

УДК 594.3: 591.524.1(28)

© 1996 г. М.В. ЧЕРТОПРУД, А.А. УДАЛОВ

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ПРЭСНОВОДНЫХ GASTROPODA  
ЦЕНТРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ:  
ВЛИЯНИЕ ТИПА ВОДОЕМА И СУБСТРАТА**

На основе 370 проб из центра Европейской России проведена классификация видов пресноводных Gastropoda по встречаемости в разных типах биотопов. Выделены четыре экологические группировки. Рассматривается влияние типа водоема и типа субстрата на распределение видов по этим группировкам. Показано, что тип водоема оказывает более выраженное влияние на состав группировок. Обсуждается зависимость субстратных предпочтений видов от подвижности особей и степени мозаичности субстратов.

Экология пресноводных гастропод и, в частности, выделение их экологических группировок – вопрос, традиционно сопровождающий изучение систематики этой группы. Из отечественных авторов этому вопросу уделял внимание Жадин (1933, 1952), позже ему были посвящены специальные работы (Иззатуллаев, 1982; Наумова и др., 1982). Тем не менее устоявшихся взглядов на экологические группировки пресноводных гастропод до сих пор не существует, и даже сама возможность такого выделения дискутируется в литературе (Березкина, Старобогатов, 1988).

В изучении экологии гастропод и в их экологической классификации можно выделить два основных подхода. Один из них, возникший и развившийся раньше, состоит в описании местообитаний улиток по показателям, "бросающимся в глаза" и не требующим специальных оценок, к ним принадлежат типы водоема и субстрата. В этом ключе построены вышеприведенные отечественные работы и некоторые зарубежные исследования (Klimowicz, 1959, 1961). Ограничения такого подхода связаны с тем, что влияние подобных показателей на жизнедеятельность гастропод имеет комплексный характер, а установить его природу бывает очень сложно.

Другое направление, особенно интенсивно развивающееся в последнее время, состоит в увеличении числа учитываемых факторов местообитания, в первую очередь за счет гидрохимических показателей, и поисков комбинации этих факторов, играющей решающую роль в распределении видов гастропод. Так, многие авторы связывают обилие гастропод с жесткостью, рН, концентрацией Са (Boycott, 1936; Macan, 1950; Williams, 1970; Dussart, 1976; Okland, 1984, 1992), тогда как другие полагают, что определяющими являются различия в пищевых ресурсах (Reavell, 1980; Dillon, Benfield, 1982). Рассматривается также влияние субстратов (Harman, 1972), температуры (Владимиров, 1982), кислорода, органики и пр. (см. обзор Russel-Hunter, 1978).

Такой подход, несомненно, ведет к углублению знаний об экологии видов, но увеличение числа учитываемых факторов усложняет представление об экологических нишах видов, что особенно затрудняет рассмотрение их сообществ. К тому же учесть все факторы среды не представляется возможным, а выявить, какие из них лимитируют жизнедеятельность вида в наибольшей степени, обычно не удается. Показано,

например, что при средних значениях рН, концентрации Са, жесткости количество видов не обнаруживает корреляции с изменением фактора (Harman, Berg, 1971) и определяющим становится уже действие других факторов, например фосфора, который влияет не непосредственно на жизнедеятельность моллюсков, а на рост водорослей, макрофитов и бактерий, т.е. на их пищевые ресурсы (Bendell, McNicol, 1993).

Обозначенные сложности помогают понять, почему в рамках этого направления практически не строятся экологические классификации улиток – приведенные работы имеют значительно более частный характер.

К тому же бывает полезно иметь экологическую классификацию видов и возможность прогноза населения местообитаний на основе легко определяемых показателей среды, таких как: тип водоема (включающий его приблизительные размеры, наличие и скорость течения, глубину, степень развития макрофитов, изолированность, возможность пересыхания), тип субстрата. На основе подобных показателей были построены работы в рамках первого из указанных направлений, однако актуальность таких исследований на данный момент не исчерпана, в первую очередь в связи с развитием методик статистической обработки данных, позволяющих более строго оценивать и классифицировать экологические предпочтения видов, а также в связи с изменениями в систематике группы.

В данной работе мы попытались выделить комплексы пресноводных гастропод на основе нескольких качественных факторов, сводимых нами к двум характеристикам – тип водоема и тип субстрата, а также выяснить, в какой мере эти характеристики определяют различия в распространении гастропод.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в 1989–1994 гг. в центральных областях европейской части России, большая его часть – в бассейнах рек Клязьма, Москва и Дубна. Обследованная территория по системе зоогеографического районирования континентальных водоемов (Старобогатов, 1970) принадлежит к Волго-Уральской провинции Палеарктической области. При отборе проб мы стремились не равномерно охватить данными определенные территории, а максимально отразить в них разнообразие характерных природных местообитаний.

Всего отобрано около 370 качественных проб из 180 водоемов (или их участков в случае сильно протяженных водоемов), относящихся ко всем встреченным биотопам с развитой фауной гастропод, исключая местообитания явно антропогенного характера (подогретые сточные воды и т.п.). Кроме того, мы не изучали биотопы на глубинах, превышающих 1 м, и фактор глубины изъят из рассмотрения. Тип биотопа понимается нами как совокупность местообитаний, относящихся к определенному типу водоема (или водотока) и типу субстрата. Водоемы были разделены на 13 типов по размеру, степени проточности и зарастания, изолированности, способности к пересыханию: реки (шириной более 4–5 м) с быстрым течением, реки с медленным течением, небольшие речки (шириной до 4–5 м) с быстрым течением, небольшие речки с медленным течением, медленные ручьи, периодически пересыхающие до ряда луж, пересыхающие изолированные лужи, постоянные изолированные лужи, пересыхающие пойменные болота, постоянные болота малой глубины, заболоченные водоемы большой глубины, пруды и малые озера, крупные озера и водохранилища, заливы и заводи рек.

