

## Структура и динамика сообществ моллюсков малых старичных водоемов и определяющие их факторы (долина р. Хопер, Пензенская обл.)

И. В. БАШИНСКИЙ<sup>1</sup>, Т. Г. СТОЙКО<sup>2</sup>, В. А. СЕНКЕВИЧ<sup>2</sup>, А. О. СВИНИН<sup>3</sup>, Е. А. КАЦМАН<sup>1</sup>, В. В. ОСИПОВ<sup>4, 5</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
119037, Москва, Ленинский, просп., 33  
E-mail: ivbash@mail.ru

<sup>2</sup>Пензенский государственный университет  
440026, Пенза, ул. Красная, 40

<sup>3</sup>Марийский государственный университет  
424000, Йошкар-Ола, ул. Осипенко, 60

<sup>4</sup>Заповедник «Приволжская лесостепь»  
440031, Пенза, ул. Окружная, 12А

<sup>5</sup>Саратовский филиал ВНИРО  
410002, Саратов, ул. Чернышевского, 152

Статья поступила 28.09.2019

После доработки 28.01.2020

Принята к печати 06.02.2020

### АННОТАЦИЯ

В работе проанализированы структура и динамика сообществ моллюсков, а также факторы среды, влияющие на них, в условиях малых старичных водоемов лесостепной зоны (на примере долины р. Хопер, Пензенская обл.). В исследованных водоемах обнаружено 19 видов моллюсков. Водоемы отличались относительно низкими показателями альфа-разнообразия (число видов  $4 \pm 2$ ) при относительно высоких значениях бета-разнообразия (индекс Жаккара  $0,26 \pm 0,18$ ), что характерно для пойменных экосистем. В старичных водоемах преобладали сообщества с доминированием *Planorbis planorbis* (40 %), *Lymnaea stagnalis* (15 %), *Anisus spirorbis* (14 %), *Lymnaea saridalensis* (9 %), *Anisus vortex* (8 %). Результаты нашего анализа показали, что в наибольшей степени на структуру малакоценозов оказывала влияние группа факторов, определявшая тип водоема (стабильность, освещенность, температура воды, содержание кислорода). Сезонная динамика сообществ моллюсков определялась количеством примыкающих стариц, температурой воды, содержанием растворенного кислорода. Количество примыкавших стариц в наибольшей степени определяло видовое разнообразие, а также общую численность и биомассу – изоляция была более благоприятна для сообществ моллюсков. Факторами, влиявшими на наибольшее количество видов моллюсков, являлись освещенность и наличие рыбы (по семь видов). К другим значимым факторам относились стабильность водоема (пять видов), количество примыкающих стариц и прозрачность воды (по четыре вида). Водная растительность положительно коррелировала лишь с одним видом моллюсков

*Anisus vortex*. Наши данные позволяют утверждать, что присутствие рыбы влияло на обилие *Lymnaea saridalensis*. Сами моллюски, по-видимому, оказывали положительное влияние на численность пиявок в водоемах. Самыми чувствительными к изученным факторам видами моллюсков оказались *Lymnaea stagnalis*, *Lymnaea saridalensis*, *Aplexa turrita*, *Anisus spirorbis* и *Anisus leucostoma*, наиболее толерантными – *Bathyomphalus crassus*, *Anisus vortex*, *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus*.

**Ключевые слова:** моллюски, факторы среды, старицы, лесостепь.

Малые водоемы часто недооцениваются исследователями, хотя в последние годы появилось множество работ, показывающих значение именно небольших водных объектов для пресноводного биоразнообразия [Davies et al., 2008; Lemmens et al., 2013; Hill et al., 2017]. Малые водоемы подвержены значительным флуктуациям абиотических показателей из-за небольших глубин и площадей [Coops et al., 2003], что приводит к особым условиям для обитающих в них организмов. В пойменных местообитаниях ключевым фактором является гидрологический режим – “речной пульс” [Junk et al., 1989], однако в настоящее время по всей Европе наблюдается нарушение гидрологического режима, которое приводит к прекращению водообмена старичных водоемов с основной рекой и между собой [Paillex et al., 2013]. Особенно важную роль подобные нарушения играют в лесостепи, где имеется большой антропогенный пресс на фоне нехватки стоячих и слабопроточных водоемов [Измайлова, Дракцова, 2016].

Пресноводные моллюски, как известно, – один из важнейших компонентов водных экосистем. Они выполняют множество различных функций в водной среде: фильтруют воду, улучшают кислородный режим, служат постоянным компонентом в пищевых цепях многих животных [Монаков, 1998; Протасов, 2006], способны снижать уровень эвтрофирования в мелководных водоемах за счет влияния на фитопланктон и эпифитон [Yang et al., 2020]. Моллюски служат показателем состояния водоемов и используются в качестве биоиндикаторов изменений в экосистемах (см. напр., [Foeckler et al., 2006]).

Существует огромный пласт знаний, касающийся экологии пресноводных моллюсков [Hubendick, 1958; Dillon, 2000]. В различных работах в качестве ключевых обсуждались разные факторы среды – характеристика субстрата [Чертопруд, Удалов, 1996; Спуга, 2018], температура окружающей сре-

ды [Березкина, Старобогатов, 1988; Dillon, 2000], растительность [Brönmark, 1988; Wolters et al., 2019], различные гидрохимические факторы, в том числе жесткость воды и содержание кальция [Carlsson, 2001; Heino, Muotka, 2006], уровень трофности [Lassen, 1975; Lorencová, Horsák, 2019]. При этом разные исследователи могут получать различные результаты, например, приведенные выше ссылки на работы о влиянии субстрата и уровня трофности содержат разные выводы о роли данных факторов. Для ряда факторов влияние не однозначно и зависит от других условий, – например, растительность влияет на моллюсков при наличии хищников [Brönmark, 1988]. Схожее контекстное проявление отмечено и для хищничества (наличия пиявок) [Brönmark, Malmqvist, 1986], и конкурентных взаимоотношений за питание с головастиками амфибий [Brönmark et al., 1991]. Кроме того, в большинстве работ анализировались факторы, влияющие на распределение моллюсков в широком географическом масштабе. В то же время известно, что различия на локальном уровне могут определяться совсем иными факторами [Lodge et al., 1987].

Таким образом, несмотря на множество исследований до сих пор нет полного понимания роли различных факторов в их распределении. Даже в недавних работах в качестве ключевых абиотических факторов приводятся совершенно разные показатели, которые не дают ясности в закономерности распределения моллюсков [Zealand, Jeffries, 2009; Hoyerman et al., 2011; Spyra, 2018; Lorencová, Horsák, 2019]. Кроме того, на территории России и сопредельных стран имеется недостаточно исследований по экологии моллюсков. Как правило, они рассматриваются попутно в рамках широких бентосных исследований, или анализ факторов проводится на крупном региональном уровне (см., напр., [Чертопруд, Удалов, 1996; Уваева, Гураль, 2008; Нехаев, 2011; Михайлов, 2014]).

Старицы верховьев р. Хопер служат хорошей моделью для исследования, так как долгое время изолированы от главной реки и подвержены различным формам антропогенного воздействия. Это привело к появлению на небольшой территории большого разнообразия условий [Bashinskiy et al., 2019]. В данной работе показано, что моллюски являлись одной из наиболее массовых групп организмов (14 % всего разнообразия макробеспозвоночных). Однако подробных исследований распределения моллюсков в обсуждаемых старицах и влияния факторов среды на малакоценозы не проводилось.

Наше исследование ставит целью изучить влияние факторов среды на сообщества моллюсков в пределах пойменного комплекса малых водоемов, которые отличаются динамичными гетерогенными условиями. Для достижения цели проанализированы видовой состав, обилие и биомасса сообществ моллюсков, их динамика, а также ряд абиотических и биотических факторов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Водных моллюсков изучали в охранной зоне заповедника “Приволжская лесостепь” (участок Островцовская лесостепь, 52°48'58,4" с. ш., 44°27'40,4" в. д.), в восьми старицах р. Хопер с апреля по сентябрь в 2016–2017 гг. (рис. 1). Всего в старичной системе имелось около 35 водоемов, которые составляли две группы. “Открытая” часть (старицы I, II, III, VIII) расположена на окраине лесного массива, частично окружена сельскохозяйственными угодьями, сток талых вод перегорожен антропогенным валом, водоемы в основном пересыхающие и временные. Вторая, “лесная”, часть (IV, V, VI, VII) окружена лесом, почти все водоемы постоянные, влияние человека на водный режим и прилегающие берега выражено неявно. Две части старичной системы достоверно различались по освещенности, температурному режиму и колебаниям уровня воды [Bashinskiy et al., 2019].

