

УДК 594.311(470.40/.43)

**ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
НАЗЕМНЫХ РАКОВИННЫХ МОЛЛЮСКОВ ЗАСУРСКОГО ЛЕСА
(СРЕДНЕЕ ПОВОЛЖЬЕ, ПЕНЗЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

Т.Г. Стойко, О.В. Булавкина, Ю.А. Мазей

*Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского
Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37*

E-mail: stojko@penza.net

Поступила в редакцию 29.01.08 г.

Особенности пространственного распределения наземных раковинных моллюсков Засурского леса (Среднее Поволжье, Пензенская область). – Стойко Т.Г., Булавкина О.В., Мазей Ю.А. – Исследовано биотопическое распределение наземных раковинных моллюсков в участках леса, находящихся на разных стадиях восстановительной сукцессии после рубок. Обнаружено 29 видов улиток. Наиболее сложные комплексы формируются в участках смешанного древостоя с значительной долей липы, клена и осины, а также в субклимаксовой ясеневой дубраве. Более простые ценозы развиваются в антропогенно нарушенных березняках и сосняках. Восстановившиеся после рубок участки леса рассматриваются как резерваты наземных моллюсков в экосистеме, испытывающей пресс антропогенной нагрузки.

Ключевые слова: наземные моллюски, структура сообщества, пространственная гетерогенность, Пензенская область, Россия.

Spatial distribution of terrestrial shell-bearing mollusks in Zasursky forest (Middle Volga region, Penza region). – Stoyko T.G., Bulavkina O.V., Mazei Yu.A. – The spatial distribution of terrestrial mollusks was investigated in several forest units different by their successional stage after felling. 29 snail species were identified. The most complex community variants are formed in the biotops of mixed forests with predomination of lillet, Norway maple, and asp as well as subclimax oak wood phytocenosis with a large part of European ash. Snail communities are poorer in birch woods and pine forests, which are anthropogenically disturbed. Forests restored after felling are considered as reserves of terrestrial mollusks in the whole ecosystem.

Key words: terrestrial mollusks, community structure, spatial heterogeneity, Penza region, Russia.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в пределах лесостепной зоны относительно хорошо изучена малакофауна лесов Среднего Приднепровья (Корнюшин, 1988), основных биотопов Среднерусской возвышенности (Николаев, 1973, 1974) и Среднего Поволжья (Сачкова и др., 2001; Шахматова, Подолецкая, 2002; Сачкова, 2005 *а, б*, 2006 *а, б*; Булавкина, Стойко, 2007 *а, б*). В то же время, на наш взгляд, недостаточно внимания уделяется изучению пространственной неоднородности малакоценозов.

Цель настоящей работы – изучить фауну и пространственную структуру сообщества раковинных наземных улиток Засурского леса в межбиотопическом и внутрибиотопическом масштабах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Краткая характеристика места исследования. Засурский лес расположен на склонах Засурского плато восточнее г. Пензы на правом берегу Пензенского водохранилища. Он относится к Верхнесурскому остепненно-лесному геоботаническому району. Его центральная часть – выровненное плато с перепадами относительных высот от 3 до 6 м. Максимальная высота 356 м над уровнем моря. Здесь преобладают светло-серые лесные супесчаные и оподзоленные почвы, на которых значительную площадь занимают широколиственно-сосновые и сосновые леса. В связи с близостью к областному центру Засурский лес был основным местом лесозаготовок. Большая часть его была вырублена, что явилось причиной практически повсеместной смены коренного типа сообществ (Антонов, Саволей, 1990; Иванов, Антонов, 1998). В первые 10 – 20 лет лесные вырубки зарастали лещиной и березой, а по сыроватым местообитаниям – осиной. Позже с ними содоминировали липа сердцевидная и клен остролистный, которые стали вытеснять мелколиственные деревья, формируя длительно живущие и способные к самоподдержанию клено-липняки. Имеющиеся разнообразие лесных сообществ Засурья (березняки, осинники, березо-, осино- или клено-липняки и т. п.), по сути, представляет разные этапы демулационных процессов лесных сообществ, возобновляющихся после рубок. Большая часть рассматриваемого участка приходится на вторичные лиственные и смешанные леса в возрасте 50 – 60 лет (Иванов, 2003).

