i>	—	—	+	+	—	—	—	+	+
<i>Punctum pygmaeum</i>	—	+	—	—	+	+	+	+	+
<i>Perpolita hammonis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Vitrina pellucida</i>	—	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euconulus fulvus</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Deroceras agreste</i>	—	—	+	—	—	+	—	—	—
Индекс Шеннона	0.94	1.13	1.24	1.32	1.76	1.92	1.74	1.31	1.92
Выровненность Пиелу	0.86	0.63	0.69	0.68	0.85	0.92	0.84	0.60	0.83

Примечание: * Луговые степи у искусственных курганов, или маров (М); Прямой овраг: степь на правом берегу (Пс), ветляник на дне оврага (Пв), степь в центре у Агапова куста (Ак), Кладовой овраг: терновник (Кт), миндальник на южном склоне (Км), остепненный луг (Кс), осинник на дне оврага (Ко), ветляник (Кв).

В юго-восточной части заповедника самый богатый состав видов в луговой степи (Кс), а наивысшая плотность – в рядом расположенном терновнике (Кт). В терновнике из-за высокой плотности только двух видов – более подверженной влиянию низких температур улитки *V. costata* и ксерофильной *T. cylindrica* разнообразие и выровненность сообщества низкие.

По структурным параметрам сообщества моллюсков делятся на три группы: обитающих вблизи Прямого и Кладового оврагов, а также из терновника рядом с Кладовым оврагом (рис. 14). В составе сообществ первой группы значительно преобладает *V. pulchella* (более 55%), во второй – доминируют *V. pellucida*, *V. pygmaea*, *T. cylindrica* и *V. costata*, а в терновнике – *V. costata* (более 50%) и *T. cylindrica* (21%).

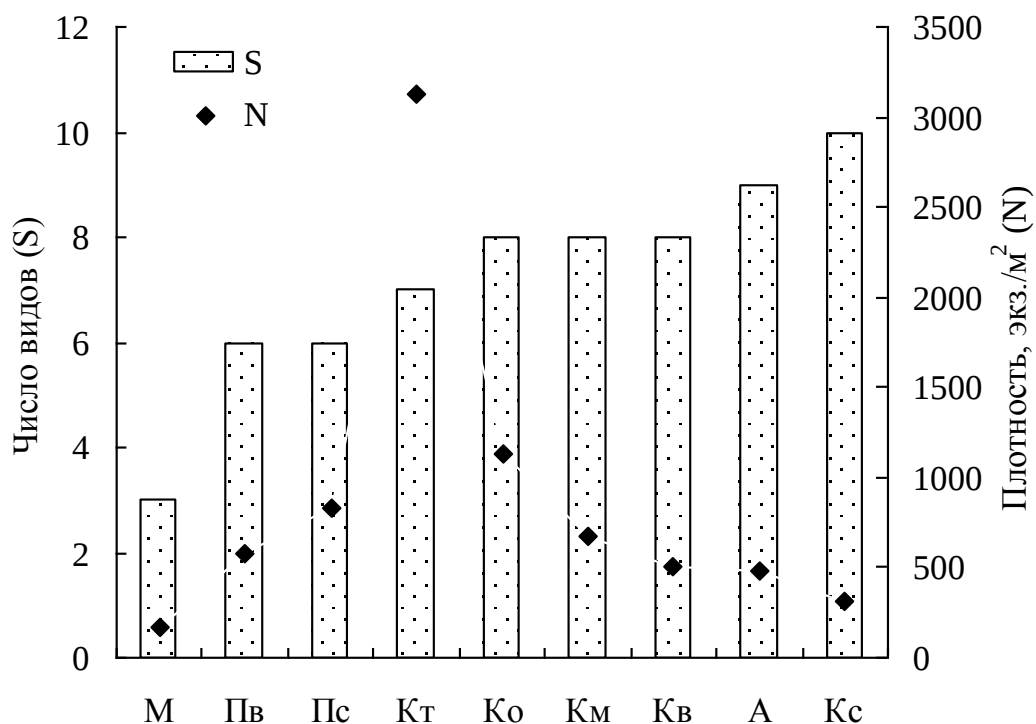


Рис. 13. Число видов и плотность наземных моллюсков в разных фитоценозах. Обозначения выборок приведены в табл. 4.

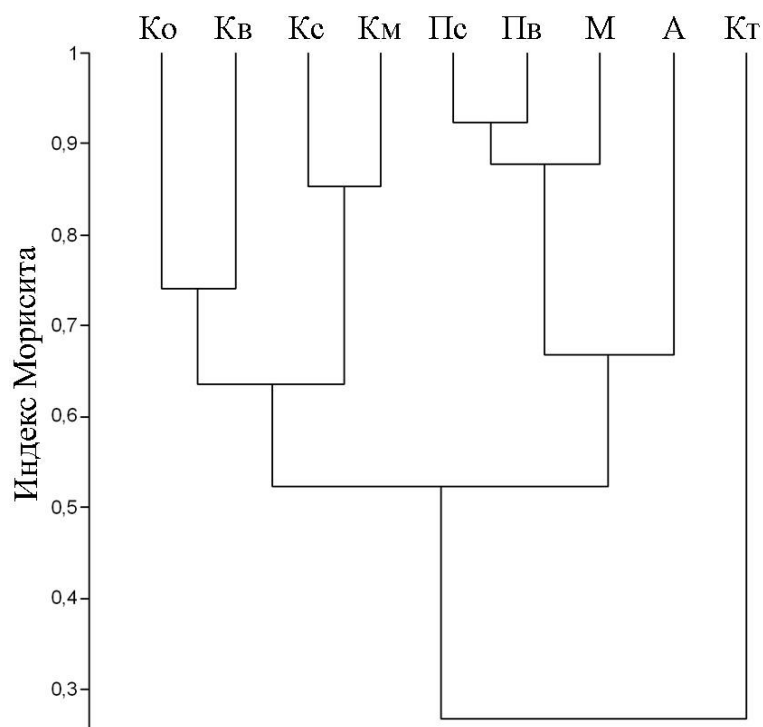


Рис. 14. Диаграмма сходства структурных показателей сообществ наземных моллюсков из разных фитоценозов степи. Обозначения выборок приведены в табл. 4.

При ординации отдельных сообществ, на участках с отличающимся увлажнением оказалось, что 50% всех различий в видовом составе связано с распределением вдоль первой главной компоненты мелких видов *V. costata*, *T. cylindrica* в терновнике (Кт) и *V. pulchella* в сообществах Прямого оврага (Пв, Пс) и возле мара (М) (рис. 15). Все остальные сообщества занимают промежуточное положение. Вторая главная компонента, объясняющая 23% различий, обусловлена значительным преобладанием вида *V. pygmaea* на участке в центре степи (А).

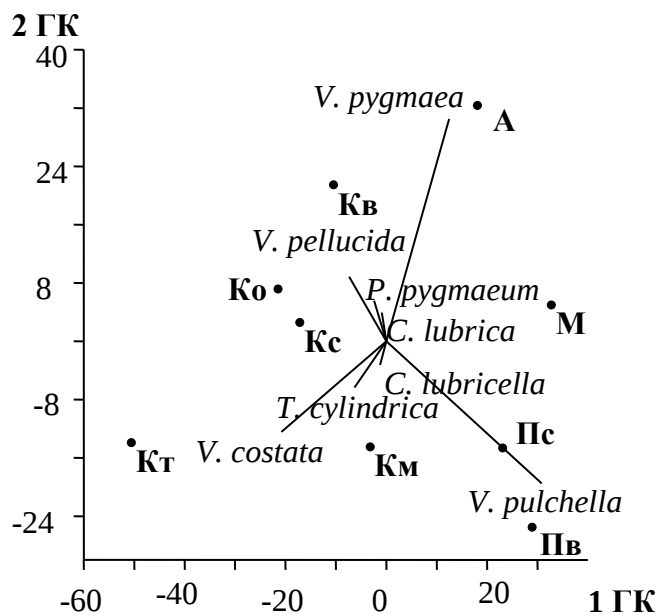


Рис. 15. Результаты ординации локальных сообществ наземных моллюсков Попереченской степи методом главных компонент. 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 50% различий сообществ по видовой структуре), 2 ГК – вторая главная компонента (23%). Обозначения выборок приведены в табл. 4.

Таким образом, в разных биотопах Попереченской степи обнаружено 14 видов моллюсков, относящихся к 12 семействам. Четыре эврибионтных вида улиток фоновые, два из которых *C. lubricella* и *V. pulchella* доминируют. Интересующий нас вид *Ch. tridens* найден в четырех биотопах из 9: на степных участках Прямого оврага (Пс) и Агапова куста (А) и в Кладовом овраге с зарослями терновника и остепненной луговиной. Богаче сообщества в той части территории, где влажность выше. Видовое разнообразие и выравненность

сообществ выше в луговой степи, а обилие – в рядом расположенном терновнике. Исследованные сообщества наземных моллюсков, несмотря на длительную изоляцию, сохранили сходство с сообществами моллюсков, расположенными на водоразделе участка «Островцовская степь» кластерного заповедника (Безина, 2010; Стойко и др., 2012).

3.2.4. Локальные малакоценозы двух поселений *Ch. tridens* с разной антропогенной нагрузкой

Неравномерность пространственного распределения организмов известна давно и является одной из важнейших характеристик реакции наземных организмов на факторы окружающей среды (Покаржевский и др., 2007). Подавляющее большинство экосистем земного шара утратило свое первоначальное «идеальное» состояние в связи с деятельностью человека. Нарушения в экосистемах определяются его масштабами. Одним из видов хозяйственного использования степей в Пензенской области традиционно является выпас скота. Сокращение площади степных экосистем привело к возрастанию пастбищной нагрузки и деградации растительного покрова. Животные поедают надземные части растений, от вытаптывания и уплотнения почвы страдают и подземные органы. Из травостоя выпадают многие виды бобовых и разнотравья, в первую очередь исчезают редкие растения. Дополнительно на степные экосистемы оказывают значительное влияние и палы, которые приводят к долговременному нарушению структуры биоценозов, поскольку вызывают сильное иссушение почвы. Выпас заметно влияет на пространственное распределение растений (Работнов, 1985). Травяной покров изреживается и не может противостоять почвенной эрозии. На сильно трансформированных пастбищах наблюдается переход от относительно равномерного распределения растений к пятнистому.

Известно, что видовое разнообразие и агрегированность почвенных животных на пастбищах заметно снижается (Богач и др., 1984; Гонгальский и др., 2005).

В ходе исследования в 2011 г. изучено распределение сообществ моллюсков в двух степных участках с разной степенью антропогенного нарушения и выявлен необходимый объем проб для объективного их описания. Первый участок расположен в Попереченской степи заповедника «Приволжская лесостепь», где заповедный режим действовал с 1919 по 1951 гг., а так же с 1989 г. по настоящее время. Второй участок с выраженной пастбищной нагрузкой был расположен в окр. пос. Ухтинки. Травянистую растительность обоих участков периодически жгут, в заповеднике – редко и стихийно, а в пос. Ухтинка – почти ежегодно. Попереченская степь, как отмечено выше (параграф 3.2.3), располагается на плакоре и склонах балок в верховьях реки Хопер (на границе Каменского и Пензенского р-нов, близ с. Поперечное). Для исследования в заповеднике выбран участок в юго-западной части, примыкающей к балке (Прямой овраг). Почвы здесь представлены черноземами разной степени оподзоливания и выщелачивания (Дюкова, 1999). Разнотравная степь этого участка отличается наиболее мезофитным характером. Степная растительность распространена только на прибалочных склонах, где она вытесняется зарослями степных кустарников, преимущественно миндаля низкого и вишни степной (Новикова, 1999, 2006). Степной характер растительности поддерживается случайными пожарами. Степи сохранились также на участках, интенсивно эксплуатируемых под выпас до вхождения в состав заповедника.

В пос. Ухтинка (крайний север г. Пензы) пробы взяты на типчаково-разнотравном участке черноземной степи, изрезанном балками и оврагами. Площадки для исследования выбраны на ровной территории, расположенной рядом с глубоким, растущим оврагом, который когда-то закрепляли посадкой из берез и черноплодной рябины. В связи с выпасом животных травянистая растительность обеднена, но по бровкам оврага сохранилась ветреница лесная, спаржа лекарственная, шалфей степной и др. растения.

По механическому составу почвы в месте непосредственного взятия проб моллюсков различаются. В Попереченской степи они представлены супесью, которая характеризуется быстрой потерей воды, а в пос. Ухтинка – легкими

суглинками, самому сбалансированному типу почвы, надлежащим образом удерживающим воду и питательные вещества. Содержание кальция в почве Попереченской степи (1027.56 ± 29.79 мг/кг) меньше, чем в пос. Ухтинка (1710.87 ± 378.05 мг/кг), но различие не достоверно. По количеству гумуса почва Попереченской степи значительно богаче ($14.5 \pm 0.28\%$), чем в Ухтинке ($9.83 \pm 1.26\%$). В момент исследования на территориях Попереченской степи и Ухтинки обнаружено по 10 видов (табл. 5).

Таблица 5. Видовой состав наземных моллюсков на двух степных участках

Виды	Попереченская степь	Ухтинка	Виды (продолжение)	Попереченская степь	Ухтинка
<i>S. oblonga</i>		+	<i>T. cylindrica</i>	+	
<i>C. lubricella</i>	+	+	<i>Ch. tridens</i>	+	+
<i>V. pulchella</i>	+	+	<i>P. pygmaeum</i>	+	
<i>V. costata</i>	+	+	<i>V. pellucida</i>	+	+
<i>P. muscorum</i>		+	<i>P. rubiginosa</i>	+	+
<i>V. pygmaea</i>	+	+	<i>E. strigella</i>	+	+

Примечание * Виды, которые не были обнаружены на исследуемом участке в 2010 г.

Некоторые виды приурочены к увлажненным условиям на дне балки или оврага (*S. oblonga*, *P. rubiginosa*), другие – эврибионты, населяющие разные открытые и лесные биоценозы (*V. costata*, *V. pulchella*, *P. pygmaeum*, *V. pellucida*, *E. strigella*). Остальные виды – обитатели открытых пространств, но при возможности некоторые из них, как *T. cylindrica*, *Ch. tridens* перемещаются в места со сглаженными перепадами температур, под покров кустарников, или деревьев. По составу степных обитателей два участка отличаются тем, что в Попереченской степи найден не широко представленный в области вид *T. cylindrica*, а в Ухтинке – *P. muscorum*. По-видимому, когда-то первый вид встречался и в Ухтинке: на севере ближайшее его место нахождения в окрестностях п. Лунино, на склонах степного участка, а южнее – на окраине Арбековского леса в г. Пензе. Часть этого леса и степь на север почти до Ухтинки в 1920 г. входили в лесостепной заповедник (Спрыгин, 1925). Следовательно,

каких-то 100 лет назад в Ухтинской степи растительность была богаче и, если учесть, что в почве высокое содержание кальция, условия для жизни моллюсков были благоприятными. Второй вид *P. muscorum* в Пензенской области обнаружен только в тех местах, где в почве большое содержание кальция.

На исследуемых нами участках степи обнаружены не все виды. Одна из причин в том, что в 2010 г. температура на протяжении всего лета и в начале осени была высокой (в среднем 30–35°C). Осадки выпадали несколько раз в небольшом количестве, поэтому почва высохла на несколько метров в глубину. Возможно поэтому некоторые виды, как *V. costata* (в Попереченской степи) и *C. lubricella* (в Ухтинке) не выявлены.

В Попереченской степи на площадке 1м² обнаружено шесть видов наземных моллюсков (табл. 6) численностью 1469 особей. В расположенных рядом травянистом и кустарниковом растительных сообществах, где взято по три пробы 25х25 см, найдены те же виды улиток, плотность которых составила в среднем 736 экз./м² – в первом и 1706 экз./м² – во втором. Если эти пробы объединить, то значение плотности улиток будет ближе к численности, полученной на 1м².

Таблица 6. Численность (N), дисперсия (σ) в 100 квадратах 10х10 см², среднее значение в одном квадрате (m), индекс дисперсии (σ/m) видов малакоценозов Попереченской степи и Ухтинки

Виды	Попереченская степь				Ухтинка			
	N	σ	m	σ/m	N	σ	m	σ/m
<i>Ch. tridens</i>	12	0.23	0.12	1.90	14	0.12	0.14	0.87
<i>C. lubricella</i>	80	1.19	0.8	1.49	–	–	–	–
<i>V. costata</i>	–	–	–	–	213	4.90	2.13	2.30
<i>V. pulchella</i>	784	15.95	7.84	2.03	258	3.40	2.58	1.32
<i>V. pygmaea</i>	188	3.34	1.88	1.78	49	0.64	0.49	1.30
<i>T. cylindrica</i>	402	9.45	4.02	2.35	–	–	–	–
<i>V. pellucida</i>	3	0.09	0.03	3	–	–	–	–
Плотность, экз./м ²	1469				534			

Независимо от объема взятых проб, доминантные виды одни и те же, но доля вида *T. cylindrica* повышается в кустарниковых сообществах. Этот вид, более

мезофильный, чем *V. pygmaea*. Ранее в рядом расположенной Островцовской лесостепи было установлено, что, населяя степные, опушечные и лесные биотопы, *V. pygmaea*, *V. pulchella* доминируют в первых двух, а *T. cylindrica* – в последнем, т.е. предпочитает более стабильные условия (Безина, 2005).

В степи в Ухтинке на площадке 1 м² обнаружено только четыре вида моллюсков численностью 534 особи. При взятии трех проб 25х25 см плотность улиток составила в среднем 245 экз./м², т. е. занижена в два раза. По-видимому, взятие трех проб размером 25х25 см недостаточно, чтобы выявить плотность сообщества моллюсков. Независимо от объема взятых проб доминируют два вида *V. pulchella* и *V. pygmaea*.

В Попереченской степи на 1 м² больше как количество видов моллюсков (на два), так и численность (почти в три раза), чем в Ухтинке. Основная причина обусловлена состоянием фитоценозов на этих территориях. В Ухтинке содержание гумуса в почве ниже и степная растительность беднее и менее развита из-за пастбищного режима.

На этих участках отличается и распределение моллюсков, дисперсия всех видов в Попереченской степи выше, все они распределены агрегировано, самая высокая контагиозность видов *V. pulchella* (15.95) и *T. cylindrica* (9.45). В то же время в Ухтинке распределение *Ch. tridens* – равномерно, *V. pulchella* и *V. pygmaea* – случайно, и только *V. costata* – агрегировано (2.3).

При выяснении, оптимального количества проб для более объективного выяснения плотности улиток на 1 м² получены следующие результаты. В Попереченской степи в отдельных квадратах (30, 20, 15) видовой состав тот же, но плотность особей изменяется при пересчете на 1 м². В 30 квадратах количество раковин в среднем – 1583 экз./м², в 20 – 1310 экз./м², а в 15 – 1973 экз./м². Следовательно, ближе всего к истинному значению численности моллюсков, взятие 30 проб размером 10х10 см.

В Ухтинке плотность особей в 30, 20 и 15 квадратах не отражает абсолютного значения (520, 380, 560, соответственно). Наиболее приближенное значение в 30 квадратах.

Таким образом, в Попереченской степи плотность и агрегированность моллюсков выше, чем в Ухтинке, поскольку в почве содержание гумуса больше и растительность богаче. На развитие растительности прямое влияние оказывает антропогенный фактор, т.е. пастбищный режим в Ухтинке. Однако в Ухтинке, на карбонатных почвах, сохранился вид *P. muscorum*, а *T. cylindrica*, по-видимому, исчез. Последний вид многочислен в Попереченской степи. Для количественной характеристики сообществ моллюсков необходимо не менее 30 проб размером 10x10 см, расположенных линейно. В заповедной степи можно получить достоверный результат при исследовании трех проб размером 25x25, но взятых в разных микробиотопах. В степи с пастбищным режимом – такой объем исследованной почвы оказывается недостаточным.

ГЛАВА 4. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИИ РАКОВИН *Ch. tridens*

4.1. Изменчивость раковины микропопуляций вида в разных биотопах Приволжской возвышенности и в локальных (Ухтинская степь)

Характер изменчивости различных видов животных зависит не только от проявления факторов среды, но также определяется предыдущей климатической, фаунистической и геоботанической историей их местообитаний. При этом очень трудно отделить результаты микроэволюционных процессов, происходящих в данный момент времени от последствий событий, происходивших в недалеком прошлом. Для понимания изменчивости видов, необходимо учитывать условия, при которых они обитают (Anderson et al., 2010; Manel et al., 2010; Thomassen et al., 2010).

Chondrula tridens (Müller, 1774) – европейский степной кальцефильный вид, широко распространенный в Европе от юго-западной Франции и Нидерландов до северо-западного Ирана и Урала, включая Крым и Кавказ. Для *Ch. tridens* характерна значительная внутривидовая изменчивость, затрагивающая размеры, форму раковины и степень развития устьевой арматуры (Шилейко, 1984; Ермаков, Снегин, 2002; Крамаренко, Сверлова, 2003, 2006; Гураль-Сверлова, Гураль, 2010; Снегин, 2011; Kerney et al., 1983). Проявление таких изменений чаще всего связывают с различием локальных условий существования отдельных популяций вида. Например, подробный мультимасштабный анализ фенотипической структуры популяций *Ch. tridens*, проведенный на территории Украины, показал что, в аридных условиях встречаются особи с более крупной раковинной и хорошо развитой устьевой арматурой, тогда как в более гумидных, напротив, – особи мелких размеров со слабым развитием устьевой арматуры (Крамаренко, 2014). Однако для более полного понимания структуры вида, имеющего огромный ареал, необходимы исследования и в других частях его обитания.

Одна из задач работы – выявить закономерности изменений линейных размеров, пропорций и вооружения устья раковины у *Ch. tridens* в зависимости от

географии местообитания и экологических факторов биотопа (температуры, осадков и влажности почвы) в пределах лесостепной части Приволжской возвышенности.

В лесостепи Приволжской возвышенности исследованы параметры раковины из 18 микропопуляций улиток (рис. 16). Географическое расположение пунктов взятия выборок раковин и их описание, а также методы анализа изменчивости приведены в главе 2.

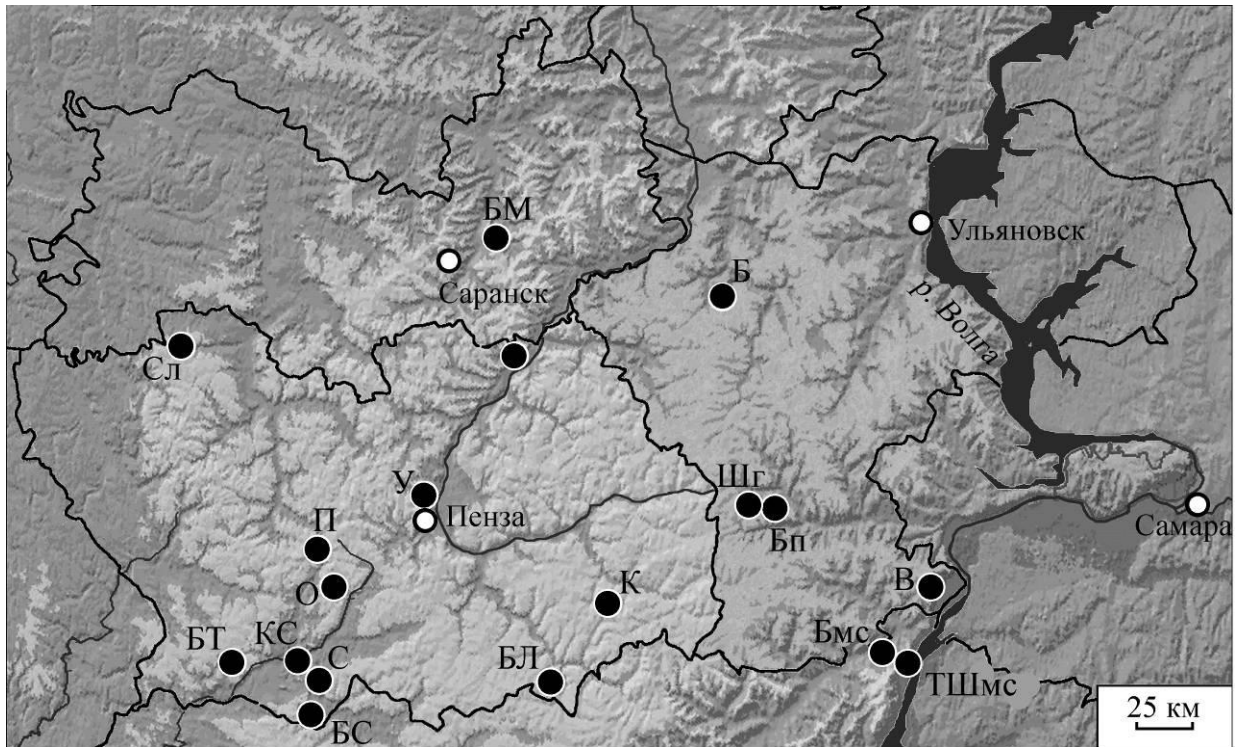


Рис. 16. Схема мест сбора материала раковин *Chondrula tridens*. Обозначения выборок приведены на рис. 2.

Согласно данным, полученным по морфометрическим показателям раковины исследуемых групп *Ch. tridens*, в лесостепи Приволжской возвышенности моллюски относятся к так называемому варианту *galiciensis*, с высотой раковины в среднем < 12 мм.

Как показал анализ, самые мелкие размеры раковин, ширины и высоты устья имеют улитки из микропопуляций, расположенных на северо-западе исследуемой территории (Ч, БМ, Сл, У). По всем абсолютным показателям они достоверно отличаются от всех остальных (рис. 17). Небольшие значения высоты

раковины и устья также выявлены у особей, населяющих северный склон останца Шихан-гора (ШГ).