Болота мы понимаем как любые водоемы, где макрофиты занимают практически всю акваторию, а неорганические субстраты погребены под осадками. Мы не рассматриваем сфагновые болота – гастропод в них найти не удалось, что, скорее всего, объясняется действием повышенной кислотности воды (Березкина, Старобогатов, 1988). Лужами мы называем все малые водоемы, кроме болот.

В приведенной системе водоемов есть неточности, связанные с нашим стремлением сократить число выделяемых типов: в частности, к пересыхающим лужам отнесены и изолированные пересыхающие болота, а тип пойменных болот включает несколько

проб из дренажных канав, которые можно было бы отнести к пойменным лужам, если бы выделялся такой тип. Таким образом, самые редкие типы водоемов мы игнорируем и причисляем к другим, наиболее сходным с ними.

Выделено девять типов субстратов: камни, песок, глина, древесные объекты, макрофиты, опад, детрит, ил, сфагновая славина. Соответственно имеется 117 потенциальных типов биотопов, в наших пробах представлены 66 из них.

Сборы проводили с помощью простейших инструментов – бентосного сачка, драги, либо просто пинцетом с поверхности извлекаемых из воды объектов. Критерием полноты отбираемой пробы считали выход количества найденных видов на плато.

Определение моллюсков вели по Старобогатову (1977), однако из-за сложностей в определении, недостаточного для разделения близких видов количества материала и проводимой в последние годы ревизии группы (Круглов, Старобогатов, 1993) мы не проводили определение внутри следующих таксонов: *Hippentis* spp., *Anisus (Gyraulus)* spp., agg. *Valvata (Cincinna) piscinalis*, *Valvata (Valvata)* spp., *Lymnaea (Stagnicola)* spp. (из последнего выделен только *L. atra*, в тексте эта группа фигурирует как *L. palustris*). Всего мы различали 48 таксонов гастропод.

При анализе полученных данных использовали методы ординации и классификации. Для оценки биотопической приуроченности видов использовали отношение числа встреч вида в данном типе биотопа к числу встреч этого типа, т.е. относительную частоту встречаемости. Сходство полученных таким образом количественных величин оценивали индексом Пианки по формуле:

$$I_{ij} = \left( \sum_k (P_{ik} \cdot P_{jk}) \right) / \sqrt{\sum_k (P_{ik})^2 \sum_k (P_{jk})^2},$$

где  $P_{ik}$  и  $P_{jk}$  – относительная частота встречаемости в  $k$ -м типе биотопа  $i$ -го и  $j$ -го видов. Аналогично обрабатывали данные по встречаемости видов в разных типах водоемов и субстратов. Все матрицы сходства трансформировали методом RANDOM-матриц (Бурковский и др., 1995), чтобы устранить влияние случайных причин на оценки сходства. На основе полученных матриц сходства был проведен кластер-анализ методом среднего присоединения отдельно для видов по типам биотопов, водоемов и субстратов, а также для типов биотопов по видовому составу. По соответствующим дендрограммам было проведено выделение видовых комплексов и групп биотопов.

Как характеристику степени субстратного предпочтения гастропод использовали индекс Симпсона:

$$I_s = 1 / \sum (P_i^2),$$

где  $P_i$  – отношение относительной частоты встречаемости вида на  $i$ -м субстрате к сумме этих частот для всех субстратов.

Для оценки совместного влияния водоема и субстрата на видовые комплексы проведена ординация сообществ методом главных компонент (АГК) на основе их видового состава. В качестве критерия "значимости" компонент использовали отличие объясненной доли дисперсии от распределения типа "разломанного стержня" (Jackson, 1993).

Обработку полученных данных проводили с помощью пакета программ ECOS (разработанного на кафедре гидробиологии МГУ А.И. Азовским) – получение и трансформация матриц сходства, а также пакета статистических программ SYSTAT – кластерный анализ и анализ главных компонент.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Разные типы субстратов и водоемов очень неравномерно охвачены пробами. Из субстратов лучше других изучены камни, макрофиты, опад, детрит и ил, имеющие более 30 проб каждый, а из водоемов – изолированные лужи (постоянные и пересыхающие) и медленные реки.

Распределение массовых видов *Gastropoda* по наиболее характерным типам биотопов (встречаемость, %)