В связи с тем что площадь водоемов небольшая, для исследования фауны мол-

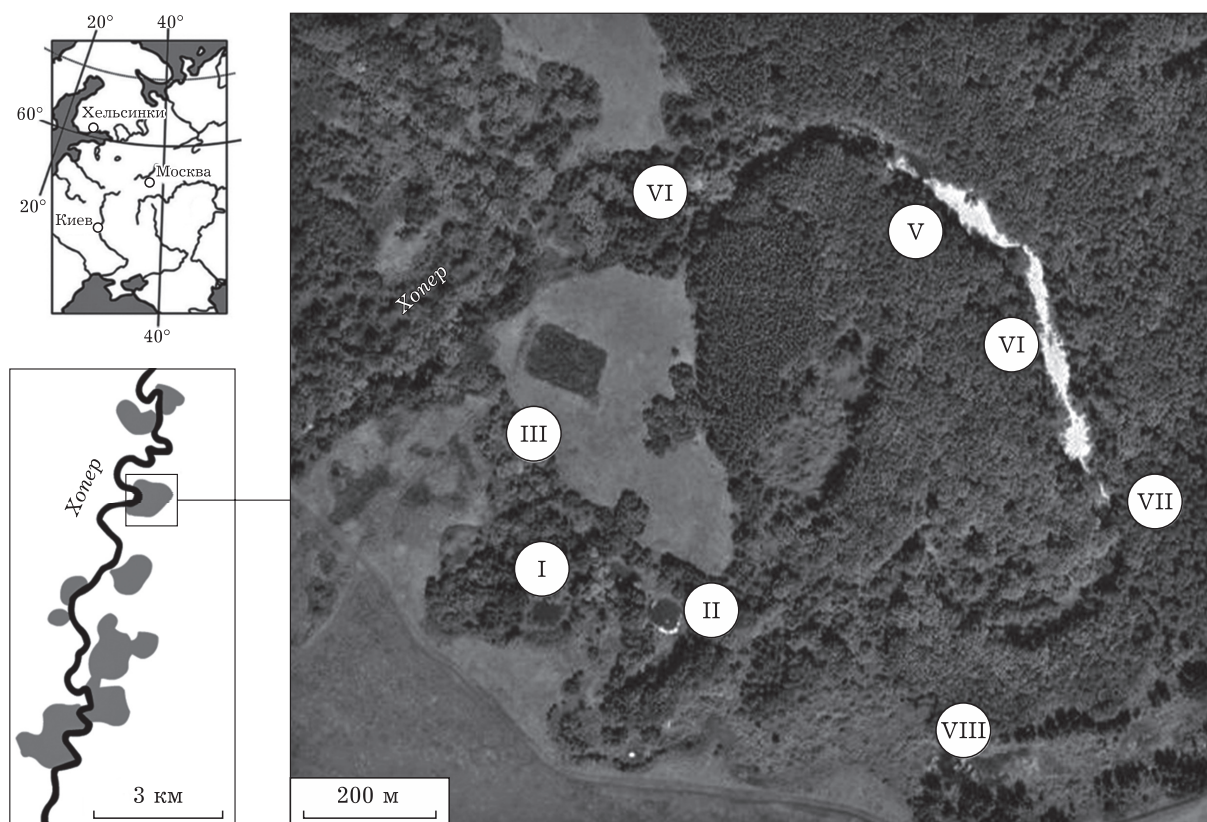


Рис. 1. Район исследований.

Обозн. I–VIII см. в тексте

люсков на каждой старице выбирали по одной станции. Ежемесячно с апреля по сентябрь 2016–2017 гг. брали по одной пробе. В итоге собрали 78 проб. Моллюсков собирали согласно стандартной методике [Жадин, 1952; Руководство..., 1992] в мелководной зоне среди зарослей и в местах, свободных от растений, с глубины 25–60 см, с использованием скребка (длина ножа 16 см) с площади 0,48 м<sup>2</sup> и ручным способом. Материал фиксировали 95 % спиртом, который через неделю заменяли на 70 % [Старобогатов и др., 2004].

Для отдельных групп моллюсков, разделенных по таксономическому признаку (отрядов, семейств, родов), проводили стандартные линейные промеры раковины, необходимые для таксономического определения [Старобогатов и др., 2004; Круглов, 2005; Кияшко и др., 2016] – высоту раковины, высоту завитка, высоту устья и высоту последнего оборота; ширину раковины, ширину устья, ширину последнего оборота, рассчитывали основной индекс (отношение высоты к ширине), а также индекс отношения высот завитка и устья [Круглов, 2005]. Линейные промеры проводили для организмов более 10 мм с использованием штангенциркуля с точностью 0,1 мм, а для организмов менее 10 мм – при помощи бинокулярного микроскопа МБС-9. Для уточнения таксономического ранга у ряда брюхоногих моллюсков семейства Lymnaeidae проводили анатомические вскрытия согласно общепринятым методикам [Старобогатов и др., 2004; Круглов, 2005].

Для анализа степени развития пресноводных моллюсков, кроме видового богатства, численности ( $N$ , экз./м<sup>2</sup>) и биомассы ( $B$ , г/м<sup>2</sup>), учитывали следующие показатели:

– индекс частоты встречаемости [Шитиков и др., 2003], рассчитанный по формуле:  $P_i = m_i/M$ , где  $m_i$  – число проб, в которых был найден  $i$ -вид;  $M$  – общее число проб. К широко распространенным (руководящим) относили виды, встречаемость которых составляла  $\geq 50$  %. Виды, встречаемость которых не превышает 10 %, считали редкими [Методика..., 1975];

– индекс Палия – Ковнацки ( $d_{iN}$  для численности и  $d_{iB}$  для биомассы) [Палий, 1961; Kownacki, 1971] для оценки комплексов доминирующих видов рассчитывали по формулам:  $d_{iN} = 100 \cdot P_i \cdot N_i / N_S$  и  $d_{iB} = 100 \cdot P_i \cdot N_i / B_S$ ,

где  $P_i$  – встречаемость;  $N_i$  – число особей  $i$ -го вида;  $N_S$  – общее число особей;  $B_i$  – биомасса особей  $i$ -го вида;  $B_S$  – общая биомасса особей.

В качестве мер сходства использованы индексы Жаккара и Морисита.

Нами изучались следующие факторы среды: размеры водоемов (измеряли с помощью Garmin GPSmap 60Cx), глубина, прозрачность (диск Секки), температура воды и pH (Hanna Instruments Portable pH/ORP/EC/Temp “Water Test” Meter HI-98204), содержание растворенного в воде кислорода (Hanna Instruments Dissolved Oxygen Meter HI-9142), освещенность (люксметр Testo 540). Описывали тип стабильности водоема (временный, пересыхающий, постоянный). Каждый месяц отмечали, с каким количеством водоемов соединена каждая старица. Уровни содержания соединений биогенных элементов (нитраты, нитриты, аммонийный азот, фосфаты) в воде определяли с помощью фотоколориметра “Экотест-2020” дважды в год в начале и конце лета.

Для характеристики растительности оценивали зарастаемость водоемов (проективное покрытие в процентах) водными и околоводными растениями.

Для оценки роли хищничества проведены исследования двух групп водных организмов – пиявок и рыб. Пиявки собирали гидробиологическим скребком попутно со сбором моллюсков. В исследовании оценивали суммарную численность пяти видов – *Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758), *Glossiphonia complanata* (Linnaeus, 1758), *G. heteroclita* (Linnaeus, 1758), *Haemopsis sanguisuga* (Linnaeus, 1758), *Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758).

Для ихтиологических исследований использовали ловушки-верши с ячеей 5 мм, длиной 70 см, с диаметром входного отверстия 120 мм и с ячеей 2 мм, длиной 350 мм, диаметром входного отверстия 60 мм.

Описание изученных факторов среды приведено в табл. 1.

Для корреляционного анализа использовали ранговый коэффициент Спирмена ( $R_S$ ). Для установления статистически значимых различий применялся критерий Манна–Уитни, так как он подходит для небольших выборок. Все расчеты производили при помощи пакетов программ MS Excel, STATISTICA 7, Past 3.