В период с 2003 по 2007 г. раковины улиток собирали на нижних листьях кустарников, стволах живых и поваленных деревьев, на траве, в подстилке и почве. С целью выявления структурных показателей сообщества наземных моллюсков в 2006 – 2007 гг. были проведены количественные сборы.

Для исследования были выбраны малакоценозы из разных типов растительного покрова, находящихся на отличающихся стадиях сукцессионного развития: 1) березняки, 2) участки смешанного леса, 3) субклимаксовые – дубрава.

Березняки. **Б₁** – березняк с примесью сосны обыкновенной (4%). В подросте крушина, дуб черешчатый. Среди кустарников крушина ломкая, лещина обыкновенная. В составе травянистой растительности преобладает орляк обыкновенный. **Б₂** – заболоченный березняк с примесью сосны обыкновенной (13%). В подросте молодые деревья сосны, дуба и осины. Среди кустарников ива пепельная, крушина ломкая. В составе травянистой растительности преобладают вейник седеющий, осока, черника. **Б₃** – березняк с примесью клена платановидного (25%) и липы сердцевидной (21%). В подросте липа сердцевидная. Среди кустарников лещина обыкновенная. В составе травянистой растительности преобладает осока волосистая.

Участки смешанного леса. **С₁** – сосняк с примесью березы бородавчатой (15%), дуба черешчатого (6%), осины (3%) и липы сердцевидной (3%). В кустарниковом ярусе лещина обыкновенная. В составе травянистой растительности преобладают осока волосистая и сныть обыкновенная. **С₂** – сосняк с примесью липы сердцевидной (15%), клена платановидного (6%) и березы бородавчатой (4%). **С₃** – березо-липняк. Доминируют липа сердцевидная (31%) и береза бородавчатая (25%) с примесью клена платановидного (16%), сосны обыкновенной (16%), осины (9%) и дуба черешчатого (3%). В подросте клен платановидный, липа сердце-

видная и осина. Среди кустарников лещина обыкновенная и бересклет бородавчатый. В составе травянистой растительности преобладает осока волосистая. С₄ – осинник с примесью березы бородавчатой (22%), липы сердцевидной (19%), сосны обыкновенной (1%). В подросте липа сердцевидная, клен платановидный. Среди кустарников лещина обыкновенная, бересклет бородавчатый. В составе травянистой растительности преобладают осока волосистая и сныть обыкновенная.

Субклимаксовый биотоп – ясеневая дубрава (Д) – произрастает на плодородных, хорошо увлажненных почвах центральной части водораздела и представляет собой липово-дубовые насаждения со значительным участием ясени порослевого и семенного происхождения в возрасте 80 – 100 лет. В состав сообщества входят дуб черешчатый, клен остролистный, ясень обыкновенный, липа сердцевидная, вяз голый, береза повислая, осина, клен татарский. В подлеске встречаются кустарники – лещина обыкновенная, бересклет бородавчатый и низкорослые деревья рябины обыкновенной, яблони лесной, черемухи обыкновенной. В травяном покрове преобладают осока волосистая и сныть обыкновенная (Чистякова, Леонова, 2003).

Методы сбора и обработки материала. При количественном учете на пробных площадках всех биотопов брали по три почвенные пробы (на расстоянии 5 – 10 м) размером 25×25 см. Структурные показатели сообщества наземных моллюсков в них оценивали по средним значениям. В биотопах С₂, С₃ и Д проводили анализ отдельных проб (С₂-1, С₂-2, С₂-3, С₃-1, С₃-2, С₃-3, Д-1, Д-2, Д-3). Все сборы обрабатывали в камеральных условиях. Раковины моллюсков идентифицировали с помощью определителей (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1982, 1984; Кантор, Сысоев, 2005; Сверлова, Гураль, 2005).