Вид	A1	B5	C1	D1	E6	F5	F6	F7	G5	G6	G7	G8	H5	H6	I5	I7	I8	J5	K5	K7	L5
<i>Acroloxus lacustris</i>	11	47	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	13	0	22
<i>Lymnaea stagnalis</i>	0	42	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	37	0	83	56	53	29	67
<i>L. auricularia</i>	11	63	29	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	67
<i>L. ovata</i>	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	14	22
<i>L. peregra</i>	0	0	0	17	71	17	13	15	67	68	79	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. palustris</i>	0	0	0	0	0	11	20	8	0	0	0	0	89	100	37	50	33	56	0	0	0
<i>L. truncatula</i>	0	5	0	0	43	50	47	54	19	18	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Physa fontinalis</i>	0	68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	33	11	13	0	67
<i>Aplexa hypnorum</i>	0	0	0	0	14	39	47	23	44	64	57	50	33	67	5	0	17	33	0	0	0
<i>Planorbis cornuus</i>	0	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	33	29	44
<i>P. purpura</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	17	11	0	17	33	7	0	11
<i>Ancylus fluviatilis</i>	100	11	100	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Planorbis planorbis</i>	0	21	0	0	0	33	27	23	19	14	14	17	67	67	79	50	83	89	40	29	44
<i>Anisus vortex</i>	0	68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	11	13	17	44	27	0	89
<i>A. contortus</i>	0	53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	67	50	63	38	83	56	13	14	33
<i>A. spirorbis</i>	0	0	0	0	14	33	33	23	19	27	0	0	22	17	5	13	0	33	13	14	0
<i>A. (Gyraulus) spp.</i>	0	42	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	14	44
<i>Chironomphalus</i>	0	0	0	0	29	28	27	23	33	36	29	0	11	17	11	25	0	33	0	0	0
<i>rossmaessleri</i>																					
<i>Armiger crista</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	27	0	33
<i>Segmentina montgazoniana</i>	0	0	0	0	0	11	0	8	4	5	0	0	44	17	11	25	0	44	0	0	0
<i>Hippeutis spp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	17	0	7	14	22
<i>Viviparus contectus</i>	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	17	5	13	0	22	20	43	11
<i>Bithynia tentaculata</i>	67	42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	14	56
<i>B. troscheli</i>	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	13	29	22
<i>Valvata piscinalis</i>	11	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	14	11
<i>V. pulchella</i>	0	0	0	0	0	6	7	8	4	5	7	0	44	33	21	25	33	56	0	0	0
<i>V. (Valvata) spp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	17	0	13	0	22	0	0	22
Число проб	9	19	7	6	7	18	15	13	27	22	14	6	9	6	19	8	6	9	15	7	9
Общее число видов	5	20	2	5	5	8	7	8	8	8	6	3	14	12	16	11	11	18	19	12	20

Примечание. Типы водоемов: А – быстрые реки, В – медленные реки, С – быстрые небольшие реки, D – медленные реки, E – медленные ручьи, F – пересыхающие лужи, G – постоянные лужи, H – пересыхающие болота, I – постоянные болота, J – глубокие болота, K – пруды, L – озера, M – заливы и заводи рек (подробнее см. в тексте). Цифрами обозначены типы субстратов: 1 – камни, 2 – песок, 3 – глина, 4 – древесные объекты, 5 – макрофиты, 6 – опад, 7 – детрит, 8 – ил, 9 – сфагновая сланина.

Количество видов в различных типах биотопов сильно варьирует, достигая 19–21 на макрофитах медленных рек, прудов и озер; 14–16 – на макрофитах болот. Биотопы на детрите, иле и опаде вмещают до 12–13 видов; на камнях, песке и глине – до 7–10 видов. Из типов водоемов резко обеднены фауны изолированных луж (до восьми видов на тип биотопа) и быстрых рек (до пяти видов).

В распределении наиболее массовых видов (таблица) заметны следующие тенденции:

1. Каждый вид населяет большую часть рассматриваемых субстратов и по меньшей мере три–четыре типа водоемов.

2. Виды заметно различаются по ширине экологических ниш: можно выделить относительно стенотопные [*Lymnaea peregra*, *Ancylus fluviatilis*, *Anisus (Gyraulus) spp.*] и эвритопные (*L. stagnalis*, *Planorbis planorbis*) виды.

3. Большинство видов приурочено к определенным спектрам водоемов, что дает возможность их расхождения хотя бы в этом направлении и выделения более или менее обособленных экологических группировок.

Для многих типов биотопов можно выделить вид, лидирующий по встречаемости. Сразу отметим, что во многих случаях эти виды приурочены не к отдельным типам биотопов, а к целым их группам, часто соответствующим некоторым типам водоемов. К видам – лидерам биотопов относятся: *Ancylus fluviatilis* – биотопы камней в реках; *Lymnaea peregra* – постоянные лужи и медленные ручьи; *L. truncatula* – пересыхающие лужи; *L. palustris* – пересыхающие пойменные болота; *L. stagnalis* – макрофиты прудов; *Physa fontinalis* – биотопы крупных медленных рек (кроме камней); *Planorbis planorbis* – постоянные болота; *Anisus vortex* (совместно с *Ph. fontinalis*) – макрофиты озер и крупных медленных рек.

Кроме того, выделяются еще несколько видов, лидирующие в отдельных типах биотопов.

### Q-анализ (выделение видовых комплексов)

Результаты экологической классификации видов представлены дендрограммами их сходств для типов биотопов, типов водоемов и типов субстратов. Кластерный анализ проведен по трансформированным и нетрансформированным матрицам. Однако различия соответствующих дендрограмм касались лишь некоторых деталей, и в данной работе мы приводим и анализируем дендрограммы только по трансформированным индексам Пианки. Дендрограммы построены для 27 наиболее распространенных видов (встреченных в пробах более 10 раз).

К л а с с и ф и к а ц и я п о т и п а м б и о т о п о в. На уровне сходства 0,6 выделяются четыре группировки видов (рис. 1). Самая крупная (19 видов) и наиболее рыхлая на дендрограмме группировка включает виды, лидирующие в крупных медленных реках (*Physa fontinalis*), заливах рек, озерах и прудах (*Lymnaea stagnalis*, *Anisus vortex*, *Viviparus contectus* и др.). Следующая, очень плотная группировка из 10 видов включает наиболее характерные для всех типов болот *L. palustris* и *Planorbis planorbis*. Всего два вида содержится в группе *L. peregra* – *L. truncatula*, из которых первый лидирует в постоянных лужах и медленных ручьях, а второй – в пересыхающих лужах. Наконец, отдельную группировку представляет *Ancylus fluviatilis*, обитающий почти исключительно на камнях рек. В дальнейшем мы будем называть эти группировки по упомянутым здесь наиболее характерным видам.