Т а б л и ц а 1  
Характеристика рассмотренных стариц

Показатель	Открытые старицы				
	Номер	I	II	III	VIII
Стабильность		Пересыхающие	Постоянные	Постоянные	Постоянные
Площадь, тыс. м <sup>2</sup>		1,2 ± 1,0 <sup>(6)</sup>	1,3 ± 0,8 <sup>(6)</sup>	1,8 ± 2,3 <sup>(3)</sup>	14,2 ± 9,6 <sup>(3)</sup>
Примыкающие водоемы, шт		0–2	0–2	0–1	0–1
T, °C		19,0 ± 7,3 <sup>(12)</sup>	18,9 ± 7,2 <sup>(12)</sup>	14,7 ± 8,3 <sup>(4)</sup>	13,8 ± 4,7 <sup>(6)</sup>
O <sub>2</sub> , мг/л		5,2 ± 2,0 <sup>(7)</sup>	6,1 ± 2,5 <sup>(7)</sup>	2,7 ± 2,5 <sup>(3)</sup>	3,4 <sup>(1)</sup>
pH		6,9 ± 0,3 <sup>(5)</sup>	7,2 ± 0,7 <sup>(5)</sup>	7,2 ± 0,5 <sup>(3)</sup>	Нет данных
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг/л		6,4 ± 7,4 <sup>(4)</sup>	13,7 ± 13,2 <sup>(4)</sup>	0	44,6 ± 3,4 <sup>(2)</sup>
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , мг/л		2,8 ± 0,7 <sup>(4)</sup>	1,5 ± 1,4 <sup>(4)</sup>	0	2,3 ± (1)
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг/л		4 ± 3,1 <sup>(4)</sup>	4,5 ± 1,5 <sup>(4)</sup>	0	6,9 ± 0 <sup>(2)</sup>
PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> , мг/л		6,9 ± 6,7 <sup>(4)</sup>	8,2 ± 7,3 <sup>(4)</sup>	0	3,3 ± 0,3 <sup>(2)</sup>
Прозрачность, м		0,5 ± 0,1 <sup>(12)</sup>	0,4 ± 0,2 <sup>(12)</sup>	0,3 ± 0,1 <sup>(12)</sup>	0,4 ± 0,1 <sup>(6)</sup>
Освещенность, тыс. люкс		20,6	6,4	6,9	18,6
Зарастаемость, %		75	60	20	90
Пиявки, экз./м <sup>2</sup>		16,2 ± 17,0 <sup>(12)</sup>	0,5 ± 1,3 <sup>(12)</sup>	0 <sup>(12)</sup>	0 <sup>(12)</sup>
Рыбы		Нет	Нет	Нет	Есть
Лесные старицы					
Номер	IV	V	VI	VII	
Стабильность	Пересыхающие	Постоянные	Постоянные	Постоянные	
Площадь, тыс. м <sup>2</sup>	0,6 ± 0,2 <sup>(4)</sup>	1,0 ± 0,5 <sup>(6)</sup>	1,9 ± 1,4 <sup>(6)</sup>	0,5 ± 0,3 <sup>(6)</sup>	
Примыкающие водоемы, шт	0	1–2	0–2	0–1	
T, °C	15,0 ± 6,2 <sup>(9)</sup>	17,9 ± 6,4 <sup>(12)</sup>	17,5 ± 5,9 <sup>(12)</sup>	14,2 ± 5,9 <sup>(12)</sup>	
O <sub>2</sub> , мг/л	3,1 ± 2,3 <sup>(6)</sup>	5,6 ± 1,7 <sup>(7)</sup>	5,1 ± 2,4 <sup>(7)</sup>	3,3 ± 2,1 <sup>(7)</sup>	
pH	6,9 ± 0,3 <sup>(5)</sup>	7,4 ± 0,2 <sup>(5)</sup>	7,1 ± 0,3 <sup>(5)</sup>	6,8 ± 0,1 <sup>(5)</sup>	
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг/л	5,8 ± 6,6 <sup>(3)</sup>	7,7 ± 7,2 <sup>(4)</sup>	11,7 ± 11,2 <sup>(4)</sup>	8,0 ± 6,9 <sup>(4)</sup>	
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , мг/л	3,3 ± 0,7 <sup>(3)</sup>	3,0 ± 2,1 <sup>(4)</sup>	2,3 ± 1,7 <sup>(4)</sup>	2,4 ± 2,2 <sup>(4)</sup>	
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг/л	3,4 ± 0,9 <sup>(3)</sup>	2,4 ± 1,9 <sup>(4)</sup>	3,4 ± 2,9 <sup>(4)</sup>	2,3 ± 3,0 <sup>(4)</sup>	
PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> , мг/л	6,1 ± 4,5 <sup>(3)</sup>	5,2 ± 3,9 <sup>(4)</sup>	4,8 ± 2,0 <sup>(4)</sup>	6,4 ± 4,8 <sup>(4)</sup>	
Прозрачность, м	0,3 ± 0,1 <sup>(9)</sup>	0,4 ± 0,1 <sup>(12)</sup>	0,4 ± 0,2 <sup>(11)</sup>	0,3 ± 0,1 <sup>(12)</sup>	
Освещенность, тыс. люкс	3,1	5,6	9,7	5,2	
Зарастаемость, %	60	66	80	95	
Пиявки, экз./м <sup>2</sup>	0 <sup>(12)</sup>	0,2 ± 0,6 <sup>(12)</sup>	0,7 ± 1,6 <sup>(12)</sup>	0 <sup>(12)</sup>	
Рыбы	Нет	Есть	Есть	Нет	

\* Приведены средние значения ± стандартное отклонение. В верхнем индексе – число проб.

**РЕЗУЛЬТАТЫ**

За время исследования в старицах обнаружено 19 видов моллюсков. Из них два вида мелких двустворчатых – *Musculium creplini* (Dunker, 1845) (сокращенное обозначение – *Mc*) и *Amesoda* sp. (*Am*) (раковина разрушена), остальные относились к классу *Gastropoda*. Из брюхоногих моллюсков немногочисленны три вида переднежаберных улиток из семейства *Bithyniidae* – *Opisthorchophorus troschelii* (Paasch, 1842) (*Ot*), *Codiella leachii* (Sheppard, 1823) (*Cl*) и *Valvatidae* – *Cincinna macrostoma* Morch, 1864 (*Cm*); остальные – легочные. В составе легочных моллюсков представлены виды из шести семейств: *Acroloxidae* – *Acroluxus lacustris* (Linnaeus, 1758) (*Acl*); *Physiidae* – *Aplexa turrita* (O. F. Müller, 1774) (*At*); *Lymnaeidae* – *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) (*Lst*), *L. corvus* (Gmelin, 1791) (*Lc*), *L. palustris* (O. F. Müller, 1774) (*Lp*), *L. saridalensis* Mozley, 1934 (*Ls*), *L. peregra* (O. F. Müller, 1774) (*Lp*); *Helisomatidae* – *Pla-*

*norbarius corneus* (Linnaeus, 1758) (*Pc*); *Planorbidae* – *Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758) (*Pp*), *Bathymphalus crassus* (Da Costa, 1778) (*Bc*), *Anisus spirorbis* (Linnaeus, 1758) (*As*), *A. vortex* (Linnaeus, 1758) (*Av*), *A. leucostoma* (Millet, 1813) (*Al*) и *Segmentidae* – *Segmentina nitida* (O. F. Müller, 1774) (*Sn*). К широко распространенным видам относятся *P. planorbis* (82 %) и *L. stagnalis* (60 %). Семь видов встречены реже – *P. corneus* (31 %), *A. spirorbis* (27 %), *A. vortex* (26 %), *B. crassus* (26 %), *L. saridalensis* (23 %), *A. turrita* (22 %) и *O. troschelii* (19 %), остальные – редкие.

Особенности распределения моллюсков по разным старицам и структурные параметры сообществ приведены в табл. 2.

Наиболее часто встречались сообщества с доминированием *P. planorbis* (40 %), *L. stagnalis* (15 %), *A. spirorbis* (14 %), *L. saridalensis* (9 %), *A. vortex* (8 %). Реже наблюдались сообщества с преобладанием *O. troschelii* (4 %), *B. crassus* (3 %), *C. macrostoma* (3 %), *M. crep-*

Т а б л и ц а 2

**Структурные параметры двух малакоценозов, включающих сообщества моллюсков из восьми стариц р. Хопра. Сокращенные названия расшифрованы в тексте**

Номер старицы (n)	Открытые старицы			
	I (12)	II (12)	III (4)	VIII (6)
Число видов, S	9	8	1	13
N среднее, экз./м <sup>2</sup>	39,7 ± 7,1	20,3 ± 4,9	13,9 ± 7,9	57,2 ± 32,9
B среднее, г/м <sup>2</sup>	22,4 ± 8,6	7,7 ± 3,4	0,2 ± 0,1	5,7 ± 2,7
Доминанты по N	Ls, Lst, Pp	Ls, Pp	As	Ot
Доминанты по B	Ls, Lst	Ls, Lst	As	Lst, Pc
Руководящие виды (P <sub>i</sub> > 50 %)	Ls, Lst, Pp			
Редкие виды (P <sub>i</sub> < 10 %)	Al, Acl, Av, At, Cl, Lc, Sn			
Численность, экз./м <sup>2</sup>	32,8 ± 9,8			
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	9,0 ± 4,7			
Номер старицы (n)	Лесные старицы			
	IV (9)	V (11)	VI (12)	VII (12)
Число видов, S	10	11	11	9
N среднее, экз./м <sup>2</sup>	205,2 ± 91,2	7,5 ± 1,2	30,5 ± 10,4	27,3 ± 7,4
B среднее, г/м <sup>2</sup>	23,8 ± 11,5	16,5 ± 0,5	3,9 ± 1,1	5,18 ± 2,1
Доминанты по N	Pp	Lst, Pp	Av, Pp	Pp
Доминанты по B	Pp	Lst, Pp	Lst, Pp	Lst, Pp
Руководящие виды (P <sub>i</sub> > 50 %)	Lst, Pp			
Редкие виды (P <sub>i</sub> < 10 %)	Am, Mc, Cl, Lc, Lp			
Численность, экз./м <sup>2</sup>	67,8 ± 46,1			
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	8,6 ± 5,1			

*lini* (3 %), *A. leucostoma* (1 %), *Aplexa turrita* (1 %). Остальные виды не были доминирующими ни в одной из проб.