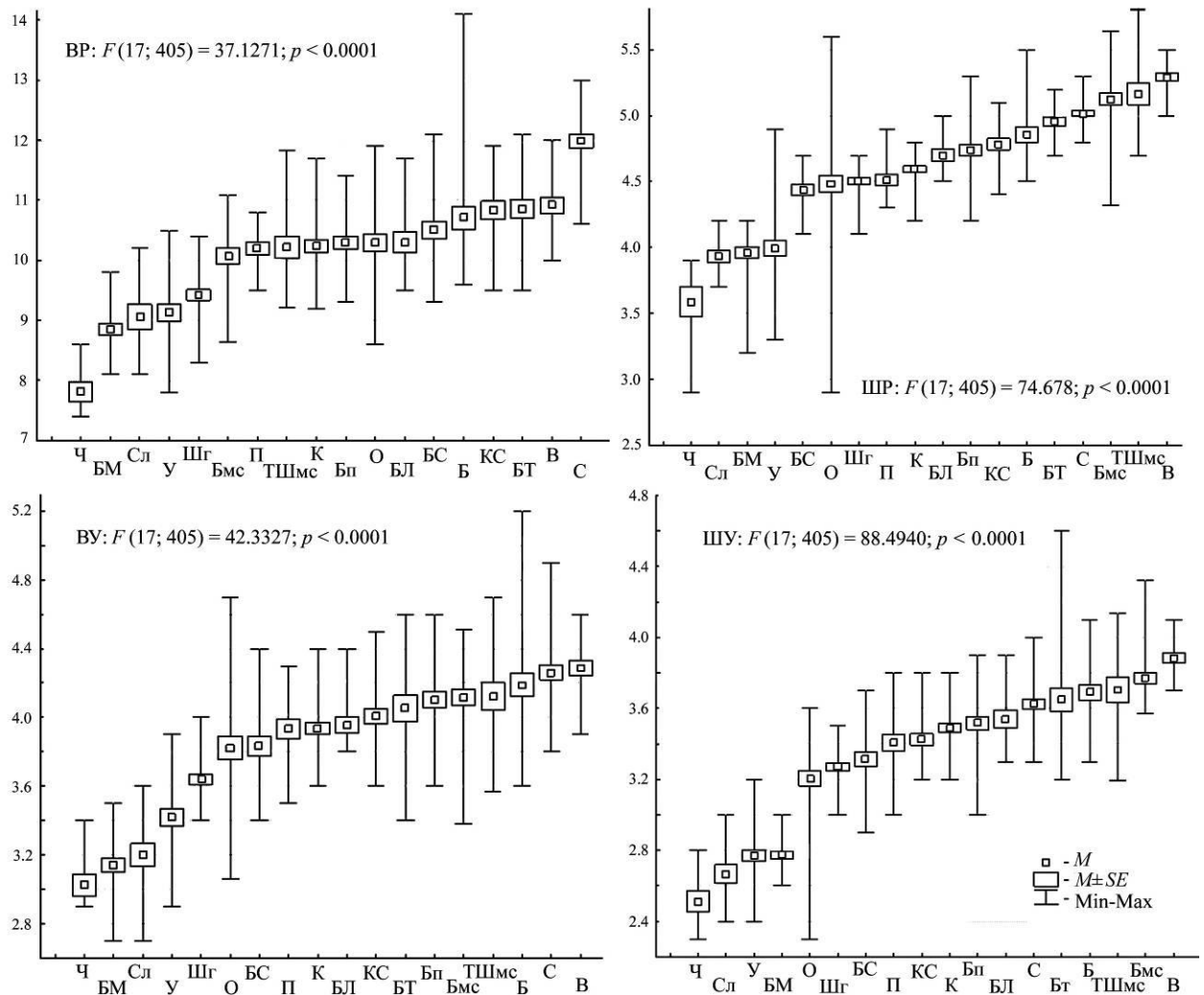


Рис. 17. Изменчивость основных конхиометрических признаков *Chondrula tridens* из разных микропопуляций (F – критерий Фишера). Обозначения выборок приведены на рис. 2.

В микропопуляциях из более южных пунктов сбора (О, П, БС, БЛ, К, Бп, ТШмс, Бмс) улитки в среднем крупнее. Самые крупные моллюски обнаружены в микропопуляции г. Сердобска (С), где отдельные особи по высоте раковины достигают 13 мм. У этих же экземпляров отмечается и самое большое число оборотов раковины. Также крупные размеры характерны для улиток из микропопуляций на юго-западных (БТ и КС) и юго-восточных склонах (В), а так же в северной части (Б) Приволжской возвышенности. При этом в более северной микропопуляции Б (Бекетовка), географически расположенной почти на той же долготе, что и ШГ (Шихан-гора), пределы изменчивости высоты раковины

наибольшие, а в самой выборке отмечены две особи, которые отличаются от всех других крайне крупными размерами – 13.5 и 14 мм. Наибольшие средние значения ширины раковины (> 5 мм) выявлены в микропопуляциях, обитающих на юго-востоке региона (В, ТШмс, Бмс) и в г. Сердобске (С). Все остальные группы образуют непрерывный ряд постепенно нарастающих значений этого показателя от самых мелких, ранее уже отмеченных (Ч, БМ, Сл, У), до крупных.

Размах изменчивости признаков неодинаковый у разных выборок. Среди всех исследованных групп *Ch. tridens* самую высокую вариабельность значений линейных размеров демонстрируют улитки из окр. с. Островцы (О), а по показателям ШР и ВУ они перекрывают изменчивость большинства других микропопуляций. Также большой размах изменчивости по показателям ВР и ВУ выявлен для выборки из Бекетовки (Б). Еще по показателю ШР значительная изменчивость отмечена для моллюсков из Ухтинки (У), а по ШУ – из окр. пос. Беково (БТ). Малой изменчивостью по показателям ВР и ВУ характеризуется выборка *Ch. tridens* из Ч, по показателю ШР – из Сл, Бл, Бт, С и В, а по ШУ – из Бм и В.

Результаты исследований пропорций (ШР/ВР) раковин свидетельствуют о том, что наибольшей округлостью формы обладают моллюски из микропопуляций с юго-востока региона (Бмс, ТШмс, В) и Шг (рис. 18). Самые высокие раковины оказались у особей из микропопуляций г. Сердобска (С) и с. Байки (БС). У остальных хондрул этот параметр изменяется в пределах 0.43–0.46, и достоверно не различаются.

Значения показателя ШУ/ШР изменяются незначительно. Самые низкие значения этого параметра выявлены у мелких хондрул из микропопуляций Сл, У, Ч, БМ, тогда как наибольшие – из Бл, П, К, Б. Степень зазубленности раковины (И1), которая свидетельствует о степени ксерофитизации биотопов (Матекин, 1950), оказалась наивысшей у особей из микропопуляций, обитающих на юге, юго-востоке и северо-востоке исследованной территории. В то же время в северо-западной части района исследований, а также на юге в пойме р. Сердобы и на Шихан-горе значения И1 ниже и достоверно отличаются от остальных.

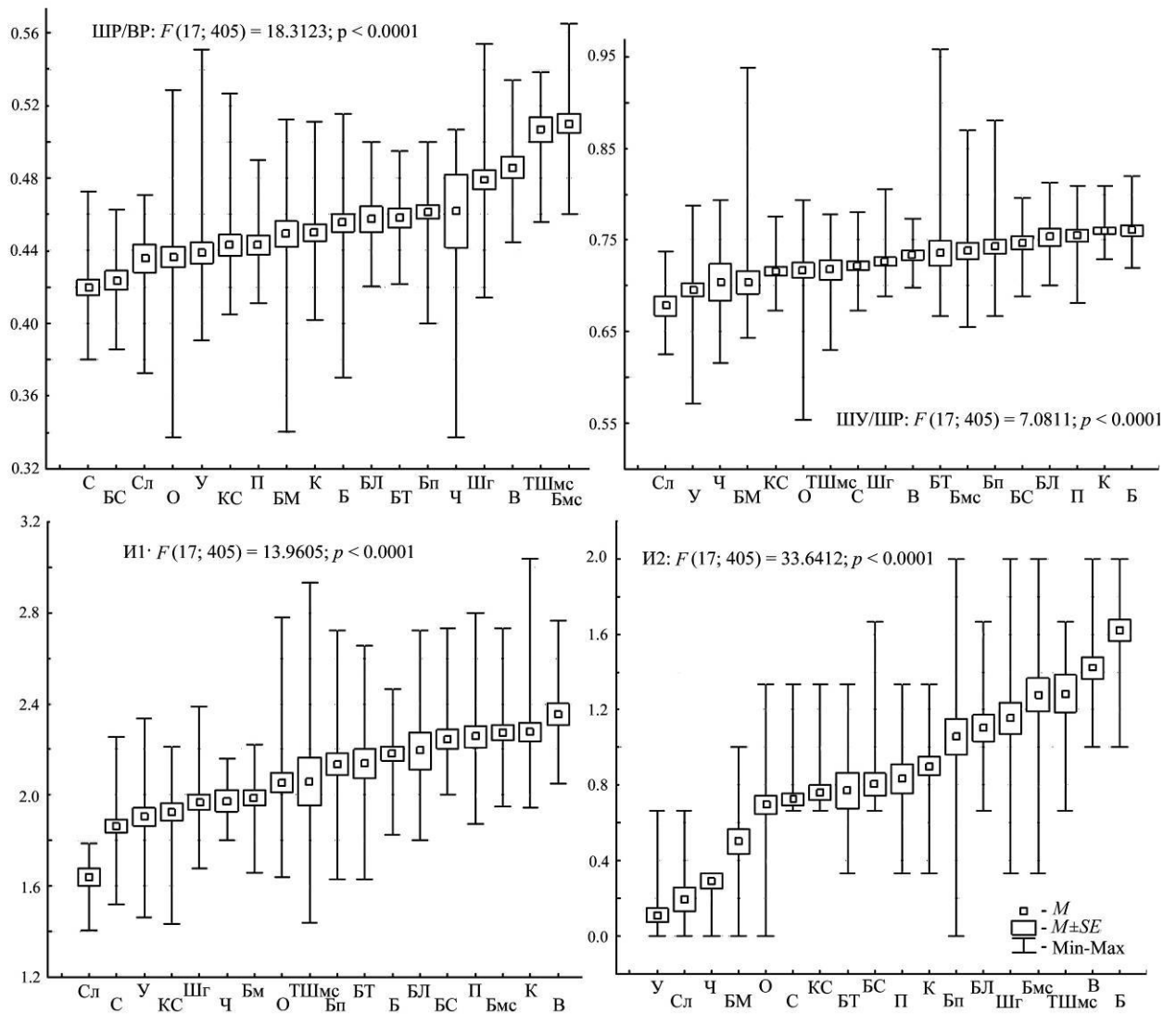


Рис. 18. Изменчивость пропорций конхиометрических признаков и индексов устьевого вооружения *Chondrula tridens* из разных микропопуляций. Обозначения выборок приведены на рис. 2.

У *Ch. tridens* при редукции устьевого вооружения в первую очередь исчезают ангулярный и супрапалатальный бугорки (Шилейко, 1984), что хорошо демонстрирует И2. Эти зубы лучше сохранились в микропопуляциях хондрул с территорий, расположенных ближе к р. Волге (Бп, БЛ, Шг, Бмс, ТШмс, Б, В). Значительная редукция этих бугорков отмечена у представителей почти всех исследованных микропопуляций Пензенской обл., вплоть до полного их исчезновения у особей из урочища «Чердак» (Ч). Кроме того, в некоторых исследуемых микропопуляциях наблюдается редукция колумеллярных (БМ, Ч, У, Сл, ТШмс, Бмс), палатальных (Ч и У) и парietальных (Ч и ТШмс) зубов (рис. 19).

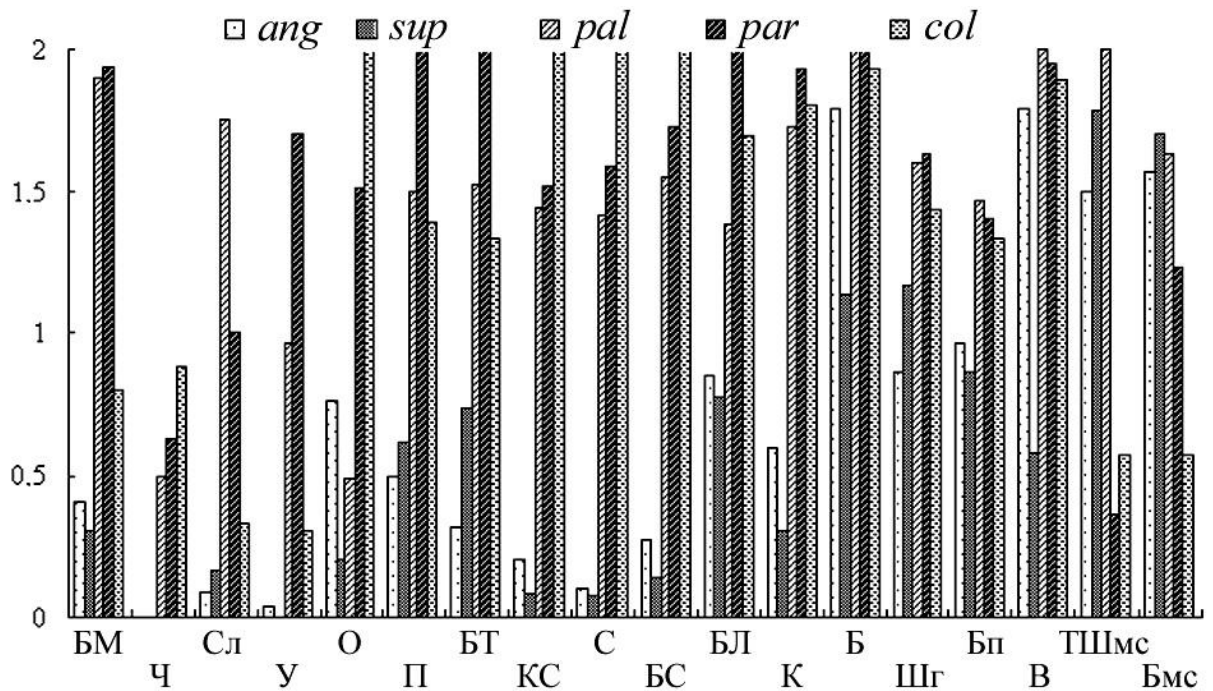


Рис. 19. Средние значения развития зубов (*ang* – ангулярный, *sup* – супрапалатальный, *pal* – палатальный, *par* – париетальный, *col* – колумеллярный) разных микропопуляций *Chondrula tridens*. Обозначения выборок приведены на рис. 2.

Для выявления закономерностей изменчивости абсолютных конхиометрических характеристик *Ch. tridens* в географическом масштабе был проведен подробный дискриминантный анализ (рис. 20а).

Первая дискриминантная функция (DF1) описывает 76.7% общей дисперсии. По оси этой функции, описывающей изменение ширины устья (–0.89) и раковины (–0.81), происходит объединение выборок в три группы. Крайне правое положение в пространстве дискриминантных функций занимают выборки с северо-запада региона (Ч, БМ, Сл, У), характеризующиеся минимальными размерами ШУ и ШР, а в левой части пространства располагаются выборки с юго-востока (Бмс, ТШмс, В) с максимальными размерами этих параметров. Третья группа, в которую вошли все остальные выборки, в большей степени приближена ко второй.

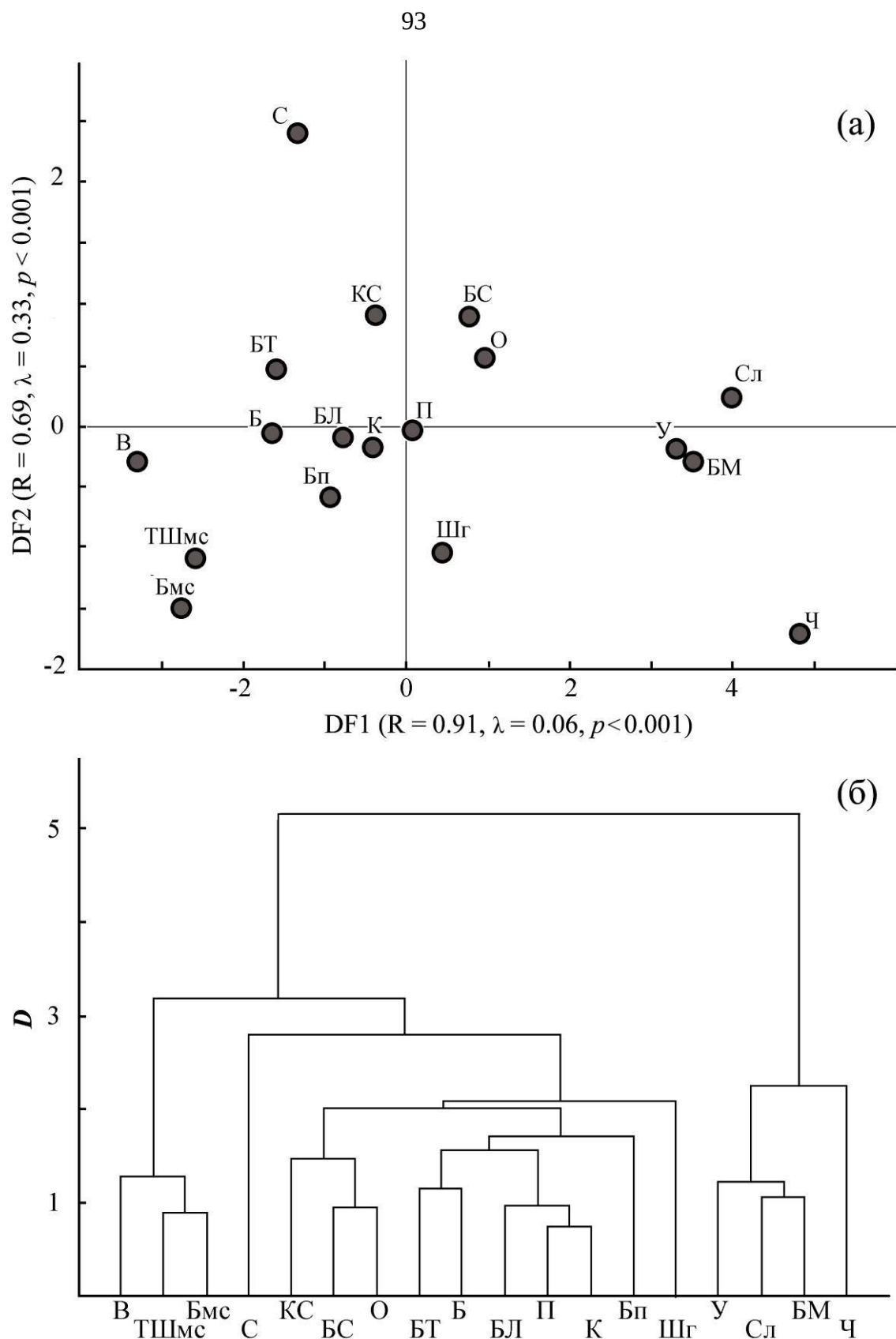


Рис. 20. Результаты дискриминантного анализа выборок (а) и их кластеризации в координатах (DF1, DF2 – дискриминантные функции) центров (б), проведенных на основе промеров раковин *Chondrula tridens*. D – дистанция Евклида. Обозначения выборок приведены на рис. 2.

Об этих же закономерностях свидетельствует и кластерный анализ выборок по координатам их центроидов в пространстве дискриминантных функций (рис. 20б), который проведен в целях выявления значений дистанций между выборками. На первом уровне ветвления ($D = 5.2$) все выборки разделены на два больших кластера: 1 – с северо-запада региона, 2 – с юго-востока и все остальные. Дистанция между последними ($D = 3.2$) оказалась меньше, чем с группой с севера-запада. В пределах третьего кластера максимальную дистанцию имеет выборка из г. Сердобска (С). Такая обособленность может быть объяснена значением второй дискриминантной функции (общая дисперсия 15.2%), которая максимально коррелирует с признаком ВР (0.87). У особей из этой выборки отмечены наибольшие значения этого показателя.

На рис. 21 представлены результаты классификации выборок *Ch. tridens*, проведенной на основе относительных показателей раковин, полученных методом главных компонент. Дифференциация выборок связана с первыми двумя факторными осями, которые описывают 83.5% общей вариации и имеют собственные значения > 1 . Первая факторная ось, имеющая максимальное собственное значение, наиболее сильно коррелирует с ВУ/ШУ и ВР/ШР (положительно) и с ШР/ВР, ВУ/ВР, ШУ/ШР, И1 и И2 (отрицательно). Таким образом, первая компонента, показывая неоднозначность действия параметров, описывает общие пропорции и форму раковины. Вторая факторная ось максимально положительно коррелирует с ШУ/ШР, т.е. описывает открытость устья в отношении ширины раковины.

Согласно результатам анализа, выборки из разных микропопуляций в пространстве факторных осей оказались локализованными в разных областях. Относительно первой оси выборки распределены так, что слева направо происходит увеличение степени округлости их раковин и устья при одновременном уменьшении степени зазубленности. В частности, раковины выборок из микропопуляций с юго-востока (Бмс, ТШмс, В) оказываются самыми вытянутыми и с хорошо развитыми зубами, тогда как с северо-запада (Сл, У, БМ, Ч), а также частично с юго-запада (С, О, КС) – округлыми и со слабо развитой

зубной арматурой. По второй компоненте отмечается нарастание относительной ширины устья. Так для выборок с юго-востока (Бмс, ТШмс), с северо-запада (Сл, У, Ч) и Шг характерны минимальные значения этого признака, а для выборок из микропопуляций БС, К и П, – максимальные.

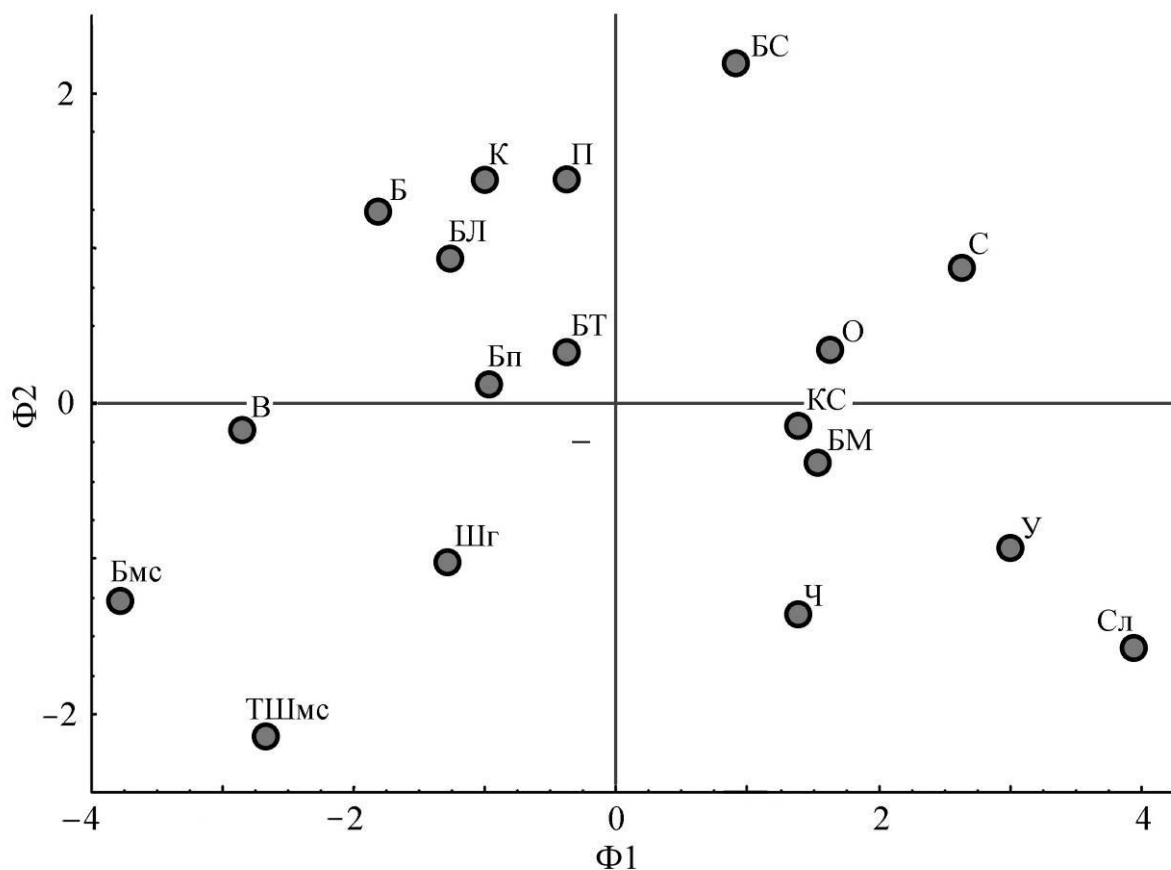


Рис. 21. Распределение выборок *Chondrula tridens* в пространстве двух факторных осей (Φ1 – вариация 62.4%, собственное число 4.7 и Φ2 – вариация 21.1%, собственное число 1.5), построенных на основе относительных промеров раковин. Обозначения выборок приведены на рис. 2.

В табл. 7 представлены результаты непараметрического корреляционного анализа показателей раковин моллюсков и климатических факторов. Согласно полученным результатам общее количество выпадающих осадков (O_{Σ}) и степень увлажнения почвы ($Вл_{п}$) за вегетационный период отрицательно сказываются на ряде абсолютных и относительных показателей раковин моллюсков. Эти факторы положительно влияют только на показатели округлости устья, а увлажненность почвы также и на округлость раковины.