К л а с с и ф и к а ц и я п о т и п а м в о д о е м о в. На уровне сходства 0,67 выделяются четыре группировки (рис. 2), по видовому составу соответствующие группировкам по типам биотопов, причем заметно более плотные на дендрограмме. Исключение составляет относительно редкий таксон *Valvata (Valvata) spp.*, который в классификации по типам биотопов отнесен к группировке, характерной для крупных водоемов (*L. stagnalis*, *Physa fontinalis* и т.д.), а в данной классификации объединен с

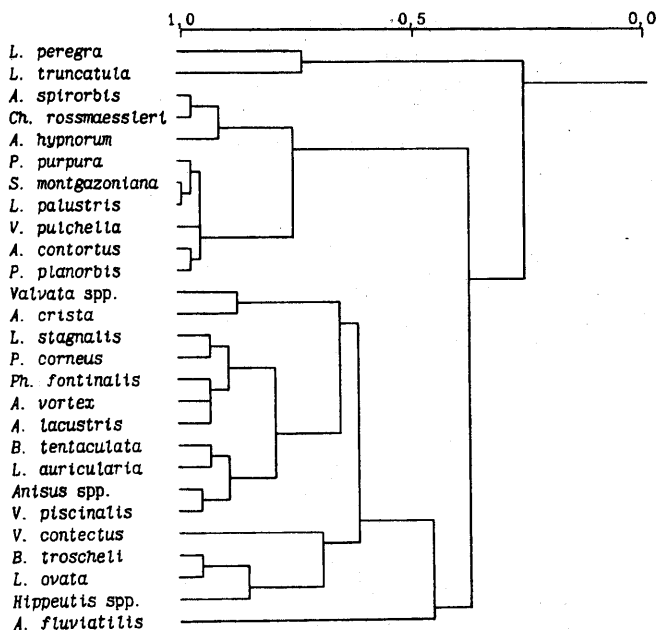


Рис. 1. Классификация видов по типам биотопов (водоем и субстрат)

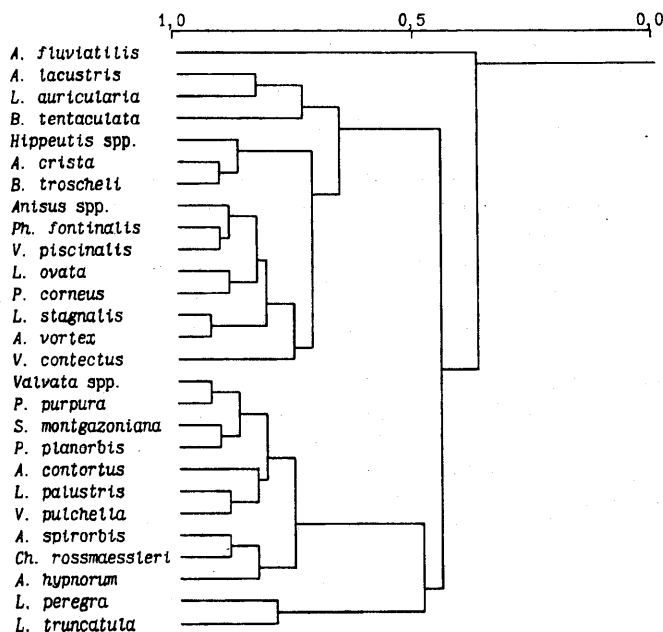


Рис. 2. Классификация видов по типам водоемов

видами болот. Внутренняя структура многовидовых группировок по сравнению с предыдущей дендрограммой несколько изменилась, что, помимо отсутствия влияния субстратов, можно объяснить несколькими причинами: эвритопностью видов по отношению к обследованным нами местообитаниям, недостаточной выборкой проб по некоторым видам и большой чувствительностью результатов кластерного анализа к изменению данных. Вообще состав более мелких видовых группировок, чем четыре

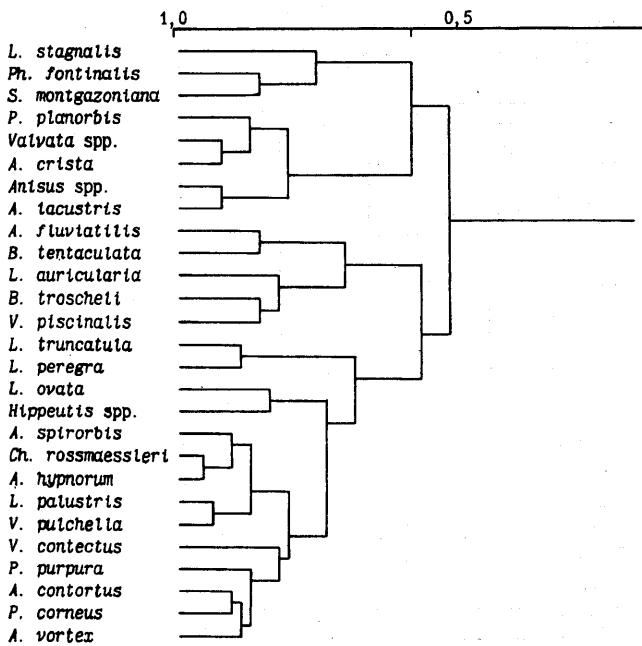


Рис. 3. Классификация видов по типам субстратов

описанных выше, мы не считаем достоверно определенным и в дальнейшем обсуждать не будем.