Распределение сообществ моллюсков по сходству структурных параметров показано на рис. 2. Сообщества малакоценозов лесных водоемов сгруппированы компактно, в то время как сообщества открытых водоемов отличаются более значительно.

В “открытых” водоемах число видов изменялось от 1 до 13. В старице I среди моллюсков *L. stagnalis* обнаружена одна раковина с шиловидным завитком, который характерен для улиток *L. fragilis*. Возможно, мы наблюдали результат аномального развития большого прудовика. В старице III, которая в конце июня пересохла, отмечен только один вид *A. spirorbis*. В старице VIII был самый богатый видовой состав. Здесь обнаружены все виды переднежаберных моллюсков и редкий вид *S. nitida*.

В “лесных” старицах богатство видов менее изменчиво – от 9 до 11. В старице IV обнаружены два таксономически близких вида – *A. leucostoma*, *A. spirorbis*. Экология обоих видов схожа, их встречали в небольших внепойменных водоемах озерного типа, включая временные [Хохуткин, Винарский, 2013]. В данной старице *A. spirorbis* более многочисленна, в остальных лесных старицах она редка, почти постоянно отмечалась *A. vortex*. Этот вид чаще отмечается в крупных внепой-

менных озерах, малых и средних реках, редок во временных водоемах [Жадин, 1952; Хохуткин, Винарский, 2013].

Сезонные изменения показателей биоразнообразия разных типов водоемов показаны на рис. 3.

Альфа-разнообразие стариц составляло  $4 \pm 2$  вида, что можно считать относительно низким показателем, который, например, в два раза меньше отмеченного в водоемах Европы [Brönmark, 1985; Jurkiewicz – Karnkowska, 2008]. Видовое богатство малакоценозов двух частей старичной системы достоверно различалось (тест Манна – Уитни,  $p = 0,02$ ). В “открытых” старицах наибольшее число видов фиксировалось в мае оба года наблюдений. В “лесных” водоемах в 2016 г. пик разнообразия был позже (в июне), чем в 2017 г. (в апреле).

Бета-разнообразие малакоценозов было относительно высоким, сходство сообществ по индексу Жаккара составляло  $0,26 \pm 0,18$ . “Открытые” старицы были более схожи, чем “лесные” ( $0,32 \pm 0,26$  и  $0,29 \pm 0,15$  соответственно), однако тест Манна – Уитни не обнаружил значимых различий ( $p > 0,05$ ). Максимальные различия водоемов по фауне моллюсков проявлялись чаще всего в июне, сходство же увеличилось ближе к осени. Наблюдалась сильная статистически значимая отрицательная корреляция между показате-

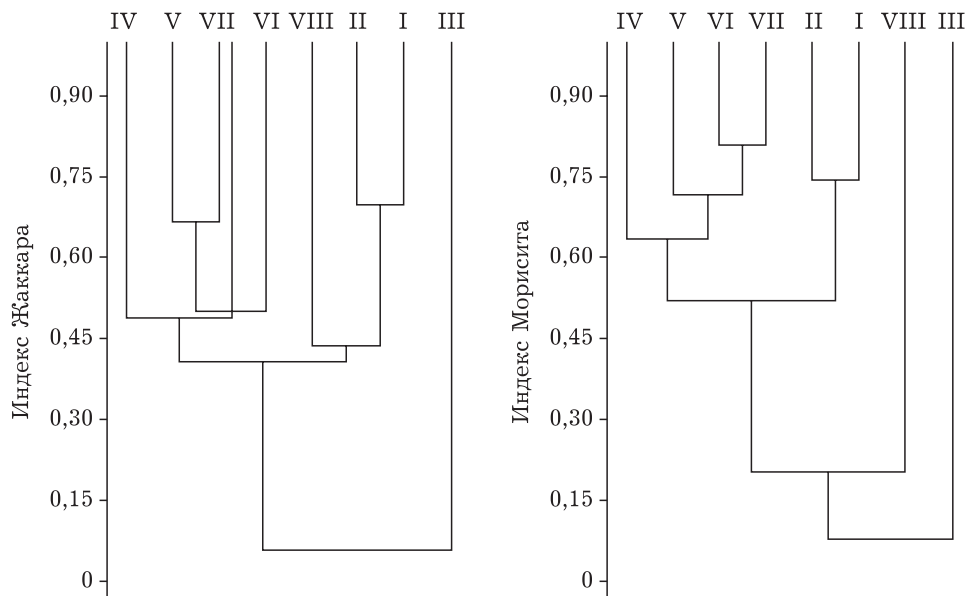


Рис. 2. Диаграммы сходства структуры сообществ моллюсков двух малакоценозов (I, II, III, VII – “открытые”; IV, V, VI, VII – “лесные”)

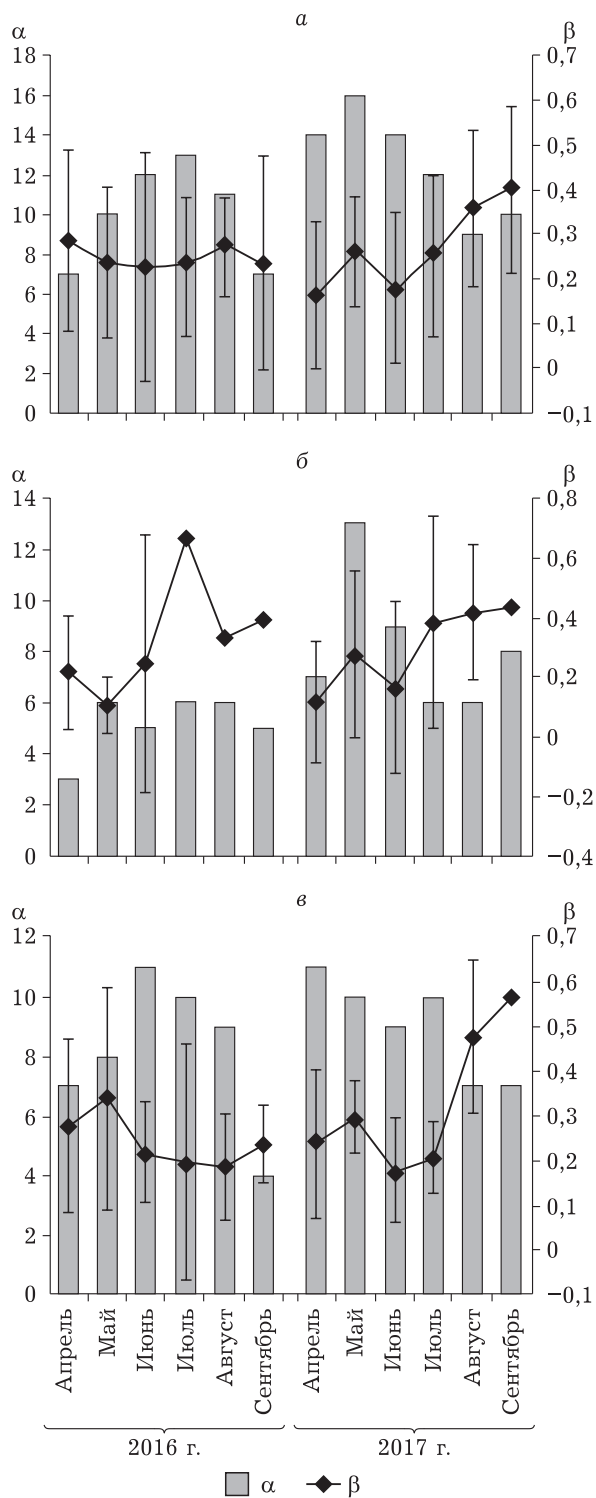


Рис. 3. Изменение общего альфа- (число видов) и бета- (индекс Жаккара) разнообразия по сезонам: а – все старицы, б – “открытые”, в – “лесные”

лями альфа- и бета-разнообразия в открытых старицах ( $R_S -0,68$ ,  $p < 0,05$ ), и умеренная положительная корреляция суммарного

числа видов в старичной системе и бета-разнообразия лесных водоемов ( $R_S 0,6$ ,  $p < 0,05$ ).

Изменение численности и биомассы разных стариц показано на рис. 4.

В “лесной” части наблюдалось два пика численности и биомассы в оба года – в начале и конце лета, и это, по-видимому, определяет сезонную динамику сообществ моллюсков всей старичной системы. В “открытой” части в оба года отмечалось поступательное изменение структурных параметров сообществ, за исключением резкого пика численности в мае 2017 г. Это связано с резким высыханием старицы III, поэтому моллюски концентрировались на меньшей площади.