Для характеристики сообществ использовали следующие показатели: число видов, обилие организмов (экз. / м²), состав и структура комплекса доминирующих видов, доля которых более 8%, индекс разнообразия Шеннона, индекс выравненности Пиелу. Для классификации малакокомплексов использовали кластерный анализ методом среднего присоединения на основе матриц индексов сходства Раупа-Крика или Мориситы. Гетерогенность пространственной структуры в пределах биотопа оценивали средним для всех пар проб индексом сходства Чекановского.

При характеристике видового разнообразия использовали иерархические представления (MacArthur, 1965; Whittaker, 1972). Для оценки относительной роли альфа- и бета- компоненты в формировании общего разнообразия использовали аддитивную (гамма = альфа + бета) формулу (Loreau, 2000; Gering, Crist, 2002).

Все расчеты производили при помощи пакетов программ MS Excel 2002 и Past 1.18 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На территории Засурского леса отмечено 29 видов наземных раковинных моллюсков (табл. 1). Часто встречаются четыре вида: *Cochlicopa lubrica* (Müller, 1774), *Euconulus fulva* (Müller, 1774), *Fruticicola fruticum* (Müller, 1774), *Punctum rugmaeum* (Draparnaud, 1801).

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Таблица 1

Видовой состав и распределение наземных раковинных моллюсков Засурского леса

№	Вид	Б ₁	Б ₂	С ₁	Б ₃	С ₂	С ₃	С ₄	Д	*
1	<i>Carychium minimum</i> Müller, 1774	–	–	–	–	–	–	+	–	–
2	<i>C. tridentatum</i> (Risso, 1826)	–	–	–	–	–	–	+	+	–
3	<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
4	<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
5	<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
6	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	+	+	+	+	–
7	<i>C. nitens</i> (Gallenstein, 1852)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
8	<i>Acanthinula aculeata</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	–	+	+	+	–
9	<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	+	+	+	+	–
10	<i>V. pulchella</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
11	<i>Vertigo antivertigo</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
12	<i>V. pusilla</i> Müller, 1774	–	–	–	–	+	+	+	+	–
13	<i>V. pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	+	–	–	–	–
14	<i>V. substriata</i> (Jeffreys, 1830)	–	–	–	–	–	–	+	+	–
15	<i>Vertilla angustior</i> (Jeffreys, 1830)	–	–	–	–	–	–	+	–	–
16	<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	–	–	–	+	–	+	+	+	–
17	<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)	–	–	–	–	–	+	–	+	–
18	<i>Bulgarica cana</i> (Held, 1836)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
19	<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	+	–	–	–	+	+	+	+	–
20	<i>Discus ruderratus</i> (Ferussac, 1821)	–	–	–	–	–	–	–	+	–
21	<i>Aegopinella minor</i> (Stabile, 1864)	–	–	–	–	–	+	–	–	–
22	<i>Perpolita petronella</i> (L. Pfeiffer, 1853)	–	–	–	+	–	+	+	+	–
23	<i>P. hammonis</i> (Strom, 1765)	+	+	+	–	+	–	–	+	–
24	<i>Vittrina pellucida pellucida</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	+	+	–	–	–
25	<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
26	<i>Euconulus fulva</i> (Müller, 1774)	–	+	+	+	+	+	+	+	–
27	<i>Fruticicola fruticum</i> (Müller, 1774)	–	–	+	+	+	+	+	+	–
28	<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (A. Schmidt, 1853)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
29	<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	–	–	–	–	+

Примечания. Б₁, Б₂, Б₃ – березняки, С₁, С₂, С₃, С₄ – участки смешанного леса, Д – дубрава; * – качественные данные.

В березняках (Б₁, Б₂, Б₃) и сосняке (С₁) видовое богатство и обилие улиток низкое (рис. 1). В разнотипных биотопах смешанного леса (С₂, С₃, С₄), а также в дубраве (Д), зарегистрировано большее число видов и обилие. При этом в дубраве (Д) при высоком видовом богатстве (14) численность улиток невелика.