Классификация по типам субстратов. На уровне сходства 0,60 выделяются четыре группировки (рис. 3), совершенно не похожие по видовому составу на группировки, выделенные для типов биотопов и водоемов. Какая-либо содержательная трактовка их без специальных процедур затруднена.

### **R-анализ (классификация типов биотопов по видовому составу)**

Для классификации из 66 типов биотопов использовано 44, по каждому из которых имелось три пробы или более (рис. 4).

На уровне сходства 0,6 выделяются четыре группы типов биотопов и один обособленный биотоп. Все выделенные группы соответствуют определенным группам водоемов: 1) биотопы постоянных и пересыхающих изолированных луж и медленных ручьев; 2) биотопы разных типов болот; 3) биотопы медленных крупных рек, их заливов, озер и прудов; 4) биотопы быстрых и малых медленных рек на камнях.

В особую группу, как исключение, выделяется малоизученный (три пробы) биотоп, представляющий собой древесные объекты прудов.

Анализ видового состава этих четырех групп, выделенных на дендрограмме главным образом по видам, лидирующим по встречаемости в определенных биотопах, позволяет нам с большой долей уверенности говорить о соответствии групп биотопов вышеописанным видовым группировкам, выделенным кластер-анализом по совместной встречаемости в типах биотопов и водоемов. Так, группа биотопов луж и медленных ручьев соответствует видовой группировке *L. peregra* – *L. truncatula*; биотопы болот соответствуют группировке *L. palustris* – *Pl. planorbis*; группа биотопов прудов, озер и медленных рек является в основном местообитанием группировки *L. stagnalis* – *Ph. fontinalis*, а биотопы быстрых и малых медленных рек на камнях – местообитанием *Ancylus fluviatilis*. Описанное соответствие не является строгим, но может служить основой для дальнейшей разработки классификации пресноводных донных

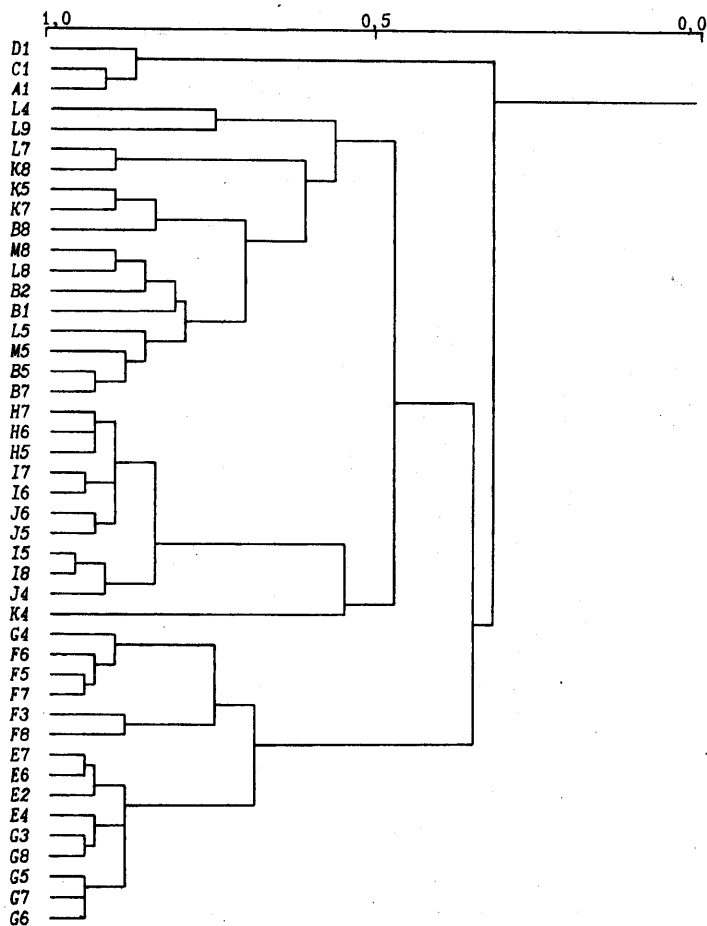


Рис. 4. Классификация типов биотопов по видовому составу. Буквенно-цифровые коды соответствуют типам биотопов (обозначения см. в таблице)

экосистем по совокупности биотических и абиотических характеристик. В данной работе такая задача не ставится, и мы ограничимся этим замечанием.

Заметим, что положение на дендрограмме отдельных биотопов внутри четырех выделенных группировок нельзя рассматривать как строго определенное из-за малого количества проб по многим из них.

#### Анализ видового состава биотопов методом главных компонент (АГК)

По результатам АГК (рис. 5, А, Б), значимую долю объясненной дисперсии имели четыре первые компоненты, объясняющие соответственно 23,6; 18,6; 8,9; 8,5% различий во встречаемости видов. Разложение общей вариабельности видового состава на сравнительно большое число независимых компонент указывает на отсутствие какого-либо единого четкого тренда (тенденции изменения) видового состава, вдоль которого происходит разделение сообществ.