Для девяти наиболее массовых видов моллюсков максимальные показатели численности наблюдались у *P. planorbis* ( $15,9 \pm 60,3$  экз./м<sup>2</sup>), *A. spirorbis* ( $7,4 \pm 23,8$ ), *L. stagnalis* ( $5,0 \pm 8,2$ ) и *A. leucostoma* ( $3,2 \pm 14,8$ ). Для *P. planorbis* отмечена самая максимальная относительная численность среди всех моллюсков рассматриваемых водоемов – 520,8 экз./м<sup>2</sup>. Самые низкие значения обилия были характерны для *A. lacustris* ( $0,05 \pm 0,47$ ) и *L. palustris* ( $0,04 \pm 0,35$ ).

Сезонный ход численности определялся доминантами, структура которых представлена на рис. 5.

В целом в старичной системе доминировал *P. planorbis* с пиками в середине лета и начале осени. В весеннее время наблюдалось превалирование *A. spirorbis*, которое резко снижалось к середине лета. Со второй половины лета возрастала роль в сообществах *A. leucostoma* (в оба года) и *A. vortex* (в 2017 г.). Доля прудовиков была относительно стабильна в течение года, однако *L. saridalensis* доминировал в начале или середине лета, а *L. stagnalis* – во второй половине лета. Сезонные изменения структуры малакоценозов двух типов стариц схожи, однако “открытая” часть отличалась большей долей прудовиков (особенно в 2016 г.), а “лесная” – более высокой степенью доминирования катушек рода *Anisus* (особенно в 2017 г.).

Анализ факторов среды показал, что альфа-разнообразие малакоценозов умеренно коррелировало с количеством примыкающих стариц ( $R_S -0,41$ ,  $p < 0,01$ ). Этот фактор также оказывал влияние на общую численность моллюсков ( $R_S -0,53$ ,  $p < 0,01$ ) и суммарную



биомассу ( $R_S -0,23$ ,  $p < 0,05$ ). Другими статистически значимыми факторами были тип водоема ( $R_S -0,24$ ,  $p < 0,01$  с численностью,  $R_S 0,26$ ,  $p < 0,05$  с биомассой), концентрация растворенного кислорода ( $R_S -0,45$ ,  $p < 0,01$  с численностью) и освещенность ( $R_S 0,27$ ,  $p < 0,05$  с биомассой).

Если анализировать средние показатели за каждый месяц, отражавшие сезонную динамику, то наблюдались сильные корреляции численности с содержанием растворенного кислорода ( $R_S -0,86$ ,  $p < 0,05$ ) и биомассы с температурой воды ( $R_S 0,78$ ,  $p < 0,01$ ). Умеренная связь найдена между численностью моллюсков и количеством примыкающих стариц ( $R_S -0,58$ ,  $p < 0,05$ ) и температурой воды ( $R_S 0,64$ ,  $p < 0,05$ ).

Для оценки влияния разных факторов на структуру сообществ моллюсков рассмотрены их корреляции со значениями индексов доминирования Палия – Ковнацки. Факторами, влиявшими на наибольшее количество видов моллюсков, были освещенность и наличие рыбы (по семь видов). Статистически значимые значения коэффициентов корреляции освещенности и индексов доминирования по численности/биомассе ( $p < 0,05$  и  $p < 0,01^*$ ) составляли для *A. turrita*  $-0,48^*/-0,50^*$ , *A. leucostoma*  $-0,49^*/-0,48^*$ , *L. saridalensis*  $0,37^*/0,36^*$ , *L. stagnalis*  $0,30^*/0,27$ , *P. planorbis*  $-0,28/-0,24$ , *C. macrostoma*  $0,25/0,25$ , *O. troschelii*  $0,25/0,23$ . Корреляции с рыбой отмечены для *B. crassus* ( $0,44^*/0,42^*$ ), *A. spirorbis* ( $-0,41^*/-0,41^*$ ), *L. saridalensis* ( $-0,36^*/-0,34^*$ ), *A. turrita* ( $-0,33^*/-0,34^*$ ), *C. macrostoma* ( $0,3^*/0,3^*$ ), *A. vortex* ( $0,3^*/0,29$ ), *L. peregra* ( $0,24/0,23$ ). К другим значимым факторам относились стабильность водоема (*A. spirorbis*  $-0,76^*/-0,75^*$ , *A. leucostoma*  $-0,70^*/-0,69^*$ , *P. corneus*  $-0,33^*/-0,39^*$ , *A. turrita*  $-0,28/-0,33$ , *L. saridalensis*  $0,24/0,24$ , *L. stagnalis*  $0,25/нет$ ), количество примыкающих стариц (*O. troschelii*  $-0,36^*/-0,35^*$ , *A. leucostoma*  $-0,35^*/-0,35^*$ , *P. corneus*  $-0,33^*/-0,34^*$ , *A. turrita*  $-0,31^*/-0,33^*$ ) и прозрачность воды (*L. corvus*  $0,28/0,28$ , *L. saridalensis*  $0,25/0,27$ , *Anisus spirorbis*  $-0,24/-0,24$ , *A. leucostoma*  $-0,23/-0,22$ ). Значимые корреляции также обнаружены для растворенного кислорода (*A. turrita*  $-0,43^*/-0,49^*$ , *A. leucostoma*  $-0,31/-0,31$ , *L. stagnalis* нет/ $0,31$ ), численности пиявок (*L. stagnalis*

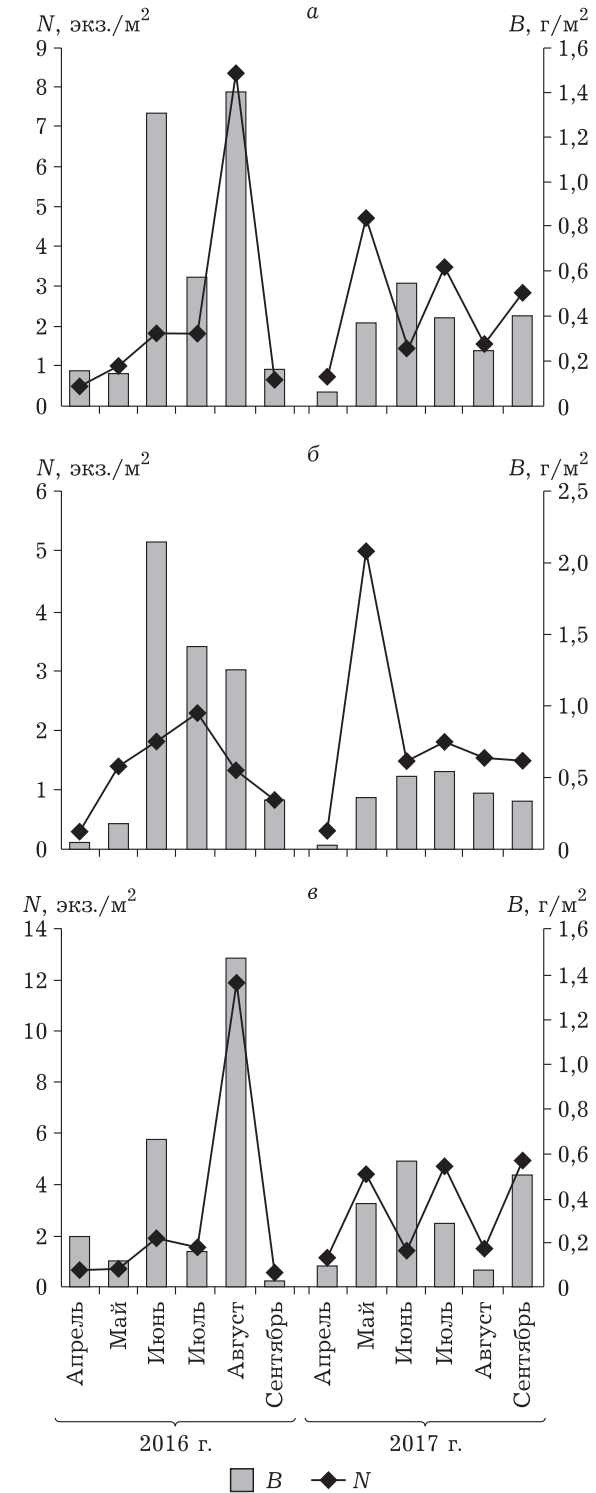


Рис. 4. Изменение общей численности и биомассы моллюсков по сезонам: а – все старицы, б – “открытые”, в – “лесные”

*0,36^\*/0,30^\**, *L. saridalensis*  $0,32^*/0,31^*$ ), температуры воды (*L. saridalensis*  $0,31^*/0,29^*$ , *A. spirorbis*  $-0,25/-0,25$ ), водной раститель-