Таблица 7. Зависимости между морфологическими показателями и микроклиматическими факторами среды, выявленные по критерию Спирмена (R_s)

	КО	ВР	ШР	ВУ	ШУ	И1	И2	ВР/ШР	ШУ/ШР	ВУ/ШУ
$t_{авг}$	0.370	0.402	0.585	0.474	0.570	0.264	0.270	-0.292	0.018	-0.476
t_c	0.046	0.204	0.539	0.415	0.525	0.174	0.436	-0.570	0.122	-0.559
O_a	0.275	0.010	-0.419	-0.339	-0.499	-0.217	-0.620	0.773	-0.200	0.673
O_m	-0.464	-0.095	0.321	0.267	0.351	0.111	0.410	-0.562	-0.077	-0.467
O_c	0.276	0.518	0.532	0.503	0.487	0.035	0.227	-0.176	-0.020	-0.367
O_{Σ}	0.023	-0.293	-0.604	-0.528	-0.515	-0.145	-0.546	0.370	-0.107	0.490
$В_{лп}$	0.101	-0.219	-0.564	-0.440	-0.564	-0.493	-0.721	0.590	-0.519	0.701
T_{Σ}	0.119	0.589	0.799	0.752	0.706	0.095	0.554	-0.415	0.201	-0.482

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые параметры критерия. t_a , t_m , $t_{авг}$, t_c – среднемесячные температуры в апреле, мае, августе, сентябре, соответственно; O_a , O_m , $O_{авг}$, O_c – среднемесячные осадки; O_{Σ} – общее количество осадков; $В_{лп}$ – степень увлажнения почвы; T_{Σ} – сумма средних суточных температур; для табл. 7 и 8.

Несколько иная ситуация выявлена для профиля осадков, полученного по каждому месяцу. Наибольшая связь морфологических размеров раковины обнаружена с осадками в апреле и сентябре. Например, их общее количество в апреле отрицательно коррелирует с ШУ и И2, и положительно – с ВР/ШР и ВУ/ШУ. В сентябре количество осадков положительно коррелирует только с размерами раковины. В то же время основной фактор, определяющий увеличение размеров раковин, – сумма средних суточных температур (T_{Σ}) за вегетационный период. Кроме того, сильное воздействие оказывают также и температурные режимы в отдельные месяцы – в августе ($t_{авг}$) и сентябре (t_c). Они положительно влияют на размерную характеристику раковин и отрицательно на показатели, характеризующие форму устья, а t_c еще и на форму раковины.

На индекс И2 положительное влияние оказывает накопление средних суточных температур (T_{Σ}), а корреляты значений этого индекса с количеством выпадающих в районе взятия выборок осадков и со степенью увлажнения почвы имеют отрицательные значения.

Для того чтобы выяснить, какие из рассмотренных климатических факторов являются лучшими предикторами в объяснении морфологической изменчивости раковин *Ch. tridens*, мы провели множественный пошаговый (с включением)

регрессионный анализ. В задачу анализа входили построение нелинейных регрессионных моделей, оценки их параметров и степени адекватности полученной зависимости.

Результаты анализа приведены в табл. 8, из которых следует, что зависимость между разными откликами и их предикторами не однозначна. Использование в анализе пошаговой процедуры позволило исключить несущественные факторы и оставить те, которые вносят наибольший вклад в регрессию. Высокий уровень достоверности F -статистики, полученный для каждой модели, заставляет отказаться от нулевой гипотезы и подтвердить нелинейный характер зависимостей. Модель, построенная для параметра «количество оборотов» (КО), оказалась неадекватной и к тому же с низким уровнем значимости. Для всех остальных морфологических показателей построенные нелинейные регрессионные модели адекватно описывают взаимосвязь между откликом и предиктором, а их свободные члены (b_0) статистически значимы. Наилучшим образом модель подходит к данным для признака ШР, с 74%-ной изменчивостью его предсказаний, объясненных в модели, для ВУ/ШУ – с 72%-ной и для ВР/ШР – с 78%-ной. Отклики И2, ШУ и ВУ в меньшей мере объясняют исходную изменчивость, а минимальное предсказание модели получено для ВУ и ШУ/ШР.

Оценка стандартизированных регрессионных коэффициентов (Beta) показала, что для большинства случаев наибольший вклад в предсказания вносит предиктор T_{Σ} , который всегда положительно коррелирует с откликами. Исключение составляет индекс И2, для которого T_{Σ} оказался низким и статистически не значимым. Максимальный вклад в предсказания И2 вносит имеющий среднюю отрицательную корреляционную нагрузку квадрат $B_{\text{лп}}$. Степень увлажнения почвы также оказалась отрицательно сопряженной с ШУ и ШУ/ШР, а положительно сопряженной лишь с показателем округлости устья.

Таблица 8. Результаты нелинейного множественного пошагового (с включением) регрессионного моделирования функциональной зависимости морфологических показателей от микроклиматических факторов

Фактор	$b_0 \pm SE$	Beta	p
КО ($R=0.514$, $R^2=0.265$, $F(2, 15)=2.70$, $p=0.0998$; $b_0 \pm SE=5.49 \pm 1.02$, $p<0.0001$)			
tc	-0.06 ± 0.05	-0.326	0.2031
тавр ²	0.004 ± 0.002	0.561	0.0369
ВР ($R=0.656$, $R^2=0.431$, $F(1, 16)=12.12$, $p=0.0031$; $b_0 \pm SE=8.77 \pm 0.42$, $p<0.0001$)			
T _Σ	0.39 ± 0.11	0.656	0.0031
ШР ($R=0.861$, $R^2=0.742$, $F(3, 14)=12.12$, $p<0.0002$; $b_0 \pm SE=2.15 \pm 1.04$, $p=0.0578$)			
T _Σ	0.16 ± 0.05	0.557	0.0058
O _Σ ²	-0.04 ± 0.02	-0.290	0.0820
тавр ²	0.003 ± 0.002	0.280	0.0928
ВУ ($R=0.735$, $R^2=0.540$, $F(1, 16)=18.80$, $p<0.0005$; $b_0 \pm SE=3.22 \pm 0.16$, $p<0.0001$)			
T _Σ	0.18 ± 0.04	0.735	0.0005
ШУ ($R=0.821$, $R^2=0.673$, $F(2, 15)=15.46$, $p<0.0002$; $b_0 \pm SE=3.13 \pm 0.23$, $p<0.0001$)			
T _Σ	0.13 ± 0.04	0.501	0.0129
Влп ²	-0.04 ± 0.02	-0.429	0.0289
И2 ($R=0.833$, $R^2=0.694$, $F(3, 14)=10.56$, $p<0.0007$; $b_0 \pm SE=1.42 \pm 0.34$, $p=0.0009$)			
Влп ²	-0.05 ± 0.02	-0.453	0.0275
Oa ²	-0.0005 ± 0.000	-0.362	0.0465
T _Σ	0.06 ± 0.05	0.222	0.2420
ВУ/ШУ ($R=0.850$, $R^2=0.722$, $F(2, 15)=19.52$, $p<0.0007$; $b_0 \pm SE=1.03 \pm 0.02$, $p<0.0001$)			
Oa ²	0.0001 ± 0.00002	0.538	<0.0001
Влп	0.02 ± 0.007	0.476	0.0025
ВР/ШР ($R=0.880$, $R^2=0.775$, $F(3, 14)=16.06$, $p<0.0001$; $b_0 \pm SE=2.05 \pm 0.21$, $p<0.0001$)			
Oa	0.01 ± 0.003	0.472	0.0077
тсен ²	-0.0008 ± 0.0003	-0.386	0.0294
Влп	0.03 ± 0.02	0.216	0.1698
ШУ/ШР ($R=0.699$, $R^2=0.488$, $F(1, 16)=16.06$, $p<0.0001$; $b_0 \pm SE=0.75 \pm 0.007$, $p<0.0012$)			
Влп ²	-0.003 ± 0.001	-0.699	0.0012

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые показатели коэффициентов.

Рассчитанные для последних семи факторов частные коэффициенты корреляции оказались в целом умеренными. Это может свидетельствовать о том, что информация, содержащаяся в этих переменных, не является косвенной.

Вид *Ch. tridens* в лесостепи Приволжской возвышенности, расположенной ближе к восточному краю ареала, так же изменчив, как на территориях Украины и Среднерусской возвышенности. При этом, по нашим данным, на Приволжской возвышенности распространена только мелкая форма (высота раковины < 12 мм),

которую Крамаренко и Сверлова (2003, 2006) рассматривают как подвид или вариант *galiciensis*. В то же время на западе Украины (Крамаренко, Сверлова, 2003) и в Северо-Западном Причерноморье (Крамаренко, Сверлова, 2006) обнаружены не только мелкие, но и крупные формы. На Среднерусской возвышенности также встречаются мелкие и крупные моллюски (Снегин, 2011а, б). Согласно значениям показателей габитуса и на Урале одна из популяций принадлежит к крупным улиткам (средняя высота раковины > 12 мм), но при этом ее представители имеют по сравнению с такими же по размерам особями из Белгорода (Снегин, Гребенников, 2011) слабо развитую устьевую арматуру и низкую генетическую гетерогенность. Среди материала собранного на Приволжской возвышенности, крупные формы обнаружены редко, лишь у отдельных особей размеры раковин превышали 13.0 и 14.0 мм из г. Сердобска Пензенской обл. и окр. с. Бекетовка Ульяновской обл., соответственно.

Ранее было показано (Крамаренко, 2014), что на Украине изменения высоты и ширины раковины в популяциях *Ch. tridens* имеют определенную географическую направленность, связанную с тенденцией уменьшения этих параметров с запада на восток. Однако изучение характера изменчивости раковины у этого вида на территории Приволжской возвышенности позволяет констатировать несколько противоположную ситуацию, связанную с тем, что ее высота, наоборот, в направлении с северо-запада на юг и восток увеличивается. Более четко эта закономерность прослеживается для значений ширины. Это подтверждается результатами наших работ, проведенных ранее на территории, расположенной восточнее исследуемой (Комарова и др., 2015). Так, на левом берегу Волги в разнотравно-типчаково-ковыльной степи с редкими кустарниками обнаружены моллюски, которые имеют относительно широкую раковину (4.9 ± 0.05).

Объяснить выявленную закономерность можно особенностями климата и качества почвенного субстрата, которые имеют свою специфику на северо-западе и юго-востоке рассматриваемого региона. Как отмечает Ф.Н. Мильков (1953), на формирование климата лесостепной провинции Приволжской возвышенности

влияют ее западное положение и возвышенный рельеф, содействующие повышенному ее увлажнению. Лучше всего здесь увлажнены северо-западные и западные склоны возвышенности, обращенные в сторону господствующих западных влажных ветров. Все это соответствует нашим данным по климатическому анализу, согласно которому в направлении с северо-запада на юго-восток закономерно увеличивается сумма среднесуточных температур и уменьшается суммарное количество осадков и степень увлажнения почвы.

На Приволжской возвышенности наибольшее влияние на абсолютные размерные характеристики раковин *Ch. tridens* оказывает сумма средних суточных температур: чем она выше в точке сбора, тем больше размеры раковины. Сходная зависимость отмечена и на территории Украины (Крамаренко, 2014). Несколько меньшее влияние оказывает средняя температура августа и количество осадков, выпадающих в сентябре. Отрицательное влияние на эти показатели оказывают общее количество выпадающих в вегетационный период осадков и степень увлажнения почвы. Последний фактор, а также количество осадков, выпадающих в апреле, считаются ключевыми для определения пропорций и формы раковины. В частности, они демонстрируют отрицательную корреляцию с И2 и ШУ/ШР и положительную с показателями округлости раковины и устья.

Таким образом, полученные результаты могут свидетельствовать лишь о том, что размеры и форма раковины в целом играют значительную роль в экологии вида. Как было показано ранее (Хохуткин, 1997), за счет определенного строения раковины происходит перераспределение тепловых потоков и достигается оптимальная температура во внутренней ее полости. Например, для особей, обитающих в аридных условиях, характерно увеличение объема тела, что может означать и увеличение объема жидкости, заключенной в теле, а увеличение запасов воды в свою очередь обеспечивает животным возможность активного перемещения даже при прямом солнечном свете (Хохуткин, 1997).

На характер развития раковин *Ch. tridens* дополнительное влияние может оказывать не только увлажнение почвы, но и содержание в ней карбонатов. На

самом деле для исследований микропопуляций моллюсков, обитающих на востоке региона, выборки взяты на меловых субстратах. Известно, что меловые холмы отличаются большим содержанием кальция (32–99%), высоким pH, малой теплопроводностью, большой влагеёмкостью, обилием отражённого света (Семенова-Тян-Шанская, 1966). Кроме того, на меловых почвах складывается еще и особый тепловой режим – задернованные мела имеют более теплые почвы. Все эти обстоятельства, а также высокие значения суммы среднесуточных температур положительно сказываются на росте раковин.

В пределах Приволжской возвышенности самые низкие показатели раковин отмечены у хондрул, обитающих на северо-западе. Одна из причин таких изменений, как нами показано, может быть обусловлена высокой степенью увлажнения почвы. На северо-западе возвышенности отмечены самые высокие значения гидротермического коэффициента Селянинова, которые свидетельствуют о большей обеспеченности растений влагой (Агроклиматические ..., 1972). При этом во всех биотопах по понижениям развивается луговая растительность, более мезофильная, чем в степи. Совокупность этих характеристик приводит к увеличению гумификации почвы, снижению содержания карбонатов (Бриних, 2014) и является причиной изменения вида – уменьшения размеров тела и значительной редукции закрывающего устье аппарата. Кроме того, на северо-западе возвышенности ксерофильному виду *Ch. tridens* не хватает тепла для одновременного роста и развития зубов, поэтому он мельче, чем в микропопуляциях из южных и восточных частей.

Степень развития устьевой арматуры также зависит от условий обитания вида. В редукции наиболее изменчивых устьевых зубов (ангулярного и супрапалатального) прослеживается самая значительная их потеря у моллюсков на западных склонах возвышенности (Пензенская обл.).

Проведенный анализ показал, что в лесостепной части Приволжской возвышенности распространена мелкая форма *Ch. tridens*, соответствующая подвиду *galiciensis*. Основной характер изменчивости раковины связан с нарастанием с северо-запада на юг и юго-восток суммы среднесуточных

температур, сокращением суммарного количества осадков, уменьшением увлажнения почвы и увеличением ее карбонатности. Не вызывает сомнения, что все эти факторы действуют в комплексе и определяют размеры и пропорции раковин моллюсков. Так, на юго-востоке региона в ксеротермных условиях отмечены самые рослые экземпляры с хорошо развитым устьевым вооружением, тогда как на северо-западе – относительно мелкие с высокой степенью округлости раковин и устья, и слабо развитой устьевой арматурой.

Изменчивость наземного моллюска *Chondrula tridens* в разных микробиотопах Ухтинской степи. Осенью 2014 г. были взяты пробы (25×25 см) на дне оврага, южном и северном склонах и собрано по 30 раковин улитки *Ch. tridens* (рис. 22).



Рис. 22. Биотоп наземного моллюска *Chondrula tridens* в окр. пос. Ухтинка: а – общий вид исследуемого оврага; б – плакор, южный склон и дно оврага; в – дно и северный склон оврага; г – изменчивость раковины.

В сообществе наземных моллюсков одной небольшой балки и плакора обнаружено 10 видов из 8 семейств: *Succinella oblonga*, *Cochlicopa lubrica*, *Vallonia costata*, *V. pulchella*, *Vertigo pygmaea*, *Chondrula tridens*, *Vitrina pellucida*, *Pseudotrichia rubiginosa*, *Deroceras agreste*. В балке ксерофильный вид *Ch. tridens* многочислен. Он один из доминантов в сообществе на этом участке (рис. 23). Плотность улиток в микробиотопах распределена следующим образом: на дне оврага – 3604, на южном склоне – 2288, а на северном – 1424 особи/ м². В наших исследованиях установлено, что у наземного моллюска *Ch. tridens* из Ухтинки раковины мельче, чем из территорий расположенных южнее в Пензенской области и зубы развиваются хуже, некоторые из них отсутствуют вовсе (Комарова, Стойко, 2012).

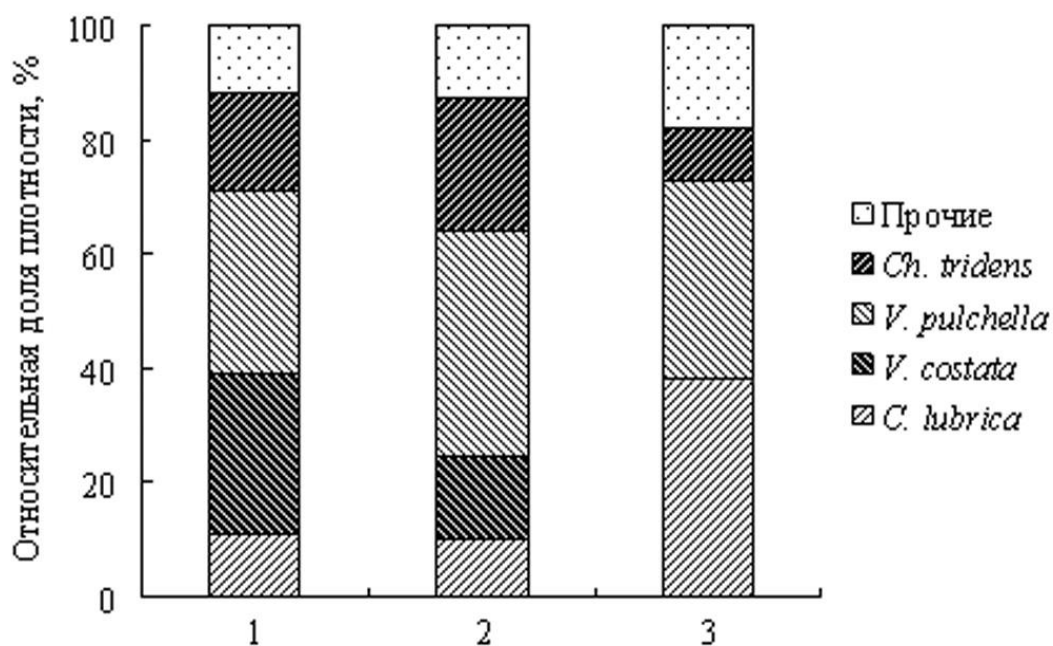


Рис. 23. Доминантный состав в сообществе наземных моллюсков (1 – южный склон балки, 2 – дно, 3 – северный склон).

На рис. 24 представлены средние значения основных промеров и индексов раковины хондрулы, а также индексов, характеризующих открытость устья и редукцию наиболее изменчивых зубов вида. Улитки на плакоре мельче, чем на склоне и дне оврага, при более высоких индексах И1 и И2 (лучше развиты устьевые зубы). Все средние параметры раковин исследуемых микробиотопов

различаются достоверно (уровень значимости $p < 0.0001$). В то же время отношение ВР/ШР почти одинаково, т.е. пропорции раковины в целом сохраняются, несмотря на изменчивость основных параметров. С меньшим уровнем значимости отличаются индексы И1 ($p < 0.05$) и И2 ($p < 0.002$). Известно, что усиление устьевой арматуры у данного вида – адаптация к засушливому климату (Матекин, 1950).

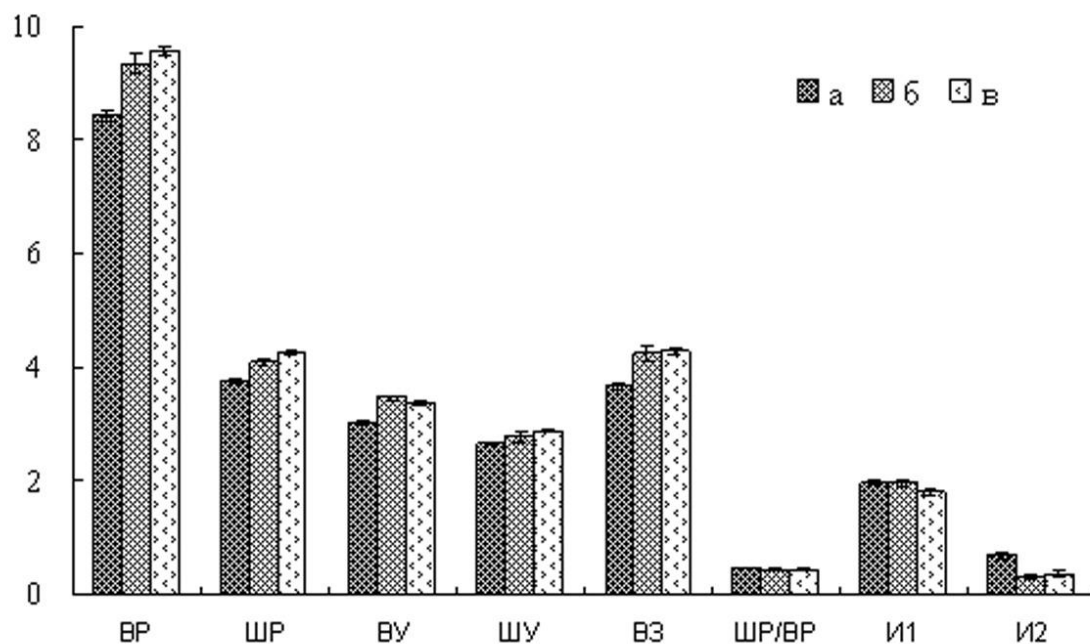


Рис. 24. Средние значения ($M \pm SE$), основных промеров раковины *Ch. tridens*. Обозначения: а – плакор, б – южный склон, в – дно оврага.

Подробный анализ развитости отдельных зубов в устье хондрулы показал, что у улиток из всех микробиотопов сильно редуцированы два бугорка устья раковины (ангулярный и супрапалатальный) и в меньшей мере колумеллярный зуб (рис. 25). Именно эти зубы в первую очередь исчезают у *Ch. tridens* при редукции устьевого вооружения (Шилейко, 1984). Почти все зубы хуже развиты у особей вида, обитающих на дне оврага и на склоне.

Таким образом, в балке, где выше гумификация из-за более высокой влажности и развития луговой растительности *Ch. tridens* крупнее, с более открытым устьем, и редукцией самых изменчивых зубов. Наличие в Ухтинке значительного количества оврагов и балок служит причиной выявленной изменчивости хондрулы трехзубой.

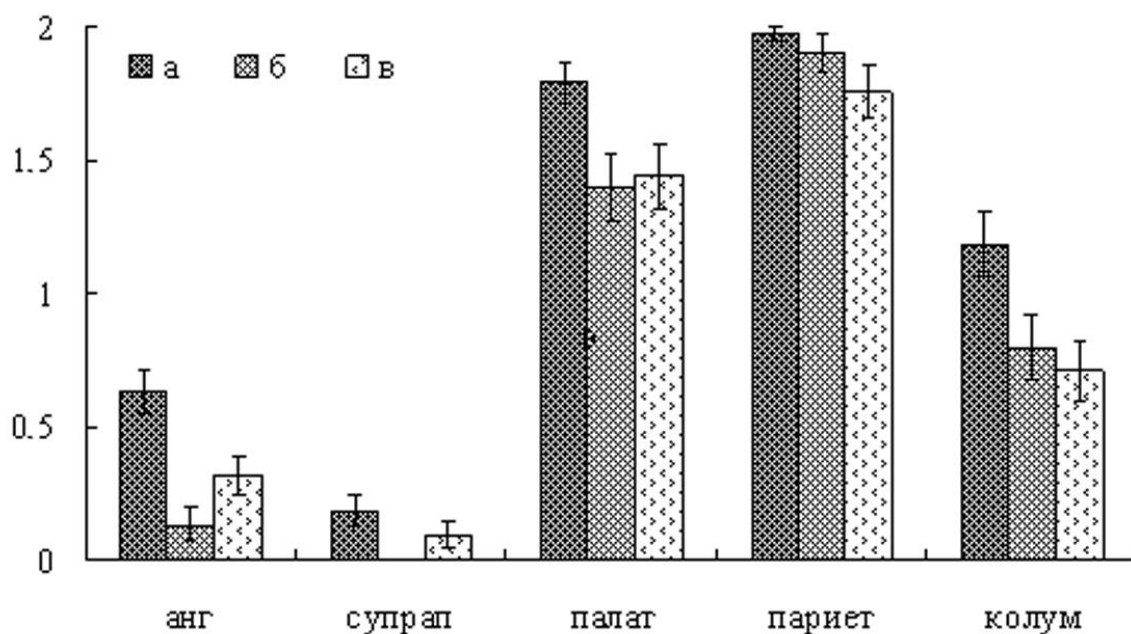


Рис. 25. Средние значения ($M \pm SE$) развития зубов из разных микробиотопов *Ch. tridens*. Обозначения: а – плакор, б – южный склон, в – дно оврага.

Анализ полученных данных позволяет понять, как вид в конкретных условиях приспосабливается к условиям обитания. На северо-западе возвышенности ксерофильному виду *Ch. tridens* не хватает тепла для одновременного роста и развития зубов, поэтому он мельче, чем в микропопуляциях из южных и восточных частей Пензенской области. В том случае, когда условия благоприятствуют продолжительному росту (на дне балки), некоторые зубы развиваются хуже. Если условия изменчивы (плакор) и улитке необходимы зубы для быстрого формирования эпифрагмы, создающей микроклимат мягкому телу моллюска, ограничен рост.