Комплекс доминантов в исследуемых биотопах пестрый и представлен 12 видами (рис. 2). Например, во всех участках смешанного леса и в одном из березняков (Б₁) доминирует *P. pygmaeum*, а в березняках (Б₁, Б₂) и сосняках (С₁, С₂) – *Perpolita hammonis* (Strom, 1765), предпочитающий более сухие биотопы. Другие доминанты, как *C. lubrica* и *Eu. fulva*, отмечены в отдельных березняках и участках смешанного леса. В некоторых биотопах в состав доминантов включаются редко встречающиеся виды: С₃ – *Vertigo pusilla* Müller, 1774, С₄ – *Vertigo substriata* (Jeffreys, 1830), Б₃ – *Columella edentula* (Draparnaud, 1805). На разных участках смешанного леса отмечено от 5 до 9 видов, доля которых не достигает 8%. Больше всего таких видов в осиннике (С₄).

Неоднородность сообщества улиток в этих биотопах подтверждается и значениями индекса Шеннона, который изменяется от 0.60 до 2.28. В бедных по ви-

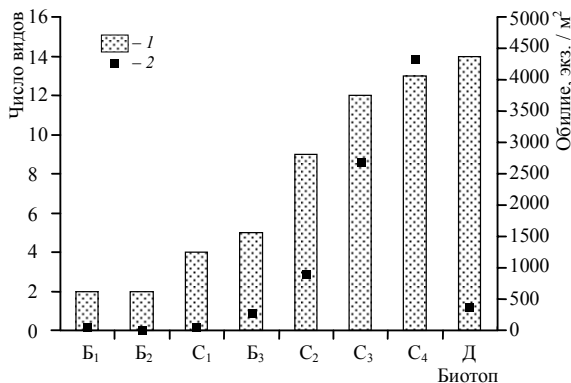


Рис. 1. Число видов (1) и обилие (2) наземных рако-винных моллюсков в разнотипных биотопах Засурского леса (березняки B₁, B₂, B₃, участки смешанного леса C₁, C₂, C₃, C₄, дубрава Д)

довому составу березняках и сосняке величина индексов составляет 0.60 – 1.44, в осиннике – 2.43, в дубраве – 2.28 и в березо-липняке – 2.16. Выравненность видовой структуры малакоценозов самая высокая в осиннике (0.95), а низкая – в одном из сосняков (0.74), в остальных биотопах находится в пределах от 0.86 до 0.90. В целом общее количество видов (гамма-разнообразие) сообществ наземных моллюсков в Засурском лесу на 40% определяется альфа-компонентой (т.е. количеством видов в отдельном биотопе) и на 60% – бета-

компонентой (т. е. различиями между видовым составом в отдельных биотопах).

По видовому составу и структуре выделено 2 варианта сообществ, формирующихся в: а) березняках и сосняках; б) дубраве и участках смешанного леса с высокой представленностью клена, липы и осины (рис. 3). По структурным характеристикам варианты исследуемых сообществ наземных моллюсков из разнотипных биотопов различаются больше, чем по видовому составу.

Таким образом, установлена связь сообщества наземных моллюсков с некоторыми структурными показателями растительного покрова Засурского леса. Можно

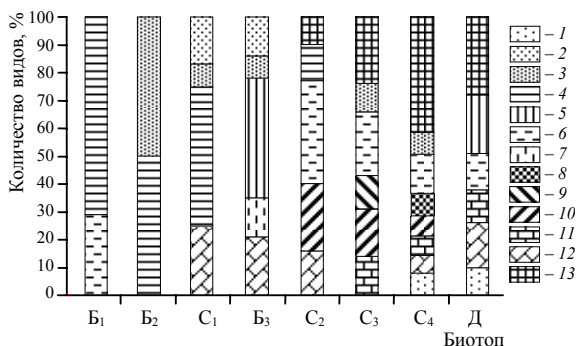


Рис. 2. Доля доминирующих видов в сообществе улиток из разных биотопов Засурского леса: 1 – *C. tridentatum*, 2 – *F. fruticum*. 3 – *E. fulva*, 4 – *P. hammonis*, 5 – *P. petronella*, 6 – *P. pygmaeum*, 7 – *C. edentula*, 8 – *V. substriata*, 9 – *V. pusilla*, 10 – *V. costata*, 11 – *A. aculeata*, 12 – *C. lubrica*, 13 – прочие. Условные обозначения см. на рис. 1