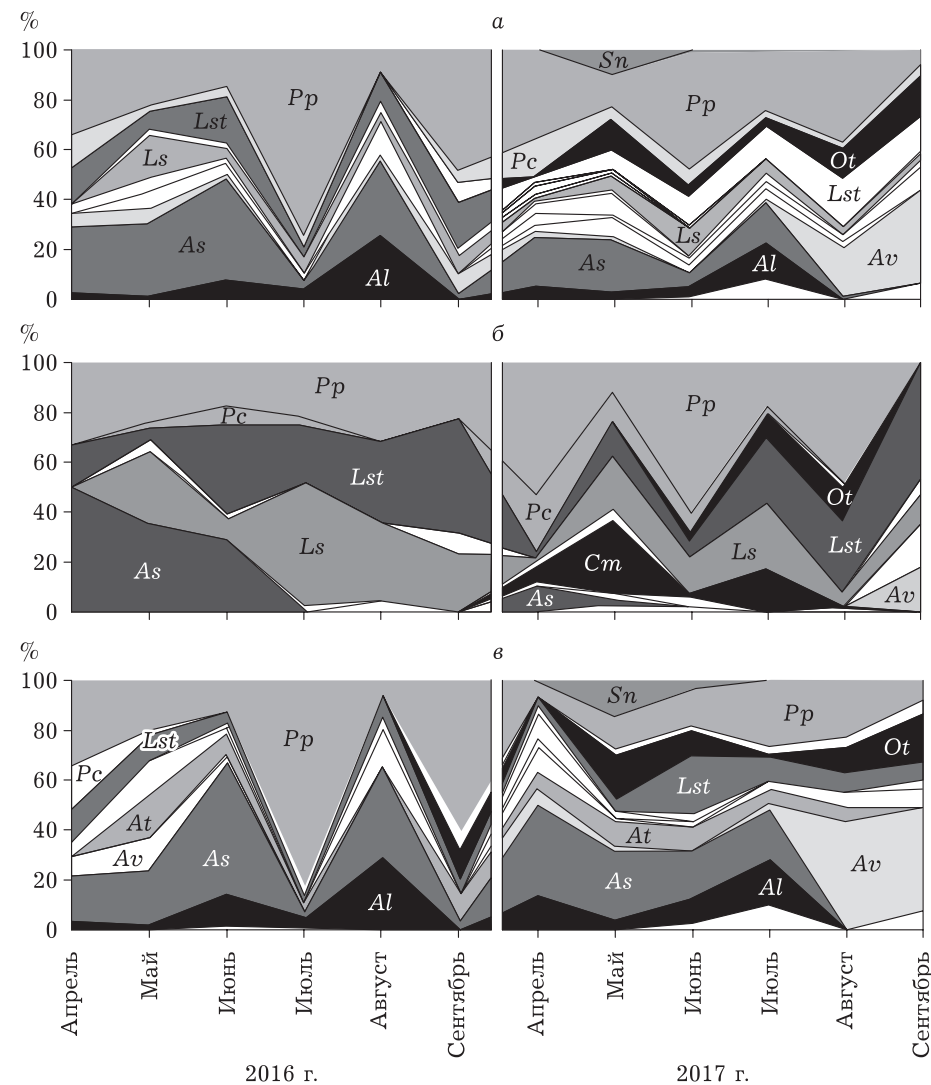


Рис. 5. Структура сообществ по численности в сезонной динамике: а – все старицы, б – “открытые”, в – “лесные”. Обозн. см. в тексте

ности (*A. spirorbis*  $-0,59/-0,59$ , *A. vortex*  $0,55/0,58$ ), концентраций аммония (*O. troschelii*  $0,49/0,49$ ), рН (*P. planorbis*  $-0,40/-0,35$ ), площадь (*C. macrostoma*  $0,38/0,38$ ). Важно отметить, что, за исключением сильных корреляций со стабильностью водоема, остальные факторы демонстрировали умеренную связь.

Не найдено достоверных корреляций индексов доминирования лишь с концентрациями трех биогенных соединений (нитритов, нитратов и фосфатов). Наибольшее количество взаимосвязей найдено для *L. saridalensis* (6), *L. stagnalis* (5), *A. turrita* (5), *A. spirorbis* (5), *A. leucostoma* (5). Наименьшее количество корреляций для массовых видов ( $P_i > 15\%$  проб) отмечено для *B. crassus* (1).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Из 19 видов моллюсков почти половина обнаруженных характерны для временных или пересыхающих водоемов (*A. leucostoma*, *A. spirorbis*, *A. turrita*, *C. macrostoma*, *L. corvus*, *L. palustris*, *L. peregra*, *L. corvus*, *P. planorbis*), или имеющих связи с постоянными (*A. vortex*), некоторые живут на растительности в стоячих и проточных (*A. lacustris*, *P. corneus*), а также в сильно заросших водоемах (*L. stagnalis*, *C. leachii*, *O. troschelii*) и на мелководье в поймах рек (*L. saridalensis*). Одно из характерных местообитаний редкого вида *S. nitida* – старицы рек [Хохуткин и др., 2009; Кияшко и др., 2016].

Результаты нашего анализа показали, что в наибольшей степени на структуру малакоценозов оказывала влияние группа факторов, определяющая тип водоема (стабильность водоема, освещенность, температура воды, содержание растворенного кислорода). В наших предыдущих исследованиях описано, что под воздействием антропогенной деятельности и нарушенного водообмена с рекой развитие старичных экосистем шло по двум направлениям – одни водоемы остались относительно стабильными, другие стали более динамичными [Bashinskiy et al., 2019]. Данные по малакоценозам подтверждают подобное разделение прежде всего в отношении стабильных “лесных” стариц. “Открытая” часть старичной системы по сходству структурных параметров сообществ моллюсков может иметь более дробное деление, что подтверждает ее более гетерогенные условия.

В значительной степени распределение моллюсков по разным водоемам было связано со стабильностью водоемов. Сильные отрицательные корреляции обнаружены с катушками *A. spirobis* и *A. leucostoma*, для которых характерно обитание во временных водоемах. В нестабильных пересыхающих водоемах также наблюдалось доминирование *P. corneus* и *A. turrita*. С повышением же стабильности росла доля прудовиков – *L. saridalensis* и *L. stagnalis*.

Важное значение для малакоценозов имели освещенность и температурный режим. Как известно, изменение температуры окружающей среды всего на несколько градусов может очень существенно влиять на выживаемость и процесс размножения [Dillon, 2000]. В нашем случае прогрев водоемов сказывался на показателях восьми видов. В наибольшей степени наблюдалась умеренная положительная корреляция с индексами доминирования *L. saridalensis* и *L. stagnalis*, в меньшей степени – *O. troschelii* и *C. macrostoma*. Сильный прогрев и, соответственно, интенсивное высушивание были неблагоприятны для *A. turrita*, *A. leucostoma*, *A. spirobis* и *P. planorbis*.

Еще одним важным фактором для пойменных экосистем является изолированность водоемов, которая способствует увеличению бета-разнообразия при уменьшении альфа-разнообразия [Amoros, Bornette, 2002]. В нашем исследовании также наблюдалась сильная отрицательная взаимосвязь этих двух

показателей в “открытой” части старичной системы. При меньшем количестве видов водоемы сильнее отличались друг от друга. Нами показано, что изолированность водоемов приводила к увеличению доминирования пяти видов моллюсков (*A. turrita*, *A. leucostoma*, *P. corneus*, *O. troschelii*). Ранее отмечалось положительное влияние ограниченного водообмена с другими водоемами на сообщество моллюсков [Jurkiewicz-Karnkowska, 2008]. В нашем случае для более массовых видов можно говорить не столько о благоприятном влиянии, сколько о более высокой интенсивности высушивания в отдельно расположенных старицах и последующем увеличении плотности. А вот увеличение доминирования *A. turrita*, *P. corneus* и *O. troschelii* в более изолированных водоемах указывало на то, что эти виды предпочитали экосистемы с менее динамичными условиями. Изолированность постоянных стариц в условиях динамичного гетерогенного пойменного комплекса говорит о стабильности водоема и его большей истории. Большое количество примыкающих водоемов свидетельствует о наличии сезонных и межгодовых различий в зависимости от гидрологических условий и, соответственно, о большей амплитуде изменчивости факторов.

Несмотря на то что большинство обнаруженных видов дышит атмосферным воздухом, найдены корреляции с содержанием растворенного кислорода. Это отчасти указывает на косвенное влияние других факторов (стабильность водоема, изолированность). Например, сильная достоверная отрицательная корреляция для *A. turrita* и *A. spirobis* свидетельствовала о их распространении во временных водоемах.