4.2. Изменчивость раковины *Chondrula tridens* в Жигулевских горах

В ноябре 2013 г. на правом берегу р. Волги исследованы раковины улиток *Ch. tridens* пяти микропопуляций, обитающих в горах: Верблюд (Вг), Монастырская (Мг), Попова (Пг), Молебная (Мол) и Малая Бахилова (МБг) (их описание см. в главе 2 рис. 3, фото 42–48). В связи с тем, что на горе Верблюд раковины были собраны еще и в 2010 г. представилась возможность сравнить

изменчивость этой микропопуляции в разные годы (табл. 9). Чтобы понять, существуют ли различия в строении раковины в зависимости от экспозиции, на горе Монастырская были собраны раковины на западном и южном склонах, а на юго-восточном склоне горы Попова – в верхнем, среднем и нижнем ярусах. Оказалось, что средние значения параметров раковины на горе Верблюд в разные годы и на горе Монастырской в двух биотопах отличается незначительно.

Таблица 9. Средние значения конхиологических параметров *Ch. tridens*

Биотопы	ВР	ШР	ВУ	ШУ	ВР/ШР	И1	И2
ВГ-10	11.30±0.10	5.00±0.03	4.35±0.03	3.71±0.03	2.26±0.02	2.19±0.03	1.11±0.05
ВГ-13	11.26±0.08	5.00±0.05	4.33±0.03	3.72±0.03	2.26±0.03	2.22±0.03	1.13±0.06
МГ-зап	10.63±0.17	5.03±0.04	4.09±0.06	3.63±0.04	2.12±0.03	2.13±0.04	1.46±0.09
МГ-юж	10.57±0.14	4.91±0.04	4.04±0.04	3.56±0.04	2.15±0.02	2.04±0.02	1.37±0.06



Фото 42. Гора Верблюд.

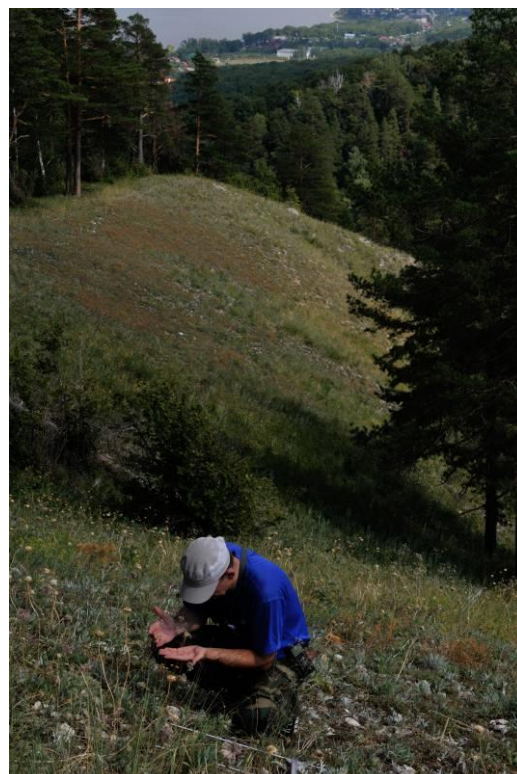


Фото 43. Гора Молебная.



Фото 44. Гора Монастырская.



Фото 44а. Гора Монастырская.

Изменчивость раковины на горе Попова. Моллюски *Ch. tridens* на горе Попова, в отличие от микропопуляций на горе Верблюд и Монастырская, оказались более вариабельными. Как отмечено выше, на склоне горы Попова пробы взяты в верхнем (Верхний), среднем (Средний) и нижнем (Нижний) ярусах. На участках каменистой степи верхнего яруса улиток собирали в непосредственной близости от дороги, ведущей к среднему ярусу смотровой площадки на Волгу, и на каменистых осыпях нижнего яруса (фото 45, 45а, 45б, 45в).

Верхний ярус представляет собой открытые каменисто-степные участки, сложенные на плотных карболитоземах со слабо развитой гумусовой подстилкой, которые чередуются с обнажениями известняков, незатронутых процессами почвообразования. Нижний ярус самый крутой (более резкие перепады высоты) по сути, является каменистыми осыпями, на которых за счет верхних частей склонов постоянно идут процессы почвообразования. В нем регулярно, особенно после дождей и весенних потоков талой воды, аккумулируются смытые слои подстилки среднего яруса, что способствует более интенсивному гумусированию почв, по сравнению с верхним. В то же время, в связи со скудной травянистой растительностью и отсутствием рыхлых влагоемких почв, условия здесь можно считать близкими к ксеротермным. В среднем ярусе почвы более рыхлые и имеют более мощный гумусовый горизонт. Снежный покров зимой здесь толще и задерживается дольше, чем на других ярусах. Условия среднего яруса скорее

мезотермные, по сравнению с условиями верхнего и нижнего ярусов, которые можно считать близкими к ксеротермным. Средний и нижний ярусы более подвержены антропогенной нагрузке.



Фото 45. Гора Попова.



Фото. 45а. Верхний ярус горы Попова (каменистая степь).



Фото 45б. Средний ярус горы Попова (дорога на смотровую площадку).



Фото 45в. Нижний ярус горы Попова (каменистая осыпь).

Средние значения конхиологических параметров степного вида хондрулы трёхзубой различных ярусов горы Попова: высота (ВР) и ширина (ШР) раковины, высота (ВУ) и ширина (ШУ) устья, а также индексы, характеризующие пропорции тела (ВР/ШР) представлены на рисунке 26. Достоверно, с уровнем значимости ($p < 0.05$) отличаются все параметры улиток.

Исследованные индексы, характеризующие зазубленность (И1) и степень развития наиболее изменчивых зубов (И2) у *Ch. tridens* изменяются при продвижении сверху вниз сходным образом (рис. 27). Моллюски, обитающие в

среднем ярусе, имеют наименьшие значения этих показателей. Высокий показатель И1 зафиксирован для улиток верхнего яруса, а хондрулы нижнего яруса имеют наибольшие значения И2.

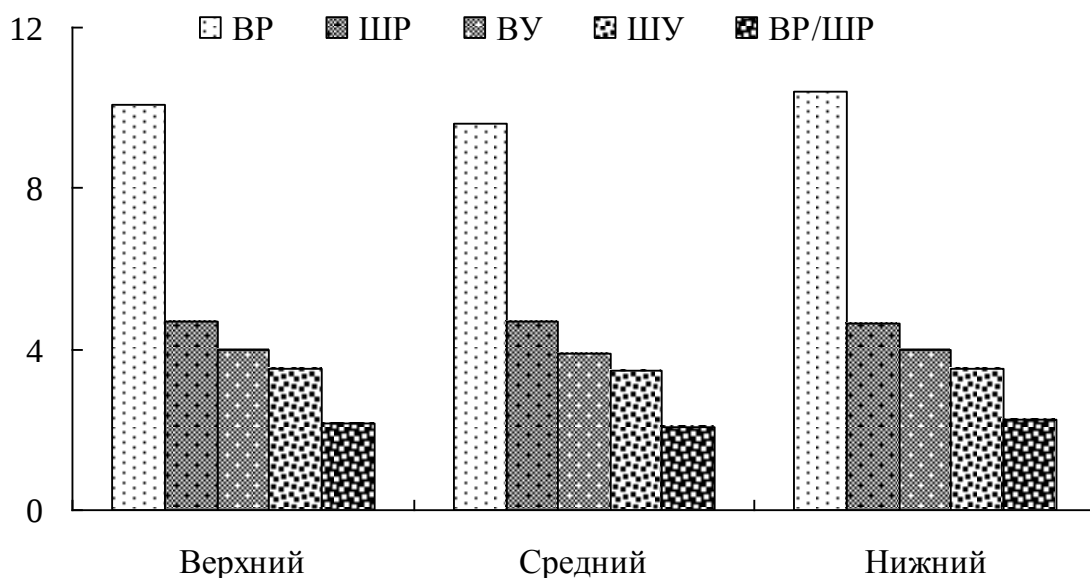


Рис. 26. Гистограмма средних значений параметров раковины *Ch. tridens* различных ярусов горы Попова.

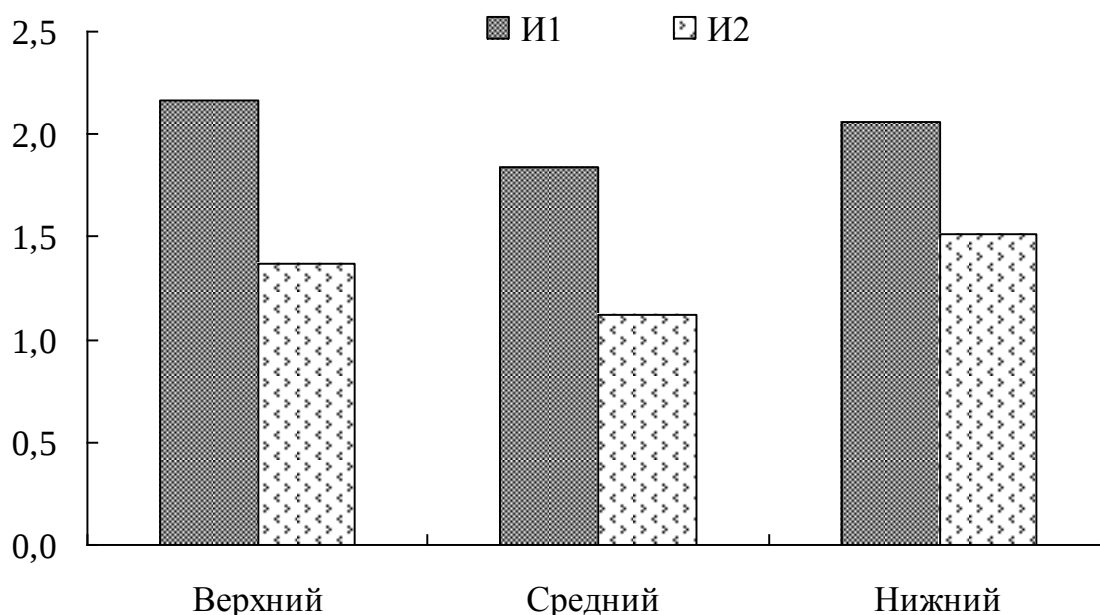


Рис. 27. Гистограмма средних значений показателей развития устьевого аппарата *Ch. tridens* различных ярусов горы Попова.

На основании полученных результатов видно, что моллюски, обитающие на склонах каменистой степи горы Попова (верхний и нижний ярус), отличаются

высокой раковиной и хорошо развитым устьевым аппаратом. Как отмечено выше в верхнем и нижнем ярусах условия более соответствуют ксеротермным, поэтому индекс зазубленности И1 и И2 у моллюсков этих ярусов выше. На степень развития зубов в устье раковины большое влияние оказывают микроклиматические условия обитания *Ch. tridens*. Уменьшение индекса зазубленности (И1) и большая редукция наиболее изменчивых зубов вида (И2), вероятно, свидетельствует о том, что развитие улиток протекает в более влажных и менее ксеротермных условиях. Особи, обитающие в среднем ярусе горы Попова, имеют самые низкие значения этих индексов.



Фото 46. Гора Малая Бахилова.



Фото 46а. Гора Малая Бахилова.



Фото 47. Гора Лысая.



Фото 48. Гора Тип-Тяв.

Параметры раковины *Ch. tridens* различных микропопуляций Жигулевских гор. В результате анализа высоты раковин улиток из горных

биотопов выявлено, что самые мелкие улитки обитают на Малой Бахиловой горе (9.9 ± 0.07), а самые крупные – в биотопах Верблюд горы (11.28 ± 0.06) (табл. 10).

Таблица 10. Изменчивость конхиологических параметров *Ch. tridens*. Обозначения выборок приведены на рис. 3.

Микро-популяции		Вг	Мг	Пг	Мол	МБг
ВР	Lim	10.1–12.7	9.1–10.7	9.1–11.4	9.1–10.7	9.3–10.4
	$M \pm SE$	11.28 ± 0.06	10.59 ± 0.03	9.98 ± 0.06	9.97 ± 0.13	9.90 ± 0.07
	CV	4.41	7.02	6.75	5.77	3.56
ШР	Lim	5.6–5.5	4.2–4.7	4.2–4.6	4.2–4.7	4.4–4.8
	$M \pm SE$	5.00 ± 0.03	4.95 ± 0.03	4.61 ± 0.02	4.53 ± 0.03	4.61 ± 0.03
	CV	4.57	4.50	4.85	3.13	3.14
ВУ	Lim	3.9–4.7	3.3–3.9	3.1–4.3	3.3–3.9	3.4–4.0
	$M \pm SE$	4.34 ± 0.02	4.05 ± 0.03	3.85 ± 0.03	3.67 ± 0.05	3.80 ± 0.03
	CV	4.05	4.50	7.45	6.14	3.72
ШУ	Lim	3.5–4.1	2.9–3.6	2.4–3.7	3.0–3.6	3.2–3.6
	$M \pm SE$	3.71 ± 0.02	3.58 ± 0.03	3.36 ± 0.03	3.33 ± 0.05	3.43 ± 0.02
	CV	4.03	5.71	9.89	6.78	3.18
ВР/ШР	Lim	2.0–2.5	2.06–2.43	2.0–2.7	1.98–2.43	2.0–2.3
	$M \pm SE$	2.26 ± 0.02	2.14 ± 0.02	2.17 ± 0.01	2.20 ± 0.03	2.15 ± 0.02
	CV	5.78	6.07	6.69	6.10	4.80
И1	Lim	1.6–2.4	2.03–2.39	1.5–2.2	2.00–2.39	1.9–2.4
	$M \pm SE$	2.20 ± 0.02	2.07 ± 0.02	2.01 ± 0.02	2.18 ± 0.02	2.14 ± 0.02
	CV	7.68	6.95	11.65	4.63	5.71
И2	Lim	1.0–2.0	0.33–1.0	0.1–1.6	0.33–1.33	0.67–1.67
	$M \pm SE$	1.12 ± 0.04	1.40 ± 0.04	1.40 ± 0.03	0.70 ± 0.06	1.32 ± 0.06
	CV	26.77	23.90	24.83	38.44	22.23

Микропопуляции, расположенные на горах Верблюды, Монастырская, Попова, несмотря на близкое расстояние, отличаются друг от друга, причем параметры раковины уменьшаются в направлении от горы Верблюды к горе Попова (например, ВР – 11.28, 10.59, 9.98 и ШР – 5.00, 4.95, 4.61) (рис. 28). Практически по всем конхиометрическим параметрам исследованные микропопуляции хондрулы трехзубой отличаются ($p < 0.05$) достоверно.

Значения индекса ВР/ШР у раковин из поселения Мг (2.14 ± 0.02), Пг (2.17 ± 0.01), МБг (2.15 ± 0.02) и Мол (2.20 ± 0.03), а у хондрул из Вг (2.26 ± 0.02). Это означает, что на территории одних горных биотопов (Мг, Пг, Мол и МБг),

раковины хондрулы имеют более округлую форму, что характерно для поселений равнинных территорий. В то же время, на горе Верблюды, как отмечено в параграфе 4.2, раковины стройные, что соответствует данным А.А. Байдашникова (2006) о высоких раковинах характерных для скальных субстратов. Местообитание улитки на Вг расположено на относительно небольшом выступе скалы, где каменистая почва, практически не покрыта растительностью. На других участках сомкнутость растительного покрова больше, что приводит к формированию других условий обитания улитки. Представление данных с помощью дендрограммы сходства (рис. 29) демонстрирует формирование двух кластеров. В первый входят улитки с территории Вг и Пг, во вторую все остальные.

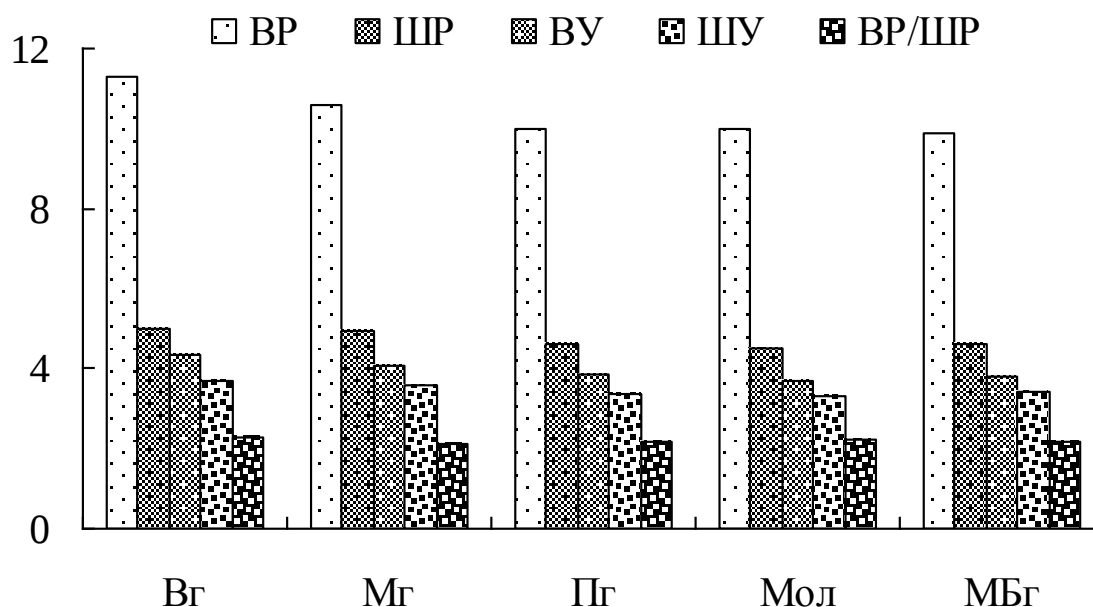


Рис. 28. Параметры средних значений основных промеров раковины *Ch. tridens*. Обозначения выборок приведены на рис. 3.

Промеры устья раковин улиток из разных поселений, характеризующие его открытость (И1) и зазубленность (И2), распределились следующим образом (рис. 30). Значение индекса И1, характеризующего открытость устья, самое меньшее у хондрул из Пг (2.01 ± 0.02) и Мг (2.07 ± 0.02). Наибольшее значение данного параметра у улиток с территории Вг (2.2 ± 0.02). Это значит, что на территории Вг устья улиток наиболее закрыты. В условиях открытого (без растительного

покрова) каменистого субстрата улитки в большей степени подвержены переменам климатических условий обитания (температура, влажность), что приводит к такой реакции улиток. И2 показывает различия наиболее изменчивых зубов у вида (ангулярного, супрапалатального и колумеллярного).

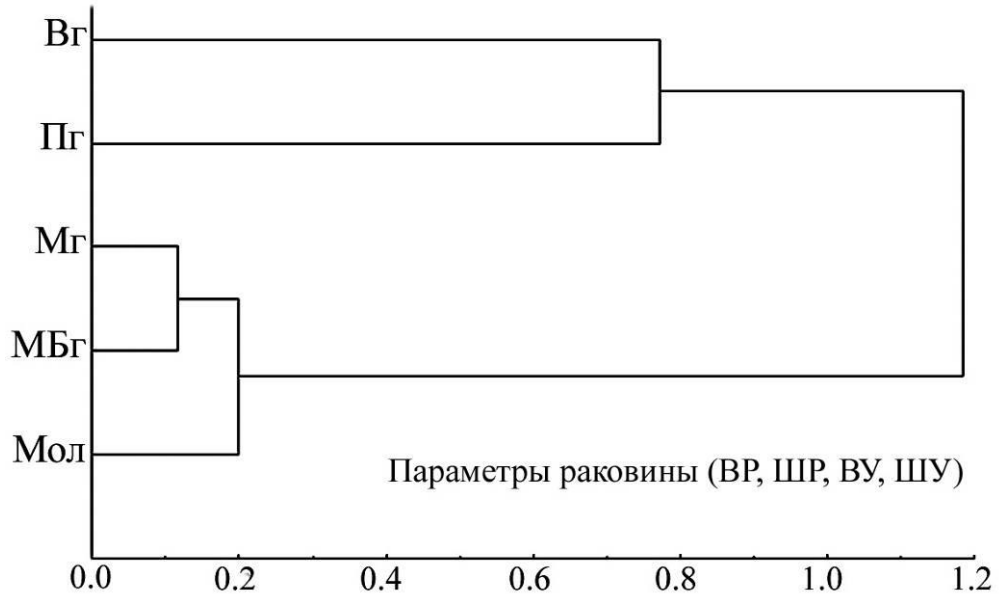


Рис. 29. Дендрограмма сходства раковин микропопуляций *Ch. tridens* по параметрам раковины. Обозначения выборок приведены на рис. 3.

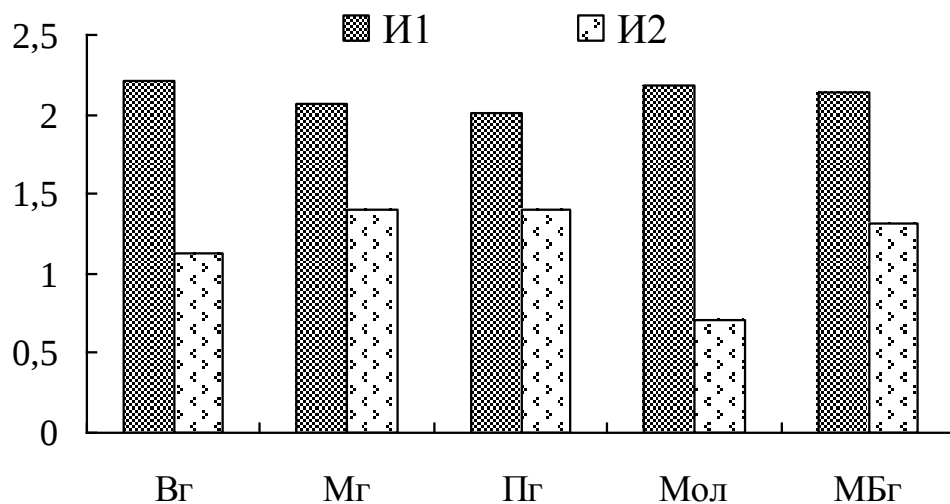


Рис. 30. Параметры средних значений индексов устья раковины *Ch. tridens*. Обозначения выборок приведены на рис. 3.

Наименее развиты эти зубы (0.70 ± 0.06) и наибольшая их вариабельность (38.44) в микропопуляции на горе Молебная, а также на горе Верблюд (1.12 ± 0.04 ;

26.77). В остальных микропопуляциях они развиты лучше и почти на одном уровне.

По соотношению промеров устья и параметров раковин, также можно выделить несколько групп (рис. 31). В первую входят улитки из Мг и Пг, во вторую – Вг и МБг. Улитки с территории Мол занимают промежуточное значение, но ближе ко второй группе.

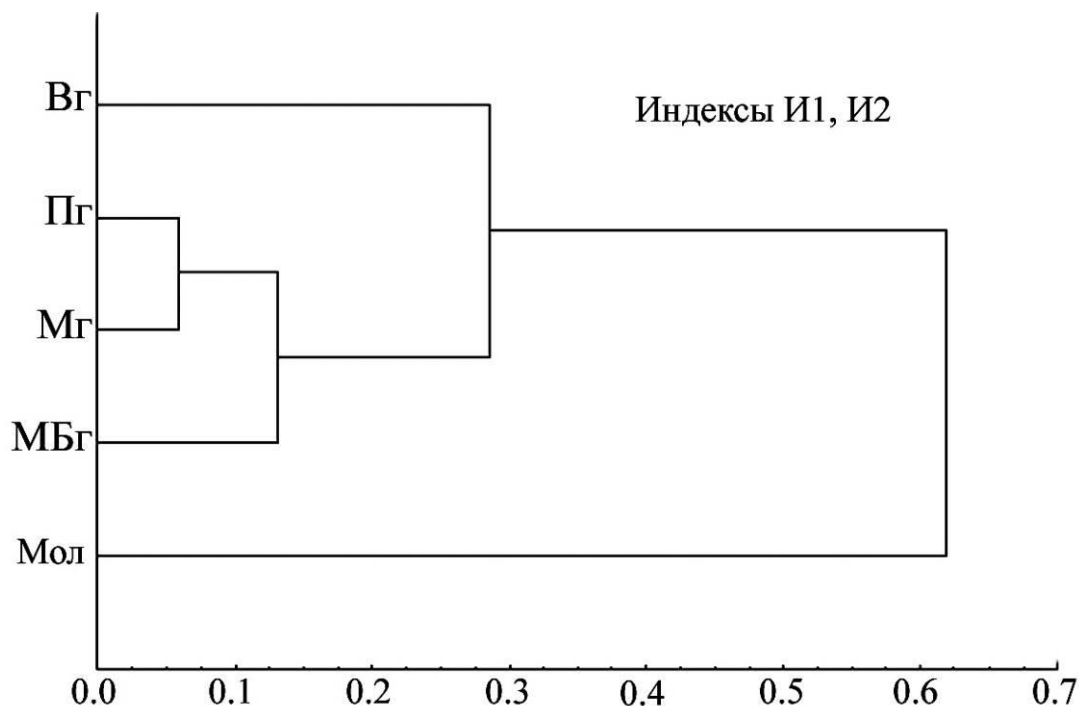


Рис. 31. Дендрограмма сходства индексов И1 и И2 микропопуляций *Ch. tridens*. Обозначения выборок приведены на рис. 3.

Таким образом, даже у близко расположенных микропопуляций *Ch. tridens* на рядом расположенных горах в Жигулях нами выявлена высокая гетерогенность параметров раковин. Изменчивость касается как формы и размеров раковины, так и развития устьевой арматуры.

4.3. Параметры раковины *Chondrula tridens* из горных и равнинных микропопуляций

При анализе элементарных признаков раковинных структур устанавливаются определенные «правильности» в их распределении по ареалу вида, а также тенденции или тренды в зависимости от градиентов факторов среды (Хохуткин, 1997)

В связи с тем, что *Ch. tridens* в Жигулях населяет степные биотопы на каменистых субстратах мы поставили перед собой задачу – сравнить внутрипопуляционную изменчивость раковин степной улитки *Ch. tridens* из разных биотопов в горах и на равнине лесостепной Приволжской возвышенности.