выделить две значительно отличающиеся группы, характерные для сильно нарушенных фитоценозов, а потому находящиеся на ранних стадиях сукцессии (B₁, B₂, C₁) и для разных стадий восстановления фитоценозов (B₃, C₂, C₃, C₄, Д). Они различаются видовым составом и структурой. Состав населения наземных моллюсков в подстилке зависит от состава лесного древостоя и развития травяного покрова (Байдашников, 1985). Для питания сапрофагов листовенный опад пригоден только на следующий год, когда из него вымываются ду-

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

бильные вещества, сахара, органические кислоты и пр. (Стриганова, 1980). Хвоя сосны разлагается медленно, а опад березы как пища, по мнению лесоводов, малоценен. Во вторичных березняках сокращается видовой состав моллюсков, характерный для коренных лесов, и их обилие ниже из-за антропогенного пресса (Байдашников, 1992). В смешанных лесах, дубраве, березняке с кленом и липой видовой состав моллюсков сходен в большей мере, чем структурные показатели их комплексов.

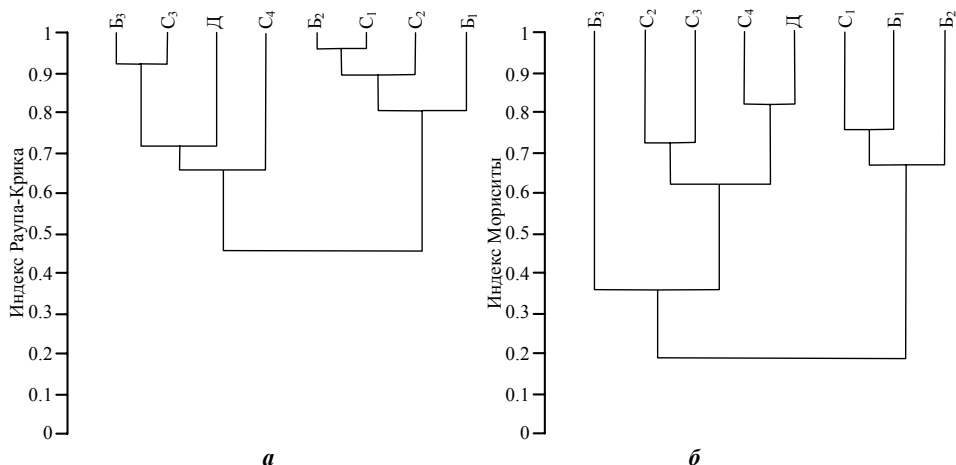


Рис. 3. Диаграммы сходства отдельных групп наземных моллюсков из разных биотопов Засурского леса по видовому составу (а) и видовой структуре (б). Условные обозначения см. на рис. 1

Для выявления структурных особенностей малакоценозов в богатых видами улиток участках леса детально проанализированы их группировки в пространственно близко расположенных трёх точках.

Число видов и обилие улиток в различных биотопах смешанного леса отличается (табл. 2). В березо-липняке (С₃) однородность малакоценоза значительно выше по сравнению с двумя другими (Д и С₂), что отражается в крайне низкой величине бета-разнообразия этих сообществ.

Таблица 2

Особенности видовых и структурных параметров малакоценозов микростаций дубравы (Д) и участков смешанного леса (С)

Показатели	Д-1	Д-2	Д-3	С ₂ -1	С ₂ -2	С ₂ -3	С ₃ -1	С ₃ -2	С ₃ -3
Обилие, особ. / м ²	367	304	432	672	320	1680	2480	3536	3136
Число видов	9	7	7	4	4	7	12	11	11
Доминирующие виды	5	5	4	3	4	3	5	4	5
Доля бета-компоненты в общем (гамма) разнообразии, %	45			44			6		
Средний индекс Чекановского между всеми парами проб	0.369			0.547			0.690		

По структурным показателям (индекс Чекановского) сходство комплексов улиток внутри микростаций березо-липняка также выше. В то же время наиболее гетерогенно сообщество наземных моллюсков в дубраве. Среди доминантов улиток березо-липняка из 4 – 5 видов три общие: *Eu. fulva*, *V. pusilla* и *P. pygmaeum* (рис. 4). Наземные улитки этого биотопа – обычные голарктические обитатели европейских широколиственных лесов.