Гидрохимические факторы оказывали меньшее влияние на малакоценозы. Это указывает на относительное непостоянство рассмотренных стариц, так как уменьшение влияния гидрохимии характерно для временных и пересыхающих водоемов [Jurkiewicz-Karnkowska, 2011]. Кроме того, ранее отмечалось, что гидрохимические факторы чаще играют ключевую роль в олиготрофных водоемах, в эвтрофных же большее значение имеют морфометрические параметры [Brönmark, 1985]. Наши данные свидетельствуют об отсутствии олиготрофных условий в рассмотренных водоемах. Тем не менее факторы, определя-

ющие трофность, демонстрировали умеренные корреляции с пятью видами моллюсков – *A. spirorbis*, *A. leucostoma*, *L. saridalensis*, *L. corvus*, *O. troschelii*. При этом два вида прудовиков имели достоверные положительные корреляции с прозрачностью воды, а два вида *Anisus* – отрицательные, что свидетельствовало об их преобладании в более эвтрофных водоемах. Для *A. spirorbis* известно, что этот вид может иметь положительные корреляции с концентрациями фосфатов [Спуга, 2018]. В нашем случае соединения фосфатов не оказывали влияния на сообщества моллюсков, однако различные корреляции с биогенными элементами из группы азота могут косвенно указывать на влияние разного трофического статуса водоемов. Кроме того, как упоминалось выше, доминирование *Anisus* характерно для лесных стариц, *Lymnaea* – для открытых, где наблюдалось большее обилие фитопланктона [Bashinskiy et al., 2019]. Скорее всего, влияние данных биогенных элементов на моллюсков проявлялось косвенным образом, через воздействие на растительность [Dillon, 2000]. Концентрации аммония, вероятно, приводили к увеличению доминирования *O. troschelii*.

Водная растительность имела сильную достоверную положительную связь лишь с одним видом моллюсков – *A. vortex*, фитофильность которого отмечалась и ранее [Уваева, Гураль, 2008]. Известно, что численность моллюсков коррелирует с обилием макрофитов, в первую очередь при наличии хищников [Brönmark, 1988]. Поскольку для малых водоемов характерно отсутствие крупных консументов (прежде всего, рыб), влияние растительности на моллюсков может быть не выражено в подобных экосистемах. Этим можно объяснить отсутствие корреляций характеристик растительности с моллюсками, так как в большинстве изученных стариц рыба не обитала. Кроме того, как и в случае с гидрохимическими факторами, влияние растительности может быть косвенным проявлением других факторов [Zealand, Jeffries, 2009]. Для другого вида катушек (*A. spirorbis*) отмечены отрицательные корреляции. Для этого вида наблюдалось предпочтение временных и пересыхающих водоемов, где характерно слабое развитие водной растительности.

Важным биотическим фактором можно считать наличие и обилие хищников. Как от-

мечалось выше, для большинства стариц характерно отсутствие ихтиофауны. В остальных трех водоемах рыба была представлена бентосоядными видами – *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), *C. auratus* (Linnaeus, 1758), *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758). В наших исследованиях найдены умеренные положительные корреляции наличия рыбы и индексов доминирования *A. vortex*, *B. crassus*, *L. peregra*, *C. macrostoma*, что косвенно свидетельствовало о предпочтении этими видами постоянных водоемов. Более информативным показателем можно считать отрицательные корреляции, которые найдены для *A. spirorbis*, *A. turrita*, *L. saridalensis*. Для первых двух видов также характерно обитание в пересыхающих водоемах, где рыбы нет. Прудовик же встречался повсеместно, поэтому наши данные позволяют утверждать, что присутствие рыбы влияет на его обилие. В “лесных” старицах, заселенных рыбами, *L. saridalensis* уступает по доле в сообществе ряду других видов (см. рис. 5), в том числе *P. planorbis*, трем видам *Anisus*, другому прудовику *L. stagnalis*. Наличие значимой корреляции лишь с одним видом моллюсков свидетельствует о возможных предпочтениях рыбами именно этого вида.

Помимо рыб, нами рассмотрено пять видов пиявок, которые питаются моллюсками. Достоверные умеренные положительные корреляции найдены для общей численности пиявок и двух видов моллюсков – *L. saridalensis* и *L. stagnalis*. Численность отдельных видов пиявок положительно коррелировала с индексами доминирования большинства видов моллюсков (кроме всех видов *Anisus*, *A. turrita*, *P. planorbis*, *P. corneus*). Также наблюдалась значимая корреляция численности *E. octoculata* и *H. stagnalis* с видовым богатством малакоценозов ( $R_S 0,31$ ,  $p < 0,01$  и  $R_S 0,27$ ,  $p < 0,05$  соответственно). Наши данные свидетельствуют об обратных взаимосвязях – численность специализированных пиявок увеличивалась при большем обилии и разнообразии моллюсков.

Если говорить о чувствительности разных видов моллюсков к различным факторам среды, то можно выделить виды, отличающиеся значимой взаимосвязью с условиями среды (*L. stagnalis*, *L. saridalensis*, *A. turrita*, *A. spirorbis*, *A. leucostoma*), и виды, наи-

менее восприимчивые к факторам (*B. crassus*, *A. vortex*, *P. planorbis*, *P. corneus*).

#### ВЫВОДЫ

1. В старицах обнаружено 19 видов моллюсков. Исследованные водоемы отличались относительно низкими показателями альфа-разнообразия (число видов  $4 \pm 2$ ), при относительно высоких значениях бета-разнообразия (индекс Жаккара  $0,26 \pm 0,18$ ), что характерно для пойменных экосистем.

2. Данные по сообществам моллюсков подтверждают разделение развития старичных экосистем по двум направлениям (стабильные и динамичные), прежде всего в отношении постоянных “лесных” стариц. “Открытая” часть старичной системы по сходству сообществ моллюсков имела более дробное деление, что подтверждает ее более динамичные и гетерогенные условия.

3. Самая высокая частота встречаемости и относительная численность отмечены для *P. planorbis*. Этот вид доминировал в сообществах чаще всего (40 % всех местообитаний), его доля была максимальна в середине лета и начале осени. Весной же росла численность *A. spirorbis*, присутствие которого снижалось к середине лета. Со второй половины лета возрастала роль в сообществах *A. leucostoma* и *A. vortex*. *L. saridalensis* господствовал в начале или середине лета, а *L. stagnalis* – во второй половине лета.

4. Сезонная динамика сообществ моллюсков определялась количеством примыкающих стариц, температурой воды, содержанием растворенного кислорода. Количество примыкающих стариц в наибольшей степени определяло видовое разнообразие стариц, а также общую численность и биомассу – изоляция была более благоприятна для сообществ моллюсков. Другими статистически значимыми факторами являлись стабильность водоема и освещенность.

5. В наибольшей степени на структуру макроценозов оказывала влияние группа факторов, определявшая тип водоема (стабильность, освещенность, температура воды, содержание кислорода). Факторами, влиявшими на наибольшее количество видов моллюсков, были освещенность и наличие рыбы (по семь видов). К другим значимым факто-

рам относились стабильность водоема (пять видов), количество примыкающих стариц и прозрачность воды (по четыре вида).

6. Самыми чувствительными к изученным факторам видами моллюсков оказались *L. stagnalis*, *L. saridalensis*, *A. turrita*, *A. spirorbis* и *A. leucostoma*, наиболее толерантными – *B. crassus*, *A. vortex*, *P. planorbis*, *P. corneus*.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1988. 174. С. 1–306.
- Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Измайлова А. В., Драбкова В. Г. Проблемы лимнологической изученности Российской Федерации в свете нарастающего антропогенного воздействия на водные ресурсы // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы V Конф., 12–17 сентября 2016 г. Минск – Нарочь, 2016. С. 75–77.
- Кияшко П. В., Солдатенко Е. В., Винарский М. В. Класс Брюхоногие моллюски – *Gastropoda Cuvier, 1797* // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. С. 335–456.
- Круглов Н. Д. Моллюски семейства прудовиков (*Lymnaeidae, Gastropoda, Pulmonata*) Европы и Северной Азии (особенности экологии и паразитологическое значение). Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. 507 с.
- Методика изучения биоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 254 с.
- Михайлов Р. А. Видовой состав пресноводных моллюсков водоемов Среднего и Нижнего Поволжья // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2014. Т. 16, № 5(5). С. 1765–1772.
- Монаков А. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, 1998. 319 с.
- Нехаев И. О. Особенности географического распространения подродов и жизненных форм *Lymnaeidae* (*Gastropoda, Pulmonata*) в Восточной Европе // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 4. С. 477–483.
- Палий В. Ф. О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. 1961. Т. 60, вып. 1. С. 3–12.
- Протасов А. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // Сиб. экол. журн. 2006. Т. 13, № 1. С. 97–103.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / под ред. В. А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Богатов В. В., Саенко Е. М. Моллюски. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2004. С. 528.