Для анализа влияния типа водоема и субстрата на группировки мы рассмотрели распределение сообществ отдельных типов биотопов в пространстве первых двух



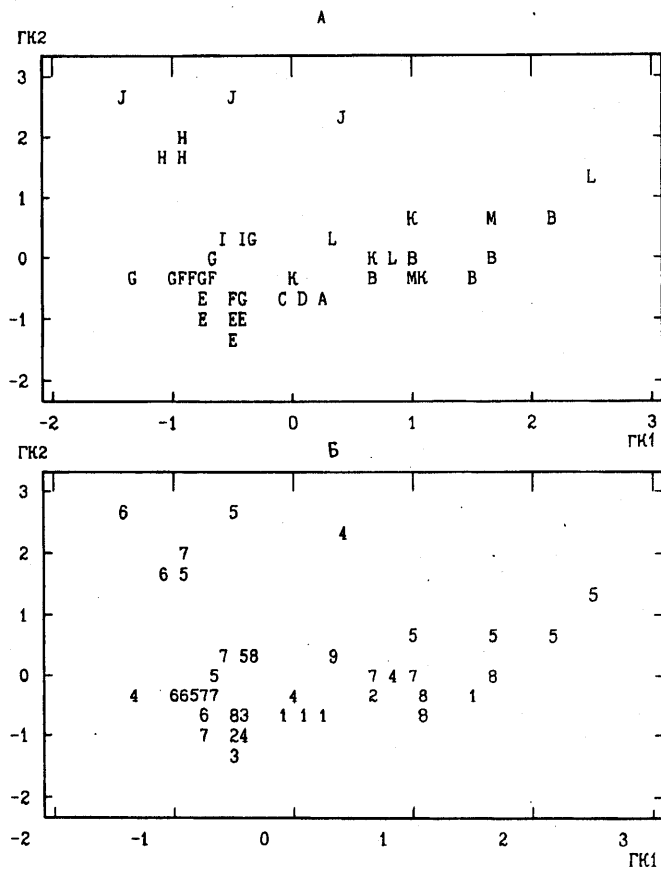


Рис. 5. Распределение типов биотопов в пространстве первых двух главных компонент (ГК): А – биотопы маркированы по типу водоема, Б – биотопы маркированы по типу субстрата. Обозначения см. в таблице

главных компонент, причем биотопы были маркированы по типу водоема или субстрата. Видно, что население сходных типов водоемов довольно четко группируется в пространстве первых двух главных компонент; для типов субстратов этого не происходит (см. рис. 5, А, Б). Таким образом, не выявляется четкой приуроченности вариаций видового состава к характеру субстрата. В то же время биотопы крупных водоемов (озер, прудов, крупных рек) отчетливо тяготеют к правой, а мелких (ручьи, лужи, болота) – к левой частям плоскости компонент; в верхнюю часть плоскости попали биотопы заросших водоемов, а к нижней отнесены проточные и незаросшие местообитания. Поэтому первую главную компоненту (23,6% дисперсии) можно интерпретировать как влияние размера водоемов, а вторую (18,6%) – как степень зарастания водоема. Таким образом, наиболее значимые факторы среды все-таки выделяются, однако более половины вариаций видового состава гастропод связано с влиянием совокупности иных факторов, не поддающихся такой однозначной трактовке. Кроме того, при процедуре вращения осей, позволяющей выделить виды, в наибольшей степени определяющие значения главных компонент, процент дисперсии, объясняемой каждой компонентой, сильно менялся. Это говорит о том, что практически все виды вносят вклад в каждую из компонент; иными словами, лимитирующим для каждого из видов является свой фактор.

## Зависимость субстратной приуроченности от размеров и подвижности моллюсков

Мы предположили, что для разных видов моллюсков субстратные предпочтения должны быть выражены в разной степени в зависимости от подвижности и размера особей. Эти признаки варьируют в широких пределах: в частности, максимальная длина раковины колеблется от 2 мм (*Armiger crista*) до 65 мм (*L. stagnalis*). По нашим данным, скорость передвижения особей *Ph. fontinalis* может достигать 20 см/мин, в то же время некоторые виды (*Anc. fluviatilis*) крайне малоподвижны и их перемещение зафиксировать вообще не удается.

Для проверки этого предположения мы грубо разделили гастропод (30 наиболее распространенных видов) на две группы – более крупных и подвижных (роды *Lymnaea*, *Physa*, *Aplexa*, *Planorbarius*, *Planorbis*, *Viviparus*, *Bithynia*) и более мелких и малоподвижных (роды *Ancylus*, *Acroloxus*, *Anisus*, *Choanomphalus*, *Armiger*, *Segmentina*, *Hippeutis*, *Valvata*). Такое огрубление связано с тем, что наши данные по подвижности гастропод весьма отрывочны, и для данного анализа приходится опираться в основном на их размеры, что не совсем правильно. Для этих групп видов сравнили степень разнообразия используемых видами субстратов, в качестве меры которой был взят индекс Симпсона. Для первой группы среднее значение индекса составило  $4,712 \pm 1,215$ , для второй –  $3,407 \pm 0,863$ . Средние значения достоверно различаются на 99%-ном уровне значимости (критерий Стьюдента = 3,437, при 28 степенях свободы). Таким образом, крупные и подвижные виды действительно менее разборчивы к типам субстратов, чем мелкие и малоподвижные.

### Зависимость субстратной приуроченности от типа водоема

Можно заметить, что виды малых водоемов по степени субстратной приуроченности сильно отличаются от видов крупных водоемов. С целью проверки этого наблюдения, аналогично предыдущему, мы сравнили средние значения выравненности по субстратам (индексы Симпсона) в видовых группировках, выделенных кластер-анализом.

Получены следующие данные:

группа *L. peregra* – *L. truncatula* –  $6,929 \pm 0,932$

группа *L. palustris* – *Pl. planorbis* –  $4,423 \pm 0,942$

группа *L. stagnalis* – *L. auricularia* –  $3,872 \pm 0,761$

*Anc. fluviatilis* – 1,042.