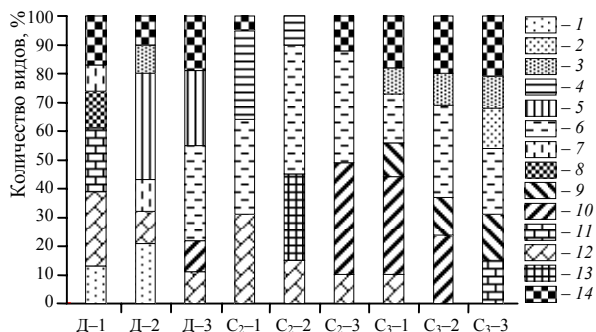


Рис. 4. Соотношение доминирующих видов мягкотелых в трех микростациях разных участков Засурского леса: 1 – *C. tridentatum*, 2 – *A. minor*, 3 – *E. fulva*, 4 – *P. hammonis*, 5 – *P. petronella*, 6 – *P. pygmaeum*, 7 – *C. edentula*, 8 – *V. substriata*, 9 – *V. pusilla*, 10 – *V. costata*, 11 – *A. aculeata*, 12 – *C. lubrica*, 13 – *V. pygmaea*, 14 – прочие виды.

Условные обозначения см. на рис. 1

графическая приуроченность составляющих их видов: помимо европейских и голарктических здесь в составе доминантов два палеарктических – *Carychium tridentatum* (Risso, 1826) и *Perpolita petronella* (L. Pfeiffer, 1853).

На третьем участке – в сосняке (C_2) – отмечен наиболее бедный видовой состав наземных моллюсков, низкое число доминантов и наибольшее различие обилия отдельных видов (см. табл. 2). Два широко распространенных голарктических вида *C. lubrica*, *P. pygmaeum* доминируют во всех микробиотопах. Доминантный комплекс наземных моллюсков в одной из проб отличается от двух других и более сравним с таковым березо-липняка.

Для подтверждения обнаруженных особенностей и выявления степени сходства в этих участках леса проведена классификация локальных сообществ (рис. 5).

По видовому составу и структуре малакоценозы четко разделились на три группы, в состав которых вошли представители населения разных типов леса. Видовой состав лишь одной пробы в дубраве оказался ближе к составу улиток березо-липняка, а по структуре показано сходство проб дубравы и смешанного леса с преобладанием сосны.

Следовательно, в микробиотопах некоторых типов леса, несмотря на отличающиеся микроусловия, улитки агрегированы и обладают схожим видовым составом и структурными показателями. В Засурском лесу таким участком является березо-липняк с доминированием липы (C_3). В этом биотопе ценотические показате-

Доминирующих видов в микробиотопах дубравы больше (7 – 9), но общий только один – широко распространенный вид *C. lubrica*. В литературе высокое видовое богатство отмечено для пологих зарастающих оврагов с большим разнообразием экологических ниш на сравнительно небольшой площади (Шиков, 1985; Сверлова и др., 2006). Тот же результат получен нами на ровной площадке в мозаичном растительном сообществе дубравы. Большую гетерогенность этого малакоценоза подтверждает и гео-

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

тели мало изменились и в течение двух следующих друг за другом лет. Возможно, равномерное распределение видов связано с высоким содержанием и листового опада на этом участке леса (Sulikowska-Drosd, Horsak, 2007). Согласно Валдену (Walden, 1981) виды со сходными экологическими требованиями имеют тенденцию сосуществовать в богатых ресурсами местообитаниях.