Для того чтобы понять, где выше изменчивость основных промеров раковины наземного моллюска *Ch. tridens* в горных (Вг, Пг, Мг, Мол, МБг, Лг, Т-Ткс) или равнинных микропопуляциях (все остальные), сравнивали их средние значения коэффициентов вариации (CV) (рис. 32).

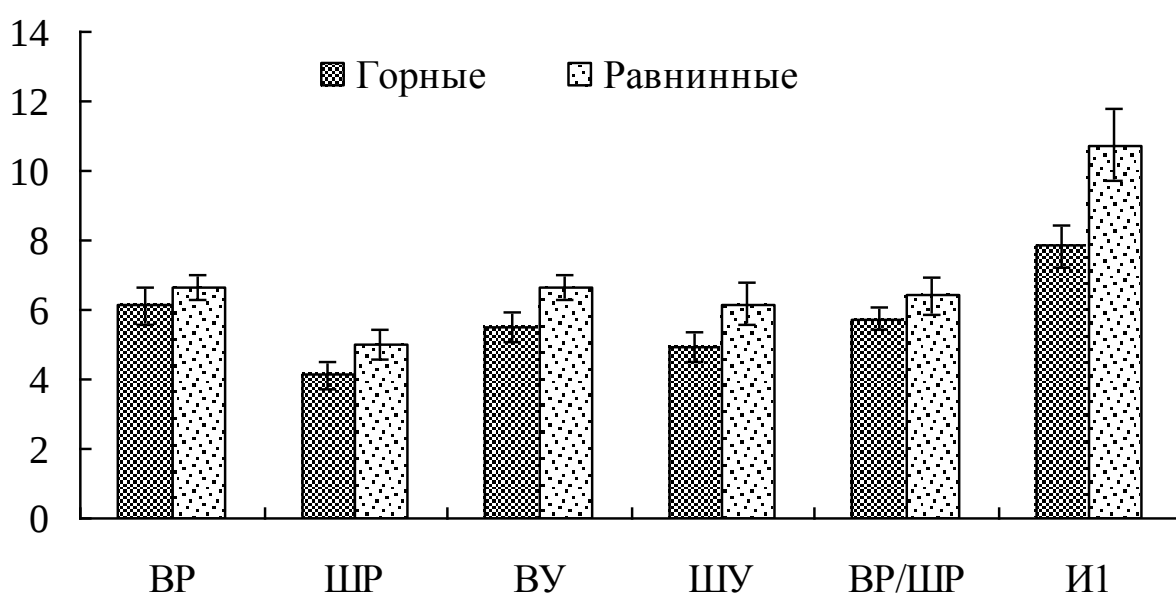


Рис. 32. Среднее значение коэффициентов вариации (CV) основных промеров *Ch. tridens*.

Оказалось, что на Приволжской возвышенности более изменчива морфология раковин улиток из равнинных микропопуляций. Достоверные различия коэффициентов вариации были выявлены только для показателей устья (БУ и ШУ) и индекса развития устьевых зубов (И1). Горные микропопуляции сохраняют большую стабильность в строении зубного вооружения по сравнению с равнинными. Это может быть обусловлено более жесткими условиями обитания в горах, или более широким размахом изменчивости климатических факторов на равнине (протяженность территории исследования значительно больше).

Более детально исследована внутрипопуляционная изменчивость признаков раковинных структур *Ch. tridens* из четырех биотопов в горах (Вг, Пг, Лг, Т-Ткс) и на равнине (Срл, Бс, Бмс, ТШмс).

Выборки из локальных популяций улиток собирали в горных и равнинных биотопах право- и левобережья р. Волги. На правобережье сборы производили в Хвалынском национальном парке (Саратовская обл.) в степных биотопах у подножья, а также в средней и верхней части холма Три Шишки (далее ТШмс) и на западных более пологих склонах холма без названия (далее Бмс). Три Шишки представляют собой гряду холмов различной высоты с глиняными осыпями и открытым мелом, высотой 200–300 м над уровнем м. (Забалуев и др., 2009). В этих биотопах хорошо развита степная растительность и мох, что указывает на более высокую увлажненность, чем на осыпях и обнажениях. Сомкнутость травянистой растительности на втором склоне ниже, чем на первом, у подножья расположен лесной массив, в котором течет родник Святой Источник. На обоих участках произрастает степная кальцефитная флора. Однако процесс зарастания кустарниками и деревьями во втором биотопе более интенсивный, поскольку у подножья находится пойменный лес.

Также для сравнения взят материал, собранный на правом берегу Волги в Жигулевских горах: из верхней части крутых каменистых склонов горы Верблюд и средней части склона горы Попова. С левобережья р. Волги проанализирован материал, собранный в 2004–2010 гг. в четырёх точках: сквер Самарского государственного университета (Срл), Баринова поляна в Красносамарском лесничестве (Бс), а также на юго-западных склонах Сокольных гор – на горе Лысая (Лг) и на горе Тип-Тяв (Т-Ткс). Описания всех биотопов см. главу 2. Сравнительные данные по конхиологической изменчивости *Ch. tridens* из восьми обследованных биотопов сведены в табл. 11.

Таблица 11. Изменчивость конхиологических параметров *Ch. tridens* в лесостепи Приволжской возвышенности

Микро-популяции		Вг	Пг	Лг	Т-Ткс	Срл	Бс	Бмс	ТШмс
ВР	Lim	10.1–12.7	9.1–11.4	10.3–12.6	8.6–10.8	11.5–16.9	9.6–11.7	8.6–11.1	9.2–11.8
	$M \pm SE$	11.3±0.10	9.8±0.09	11.2±0.17	9.9±0.16	13.8±0.24	10.6±0.11	10.1±0.13	10.2±0.19
	CV	4.78	4.86	7.05	6.54	7.91	5.54	7.24	6.91
ШР	Lim	4.6–5.5	4.2–4.6	4.9–5.5	4.4–5.0	5.5–7.0	4.4–5.8	4.9–5.6	4.7–5.8
	$M \pm SE$	5.0±0.03	4.4±0.04	5.2±0.04	4.7±0.05	6.5±0.08	4.9±0.05	5.1±0.04	5.2±0.08
	CV	3.74	4.75	3.24	4.69	5.78	6.24	5.0	6.1
ВУ	Lim	3.9–4.7	3.1–4.3	3.9–4.8	3.5–4.1	4.0–6.6	3.6–4.5	3.4–4.3	3.6–4.7
	$M \pm SE$	4.3±0.03	3.5±0.04	4.3±0.05	3.7±0.04	5.4±0.11	4.0±0.04	4.1±0.04	4.1±0.08
	CV	4.35	6.86	5.41	4.67	9.73	5.67	6.27	7.26
ШУ	Lim	3.5–4.1	2.4–3.7	3.5–4.0	3.2–3.7	3.5–5.1	3.1–4.1	3.6–4.3	3.2–4.1
	$M \pm SE$	3.7±0.03	2.9±0.06	3.8±0.04	3.4±0.03	4.6±0.08	3.6±0.04	3.8±0.03	3.7±0.07
	CV	3.81	11.78	4.33	4.26	7.63	6.26	4.32	7.29
ВР/ШР	Lim	2.0–2.5	2.0–2.7	1.9–2.4	1.9–2.2	1.8–2.4	1.9–2.5	1.8–2.2	1.9–2.2
	$M \pm SE$	2.3±0.02	2.2±0.02	2.2±0.03	2.1±0.02	2.1±0.03	2.2±0.03	2.0±0.02	2.0±0.03
	CV	4.57	6.17	6.23	3.97	6.02	7.01	5.62	5.24
И1	Lim	1.6–2.4	1.5–2.2	1.8–2.6	1.9–2.2	1.4–1.8	2.0–2.6	1.9–2.6	1.4–2.9
	$M \pm SE$	2.2±0.03	2.0±0.04	2.2±0.04	2.0±0.02	1.6±0.03	2.3±0.03	2.3±0.03	2.1±0.1
	CV	7.58	11.10	9.28	4.54	8.32	8.27	8.06	19.37
И2	Lim	1.0–2.0	0.1–1.6	0.7–1.7	0.7–1.7	0.3–1.7	0.3–2.0	0.7–2.0	0.7–1.7
	$M \pm SE$	1.1±0.05	1.6±0.05	1.2±0.07	1.1±0.11	1.2±0.08	1.3±0.08	1.3±0.09	1.3±0.09
	CV	23.22	18.06	24.90	41.65	29.6	34.31	38.19	28.5

Примечание. Lim – минимальные и максимальные значения, M – среднее арифметическое, SE – ошибка среднего, CV – коэффициент вариации. Микропопуляции: Вг – скальный участок на горе Верблюд, Пг – каменистая степь на горе Попова, Лг – скальный участок на горе Лысая, Т-Ткс – каменистая степь на горе Тип-Тяв, Срл – разнотравно-луговой участок сквера перед университетом в г. Самаре, Бс – типчаково-ковыльная степь на Бариновой поляне в Красносамарском лесничестве (Самарская обл.); ТШмс – меловая степь на холме Три Шишки, Бмс – меловая степь у подножья безымянного холма (Саратовская обл.).

В результате анализа габаритов раковин улиток из горных биотопов выявлено, что самые мелкие улитки обитают на остепненном склоне горы Попова ($BP = 9.8 \pm 0.09$) и каменистой степи горы Тип-Тяв ($BP = 9.9 \pm 0.16$), а самые «рослые» – в биотопах горы Верблюд ($BP = 11.3 \pm 0.10$) и горы Лысой ($BP = 11.2 \pm 0.17$). Последние две микропопуляции достоверно различаются только по ШР, ШУ и $BP/ШР$ ($p \leq 0.04$). В то же время параметры раковин из биотопа горы Верблюд и горы Попова, расположенных на правом берегу р. Волги на расстоянии примерно 4–5 км друг от друга, достоверно отличаются по всем параметрам ($p < 0.001$), кроме соотношения $BP/ШР$ ($p = 0.46$). Наиболее крупные хондрулы ($BP = 13.8 \pm 0.24$; $ШР = 6.5 \pm 0.08$) заселяют газон сквера СамГУ (Срл). Особи этой формы по всем конхиологическим параметрам и строению половой системы вполне соответствуют признакам, характерным для *Ch. tridens* var. *major* Krynicki, 1833 (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1984).

Представление данных с помощью дендрограммы сходства (рис. 33) демонстрирует, что больше всего размерами и пропорциями отличаются раковины *Ch. tridens* var. *major* из сквера СамГУ. Улитки из микропопуляций горы Верблюд и горы Лысой образуют отдельную группу. Остальные микропопуляции формируют довольно компактный кластер с отличиями дистанций Евклида менее 1.0.

Наибольшее сходство по размерным параметрам раковины и устья демонстрируют две саратовские микропопуляции со склона холма Три Шишки и подножья безымянного холма (различия дистанций Евклида – 0.2). Раковины хондрул из этих микропопуляций ниже и шире (показатели $BP/ШР < 2$) по сравнению с более северными микропопуляциями ($p < 0.001$), которые «стройнее» всех остальных.

У моллюсков, обитающих на горе Верблюд и горе Лысой по показателям ШР и ШУ различия с саратовскими микропопуляциями недостоверны ($p \geq 0.7$), однако BP и $ВУ$ (а также соотношения), различаются значительно ($p < 0.001$).

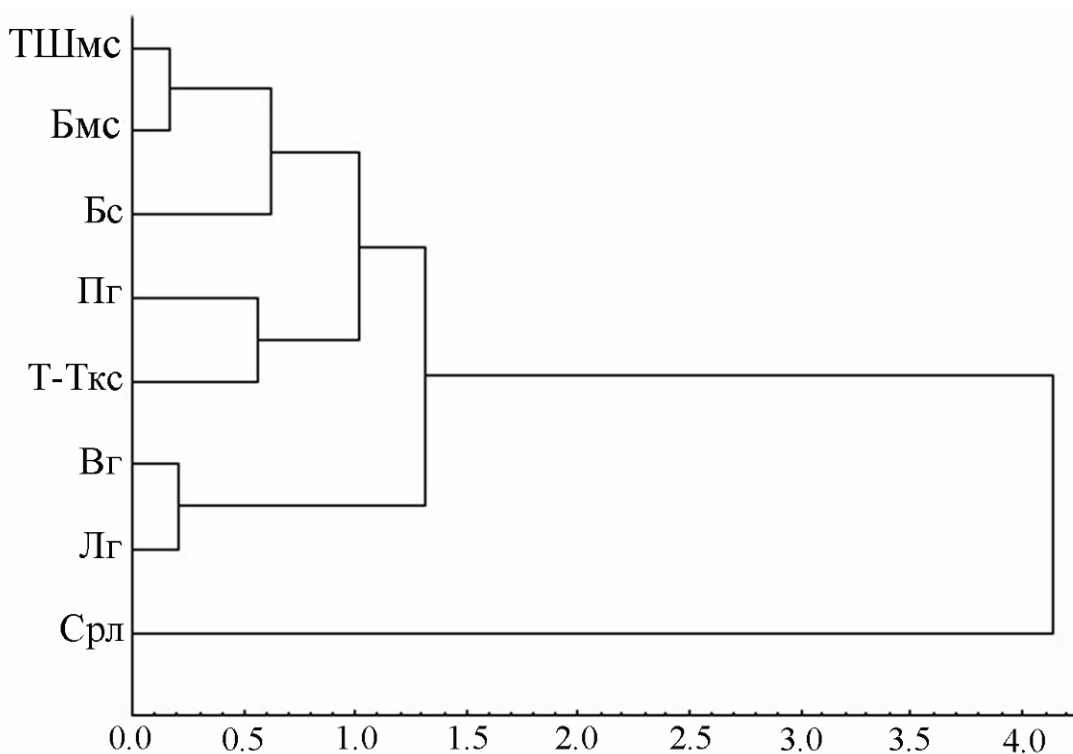


Рис. 33. Дендрограмма сходства микропопуляций *Ch. tridens* по параметрам ВР, ШР, ВУ, ШУ раковины. Обозначение выборок приведено в табл. 10.

В исследуемых микропопуляциях *Ch. tridens* часто наблюдается редукция разных зубов устьевой арматуры (рис. 34). У саратовских моллюсков плохо развит колумеллярный зуб, а у хондрул с горы Попова слабо развит палатальный. Это приводит к большей открытости устья. По средним значениям устьевого вооружения сходство (коэффициент дистанции Евклида – 0.6) обнаруживают пять микропопуляций: Срл, Лг, Бс, Т-Ткс, Вг (рис. 35).

Промеры устья раковин, характеризующие его зазубленность (И1), распределились следующим образом. Самые низкие значение индекса (т.е. наиболее открытые устья) у улиток из биотопов, где относительная влажность выше и условия менее изменчивые – Срл (1.6 ± 0.03), Пг (2.0 ± 0.04), Т-Ткс (2.0 ± 0.02), ТШмс (2.1 ± 0.1). Более закрытые устья в микропопуляциях Вг (2.2 ± 0.03), Лг (2.2 ± 0.04), Бмс (2.3 ± 0.03) и Бс (2.3 ± 0.03).

Значение индекса И2 устья в микропопуляции хондрул с горы Попова выше, чем у остальных (1.6 ± 0.05 , $p < 0.001$), так как у моллюсков из этого биотопа ангулярный и супрапалатальный зубы лучше выражены. Из всех исследованных

нами микропопуляций по степени развития этих двух зубов к ним наиболее близки саратовские микропопуляции (Бмс и ТШмс).

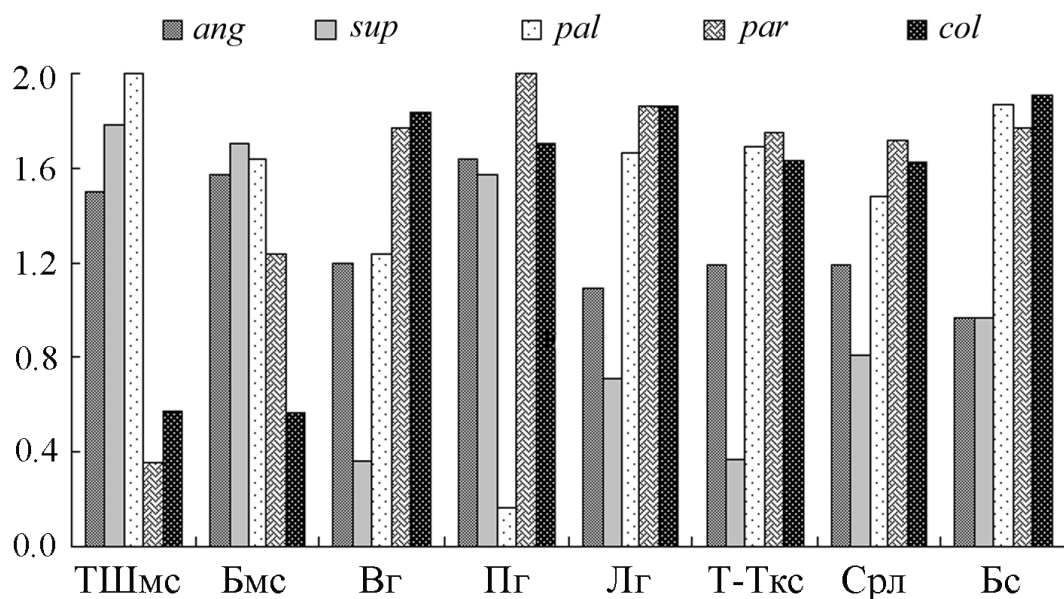


Рис. 34. Средние значения развития зубов (*ang* – ангулярный, *sup* – супрапалатальный, *pal* – палатальный, *par* – париетальный, *col* – колумеллярный) разных микропопуляций *Ch. tridens*. Обозначение выборок приведено в табл. 10.

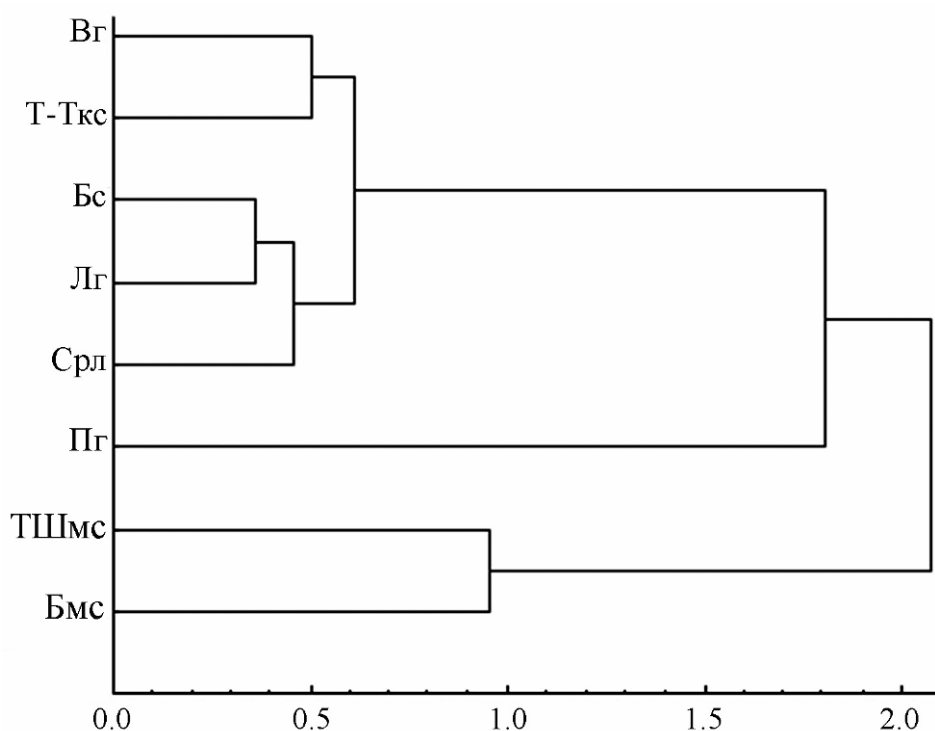


Рис. 35. Дендрограмма сходства микропопуляций *Ch. tridens* по средним значениям вооружения устья (развития зубов). Обозначение выборок приведено в табл. 10.

В микропопуляциях Вг и Т-Ткс супрапалатальные зубы развиты слабо, на что указывают низкие значения И2 (1.1 ± 0.05 и 1.1 ± 0.11 , $p = 0.61$). У всех остальных самарских микропопуляций степень развития этих зубов ниже, и между собой они отличаются незначительно.

Достаточно отчетливые различия между группами для семи выборок (Срл с микропопуляцией *Ch. tridens var. major* не включены, т. к. она по основным параметрам значительно отличается от остальных, см. рис. 35) показал дискриминантный анализ (табл. 12).

Таблица 12. Результаты пошагового дискриминантного анализа

Параметры	DF 1	DF 2
ШУ	0.820118	0.091848
ВР/ШР	-0.221104	0.747890
ВУ	0.681599	0.391953
И1	0.234725	0.128971
И2	-0.194556	-0.140120
ВР	0.316310	0.734807
ШР	0.616862	-0.078617
Собственные числа, Eigen values	3.012916	0.94991
Накопленная доля дисперсии, Cumulative variance	0.684281	0.90002
χ^2	401.3218	174.8303
Канонический коэффициент	0.866490	0.697965

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения стандартизированных коэффициентов, имеющих максимальный вклад в дискриминантные функции.

Низкие значения критерия Уилкса ($\lambda = 0.085$) соответствуют высокой степени дискриминации и надежности статистического анализа. На рис. 36 представлена диаграмма рассеяния канонических значений для всех 170 особей в пространстве двух первых дискриминантных функций. На диаграмме видно, что особи, принадлежащие разным микропопуляциям, локализованы в определенных областях пространства, при этом расстояние между центроидами одних микропопуляций оказывается меньше, чем расстояние между центроидами других. В частности, особи, принадлежащие микропопуляции Пг, образуют кластер в левой части диаграммы. Этому кластеру соответствуют малые значения

первой дискриминантной функции (DF 1), наибольший вклад в которую вносят переменные ШР, ШУ и ВУ. Эта функция обладает самой большой дифференцирующей нагрузкой и описывает постепенное увеличение значений этих переменных слева направо.

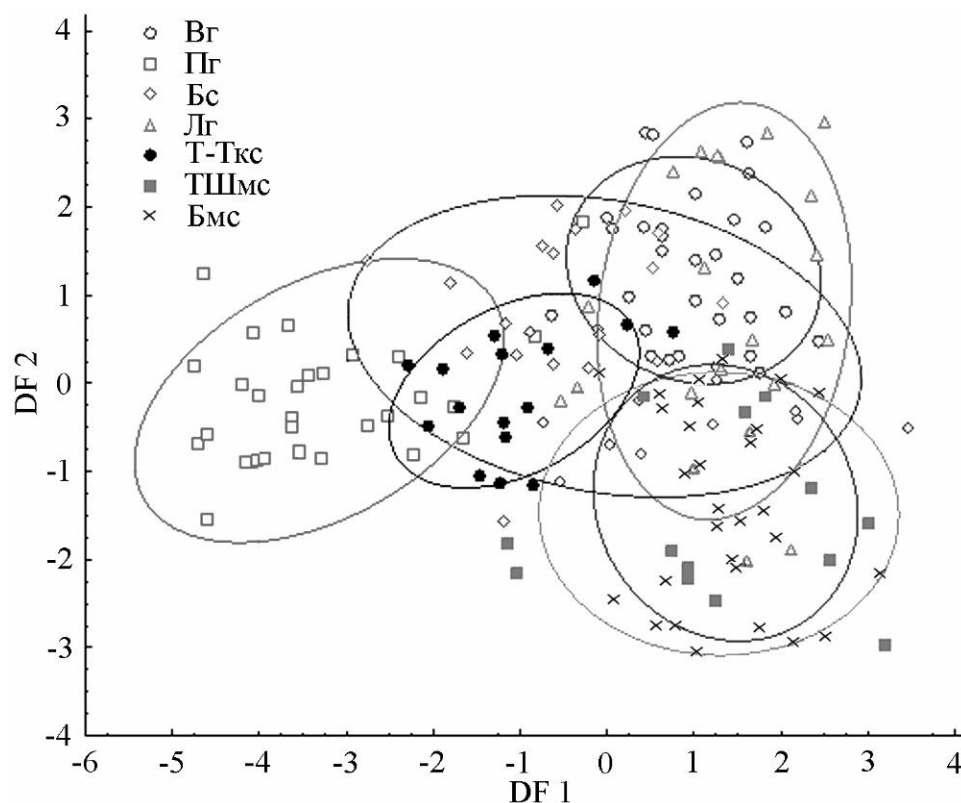


Рис. 36. Распределение раковин *Ch. tridens* в пространстве двух первых дискриминантных функций (или двух канонических осей). Обозначения выборок приведены в табл. 10.

Между микропопуляциями улиток Лг, Вг, ТШмс и Бмс, обладающими наибольшими значениями функции, обнаруживается широкое перекрытие, что сильно сближает их между собой и в тоже время значительно дистанцирует от микропопуляции Пг. Спорное положение оказывается у выборок из микропопуляций Бс и Т-Ткс, которые образуют области трансгрессии с левым и правым кластерами. Максимальный вклад во вторую дискриминантную функцию (DF 2) вносят переменные ВР и ВР/ШР. При этом некоторая дискриминация отмечается лишь между микропопуляциями с горы Верблюд (Вг) и саратовскими (ТШмс, Бмс), а для всех остальных характерна широкая трансгрессия облаков рассеяния. То есть наибольшие морфологические различия обнаружены между

микропопуляциями из Жигулей (Пг, Вг) и меловых холмов Хвалынского национального парка (ТШмс и Бмс), при этом две последние оказались морфологически идентичными.