Мы видим, что виды первой группировки, приуроченной к лужам и ручьям, имеют наименее выраженные субстратные предпочтения. Виды группировки болот относятся к субстратам намного более избирательно, еще выше избирательность в группировке, связанной с разнообразными крупными водоемами. Эти данные тесно коррелируют с нашими представлениями о высокой степени мозаичности в распределении субстратов в малых водоемах и намного более гомогенном их распределении в крупных. Очень высокая степень субстратной приуроченности у *Anc. fluviatilis* имеет, видимо, свою природу – бедность субстратами его характерных местообитаний и исключительно малая подвижность особей (см. выше).

### ОБСУЖДЕНИЕ

На уровне крупных видовых группировок классификация по типам биотопов совпадает с классификацией по типам водоемов, но не субстратов, из чего можно предположить, что тип водоема в гораздо большей степени определяет видовой состав биотопа, чем тип субстрата. Это предположение подтверждают результаты АГК:

биотопы одного или нескольких сходных типов водоемов имеют гораздо более схожие фауны гастропод, чем биотопы разных типов водоемов на одном субстрате (см. рис. 5). Об этом же свидетельствует и классификация типов биотопов по видовому составу: они образуют группировки по сходным типам водоемов, и лишь в отдельных случаях удается проследить влияние субстратов.

Преимущественная зависимость видового состава биотопа от типа водоема, но не субстрата хорошо объясняется с точки зрения известных представлений (Березкина, Старобогатов, 1988) о факторах, непосредственно определяющих распределение гастропод. Среди этих факторов гидрологические показатели местообитания в основном и являются критериями, по которым мы выделяем типы водоемов. Гидрохимические факторы, хотя прямо не учитывались нами, но должны коррелировать с типом водоема. Напротив, влияние субстратов, опосредованное, как обычно считается, пищевыми предпочтениями животных, представляется весьма сомнительным: пищевые предпочтения у большинства видов выражены весьма слабо (Березкина, Старобогатов, 1988), и они с равным успехом могут обитать на всех типах субстратов, подходящих по факторам, перечисленным выше. И даже при наличии явных пищевых предпочтений следует учесть, что во многих случаях не сам субстрат является пищей гастропод, а имеющиеся на нем обрастатели, которые, видимо, индифферентно относятся ко многим типам плотных субстратов (таких, как камни, макрофиты, древесина, листовая опад), избегая только рыхлых и нестабильных субстратов (ил, песок и детрит). Помимо пищи, с типом субстрата косвенно связаны лишь немногие факторы обитания гастропод: например, доступность атмосферного кислорода, важная для гастропод с воздушным дыханием, определяется выходом данного субстрата к поверхности воды. Этот выход характерен для приподнимающихся над дном субстратов, особенно макрофитов, и практически исключен для многих чисто донных субстратов. Впрочем, часто улитки обходят это ограничение, периодически всплывая к поверхности.

Нужно иметь в виду, что, рассматривая соотношение влияния на распределение гастропод типов субстрата и водоема, мы противопоставляем один оцениваемый нами фактор (тип субстрата) совокупности нескольких факторов, влияние каждого из которых может рассматриваться в отдельности и само по себе определять расхождение видов по группам. Выше мы перечислили эти факторы: размер водоема, степень проточности и скорость течения, изолированность, возможность пересыхания, степень зарастания макрофитами. Изучение влияния их на отдельные экологические группировки гастропод – одна из задач, требующих специального изучения.

В некоторой части местообитаний разделение биотопов по типам субстратов проведено весьма условно, так как практически в одной точке может быть встречено несколько типов субстратов. Это в наибольшей мере относится к малым водоемам, где, например, в одной луже на небольшом пространстве можно встретить до пяти различных субстратов. Показанная выше зависимость степени субстратных предпочтений видов от типа водоема должна быть связана, в первую очередь, именно с большей мозаичностью распределения субстратов малых водоемов по сравнению с крупными.

Как было показано, степень субстратной приуроченности выше у небольших и малоподвижных и ниже у крупных либо быстро передвигающихся видов. Видимо, жизненное пространство, используемое особями тех или иных видов, различно и в зависимости от своих размеров и мозаичности распределения субстратов может включать как один, так и все субстраты данного местообитания. К тому же субстратная избирательность может быть не связана прямо с пищевыми предпочтениями, так как нахождение моллюска на определенном субстрате еще не говорит о питании на нем, а различные субстраты могут содержать сходный набор пищевых объектов.

Сам факт зависимости степени субстратной приуроченности гастропод от размера зоны индивидуальной активности особей, несомненно, требует дальнейшей проверки –

экспериментов по непосредственному определению степени подвижности особей отдельных видов и самой зоны индивидуальной активности. Размер особи может употребляться лишь как приблизительный критерий.

Обобщая две полученных закономерности, мы приходим к следующей формуле: степень субстратной приуроченности вида тем больше, чем менее выражена пространственная мозаичность субстратов местообитания и чем меньше подвижность особей вида, т.е. степень пространственной приуроченности определяется отношением между характерной площадью, занимаемой отдельным типом субстрата, и зоной индивидуальной активности улиток.

Важно заметить, что на каждом уровне рассмотрения выявляется свой набор ведущих факторов среды (Crowl, Schnell, 1990). В данной работе мы имеем дело с объединенными данными на уровне типов биотопов, и выделяемые нами группировки определяются исключительно биотопической приуроченностью видов. На уровне отдельных проб на сосуществование видов могут влиять другие факторы, в том числе межвидовая конкуренция, которая способна приводить к расхождению видов по водоемам в пределах одного типа биотопа (Azovsky, неопубликованные данные). В этом случае состав видовых группировок может быть иным. Однако изучение влияния конкуренции – проблема, выходящая за рамки этой работы.

В заключение заметим, что экологическая классификация на основе рассмотренных выше факторов представляется нам весьма перспективным подходом как в экологии изучаемой группы, так и при решении более общих задач, к которым мы относим изучение разнообразия сообществ и местообитаний и построение их системы.