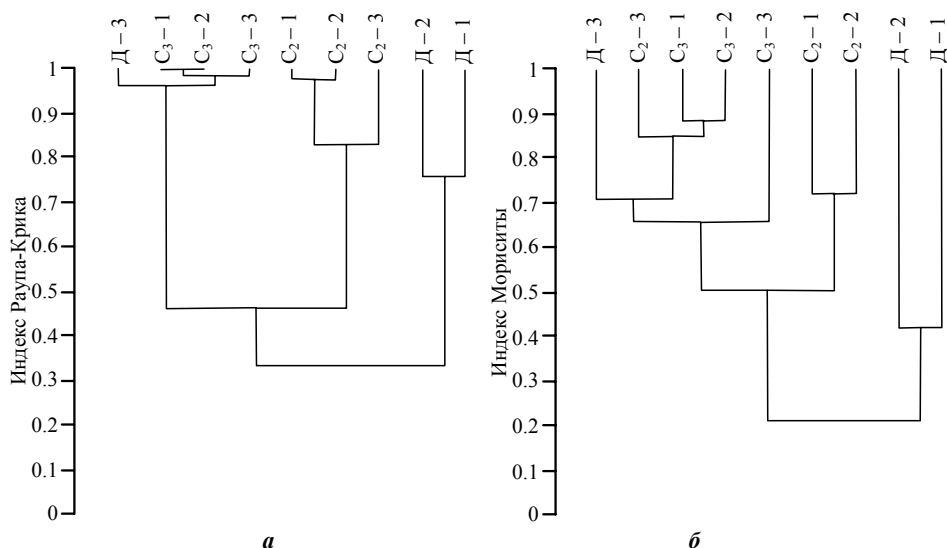


Рис. 5. Дендрограммы сходства группировок наземных моллюсков внутри разных биотопов по видовому составу (а) и видовой структуре (б). Условные обозначения см. на рис. 1

Сходство малакоценозов отдельных микробиотопов разных типов леса свидетельствует о пространственной гетерогенности условий в этих участках. Такое распределение можно объяснить более жесткими условиями для жизнедеятельности улиток, в связи с чем из состава сообщества выпадет ряд видов.

Таким образом, на территории Засурского леса сообщество наземных моллюсков, включающее 29 видов, отличается гетерогенностью структуры локальных комплексов в отдельных участках леса. В восстановленных после рубок участках леса с достаточно высокой влажностью и запасом органических остатков в почве, подходящих для питания моллюсков, разнообразие и плотность выше. В таких биотопах улитки распределены равномерно, т. е. пространственная структура сообщества более однородна. Именно эти биотопы и являются резерватами наземных моллюсков того или иного фитоценоза.