- Уваева А., Гураль Р. Особенности распространения и экология моллюсков семейства Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata) Украины // *Ruthenica*. 2008. Т. 18, № 2. С. 25–38.
- Хохуткин И. М., Винарский М. В. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейства Acroloxidae, Physidae, Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч. 2. Екатеринбург: Голицкий, 2013. 184 с.
- Хохуткин И., Винарский М., Гребенников М. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч. 1. Екатеринбург: Голицкий, 2009. 162 с.
- Чертопруд М. В., Удалов А. А. Экологические группировки пресноводных гастропод центра Европейской России: влияние типа водоема и субстрата // *Зоол. журн.* 1996. Т. 75, № 5. С. 664–676.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Голытки: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Amoros C., Bornette G. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains // *Freshw. Biol.* 2002. Vol. 47, N 4. P. 761–776.
- Bashinskiy I. V., Senkevich V. A., Stoyko T. G., Katsman E. A., Korkina S. A., Osipov V. V. Forest-steppe oxbows in limnophase – Abiotic features and biodiversity // *Limnologia*. 2019. Vol. 74. P. 14–22.
- Brönmark C. Freshwater snail diversity: effects of pond area, habitat heterogeneity and isolation // *Oecologia*. 1985. Vol. 67, N 1. P. 127–131.
- Brönmark C. Effects of vertebrate predation on freshwater gastropods: an enclosure experiment // *Hydrobiologia*. 1988. Vol. 169, N 3. P. 363–370.
- Brönmark C., Malmqvist B. Interactions between the leech *Glossiphonia complanata* and its gastropod prey // *Oecologia*. 1986. Vol. 69. P. 268–276.
- Brönmark C., Rundle S. D., Erlandsson A. Interactions between freshwater snails and tadpoles: competition and facilitation // *Oecologia*. 1991. Vol. 87. P. 8–18.
- Carlsson R. Freshwater snail communities and lake classification. An example from the Åland Islands, Southwestern Finland // *Limnologia*. 2001. Vol. 31, N 2. P. 129–138.
- Coops H., Beklioglu M., Crisman T. L. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 506–509. P. 23–27.
- Davies B., Biggs J., Williams P., Whitfield M., Nicolet P., Sear D., Bray S., Maund S. Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape // *Agric. Ecosyst. Environ.* 2008. Vol. 125, N 1–4. P. 1–8.
- Dillon R. T. *The Ecology of Freshwater Mollusks*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. 509 p.
- Foekler F., Deichner O., Schmidt H., Castella E. Suitability of molluscs as bioindicators for meadow- and flood-channels of the elbe-floodplains // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2006. Vol. 91, N 4. P. 314–325.
- Heino J., Muotka T. Landscape position, local environmental factors, and the structure of molluscan assemblages of lakes // *Landscape Ecol.* 2006. Vol. 21, N 4. P. 499–507.
- Hill M. J., Death R. G., Mathers K. L., Ryves D. B., White J. C., Wood P. J. Macroinvertebrate community composition and diversity in ephemeral and perennial ponds on unregulated floodplain meadows in the UK // *Hydrobiologia*. 2017. Vol. 793, N 1. P. 95–108.
- Hoverman J. T., Davis C. J., Werner E. E., Skelly D. K., Relyea R. A., Yurewicz K. L. Environmental gradients and the structure of freshwater snail communities // *Ecography*. 2011. Vol. 34, N 6. P. 1049–1058.
- Hubendick B. Factors conditioning the habitat of freshwater snails // *Bull. World Health Organ.* 1958. Vol. 18, N 5–6. P. 1072–1080.
- Junk W. J., Bayley P. B., Sparks R. E. The Flood Pulse Concept in River – Floodplain Systems // *Proc. of the Int. Large River Symp.* 1989. P. 110–127.
- Jurkiewicz-Karnkowska E. Aquatic mollusc communities in riparian sites of different size, hydrological connectivity and succession stage // *Polish J. Ecol.* 2008. Vol. 56, N 1. P. 99–118.
- Jurkiewicz-Karnkowska E. Effect of habitat conditions on the diversity and abundance of molluscs in floodplain water bodies of different permanence of flooding // *Polish J. Ecol.* 2011. Vol. 59. P. 165–178.
- Kownacki A. Taxocens of Chironomidae in streams of the Polish High Tatra, Mts // *Acta Hydrobiol.* 1971. Vol. 13, N 2. P. 439–463.
- Lassen H. H. The diversity of freshwater snails in view of the equilibrium theory of island biogeography // *Oecologia*. 1975. Vol. 19, N 1. P. 1–8.
- Lemmens P., Mergeay J., de Bie T., Van Wichelen J., De Meester L., Declerck S. A. How to Maximally Support Local and Regional Biodiversity in Applied Conservation? Insights from Pond Management // *PLoS One*. 2013. Vol. 8, N 8. P. 1–13.
- Lodge D. M., Brown K. M., Covich A. Distribution of Fresh water Snails – Spatial Scale and the Relative Importance of Physicochemical and Biotic Factors // *Am. Malacol. Bull.* 1987. Vol. 5, N 1. P. 73–84.
- Lorencová E., Horsák M. Environmental drivers of mollusc assemblage diversity in a system of lowland lentic habitats // *Hydrobiologia*. 2019. Vol. 836, N 1. P. 49–64.
- Paillex A., Dolédec S., Castella E., Méricoux S., Aldridge D. C. Functional diversity in a large river floodplain: Anticipating the response of native and alien macroinvertebrates to the restoration of hydrological connectivity // *J. Appl. Ecol.* 2013. Vol. 50, N 1. P. 97–106.
- Spyra A. Distribution Patterns and Habitat Requirements of Freshwater Snails in Man-Made Ponds // *Ann. Zool. Fennici*. 2018. Vol. 55, N 1–3. P. 1–14.
- Wolters J. W., Reitsemma R. E., Verdonshot R. C., Schoelynck J., Verdonshot P. F., Meire P. Macrophyte-specific effects on epiphyton quality and quantity and resulting effects on grazing macroinvertebrates // *Freshw. Biol.* 2019. Vol. 64, N 6. P. 1131–1142.
- Yang L., He H., Guan B., Yu J., Yao Z., Zhen W., Yin C., Wang Q., Jeppesen E., Liu Z. Mesocosm experiment reveals a strong positive effect of snail presence on macrophyte growth, resulting from control of epiphyton and nuisance filamentous algae: Implications for shallow lake management // *Sci. Total Environ.* 2020. Vol. 705. P. 135958.
- Zealand A. M., Jeffries M. J. The distribution of pond snail communities across a landscape: Separating out the influence of spatial position from local habitat quality for ponds in south-east Northumberland, UK // *Hydrobiologia*. 2009. Vol. 632, N 1. P. 177–187.

# Structure and dynamic of mollusk communities of small oxbow lakes and the determining factors (the Khoper river valley, Penza oblast)

I. V. BASHINSKIY<sup>1</sup>, T. G. STOYKO<sup>2</sup>, V. A. SENKEVICH<sup>2</sup>, A. O. SVININ<sup>3</sup>, E. A. KATSMAN<sup>1</sup>, V. V. OSIPOV<sup>4, 5</sup>

<sup>1</sup>A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS  
119037, Moscow, Leninskiy av., 33  
E-mail: ivbash@mail.ru

<sup>2</sup>Penza State University  
440026, Penza, Krasnaya str., 40

<sup>3</sup>Mari State University  
424000, Yoshkar-Ola, Osipenko str., 60

<sup>4</sup>The State Nature Reserve Privolzhskaya Lesostep  
440031, Penza, Okruzhnaya str., 12A

<sup>5</sup>Saratov branch of VNIRO  
410002, Saratov, Chernyshevskogo str., 152

The structure and dynamic of mollusk communities, as well as environmental factors influencing them, were analysed under conditions of small oxbow lakes in the forest-steppe zone (a case of the Khoper river valley, Penza region). 19 species of mollusks were found in the studied water bodies. The oxbows were characterized by relatively low alpha-diversity (number of species  $4 \pm 2$ ) with relatively high beta-diversity (Jacquard index  $0.26 \pm 0.18$ ), which is typical for floodplain ecosystems. Lake communities was dominated by *Planorbis planorbis* (40 %), *Lymnaea stagnalis* (15 %), *Anisus spirorbis* (14 %), *Lymnaea saridalensis* (9 %), *Anisus vortex* (8 %). The results of our analysis showed that the group of factors that determined the type of water body (stability, light intensity, water temperature, oxygen concentrations) had the greatest impact on the structure of malacocenoses. The seasonal dynamics of mollusk communities was determined by the number of adjoining water bodies, water temperature, and dissolved oxygen concentrations. The number of adjoining oxbows influenced species diversity the most, as well as the total number and biomass – isolation was more favorable for mollusk communities. The factors influencing the highest number of mollusks species (seven) were the light intensity and the presence of fish. Other significant factors were the stability of lakes (five species of mollusks), the number of oxbows and the transparency of the water (four species). Aquatic vegetation positively correlated with only one species – *Anisus vortex*. Our data suggest that the presence of fish could influence the abundance of *Lymnaea saridalensis*. The mollusks themselves, apparently, had a positive effect on the number of leeches in water bodies. The most sensitive to the factors were *Lymnaea stagnalis*, *Lymnaea saridalensis*, *Aplexa turrita*, *Anisus spirorbis* and *Anisus leucostoma*, the most tolerant were *Bathyomphalus crassus*, *Anisus vortex*, *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus*.

**Key words:** mollusks, environmental factors, oxbow lakes, forest-steppe.