Мы весьма признательны А.И. Азовскому за помощь в ходе статистической обработки данных и написания статьи, а также И.А. Жиркову за ряд ценных поправок по таксономии.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант N93-04-6957).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березкина Г.В., Старобогатов Я.И., 1988. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 174, С. 1–308.
- Бурковский И.В., Азовский А.И., Столяров А.П., Обридо С.В., 1995. Структура макробентоса беломорской литорали при выраженном градиенте факторов среды // Ж. общ. биол. Т. 56, N 1. С. 59–70.
- Владимиров М.З., 1982. Влияние сброса подогретых вод Молдавской ГРЭС на состав, биотопическое распределение и развитие моллюсков в Кучурганском лимане-охладителе // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Сб. 7. Л.: Наука. С. 240–241.
- Жадин В.И., 1933. Пресноводные моллюски СССР. Л.: ОГИЗ, Ленснабтехиздат. С. 1–232. – 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. № 46. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 1–374.
- Иззатуллаев З.И., 1982. Экологические группировки пресноводных моллюсков Средней Азии // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Сб. 7. Л.: Наука. С. 132–135.
- Наумова Л.А., Стравинская А.М., Изумнова Л.В. 1982. Видовой состав и особенности биотопического распределения пресноводных моллюсков Припятского Полесья // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Сб. 7. Л.: Наука. С. 105–106.
- Старобогатов Я.И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука. С. 1–371. – 1977. Класс Брюхоногие моллюски Gastropoda // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат. С. 152–174.
- Bendell B.E., McNicol D.K., 1993. Gastropods from small northeastern Ontario lakes: their value as indicators of acidification // Canadian Field-Naturalist. V. 107. N. 3. P. 267–272.
- Boycott A.E., 1936. The habitats of fresh-water Mollusca in Britain // J. Animal Ecol. V. 5. P. 116–186.
- Crowl T.A., Schnell G.D., 1990. Factors determining population density and size distribution of a fresh-water snail in streams: effects of spatial scale // Oikos. V. 59. N 3. P. 359–367.
- Dillon R.T., Benfield E.F., 1982. Distribution of pulmonate snails in the New River of Virginia and North Carolina, USA: interaction between alkalinity and stream drainage area // Freshwater Biol. V. 12. P. 179–186.

- Dussart G.B.J.*, 1976. The ecology of fresh-water molluscs in northwest England in relation to water chemistry // *J. of Molluscan Studies*. V. 42. P. 181–198.
- Harman W.N.*, 1972. Benthic substrates: their effects on fresh-water mollusca // *Ecology*. V. 53. N. 2. P. 271–277.
- Harman W.N., Berg C.O.*, 1971. The fresh-water snails of central New York with illustrated keys to the genera and species // *Search: Cornell Univ. Agric. Exper. Station, Entomol., Ithaca*. V. 1. N. 4. P. 1–67.
- Jackson D.A.*, 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches // *Ecology*. V. 74. N. 8. P. 2204–2214.
- Klimowicz H.*, 1959. Tentative classification of small water on the basis of the differentiation of the molluscan fauna // *Polskie archiwum hydrobiologii*. V. 6. N. 19. P. 85–103. – 1961. The molluscs of impermanent water bodies in the environs of Warsaw // *Polskie archiwum hydrobiologii*. V. 10. N. 23. P. 271–285.
- Kruglov N.D., Starobogatov Y.I.*, 1993. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformis) of Palaearctic and adjacent river drainage areas // *Ruthenica*. V. 3. N. 1. P. 65–92; V. 3. N. 2. P. 161–180.
- Masan T.T.*, 1950. Ecology of fresh-water mollusca in the English Lake District // *J. Animal Ecol.* V. 19. P. 124–145.
- Okland J.*, 1984. Factors regulating the distribution of fresh-water snails (Gastropoda) in Norway // *Haliotis*. V. 10. N. 2. P. 108. – 1992. Effects of acidic water on fresh-water snails: results from a study of 1000 lakes throughout Norway // *Environmental Pollution*. V. 78. N. 1–3. P. 127–130.
- Reavell P.E.*, 1980. A study of the diets of some British fresh-water gastropods // *J. Conchology*. V. 30. P. 253–271.
- Russel-Hunter W.D.*, 1978. Ecology of fresh-water pulmonates/ V. Fretter, J. Peake, eds. // *Pulmonates*. V. 2A. Systematics, evolution and ecology. N.-Y.: Acad. press. P. 335–384.
- Williams N.V.*, 1970. Studies of aquatic pulmonate snails in central Africa. 1. Distribution in relation to water chemistry // *Malacologia*. V. 10. P. 153–164.

МГУ

Поступила в редакцию  
22 декабря 1994 г.

M.V. CHERTOPRUD, A.A. UDALOV

**ECOLOGICAL GROUPS OF FRESHWATER GASTROPODS  
IN THE CENTRAL PART OF EUROPEAN RUSSIA.  
THE INFLUENCE OF THE TYPE OF WATER BODY AND SUBSTRATE**

*Moscow State University, Russia*

S u m m a r y

Basing on 370 samples from the central part of European Russia, the freshwater gastropods are classified with the respect to their occurrence in different biotopes. Ecological groups of species are distinguished. The influence of the water body type and substrate on the species composition of these groups is considered. The significant correlation between the species composition and the water body type is shown. The influence of the substrate type is much lesser. The correlation between the mobility of gastropods and the substrate preferences of the species is discussed as well as the influence of the mosaicism of substrates.