Исследованные микропопуляции *Ch. tridens* характеризовались значительной морфологической изменчивостью всех метрических параметров (ВР, ШР, ВУ, ШУ), а также индекса ВР/ШР. На юге лесостепи Среднерусской возвышенности набор изменчивых параметров меньше (Снегин, 2011). Участие почти всех параметров раковины в дифференциации микропопуляций исследуемой территории возможно, связано большим разнообразием исследуемых биотопов на Приволжской возвышенности, по сравнению с меловыми склонами Среднерусской возвышенности.

Максимальные величины конхиологических промеров улиток с горы Верблюд и горы Лысой, обитающих на противоположных берегах Волги, могут быть связаны с наличием крутых каменистых склонов и обнажений. Так, на примере видов Clausilidae было показано, что моллюски с высокой и стройной веретеновидной формой раковины, хорошо приспособлены к перемещению по скальным субстратам (Байдашников, 2003, 2006). Факторное сочетание скального биотопа и терморегулирующее влияние р. Волги можно расценивать как предпосылку к увеличению размеров овально-конической раковины *Ch. tridens*. Не исключено, что различия в размерах могут быть связаны с различной продолжительностью в изученных стациях благоприятного для роста раковин сезона. Появление очень крупных улиток *Ch. tridens* в г. Самаре можно рассматривать как результат антропохорного занесения с посадочным материалом с Северного Кавказа, где обитают подобные формы (Шилейко, 1984). Обнаружение крупных особей *Ch. tridens* (высота раковины до 20 мм) в двух точках г. Белгорода Э.А. Снегин (2011a) объясняет завозом вместе с каменной отсыпкой, которую использовали при строительстве дороги.

В микропопуляциях хондрул на юге лесостепной зоны (ТШмс, Бмс), раковины ниже, и имеют такую же ширину, как на горе Верблюд и горе Лысой. Это может быть адаптацией к обитанию в ксеротермных условиях, так как такие

улитки обладают меньшей площадью внешней поверхности (Байдашников, 2005). Альтернативная точка зрения основана на предположении, что в аридных зонах увеличение объема тела моллюсков увеличивает запасы воды (Матекин, 1959). Несмотря на значительную изменчивость величины раковины, пропорции остаются более стабильными. Так, индекс ВР/ШР хондрул из Бариновой поляны (Бс) не отличается от почти всех самарских микропопуляций (кроме Вг) и от правобережных саратовских. Еще меньшая изменчивость отношения этих параметров была обнаружена на юге лесостепи Среднерусской возвышенности (Снегин, 2011), что, по мнению автора, отражает видоспецифическую конституцию раковины *Ch. tridens*.

В нашей работе мы неоднократно обращались к классическим исследованиям изменчивости вида: усиление устьевой арматуры у *Ch. tridens* – одна из адаптаций к засушливому климату (Матекин, 1950) и при редукции устьевого вооружения в первую очередь исчезают ангулярный и супрапалатальный бугорки (Шилейко, 1984). На западе Украины у хондрулы отсутствует или незначительно развиты ангулярный, супрапалатальный зубы и относительно слабо – колумеллярный (Крамаренко, Сверлова, 2003). В условиях более сухого и теплого климата Северо-Западного Причерноморья все устьевые зубы хорошо выражены (Крамаренко, Сверлова, 2006). Изученные нами микропопуляции хондрул заметно отличаются вооружением устья. Так, у особей из горы Попова редуцирован палатальный зуб, при этом у них, так же как и живущих южнее (Бмс и ТШмс), сильно развиты ангулярный и супрапалатальный зубы. Не исключено, что в развитие устьевых зубов значительный вклад вносят не только условия среды, но и генетическая гетерогенность, обусловленная неравномерным и неодновременным заселением этих местообитаний.

Таким образом, анализ элементарных признаков, пропорций и устьевого вооружения раковинных структур наземного моллюска *Ch. tridens* в горных и равнинных биотопах лесостепного Поволжья показывает как значительную полиморфность вида, так и зависимость особенностей строения раковины от условий местообитания.

ГЛАВА 5. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *Ch. tridens* НА ОСНОВНИИ АНАЛИЗА ПОЛИМОРФИЗМА ДНК

5.1. Генетическая изменчивость микропопуляций *Ch. tridens* (по результатам ISSR–анализа) в четырех биотопах, отличающихся степенью антропогенного влияния

Одной из задач современных генетических исследований стала оценка влияния антропогенных факторов на генофонд популяции отдельных видов. Одним из таких видов является наземный моллюск *Ch. tridens*. Анализ его внутривидовой изменчивости посвящен ряд работ (Гребенников, 1999, 2011, Крамаренко, Сверлова, 2006, Снегин, 2011, 2011а, Снегин, Гребенников, 2011). В ходе этих исследований показано, что вид чутко реагирует на изменение окружающей среды морфологией своей раковины, а также соотношением частот полиморфных признаков. Индикационная способность улиток усиливается относительной малоподвижностью особей и в тоже время многочисленностью популяций и широким распространением на территории Европы.

Для исследований были взяты живые взрослые особи *Ch. tridens* из четырех популяций: окр. пос. Ухтинки, г. Сердобск в Пензенской обл., на горе Верблюд и горе Попова в Жигулях. Особенности этих местообитания описаны в главе 2 и последующих главах. Для выделения ДНК использовали фрагмент тела моллюска, зафиксированный в 96% этаноле. ДНК выделяли по стандартной методике, которая подробно описана в главе 2.

Как отмечено выше, с целью выявления полиморфизма ДНК из шести опробованных нами праймеров были выбраны три наиболее информативных: ISSR-3 [(GAG)₉C], ISSR-5 [(AGC)₉G], ISSR-6 [(ACC)₆G] (рис. 37).

Значения основных показателей генетического полиморфизма, установленные на основании анализа 21 локуса для каждой из включенных в анализ популяций *Ch. tridens*, приведены в табл. 13. Доля полиморфных локусов колеблется от 81% до 95%. Среднее число аллелей на локус (A) изменяется от 1.62 до 1.95, эффективное число аллелей (A_e) – от 1.57 до 1.77, ожидаемая (H_u) гетерозиготность – от 0.37 до 0.49. В совокупной выборке изученных популяций

Ch. tridens полиморфными являются 90% локусов. Среднее число аллелей на локус составляет 1.84, средняя ожидаемая гетерозиготность – 0.44, среднее эффективное число аллелей – 1.68.

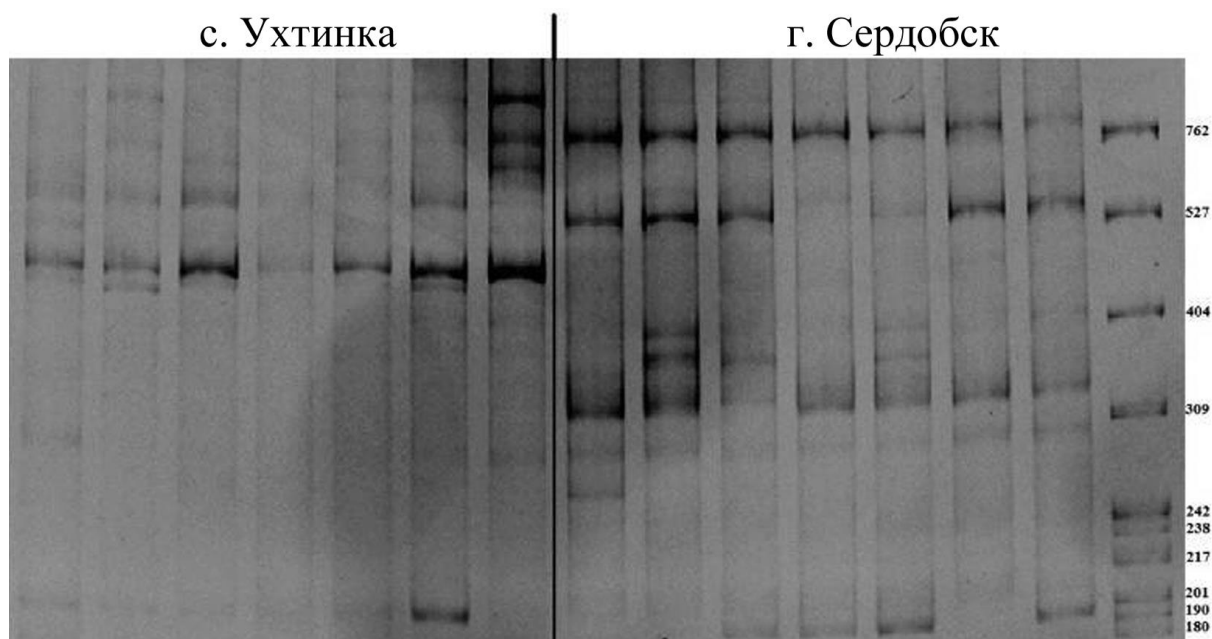


Рис. 37. ISSR-PCR спектры ДНК *Ch. tridens* при использовании маркера ISSR-6.

Таблица 13. Показатели генетической изменчивости в микропопуляциях *Ch. tridens*

№ п/п	Название	N	P ₁₀₀	I	H _u	A	A _e
1	Пос. Ухтинка	7	95	0.54	0.43±0.03	1.95	1.64
2	Г. Сердобск	7	81	0.47	0.37±0.05	1.62	1.57
3	Гора Верблюд	7	90	0.56	0.46±0.04	1.86	1.73
4	Гора Попова	7	95	0.60	0.49±0.03	1.95	1.77
Средние значения		7	90	0.54	0.44±0.02	1.84	1.68

Примечание: N – число особей, P₁₀₀ – показатель полиморфных локусов при 100-процентном критерии полиморфности, I – индекс Шеннона, H_u – ожидаемая гетерозиготность, A – среднее число аллелей на локус, A_e – эффективное число аллелей на локус.

Более высокие значения ожидаемой гетерозиготности установлены в популяции *Ch. tridens* с горы Попова (рис. 38) Ранее в этой популяции была отмечена высокая гетерогенность таких показателей, как высота раковины, ширина устья и индексов развития устьевых зубов (Комарова и др., 2014).

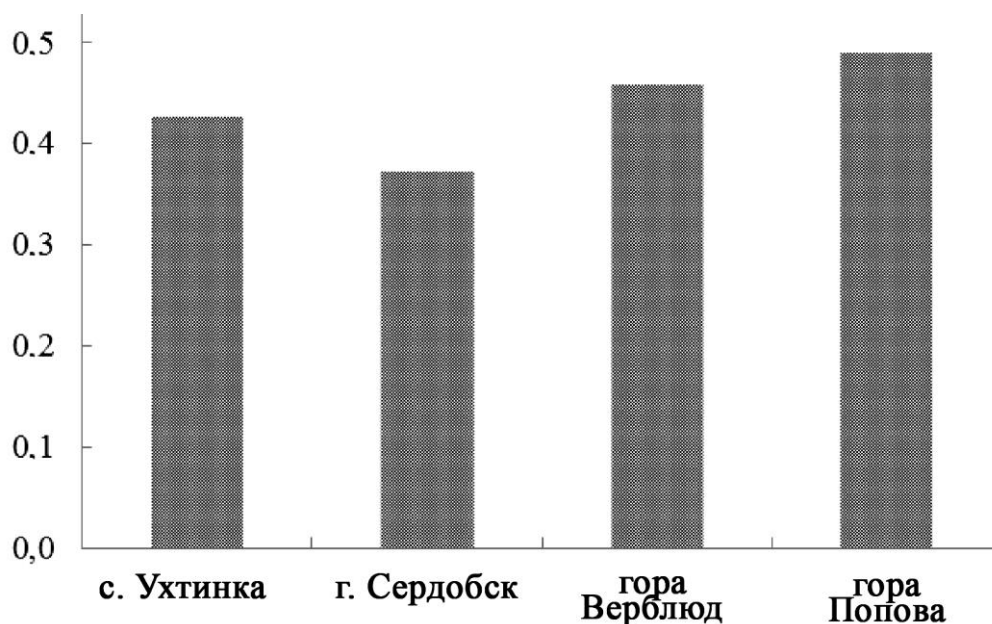


Рис. 38. Уровень ожидаемой гетерозиготности (H_e) в четырех микропопуляциях *Ch. tridens*.

Улитки из горы Попова характеризуются наибольшим уровнем полиморфизма среди изучаемых популяций, причем, значение этого параметра совпадает с таковым из окрестностей пос. Ухтинки (95%). Среднее число аллелей на локус, так же, одинаково для этих микропопуляций (1.95). В то же время, эффективное число аллелей на локус больше в популяции с горы Попова (1.77 и 1.64, соответственно). В некоторых исследованиях как мера генного разнообразия (гетерозиготности) популяции используется индекс Шеннона (Nei, 1987; Конева, 2012). Значение этого индекса оказалось выше в микропопуляции из горы Попова, что также говорит о большем ее генетическом разнообразии. В микропопуляции г. Сердобск отмечены самые низкие значения уровня полиморфизма, а также ожидаемой гетерозиготности. Особи *Ch. tridens* из микропопуляции, обитающей на горе Верблюд, имеют промежуточные значения всех параметров, уровень их полиморфизма равен среднему значению для всех микропопуляций.

Проведенный нами анализ генетической дивергенции показал, что наименьшая дистанция выявлена между популяциями *Ch. tridens* из горы Попова и пос. Ухтинка (0.09), а наибольшая – для популяций из горы Попова и г. Сердобск (0.35) (табл. 14).

Полученные значения генетических дистанций не могут быть объяснены с позиций пространственного разобщения популяций, так как больше удаленные друг от друга популяции из горы Попова и пос. Ухтинки имеют, напротив, наименьшие значения этого показателя. Возможно, не менее важным фактором, влияющим на разнообразие особей *Ch. tridens*, является сила антропогенной нагрузки на местообитания. Этот вывод полностью подтверждается морфологическими данными по упомянутым выше популяциям. Такой же характер группировки пространственно разобщенных популяций улиток был выявлен нами ранее при проведении морфологического анализа раковин (рис. 39) (Комарова и др., 2014 г).

Анализ генетической дистанции между особями в каждой из популяций показал, что максимальное среднее ее значение обнаружено у сердобских улиток (0.29), наименьшее – у ухтинских (0.18), а популяции из горы Верблюд и горы Попова имеют одинаковые значения, которые чуть превышают предыдущий показатель (0.19) (см. табл. 2). По данным морфологического анализа, проведенного ранее, особи сердобской популяции являются самыми крупными и достоверно отличаются от остальных (Комарова и др., 2014).

Таблица 14. Внутри- и межпопуляционные показатели генетического сходства (Nei_I) *Ch. tridens* и генетические дистанции (Nei_D)

Популяция	Ухтинка	Сердобск	Гора Верблюд	Гора Попова
Ухтинка		0.76	0.82	0.92
Сердобск	0.27		0.79	0.70
Гора Верблюд	0.20	0.24		0.89
Гора Попова	0.09	0.35	0.12	
Среднее значение Nei_D в популяции	0.18	0.29	0.19	0.19

Примечание: над диагональю – показатель генетического сходства (Nei_I), под диагональю – значение генетической дистанции (Nei_D).

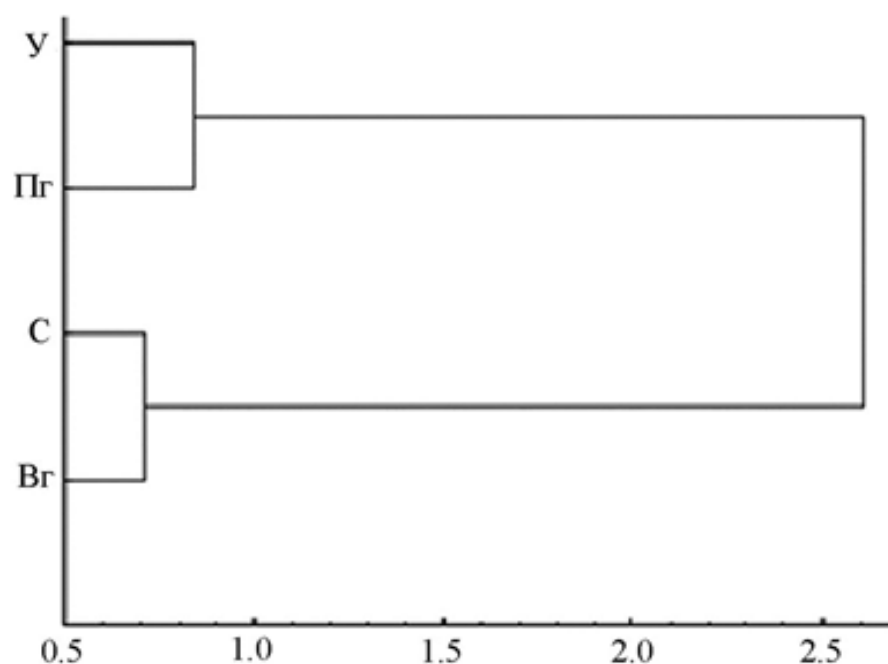


Рис. 39. Дендрограмма сходства популяций *Ch. tridens* по параметрам (BP, ШР, ВУ, ШУ) раковины (рисунок взят из статьи Комарова и др., 2014 г).

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что во всех изученных популяциях *Ch. tridens* отмечается высокий уровень полиморфности локусов ISSR-фрагментов, что указывает на большое генетическое разнообразие улиток в этих популяциях, свидетельствует о высокой степени процесса дивергенции. Наибольшие значения этого показателя зафиксированы в популяциях из горы Попова и окрестностей пос. Ухтинка. Также в этих популяциях было выявлено самое высокое число аллелей на локус. Возможно, это связано с тем, что указанные местообитания улиток испытывают сильную антропогенную нагрузку. Вероятно, именно она является причиной формирования у улиток некоторых адаптаций, позволяющих приспособиться к оказываемому воздействию. Кроме того, эти две популяции *Ch. tridens* характеризуются самым высоким уровнем межпопуляционных различий. В популяции из окрестностей горы Верблюд перечисленные выше генетические показатели также имеют высокие значения. На крутых склонах и скальных обнажениях этой горы популяция обитает в постоянно меняющихся климатических условиях (переменные ветры, смена температуры и пр.), что, по-видимому, способствует высокому уровню внутривнутрипопуляционной изменчивости.

Полученные генетические дистанции показывают высокую дивергенцию изученных популяций, причем в некоторых случаях они не зависят от величины географического расстояния между ними. Согласно нашим исследованиям, популяция *Ch. tridens* из горы Попова генетически более сходна с пространственно удаленной из окрестностей пос. Ухтинки ($Nei_D = 0.09$), чем с расположенной рядом на горе Верблюд (0.12). Самый высокий уровень дивергенции отмечается между популяциями из окрестностей горы Попова и г. Сердобска (0.35), что хорошо соотносится с географическим критерием (около 400 км). В последней популяции отмечается и самый высокий уровень внутривидового полиморфизма ($Nei_D = 0.29$). Эта популяция, располагается в черте города, в пойме р. Сердобы, южнее пос. Ухтинки. Повышение температуры на 2°C, постоянство влажности привели к увеличению периода роста особей популяции и повышению внутривидового полиморфизма.

5.2. Генетическая структура ареала *Ch. tridens* в правобережных районах Поволжья по данным анализа ядерной ДНК

С целью выявления особенностей генетической структуры ареала улитки *Ch. tridens* в правобережных районах Поволжья был проведен ML-анализ последовательностей ДНК (MEGA 6.06) по фрагментам генов 2-ого внутреннего спейсера транскрипции, 5.8S и 28S частицы рДНК (722 пн) с использованием 3-параметрной эволюционной модели Тамуры (Tamura 3-parameter model; неравномерность темпов эволюции смоделировано с помощью гамма-распределения (+G) – 5, максимальный логарифм правдоподобия -1710.6). Уровень изменчивости фрагментов (722 пн) генов 2-ого внутреннего спейсера транскрипции, 5.8S и 28S частицы рДНК улитки *Ch. tridens* (число нуклеотидных замен) оказался высоким, что не превышает внутривидовой уровень изменчивости, и изменяется в пределах от 11.1 до 0.0% (в среднем около $3.2 \pm 0.3\%$). При этом соотношение транзиций и трансверсий (Ts/Tv) составило 0.79 (R), а нуклеотидные частоты составили для A = 19.2%, T = 19.5%, C = 29.1% и G = 32.1%.

Проведенный анализ нуклеотидных последовательностей методом максимального правдоподобия (ML) позволил построить кладограмму и объединить популяции улиток из различных точек региона исследований в группы: GR1 и GR2 – группировки, вероятно, иллюстрирующие две генетические линии улиток Приволжской возвышенности, и GR3 – популяция улиток из окрестностей пос. Ухтинка (Пензенская обл.) (рис. 40).

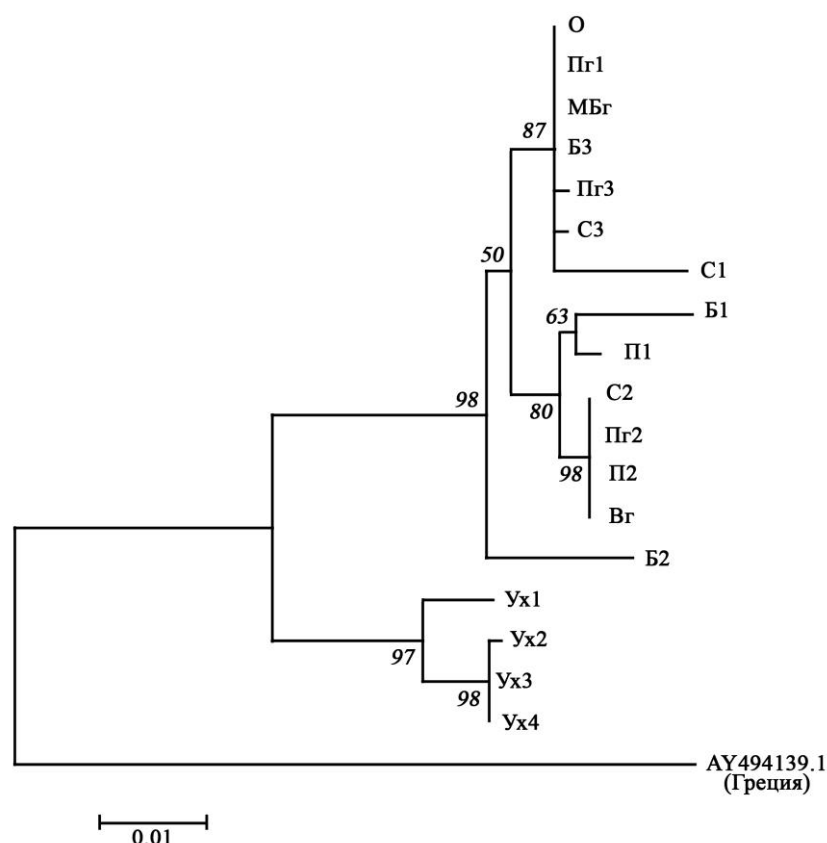


Рис. 40. Результаты генетического ML-анализа нуклеотидных последовательностей фрагментов генов 2-ого внутреннего спейсера транскрипции, 5.8S и 28S частицы рДНК (722 пн, n=17), показывающие филогенетических отношений между современными популяцией улитки *Ch. tridens* из лесостепных районов Приволжской возвышенности. В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик), шкала – генетические дистанции между последовательностями. Группировки поселений: GR1 и GR2 – смешанные группировки, иллюстрирующие две генетические линии улиток, и GR3 – популяция улиток из окрестностей пос. Ухтинка (Пензенская обл.). Обозначение образцов: О – Островцовская степь, Пг – гора Попова, МБг – гора Малая Бахилова, Б – с. Бекетовка, С – г. Сердобск, П – Попереченская степь, Вг – гора Верблюд, Ух – пос. Ухтинка.

Внутри выделенных группировок популяций изменчивость последовательностей невелика и составляет для GR1 – $0.4 \pm 0.1\%$, а GR2 и GR3 –

0.7±0.2%. Межгрупповые дистанции по этому показателю значительно выше и перекрывают внутригрупповую изменчивость от 1.5 до 4.5%. При этом дистанция между 3 выделенными группировками поселений составляет 0.018±0.003, разнообразие всей выборки – 0.024±0.003, среднее внутригрупповое разнообразие составило лишь 0.006±0.001, а коэффициент эволюционной дифференциации имеет высокие значения – 0.744±0.044.

Как было показано выше (см. главу 4) одними из главных факторов, влияющих на фенотипическое разнообразие улиток *Ch. tridens*, являются температура и влажность. Изучение результатов генетической кластеризации секвенированных образцов, выделенных в ходе проведения ML-анализа, относительно этих же абиотипических факторов позволил понять причинно-факторную связь такой группировки популяций. Группировки секвенированных образцов GR1 и GR2 иллюстрируют две генетические линии улиток, по-разному приспособленных к стрессу, вызванному продолжительными климатическими периодами с высокими температурами и низкой влажностью. В первую группировку (GR1) входят образцы из популяций Островцовская лесостепь и гора Малая Бахилова, биотопы которых имеют участки, покрытые лесом и кустарником, где моллюски могут укрываться в случае высоких температур. Во вторую группировку (GR2) включены образцы из популяций Гора Верблюд и Попереченская степь, открытые биотопы которых не имеют таких укрытий, а улитки, имеющие более грацильную форму раковины, в сухие периоды вынуждены прятаться в почве среди камней или травянистых растений. Возможно, в ходе отбора по фактору температуры и влажности в популяциях *Ch. tridens* фиксируются две различные по способу приспособления к переживанию неблагоприятных условий генетические линии. Особи одной из них способны глубже зарываться в субстрат, спасаясь от жары, а особи другой – быть мобильными, уходя от высоких температур в затененные места.