Авторы выражают благодарность А.И. Иванову за помощь в организации работ в Засурском лесу.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00187).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов И.С., Саволей Ю.П.* Рассказы о Пензенских лесах. Пенза: Изд-во Пенз. гос. с.-х. ин-та, 1990. 170 с.
- Байдашников А.А.* Наземные моллюски Закарпатской области и их распространение по основным ландшафтам и растительным сообществам // Новые данные по систематике и экологии моллюсков / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1985. С. 44 – 66.
- Байдашников А.А.* Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение I. Видовой состав и связь моллюсков с растительным покровом // Вестн. зоологии. 1992. № 4. С. 1 – 88.
- Булавкина О.В., Стойко Т.Г.* Наземные моллюски зоны защитных мероприятий объекта по уничтожению химического оружия в Пензенской области // Мониторинг природных экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. / Пенз. гос. с.-х. акад. Пенза, 2007 а. Ч. I. С. 19 – 25.
- Булавкина О.В., Стойко Т.Г.* Дополнения к фауне наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) Среднего Поволжья (Пензенская область) // Поволж. экол. журн. 2007 б. С. 245 – 249.
- Иванов А.И.* Система экологического мониторинга и мониторинга природных ресурсов долины р. Суры в пределах Пензенской области. Отчет о научно-исследовательской работе по теме №6.03. / Пенз. гос. с.-х. акад. Пенза, 2003. 168 с.
- Иванов А.И., Антонов И.С.* Памятники природы Ахунского лесхоза Пензенской области // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. Пенза: Нисса – Поволжье, 1998. С. 103 – 105.
- Кантор Ю.И., Сысов А.В.* Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. 625 с.
- Корнюшин А.В.* Наземная малакофауна грабово-дубовых лесов Среднего Приднепровья // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1988. Т. 176. С. 109 – 120.
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С.* Наземные моллюски фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 511 с.
- Николаев В.А.* Фауна наземных моллюсков Среднерусской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 19 с.
- Николаев В.А.* Наземные моллюски центра Среднерусской возвышенности // Вопросы биологии животных. Курск: Изд-во Курск. гос. пед. ин-та, 1974. С. 143 – 152.
- Сачкова Ю.В.* Разнообразие и структура населения наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) Самарской Луки // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее: Материалы Междунар. совещ. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005 а. С. 124 – 126.
- Сачкова Ю.В.* Новый для Среднего Поволжья вид наземного моллюска (Gastropoda, Pulmonata) из Жигулей // Бюл. «Самарская Лука». 2005 б. № 16. С. 191 – 195.
- Сачкова Ю.В.* Фауна и экология наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) лесостепного Поволжья (на примере Самарской области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2006 а. 20 с.
- Сачкова Ю.В.* Экологические предпочтения наземных моллюсков в лесостепи Среднего Поволжья (на примере Самарской области) // Эколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Житомир: Вид-во Житомир. держ. ун-ту, 2006 б. Вип. 2. С. 248 – 251.
- Сачкова Ю.В., Валкин И.Ю., Валкин Ю.М.* Материалы по фауне наземных брюхоногих моллюсков (Mollusca, Gastropoda) Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья. Ульяновск: Изд-во Ульян. гос. техн. ун-та, 2001. Вып. 2. С. 134 – 140.
- Сверлова Н.В., Гураль Р.І.* Визначник наземних моллюсків заходу України / Державний природознавчий музей НАН України. Львів, 2005. 216 с.

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Сверлова Н.В., Хлус Л.М., Крамаренко С.С., Сон М.О., Леонов С.В., Король Э.Н., Вычалковская Н.В., Земоглядук К.В., Кирпан С.П., Кузьмович М.Л., Стенько Р.П., Ференц О.Г., Шклярчук А.Н., Гураль Р.И. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде / Государственный природоведческий музей НАН Украины. Львов, 2006. 226 с.

Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.

Чистякова А.А., Леонова Н.А. Состояние охраняемых лесных сообществ европейской лесостепи России и возможности их реконструкции (на примере особо охраняемых территорий Пензенской области) // Экология. 2003. № 5. С. 323 – 329.

Шахматова Р.А., Подолецкая С.В. К изучению фауны наземных моллюсков Нижегородской области // Зоологические исследования в регионах России и сопредельных территорий: Материалы Междунар. конф. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. пед. ун-та, 2002. С. 55 – 63.

Шиков Е.В. Влияние рельефа и озёрно-речной сети на современное распространение моллюсков в центре Русской равнины // Новые данные по систематике и экологии моллюсков / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1985. С. 44 – 66.

Шилейко А.А. Наземные моллюски (Mollusca, Gastropoda) Московской области // Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 144 – 169.

Шилейко А.А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Фауна СССР. № 130. Моллюски. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. Т. 3, вып. 3. 400 с.

Gering J.C., Crist T.O. The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components // Ecology Letters. 2002. Vol. 5. P. 433 – 444.

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

Loreau M. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity // Ecology Letters. 2000. Vol. 3. P. 73 – 76.

MacArthur R.H. Patterns of species diversity // Biol. Rev. 1965. Vol. 40. P. 510 – 533.

Sulikowska-Drosd A., Horsak M. Woodland mollusks communities along environmental gradients in the East Carpathians // Biologia (Bratislava). 2007. Vol. 62, №2. P. 201 – 208.

Walden H.W. Communities and diversity of land mollusks in Scandinavian woodlands. I. High diversity communities in taluses and boulder slopes in SW Sweden // J. Conchology. 1981. Vol. 30. P. 351 – 372.

Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. Vol. 21. P. 213 – 251.