В этой связи интересно расположение в кладограмме некоторых образцов из группировок GR1 и GR2, а также положение группировки GR3, представленной исключительно образцами из популяции в окрестностях пос.

Ухтинка. Образцы из популяций г. Сердобска, с. Бекетовка и горы Попова в равной степени входят в состав, как первой, так и второй группировки, что указывает на факт обитание в них особей, принадлежащих к обеим по степени приспособленности к температурному стрессу генетическим линиям улиток. Эти данные, на наш взгляд, иллюстрируют большее разнообразие условий биотопов, в которых локализованы перечисленные выше популяции. Если популяции из окрестностей г. Сердобска и с. Бекетовка приурочены к сильно фрагментированным биотопам в результате повышенной антропогенной нагрузки, то популяция, обитающая на горе Попова, связана с биотопом, характеризующимся значительными градиентными изменениями фактора температуры и влажности. Совершенно иную ситуацию мы наблюдаем на примере популяции улиток из окрестности пос. Ухтинка. Генетическая обособленность этих образцов на кладограмме указывает на особую структуру этой популяции. При этом ни один из образцов из нее не является причастным к описанным выше генетическим линиям улиток по степени приспособленности к температурному стрессу, а сама «ухтинская» клада демонстрирует еще один возможный вариант генетической дифференциации особей в совершенно иных условиях, связанных с повышенным антропогенным прессом, непостоянством условий обитания и, как следствие, отсутствием стабилизирующего отбора.

Таким образом, ML-анализ последовательностей ДНК по фрагментам генов 2-ого внутреннего спейсера транскрипции, 5.8S и 28S частицы рДНК показал хорошую разрешающую способность в выявлении зависимых от экологических факторов генетических линий улиток *Ch. tridens*.

Анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия популяций улиток *Ch. tridens* (DnaPS 4.0) по 19 секвенсам фрагмента генов 2-ого внутреннего спейсера транскрипции, 5.8S и 28S частицы рДНК (722 пн), показал следующие результаты. Число сегрегирующих сайтов составило 106, число мутаций – 116. Было выделено 12 гаплотипов (h), гаплотипическое разнообразие (Hd) составило 0.924, нуклеотидное разнообразие (Pi) – 0.0310, среднее число нуклеотидных различий (k) – 22.368 (табл. 15).

Таблица 15. Гаплотипы фрагмента генов 2-ого внутреннего спейсера транскрипции, 5.8S и 28S частицы рДНК (722 пн) *Ch. tridens* из лесостепных районов Приволжской возвышенности. Во второй колонке указаны характерные нуклеотидные замены и номер их позиций в последовательности. Гаплотипы: Нар1 – г. Сердобск ($n = 1$), Нар2 – г. Сердобск, гора Верблюд, гора Попова, Попереченская степь ($n = 4$), Нар3 – г. Сердобск ($n = 1$), Нар4 – с. Бекетовка ($n = 1$), Нар5 – с. Бекетовка ($n = 1$), Нар6 – с. Бекетовка, гора Малая Бахилова, Островцовская степь, гора Попова ($n = 4$), Нар7 – гора Попова ($n = 1$), Нар8 – Попереченская степь ($n = 1$), Нар9 – пос. Ухтинка ($n = 1$), Нар10 – пос. Ухтинка ($n = 1$), Нар11 – пос. Ухтинка ($n = 2$), Нар12 – Греция (GeneBank AY494139.1).

	3 8	3 9	4 2	5 9	6 1	6 3	6 7	7 0	7 7	8 1	8 2	8 8	8 9	9 7	0 5	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1	1 5	1 5	1 6	1 7	1 7	1 8	1 0	1 0	1 1	1 9	1 9	1 9	1 9	1 9	2 0	2 0	2 0	2 0	2 0	2 0	2 0	2 1
Hap1	A	T	G	G	A	C	C	A	G	C	G	A	T	G	T	A	C	T	G	C	T	A	C	T	C	C	T	T	T	C	A	C	G	T	C	G	T	C				
Hap2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Hap3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
Hap4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.		
Hap5	.	.	.	C	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
Hap6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
Hap7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
Hap8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
Hap9	T	.	.	.	T	.	G	.	T	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	A	T	G	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
Hap10	T	.	.	.	.	.	G	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	G	.	G	.	T	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.			
Hap11	T	.	.	.	T	.	G	.	T	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	A	T	G	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
Hap12	T	C	A	C	T	G	T	C	T	.	G	G	C	C	C	T	G	A	.	.	G	.	C	.	T	G	.	A	A	G	T	T	C	G	C	A	G	.	.			
	2 1 1	2 1 6	2 1 9	2 2 0	2 2 4	2 2 6	2 2 8	2 3 1	2 3 2	2 3 3	2 3 3	2 4 4	2 4 8	2 5 5	2 5 6	2 5 7	2 6 1	2 6 8	2 6 8	2 8 3	2 8 7	2 8 9	2 9 5	2 9 6	3 0 0	3 0 3	3 1 0	3 1 3	3 1 1	3 1 1	3 2 2	3 2 2	3 2 2	3 3 4	3 3 7	3 3 9	3 3 9	3 5 1	3 5 4			
Hap1	C	G	G	C	T	T	C	C	C	C	A	G	A	A	A	A	G	A	A	G	G	A	T	G	G	G	C	G	G	G	T	C	T	A	A	G	G	G				
Hap2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	A	C	G	G	.	T	.	.	A	.	C	A	G	.	.	.	C	.	.				
Hap3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	C	G	G	T	T	.	.	A	.	C	A	G	.	.	.	.	.	.				
Hap4	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	C	.	C	G	.	.	C	G	G	.	T	.	.	A	.	C	A	.	.	.	.	.	.	.	A	.			
Hap5	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	T	A	C	G	G	A	T	.	.	A	.	C	A	G	.	.	.	.	.	.				
Hap6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	C	G	G	.	T	.	.	A	.	C	A	G	.	.	.	.	.	.				
Hap7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	C	G	G	.	T	.	.	A	.	C	A	G	.	.	.	.	.	.				
Hap8	.	C	C	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	A	C	G	G	.	T	.	.	A	.	C	A	G	.	.	.	.	.	.				
Hap9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	T	A	C	G	G	.	T	C	A	A	.	C	A	G	.	.	.	T	.	.				
Hap10	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	A	C	G	G	.	T	C	A	A	.	C	A	G	.	C	.	T	.	.				
Hap11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	T	A	C	G	G	.	T	C	A	A	.	C	A	G	.	.	.	T	.	.				
Hap12	G	.	.	T	C	C	T	G	T	G	G	.	.	.	G	.	.	.	T	A	C	G	G	.	T	T	.	A	A	C	G	.	G	.	T	.	.					
	3 5 5	3 7 2	3 7 9	3 8 3	3 8 4	3 8 8	3 8 9	3 9 5	3 9 6	4 0 2	4 0 6	4 1 0	4 1 2	4 1 5	4 1 6	4 1 8	4 1 9	4 2 2	4 2 3	4 2 4	4 2 5	4 2 6	4 2 8	4 2 9	4 3 1	4 3 2	4 3 4	4 4 1	4 4 2	4 4 3	5 7 3	6 1 4	6 1 7	6 1 7	6 1 7	6 1 7	6 1 7					
Hap1	G	A	G	G	G	C	G	T	T	G	T	T	G	A	G	G	T	T	C	T	T	C	T	T	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C					
Hap2	T	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.				
Hap3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.				
Hap4	T	.	A	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.				
Hap5	.	G	A	C	C	T	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.				
Hap6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.				
Hap7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.				
Hap8	T	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.					
Hap9	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	A	A	A	C	.	T	C	.	T	G	G	T	C	C	.	.	A	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.					
Hap10	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	A	A	A	C	.	T	C	.	T	G	.	T	C	C	.	.	A	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.					
Hap11	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	A	A	A	C	.	T	C	.	T	G	.	T	C	C	.	.	A	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.					
Hap12	.	.	A	.	.	.	C	A	.	A	G	A	C	T	.	C	G	.	A	G	T	.	C	T	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.					

Сравнение показателей генетической дифференциации гаплотипов из трех группировок популяций *Ch. tridens*, выделенных в ходе проведения ML-анализа, показало, что такая кластеризация является достоверной ($\chi^2 = 34.0$, $df = 18$, $p = 0.0126$; $K_s = 4.212$, $p < 0.0001$; $Z_s = 29.672$, $p < 0.0001$). При этом, максимально

число гаплотипов выделено в первой группировке популяций ($h = 4$), а более высокие показатели уровня гаплотипического разнообразия ($Hd = 0.833$), нуклеотидного разнообразия ($Pi = 0.007$) и среднего числа нуклеотидных различий в группе ($k = 5.0$) отмечается в третьей «ухтинской» группировке. Последнее подтверждает высказанную выше точку зрения об "особенности" генетической структуры популяции из окрестностей пос. Ухтинка.

Анализ гаплотипической разнородности выделенных группировок, прежде всего, за счет высокой схожести GR1 и GR2, выявил низкую степень дифференциации таких группировок ($Gst = 0.2156$) по отношению к общей выборке образцов, а также высокую силу потока генов (точнее, генетическое сходство основателей популяций), $Nm = 0.91$. В тоже время сравнение нуклеотидной ($Nst = 0.827$) и гаплотипической ($Fst = 0.823$) дивергенции группировок не выявило различий, что указывает на равномерное распределение гаплотипов как внутри группировок, так и между ними. Учитывая слабый поток генов между группировками ($Nm = 0.05$), можно прийти к выводу, что исторически ареал *Ch. tridens* в правобережных районах Поволжья был сплошным и впоследствии подвергся фрагментации в результате антропогенного нарушения среды и изменений климатических условий.

Для проверки этой гипотезы был проведен D Tajima-тест относительно всех секвенированных образцов. Почти достоверные ($p > 0.1$) отрицательные значения показателя Tajima D ($T's D = -0.834$) на уровне всей последовательности (722 пн) и достоверные ($p < 0.05$) на уровне фрагмента 201-300 пн ($T's D = -2.118$) свидетельствуют о низком числе выявленных гаплотипов по сравнению с числом сегрегирующих сайтов и о низких частотах редких гаплотипов, что указывает на возможный рост числа популяций и населения после прохождения «бутылочного горлышка» в период депрессии численности либо в результате фрагментации бывшего сплошного ареала.

С целью уточнения филогенетических связей 12 выявленных гаплотипов *Ch. tridens* с помощью программы Network 4.6.1.3 была построена медианная сеть (рис. 41). Сеть описывает 120 мутаций, 29 узловых позиций и одну линию

генетически связанных популяций с отходящими от нее боковыми веточками уклоняющихся гаплотипов. При этом если гаплотипы, входящие в состав группировок GR1 и GR3, включены в главную генетическую линию, то гаплотипы, формирующие группировку GR2, образуют боковую филогенетическую ветвь. В целом полученная медианная сеть гаплотипов подтверждает данные, полученные выше. Выделяются 2 гаплотипические группы популяций улиток *Ch. tridens*, описывающие 3 генетические линии улиток по-разному приспособленные к стрессу, вызванному продолжительными климатическими периодами с высокими температурами и низкой влажностью.

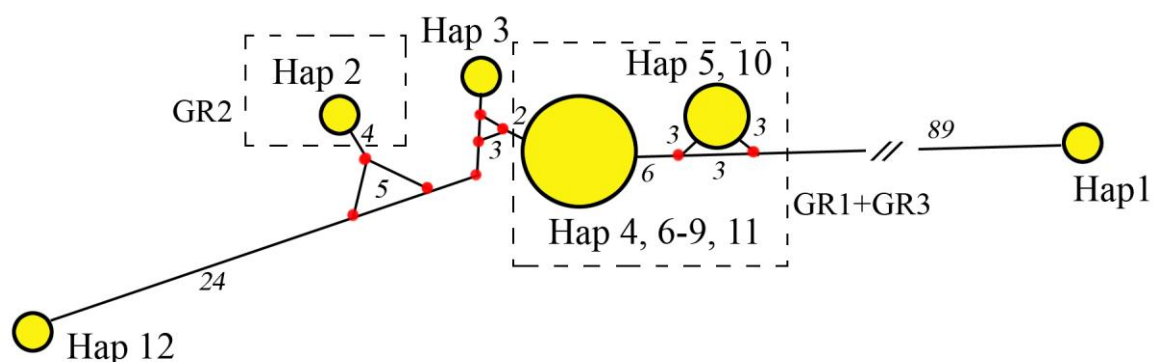


Рис. 41. Медианная сеть гаплотипов нуклеотидных последовательностей ($n=19$) фрагмента генов 2-ого внутреннего спейсера транскрипции, 5.8S и 28S частицы рДНК (722 пн) *Ch. tridens* из лесостепных районов Приволжской возвышенности. Длина ветвей, соединяющих отдельные гаплотипы, пропорциональна количеству мутационных шагов (указаны курсивом). Популяции, соответствующие выделенным гаплотипам, указаны в табл. 15.

ВЫВОДЫ

1. На Приволжской возвышенности сообщества наземных моллюсков открытых пространств (29 видов из 17 семейств) достаточно убедительно индицируют различие условий обитания на западных склонах возвышенности относительно центральных и восточных ее участков. На западных склонах открытые ландшафты испытывают сильное влияние лесных сообществ, что отражается в повышении доли лесных видов в малакоценозах. На территории Пензенской обл. и в Республике Мордовия на карбонатных субстратах, сохранились реликтовые поселения наземных моллюсков *T. costulata* и *P. bigranata*, которые необходимо охранять.

2. В малакоценозах лесостепи Приволжской возвышенности обнаружено 25 местообитаний *Ch. tridens* на равнинных участках и 5 – в горных (Жигулях). Микропопуляции этого вида населяют разнотравные или луговые степи, кустарники и разреженный лес на каменистых, карбонатных, песчаных или черноземных почвах, а также различные по силе антропогенной нагрузки биотопы: участки заповедников, пастбища и урбанизированные территории. В то же время, во многих биотопах со сходными условиями *Ch. tridens* не обнаружена, что указывает на сложную структуру ареала.

3. В лесостепной части Приволжской возвышенности распространена мелкая форма *Ch. tridens*, соответствующая подвиду *galiciensis*, имеющему раковину высотой в среднем менее 12 мм. Изменения высоты и ширины раковины в популяциях вида носят клинальный характер, показатели увеличиваются с северо-запада на юг и восток. Такой характер изменчивости раковины связан с нарастанием в этом географическом направлении суммы среднесуточных температур, сокращением суммарного количества осадков, уменьшением увлажнения почвы и увеличением ее карбонатности. У моллюсков, обитающих на северо-западных участках Приволжской возвышенности, раковины мелкие, с наибольшей степенью их округлости и редукции зубов устья.

4. Исследованные популяции в горных и равнинных биотопах лесостепных районов Приволжской возвышенности характеризуются

значительной морфологической гетерогенностью. Изменчивость раковины *Ch. tridens* выражена высокой степенью варьирования значений высоты и ширины раковины (ВР, ШР), высоты и ширины устья (ВУ, ШУ), а также индексов ВР/ШР и связана с большим разнообразием используемых ими биотопов. На увеличение высоты раковины улиток влияет наличие выраженной вертикальной экспозиции горных ландшафтов (горы Верблюд и Лысая) или сочетание внешних факторов (температура, влажность), которые благоприятствуют более продолжительному росту (г. Сердобск).

5. Влияние микроклиматических условий выявлено в исследованиях локальных популяций, как горных, так и равнинных. На горе Попова наименьшие значения высоты раковины и вооружения устья зафиксированы в среднем ярусе, что связано с большей влажностью, и, возможно, большим антропогенным влиянием. В равнинной популяции на северо-западе Приволжской возвышенности (окр. пос. Ухтинка) раковины *Ch. tridens* характеризуются более крупными размерами и более открытым устьем (редукции зубов) в балке, где влажность и гумификация выше, а также развивается луговая растительность.

6. В двух горных и двух равнинных микропопуляциях *Ch. tridens* с разным антропогенным влиянием отмечается высокий уровень полиморфности локусов ISSR-фрагментов, что указывает на большое генетическое разнообразие особей и свидетельствует о высокой степени дивергенции популяций. Проведенный ML-анализ и медианный тест последовательностей ДНК по фрагментам генов 2-ого внутреннего спейсера транскрипции, 5.8S и 28S частицы рДНК показали хорошую разрешающую способность этого маркера, и позволили выявить 12 гаплотипов и 3 зависимые от экологических факторов генетические линии улиток *Ch. tridens*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абакумов Е.В., Гагарина Э.И., Исакадзе А.С. Эволюционно-генетические аспекты почвообразования в горной части Жигулевского заповедника // Известия Самарского научного центра РАН. Спец. вып. – 2004. – Ч. 3. – С. 57–70.
2. Абакумов Е.В., Гагарина Э.И., Вехник В.П., Руденко Н.А, Саксонов С.В., Щуцкая П.В. Почвы Самарской Луки: Разнообразие, генезис, охрана // Известия Самарского научного центра РАН. – 2008. – Т. 10. – № 2. – С. 267–287.
3. Агроклиматические ресурсы Пензенской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1972. – 131 с.
4. Агроклиматический справочник по Пензенской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1958. – 100 с.
5. Агроклиматический справочник по Ульяновской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1958. – 100 с.
6. Агроклиматический справочник по Саратовской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1958. – 228 с.
7. Агроклиматические ресурсы Пензенской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1972. – 131 с.
8. Архангельский А.Д. Геологический очерк Пензенской губернии. – М.: Пензен. губ. земство, 1916. – 234 с.
9. Балашёв И.А. Наземные моллюски (Gastropoda) лесостепи Украины. Киев: Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. – Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 2011. – 22 с.
10. Балашёв И.А. Значение лесных оврагов в распространении наземных моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Каневской возвышенности // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006. – Вип. 2. – С. 19–22.

11. Байдашников А.А. Зоогеографический состав и формирование наземной малакофауны Украинских Карпат // Зоол. журнал. – 1988. – № 67 (12). – С. 1787–1797.
12. Байдашников А.А. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение I. Видовой состав и связь моллюсков с растительным покровом // Вестник зоологии. – 1992. – № 4. – С. 13–19.
13. Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda, Pulmonata) заповедника «Медоборы» (Подольская возвышенность) // Вестник зоологии. – 2002. – № 36 (2). – С. 73–76.
14. Байдашников А.А. Морфологические предпосылки стенобионтности Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) // Вестник зоологии. – 2003. – 37. – № 6. – С. 49–63.
15. Байдашников А.А. Внутривидовая изменчивость у некоторых видов Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) под влиянием условий обитания // Вестник зоологии. – 2005. – 39. – № 5. – С. 37–47.
16. Байдашников А.А. Изменчивость наземных моллюсков крымского рода *Mentissa* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) // Вестник зоологии. – 2006. – 40. – № 4. – С. 297–310.
17. Баранов В.И. Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. – М.: Высшая школа, 1959. – 364 с.
18. Безина О.В. Экологические особенности распределения наземных моллюсков в разнотипных биоценозах лесостепи Правобережного Поволжья. – Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 2010. – 23 с.
19. Бельский Е.А., Хохуткин И.М., Гребенников М.Е. Моллюски в питании некоторых морских птиц в южной тайге Урала // Русс. орнитол. журн. Экспресс-вып. – 1998. – № 44. – С. 13–18
20. Благовещенский В.В. Динамика растительности на меловых обнажениях Среднего Поволжья // Бот. журн. – 1952. – Т. 37. – № 4. – С. 434–442.

21. Благовещенский В.В., Благовещенская Н.Н., Раков Н.С., Юсов В.А. Суруловская лесостепь (урочище Зимина гора) // Особо охраняемые природные территории Ульяновской области. – Ульяновск, 1997. – С. 54–55.
22. Благовещенский В.В., Пчелкин Ю.А., Раков Н.С. Растительный мир Природные условия Ульяновской области. – Казань: Издательство Казанского университета, 1978. – С. 227–255.
23. Богач Я., Гусев А.А., Гусева Н.А., Покаржевский А.Д. Жуки стафилиниды в почвах Центрально-Черноземного заповедника // Эколого-фаунистические исследования Центральной лесостепи Европейской части СССР. – М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1984. – С. 91–104.
24. Бриних В.А. Заповедная степь в климатическом круговороте // Степной бюллетень. – Лето 2014. – № 41. – С. 4–9.
25. Булавкина О.В., Стойко Т.Г. Малакофауна городов Пензы и Заречного (Среднее Поволжье, лесостепная зона) // Живые объекты в условиях антропогенного пресса. Матер. научн.-практической экологической конф. – Белгород: БелГУ, 2008. – С. 34–35.
26. 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.
27. Вальтер Г. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. II. Леса умеренной зоны. – М.: Прогресс, 1974. – 423 с.
28. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. / Отв. редактор О.В. Смирнова. – 479 с.
29. Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А. Влияние выпаса на пространственное микрораспределение почвенных животных в луговой степи Центрально-Черноземного заповедника // Аридные экосистемы. – 2005. – Т.11. – С. 71–76.

30. Глушков Б.В., Холмовой Г.В., Маркин М.С. Преображение – гипостратотипический разрез мучкапского горизонта нижнего неоплейстоцена // Вестник Воронежского университета. Геология. – 2005. – № 1. – С. 32–37.
31. Гребенников М.Е. Реликтовые популяции *Chondrula tridens* (Müll., 1774) на Среднем Урале // Актуальные проблемы биологии и экологии. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1999. – С. 49.
32. Гроссет Г.Э. Геоботанический очерк северо-восточной части бывшей Ульяновской губернии // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1932. – Т. 41. – № 1–2. – С. 125–183.
33. Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Новые таксоны наземных моллюсков из родов *Chondrula* и *Brephulopsis* (Enidae) с территории Украины // Ruthenica. – 2010. – Vol. 20. – № 1. – С. 1–12.
34. Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Визначник наземних молюсків України. – Львів: Простір-М, 2012. – 216 с.
35. Гураль Н.В., Гураль Р.И. Наземные моллюски Бахчисарая и его ближайших окрестностей // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. – 2012. – № 2 (51). – С. 101–105.
36. Данукалова Г.А., Яковлев А.Г., Алимбекова Л.И., Морозова Е.М., Еремеев А.А. Стратотип климовского горизонта в Южном Предуралье и новые местонахождения в стратотипической местности (Климовка I, II, III) // Геологический сборник. Информационные материалы / ИГ УНЦ РАН. – Уфа: ООО «ДизайнПолиграфСервис», 2006. – №5. – С. 53–65.
37. Данукалова Г.А., Осипова Е.М., Хензыхенова Ф.И. Позднеплейстоценовая фауна моллюсков (КИС 3) из местонахождения Большой Нарын (Байкальский Регион, Восточная Сибирь, Россия) // Геологический сборник. Информационные материалы / ИГ УНЦ РАН. – Уфа: ООО «Дизайн Полиграф Сервис», 2013. – № 10. – С. 99–108.
38. Динесман Л.Г., Савинецкий А.Б. Влияние пастбищной дигрессии степей на млекопитающих Русской равнины // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79. – № 4. – С. 388–396.

39. Дюкова Г.Р. Особенности почвообразования и почвы Попереченской степи // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь». Труды Государственного заповедника «Приволжская лесостепь». – Пенза: Изд-во ЦНТИ, 1999. – Вып. 1. – С. 14–24.

40. Дюкова Г.Р. Особенности почвообразования, распространения и динамики основных типов почв Пензенской области // Известия Пензенского педагогического университета им. В.Г. Белинского. Естественные науки. – Пенза: ПГПУ, 2007. – № 5 (9). – С. 5–16.

41. Ермаков А.М., Снегин Э.А. Особенности фенотипической изменчивости *Chondrula tridens* в условиях лесостепного ландшафта // Биология – наука XXI века: 6-я Пущинская школа конференция молодых ученых. – Тула: Изд-во Тульского гос. пед. Ун-та им. Толстого, 2002. – Т. 2. – С. 56–57.

42. Жильцов С.С., Танюшкин А.И., Суворов А.Н. Наземные моллюски Рязанской области. – Рязань: Изд-во Рязан. обл. ин-та развития образ., 2000. – 72с.

43. Забалуев А.П., Серова Л.А., Грищенко К.Г. Основные подходы к организации флористического мониторинга в национальном парке «Хвалынский» // Научные труды национального парка «Хвалынский». – Саратов-Хвалынский: Изд-во «Научная книга», 2009. – Вып. 1. – С. 35.

44. Зельницкий Г.В. Обзорение Калужской губернии в естественном ее состоянии // Урания: Периодическое издание в Калуге. – 1804. Первая четверть. – С. 15–56.

45. Здун В.І. До фауни молюсків Закарпаття // Наук. зап. наук. – природознавч. музею АН УРСР. – Київ: Видавництво Академії наук УРСР, 1960. – Т. 8 – С.83–95.

46. Кантор И.Ю., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 627 с.

47. Кесь А.С. Геоморфологическое разделение Приволжской возвышенности и его палеогеографическое обоснование // Тр. ин-та географ. АН СССР. – М.: АН СССР, 1949. – Т. 43. – Вып. 2. – С. 224–237.

48. Кликунов А.А. О верхних плато Приволжской возвышенности на территории Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2013. – № 2 (2). – С. 120–124.
49. Колобов Н.В., Хайруллин Р.Р. Климат // Природные условия Ульяновской области. – Казань: Издательство Казанского ун-та, 1978. – С. 141–164.
50. Колосов И.П. Агропочвенные районы Ульяновской области. – Ульяновск: Ульяновская правда, 1948. – С. 118–170.
51. Комарова Е.В., Стойко Т.Г., Титов С. В., Генетическая и морфологическая структура популяций наземного моллюска *Chondrula tridens* на территории Среднего Поволжья // Биоразнообразие и устойчивость живых систем. – Белгород: ИД «Белгород» НИУ БелГУ, 2014. – С. 35–36.
52. Комарова Е.В., Смирнов Д.Г., Стойко Т.Г. Изменчивость раковины наземного моллюска *Chondrula tridens* (Pulmonata, Enidae) в лесостепи Приволжской возвышенности // Известия РАН. Биол. науки. – 2015. – № 6. – С. 605–616.
53. Конева О.Ю. Генетическая оценка популяции моллюска *Lymnaea stagnalis* из регионов с различной антропогенной нагрузкой как первый шаг в генетическом мониторинге // Экологическая генетика. – 2012. – Т. 10. – № 2. – С. 21–31.
54. Крамаренко С.С. Формирование паттернов пространственно-временной изменчивости наземных моллюсков: мультимасштабный подход: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. – Киев: Институт зоологии НАН Украины, 2014. – 42 с.
55. Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. До вивчення внутрішньовидової мінливості *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) на заході України та з'ясування таксономічного статусу окремих форм // Наукові записки Державного природознавчого музею. – 2003. – № 18. – С. 93–110.
56. Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. Міжпопуляційна мінливість конхологічних ознак наземного моллюска *Chondrula tridens* (Buliminidae) Північно-

Західного Причорномор'я // Наукові записки Державного природознавчого музею. – 2006. – № 22. – С. 105–118.

57. Курицын И.И., Марденский Н.А. География Пензенской области. – Саратов: Приволжское книжное изд-во. Пензенское отд., 1991. – 96 с.

58. Кульбачко Ю.Л., Унковская С.И. Характеристика фауны наземных брюхоногих моллюсков искусственных древесных насаждений и рекультивированных территорий в г. Желтые воды // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Т. 1. – Вип. 16. – С. 128–132.

59. Куница Н.А. Природа Украины в плейстоцене (по данным малакологического анализа). – Черновцы: Рута, 2007. – 240 с.

60. Леонова Н.А., Новикова Л.А., Дюкова Г.Р. Особенности формирования растительности на палеогеновых отложениях в лесостепной зоне // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. – 2011. – № 25. – С. 107–115.

61. Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. – М.-Л.: АН СССР, 1952. – 511 с.

62. Лихарев И.М. Клаузилииды (Clausiliidae). Фауна СССР. Моллюски. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – Т. 3. – Вып. 4. – 318 с.

63. Малевич И.Н., Старобогатов Я.И., Наземные моллюски Подмосковья как объект самостоятельных работ студентов на летней практике и в зоологическом кружке // Ученые записки Московского городского педагогического института им. В.П. Потемкина. – 1958. – Т. 84. – С. 269–316.

64. Майер Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир. – С. 398.

65. Маматкулов А.Л. Наземные моллюски (Gastropoda: Pulmonata) Тульской области // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Сборн. научн. трудов. – Тула: Гриф и К°, 2001. – Вып.1. – С. 16–26.

66. Маматкулов А.Л. Особенности размножения наземных моллюсков семейства Clausiliidae: репродуктивные циклы и функциональная морфология полового аппарата. – Автореф. дисс... канд. биол. наук. М. – 2007. – С. 21.

67. Масленников А.В. Флора кальциевых ландшафтов Приволжской возвышенности. – Ульяновск: УлГПУ, 2008. – 136 с.

68. Масленников А.В., Шалдыбина Л.А. К анализу флоры и растительности Шиловской лесостепи // Состояние растительных ресурсов Восточной Европы: Тез. Междун. совещ. – Ульяновск: Печат. двор, 1992. – С. 145–147.
69. Матекин П.В. Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории современных лесов района // Зоол. журн. – 1950. – Т. 29. – Вып. 3. – С. 193–205.
70. Матекин П.В. Приспособительная изменчивость и процесс видообразования у среднеазиатских наземных моллюсков семейства Enidae // Зоол. журн. – 1959. – Т. 33. – Вып. 10. – С. 1518–1536.
71. Мельниченко А.Н. Сравнительно-фаунистический обзор наземных моллюсков Жигулевских гор Куйбышевского края и Западной области // К фауне Куйбышевского края. – М.-Куйбышев: Куйбыш. краевое изд-во, 1936. – С. 3–18.
72. Мильков Ф.Н. Среднее Поволжье. Физико-географическое описание. – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – 262 с.
73. Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А. Физическая география СССР, общий обзор. – М.: Мысль, 1969. – 461 с.
74. Морозова Е.М. Моллюски из четвертичных отложений пещер Южного Урала // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. – Ростов/нД: ЦВВР, 2005. – С. 64.
75. Муратов И.В. Возможности компараторного метода и анализ изменчивости раковин *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69. – № 6. – С. 117–123.
76. Николаев В.А. Наземные моллюски Среднерусской возвышенности: – Дисс. ...канд. биол. наук. – Орел, 1973. – 240 с.
77. Николаев В.А. Наземные моллюски центра Среднерусской возвышенности // Вопросы биологии животных. – Курск: Курский гос. пединститут, 1974. – Т. 29 (122). – С. 143–151.
78. Новикова Л.А. Характеристика травяной растительности Попереченской степи // Биологическое разнообразие и динамика природных

процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь». Тр. Государственного заповедника «Приволжская лесостепь». – Пенза: Изд-во ЦНТИ, 1999. – Вып. 1. – С. 142–152.

79. Новикова Л.А. Мониторинг растительного покрова Попереченской степи // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. – 2006. – № 1 (5). – С. 36–44.

80. Новикова Л.А. Байковская степь в Пензенской области // Бюл. Ботан. сада СГУ: материалы Всерос. научн. конф., посвящ. 50-летию Ботанического сада СГУ. – Саратов: Научная книга, 2006. – С. 153–155.

81. Новикова Л.А. Структура и динамика травяной растительности лесостепной зоны на западных склонах Приволжской возвышенности и пути ее оптимизации. – Дисс. доктора биол. наук. – Саратов, 2012. – 547 с.

82. Новикова Л.А. Разнообразие степей Пензенской области // Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана: сб. ст. междун. научн. конф., посвящ. 140-летию со дня рождения И.И. Спрыгина (Пенза, 10–13 июня 2013 г.). – Пенза: Изд-во Пензенского гос. ун-та, 2013. – С. 189–191.

83. Новикова Л.А., Соколова М.С. Структура и динамика растительного Кунчеровской степи // Известия ПГПУ им. Белинского. Естественные науки. – Пенза: ПГПУ, 2008. – № 10 (14). – С. 13–25.

84. Новикова Л.А., Разживина Т.А. Галофильный компонент флоры Пензенской области в региональной Красной книге // Раритеты флоры Волжского бассейна: Доклады участников Российской научной конференции (Тольятти, 12 – 15 октября 2009 г.). – Тольятти: Кассандра, 2009. – С. 153–162.

85. Новикова Л.А., Леонова Н.А. Современное состояние кальцефитной растительности Пензенской области // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16. – № 5. – С. 158–163.

86. Обедиентова Г.В. Происхождение Жигулевской возвышенности и развитие ее рельефа // Тр. ин-та географ. АН СССР. – М.: АН СССР, 1953. – Т. 53. – С. 24–60.

87. Обедиентова Г.В. Новейшие тектонические движения и геоморфологические условия Среднего Поволжья // Тр. ин-та географ. АН СССР. – М.: АН СССР, 1957. – Т. 72. – Вып. 17. – С. 9–46.

88. Осипова Е.М. Моллюски плейстоцена и голоцена Южноуральского региона. Дисс. ... канд. геолого-минералогических наук. – М: Палеонтологический институт РАН, 2009. – 245 с.

89. Осипова Е.М. История изучения плиоцен-четвертичных отложений и малакофауны южноуральского региона // Геологический сборник. – Уфа: ИГ УНЦ РАН. – 2011. – № 9. – С. 95–100.

90. Паллас П.С. Путешествие по разным местам Российского государства. – СПб: Императорская Академия Наук, 1773. – Ч.1. – 117 с.

91. Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А. Пространственная экология почвенных животных / Отв. ред. Добровольский Г.В. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 174 с.

92. Работнов Т.А. Экология луговых трав. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 175 с.

93. Редкие растения и грибы: Материалы для ведения Красной книги Республики Мордовия за 2004 г. / Отв. ред. Силаева Т.Б. – Саранск: Изд-во Морд. ун-та, 2004. – 48 с.

94. Редкие растения и грибы: Материалы для ведения Красной книги Республики Мордовия за 2005 г. / Отв. ред. Силаева Т.Б. – Саранск: Изд-во Морд. ун-та, 2005. – 64 с.

95. Редкие растения и грибы: Материалы для ведения Красной книги Республики Мордовия за 2006 г. / Отв. ред. Силаева Т.Б. – Саранск: Изд-во Морд. ун-та, 2006. – 68 с.

96. Румянцев В.Ю., Бибииков Д.Ю., Дежкин А.В., Дудкин О.В. Сурки Европы: история и современное состояние // Бюлл.МОИП. Отд. биол. – 1996. – Т. 101. – Вып. 1. – С. 3–18.

97. Сачкова Ю.В. Комплексы почвенных улиток (Gastropoda, Geophila) каменистых степей Жигулей // Степи Северной Евразии. Эталонные степные

ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования. Мат. III Междун. Симпозиума. – Оренбург: ИПК «Госпромпечатъ» ООО «Оренбурггазпромсервис». – 2003. – С. 455–458.

98. Сачкова Ю.В. Систематический каталог: Наземные моллюски Самарской области. Учеб. пос. – Самара: Изд-во «Универс групп», 2007. – 35 с.

99. Сачкова Ю.В. Комплексы наземных моллюсков лесостепного Заволжья // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009а. – Т. 11. – № 1 (4). – С. 650–653.

100. Сачкова Ю.В. Исследование наземных моллюсков на Самарской Луке // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука. – 2009б. – Т. 18. – № 3. – С. 138–145.

101. Сачкова Ю.В., Валкин И.Ю., Валкин Ю.М. Материалы по фауне наземных брюхоногих моллюсков (Mollusca, Gastropoda) Ульяновской обл. // Природа Симбирского Поволжья. – Ульяновск: УлГТУ, 2001. – Вып. 2. – С. 134–140.

102. Сачкова Ю.В. Разнообразие и структура населения наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) Самарской Луки // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2005. – С. 124–126.

103. Сачкова Ю.В. Фауна и экология наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) лесостепного Поволжья (на примере Самарской области). Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. – Тольятти. – 2006. – 26 с.

104. Сачкова Ю.В. Сравнение фауны наземных моллюсков Низменного и Высокого Заволжья в пределах Самарской области. Мат. научных чтений, посвященных 80-летию со дня рождения профессора А.П. Крапивного. – Харьков: Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина, Харьковское областное териологическое общество. – 2009. – С. 54–57.

105. Серебрянная Т.А. Развитие растительности Среднерусской возвышенности в голоцене: Автореф. дис. ...канд. геогр. наук. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – 19 с.

106. Серебрянный Л. Р. Распространение древесных пород на северо-западе СССР в послеледниковое время / Палинология голоцена и маринопалинология. – М.: Наука, 1973. – С. 14–18.
107. Серебрянный Л. Р. Миграция ели на востоке и севере Европы в поздне- и послеледниковое время // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1974. – № 41. – С. 13–23.
108. Сверлова Н.В. Наукові колекції державного природознавчого музею. Наземні молюски. – Львів, 2004. – Вип. 1. – 200 с.
109. Сверлова Н.В. О распространении некоторых видов наземных моллюсков на территории Украины // *Ruthenica*. – 2006. – № 16 (1-2). – С. 119–39.
110. Силева Т.М., Чернова О.В. Характеристика почв Островцовского и Кунчеровского участков заповедника «Приволжская лесостепь» // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь». Труды Гос. заповедника «Приволжская лесостепь». – Пенза: Изд-во ЦНТИ, 1999. – Вып. 1. – С. 25–32.
111. Силаева Т.Б., Кирюхин И.В., Письмаркина Е.В., Бармин Н.А., Чугунов Г.Г., Агеева А.М., Варгот Е.В., Гришуткина Г.А., Смирнов В.М. Редкие растения и Грибы: материалы для ведения Красной книги Республики Мордовии за 2006 г. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2006. – 68 с.
112. Семенова-Тян-Шанская А.М. Динамика степной растительности. – М.-Л.: Наука, 1966. – 174 с.
113. Снегин Э.А. Использование видов наземных моллюсков в качестве индикаторов реликтовых ценозов // Вестник Житомирского педагогического университета. – Житомир, 2002. – Вып. 10. – С. 128–129.
114. Снегин Э.А. Генетическая структура популяций модельных видов наземных моллюсков в условиях урбанизированного ландшафта на примере *Chondrula tridens* Müll. (Gastropoda, Pulmonata) // Экологическая генетика. – 2011а. – Т. IX. – № 2. – С. 54–64.

115. Снегин Э.А. К вопросу о роли принципа основателя в формировании генофондов адвентивных колоний на примере *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. – 2011б. – Т. 90. – № 6. – С. 643–648.

116. Снегин Э.А. Анализ генетической изменчивости популяций наземного моллюска *Chondrula tridens* Müll (Gastropoda, Pulmonata) с использованием RAPD и ISSR маркеров // Экологическая генетика. – 2013. – Т. 9. – № 3. – С. 33–43.

117. Снегин Э.А., Гребенников М.Е. Анализ изменчивости модельных видов наземных моллюсков в популяциях Урала и юга Среднерусской возвышенности // Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки. – 2011. – Вып.15. – № 9 (104). – С. 67–75.

118. Снегин Э.А., Присный А.В. Новые сведения о наземных моллюсках Среднерусской возвышенности // Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки. – 2008. – Вып. 6. – № 3 (43). – С. 101–105.

119. Снегин Э.А., Иванова Е.В. Оценка жизнеспособности популяций наземных моллюсков в условиях влияния горно-обогатительных // Экология, эволюция и систематики животных. Мат. конф. – Рязань: НП «Голос губернии», 2009. – С. 133–134.

120. Спрыгин И.И. Материалы к описанию степи около д. Поперечной Пензенского уезда и заповедного участка на ней. – Пенза: Типо-Литография им. тов. Воровского, 1923. – 45 с.

121. Спрыгин И.И. Из области Пензенской лесостепи. Травяные степи Пензенской губернии // Труды по изучению заповедников. Отдел охраны природы Главнауки НКП. – М.: Типография «Красной газеты» имени Володарского, 1925. – Вып. 4. – 242 с.

122. Спрыгин И.И. Растительный покров Средневолжского края. – Самара-Москва: Государственное издательство, 1931. – 66 с.

123. Спрыгин И.И. Реликтовые растения Поволжья // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.- Л: АН СССР, 1941. – С. 293–314.

124. Спрыгин И.И. Из области Пензенской лесостепи. Ч.2. Кустарниковые степи // Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья. Научное наследство. – М.: Наука, 1986. – Т. 11. – С. 194–243.
125. Стойко Т.Г., Булавкина О.В. Определитель наземных моллюсков лесостепи Правобережного Поволжья. – М.: Товарищество научных изд. КМК, 2010. – 96 с.
126. Стойко Т.Г. Находка в Пензенской лесостепи наземного моллюска *Laciniaria plicata* (Gastropoda, Pulmonata, Glausiliidae) // Ruthenica. – 2012. – Vol. 22. – No. 1. – С. 47–49.
127. Стойко Т.Г., Комарова Е.В. Структура малакоценозов в двух степных участках лесостепи Пензенской области // Известия ПГПУ им. Белинского. – 2011. – Ч. 1. – №. 25. – С. 441–444.
128. Стойко Т.Г., Комарова Е.В. Распространение наземной улитки *Chondrula tridens* Müller, 1774 в Пензенской области // Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны. – 2011. – Вып.2. – С. 181–187.
129. Стойко Т.Г., Булавкина О.В. Мазей Ю.А. Наземные раковинные моллюски Островцовской лесостепи // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь». Островцовская лесостепь. Тр. Гос. Зап. «Приволжская лесостепь». – Пенза: Типография ИП Тугушева С.Ю., 2012. – Вып. 2. – С. 185–188.
130. Танюшкин А.И., Жильцов С.С., Суворов А.Н. Наземные моллюски Рязанской области // Фауна и экология животных. Ряз. обл. ин-т развития образования. – Рязань: Изд. РИРО, 1999. – С. 30–32.
131. Увалиева К.К. Наземные моллюски Казахстана и сопредельных территорий. – Алма-Ата: Наука КазССР, 1990. – 224 с.
132. Хлус Л., Сверлова Н. Наземная малакофауна Прут-Днестровского междуречья // Матер. конф. «Интегрированное управление природными ресурсами трансграничного бассейна Днестра». – Кишинев: Есо-TIRAS, 2004. – С. 352–355.

133. Хохуткин И.М. О распространении наземных моллюсков на Урале // Зоол. журн. – 1961. – Т. 15. – Вып. 2. – С.178–183.
134. Хохуткин И.М. Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков. – Екатеринбург: УрО РАН, 1997. – 176 с.
135. Хохуткин И.М., Ерохин Н.Г., Гребенников М.Е. Моллюски: Биоразнообразие, экология. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 237 с.
136. Шварцбах М. Климаты прошлого. Введение в палеоклиматологию. – М.: Изд-во Иностранной лит-ры, 1955. – 284 с.
137. Шиков Е.В. Влияние рельефа и озерно-речной сети на современное распространение наземных моллюсков в центре Русской равнины // Новые данные по систематике и экологии моллюсков. Труды Зоологического института АН СССР. – Ленинград: Наука, 1985. – Т. 135. – С. 67–75.
138. Шилейко А.А. Наземные моллюски (Mollusca, Gastropoda) Московской области // Почвенные беспозвоночные Московской области. – М.: Наука, 1982. – С. 144–169.
139. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) // Фауна СССР. Моллюски. – Л.: Наука, 1984. – Т. 3. – Вып. 3. – № 130. – 399 с.
140. Шилейко А.А. Моллюски. // Красная книга Московской области. – М.: Аргус. Русский университет, 1998. – С. 118–123.
141. Шилейко А.А., Рымжанов Т.С. Фауна наземных моллюсков Казахстана и сопредельных территорий. – М-Алматы: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 389 с.
142. Яхимович В.Л., Немкова В.К., Попов Г.И. и др. Фауна и флора Аккулаево. – Уфа: БФАН СССР, 1972. – 144 с.
143. Яхимович В.Л., Немкова В.К., Сулейманова Ф.И. и др. Фауна и флора Самбугино (опорный разрез Акчагыла – Апшерона Башкирии). – М.: Наука, 1977. – 234 с.
144. Яхимович В.Л., Немкова В.К., Сулейманова Ф.И. и др. Плиоцен и плейстоцен Волго-Уральской области. – М.: Наука, 1981. – 176 с.

145. Яхимович В.Л., Немкова В.К., Чепалыгина А.Л. и др. Фауна и флора плиоцена и плейстоцена (опорный разрез Султанаево – Юлушево). – М.: Наука, 1983. – 152 с.
146. Яхимович В.Л., Немкова В.К., Сиднев А.В. и др. Плейстоцен Предуралья. – М.: Наука, 1987. – 113 с.
147. Яхимович В.Л., Данукалова Г.А., Попова-Львова М.Г. и др. Опорные стратиграфические разрезы верхнего плиоцена и плейстоцена в Башкирском Предуралье. – Уфа: Гилем, 2000. – 72 с.
148. Anderson C.D., Epperson B.K., Fortin M-J, Holderegger R., James PMA et al. Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow // *Molecular Ecology*. – 2010. – Vol. 19. – P. 3565–3575.
149. Botstein D., White R.L., Scolnick M.H., Davis R.W. Construction of the genetic linkage map using restriction fragment length polymorphism // *Amer. J. Hum. Genet.* – 1980. – Vol. 32. – P. 314–331.
150. Clessin S. Aus meiner Nortäten-Mappe // *Malakozoologische Blätter*. – 1879. – B.1. – S. 3–16.
151. Clessin S. Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. – Nürnberg: Bauer und Raspe, 1887. – 358 s.
152. Domokos T. A mezőberényi Laposi-kertek régészeti feltárt holocén üledékeinek malakofaunája // *Malakológiai tájékoztató malacological newsletter*. – 1997. – Vol. 16. – P. 23–30.
153. Fűköh L. Holocene climate changes a possible model of global climate change // *Malakológiai tájékoztató malacological newsletter*. – 1997. – Vol. 16. – P. 17–22.
154. Gheoca Voichița Helicids in land snail communities from secondary grasslands of southern transylvania // *Brukenthal Acta Musei*. – 2012. – Vol. VII. 3. – S. 533–540.
155. Georgiev D.G. Habitat distribution of the land snails in one village area of the upper thracian valley (Bulgaria) // *Proceedings of the anniversary scientific*

conference of ecology eds. Iliana G. Velcheva, Angel G. Tsekov Plovdiv. – 2008. – P. 147–151.

156. Georgiev D.G., Stoycheva S.B. The molluscs and their habitats in Sashtinska Sredna Gora Mts. (Southern Bulgaria) // *Malacologica Bohemoslovaca*. – 2009. – Vol. 8. – S. 1–8.

157. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologica electronica*. – 2001. – Vol. 4. – Iss. 1. – Art. 4. – 9 pp.

158. Havlíček P., Holásek O. Bericht 1996 über quartärgeologische Untersuchungen auf den Blättern 21 Horn und 38 Krems // *Jb. Geol. B.-A.* – 1998. – Band 141. – Heft 3. – S. 327–340.

159. Joo K., Barczy A., Sumegi P. Study of soil scientific, layer scientific and palaeoecological relations of the csípő-mound kurgan // *Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem. Serie A*. – 2007. – 112. – P. 141–144.

160. Kerney M.P., Cameron R.A.D., Jungbluth J.H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. – Hamburg; Berlin: Parey, 1983. – 384 s.

161. Klein K. Somogy megyei erdőtipusok csigaegyütteseinek vizsgálata // *Malakológiai tájékoztató malacological newsletter*. – 1992. – Vol. 11. – P. 59–68.

162. Kovanda Jirí. Bericht 1993 und 1994 über die Bearbeitung fossiler Mollusken aus ausgewählten Lößkomplexen auf den Blättern 21 Horn, 22 Hollabrunn und 38 Krems // *Jb. Geol. B.-A.* – 1995. – Band 138. – Heft 3. – S. 563–577.

163. Ložek V. Molluscan and Vertebrate Successions from the Velká Drienčanská Cave // *Malacologica Bohemoslovaca*. – 2012. – Vol. 11 – P. 39–44.

164. Mayr E. Zoologicheskii vid I evolucia // *Animal species and evolution* – M: Mir, 1968. – P. 398.

165. Manel S., Joost S., Epperson B.K., Holderegger R., Storfer A., et al. Perspectives on the use of landscape genetics to detect genetic adaptive variation in the field // *Molecular ecology*. – 2010. – Vol. 19. – P. 3760–3772.

166. Marković S., McCoy W., Oshes E. et al. Paleoclimate record in the Upper Pleistocene loess-paleosol sequence at Petrovaradin brickyard (Vojevodina, Serbia) // *Geologica Carpathica*. – 2005. – Vol. 56 (6). – P. 545–552.
167. Marković S., Hambach U., Gaudenyi T. et al. An introduction to the Late Pleistocene loess-paleosol sequence at Susek (Vojvodina, Serbia) // *Geographica Pannonica*. – 2006. – Vol. 10. – P. 4–8.
168. Marković S.B., Oches E.A., McCoy W.D. et al. Malacological and sedimentological evidence for «warm» glacial climate from the Irig loess sequence, Vojvodina, Serbia // *Geochemistry, Geophysics and Geosystems*. – 2007. – Vol. 8 (9). – P. 1–12.
169. Mitrovic Biljana. Quaternary malacofauna of the Smederevo vicinity NE Serbia: *Geologica Carpathica*, 2004. – Vol. 5(3). – P. 273–278.
170. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. – 1978. – Vol. 89. – P. 583–590.
171. Nei M. *Molecular evolutionary genetics*. – N.Y.: Columbia Univ. press, 1987. – 512 p.
172. Rozas J., Sanchez-BelBarrio C., Messeguier X., Rozas R., DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods // *Bioinformatics*. – 2003. – Vol. 19. – P. 2496–2497.
173. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. *Molecular cloning: A laboratory manual*. – New York: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1989. – 1626 p.
174. Solumos P. Data on the recent mollusc fauna of the western part of the Villány Hills, S Hungary // *Malakológiai tájékoztató malacological newsletter*. – 2000. – Vol. 18. – P. 105–108.
175. Steffek J. Molluscs (Mollusca) of the Morava river basin in Slovakia: Present state of the mollusc fauna // *Malakológiai tájékoztató malacological newsletter*. – 1997. – Vol. 16. – P. 61–71.
176. Takezaki N., Nei M. Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA // *Genetics*. – 1996. – Vol. 144. – P. 389–399.

177. Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., and Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. // *Molecular Biology and Evolution*. – 2013. – 30 (12). – P. 2725–2729.

178. Thomassen H.A., Buermann W., Milá B., Graham C.H., Cameron S.E., et al. Modeling environmentally associated morphological and genetic variation in a rainforest bird, and its application to conservation prioritization // *Evolutionary Applications*. – 2010. – Vol. 3. – P. 1–16.

179. Varga Andres. Adatok a Zselicség negyedidőszaki Mollusca-faunájához // *Malakológiai tájékoztató malacological newsletter*. – 2003. – Vol 21. – P. 93–96.

180. Vasatko J. Molluscs of the Strabišov – Oulehla National Nature Reserve near Litenčice village (South Moravia, Czech Republic) // *Malacologica Bohemoslovaca*. – 2007. – Vol 6. – P. 3–10.