

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

Зейферт Дмитрий Вячеславович

УДК 574.4:594.38

РОЛЬ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

03.00.16 - экология

А в т о р е ф е р а т диссертации на соискание ученой
степени кандидата биологических наук

Свердловск - 1982

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Научные руководители: доктор биологических наук, СТРИГАНОВА Б.Р., кандидат биологических наук, ХОХУТКИН И.М.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор МАТЕКИН П.В., доктор биологических наук, профессор ДАНИЛОВ Н.Н.

Ведущая организация - Институт зоологии АН БССР

Защита состоится "8" сентября 1982 г. в 13 час. на заседании специализированного Совета К 002.05.01 по присуждению ученой степени кандидата наук в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР по адресу: 620008, г.Свердловск, ул.8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института УНЦ АН СССР.

секрет 1982 г.

 Пятолова О.А.

Актуальность проблемы. Изучение особенностей биологического круговорота в различных типах биогеоценозов является основой их рационального освоения. Почвообитающие животные обеспечивают одно из важнейших звеньев этого круговорота, непосредственно участвуя в разложении и минерализации органического вещества и интенсифицируя деятельность сапротрофных почвенных микроорганизмов.

Однако, при определениях величины потребления ресурсов для отдельных трофических уровней в целом, невозможно оценить вклад популяций отдельных видов животных. При исследовании детритных пищевых цепей в почве особенно трудно разграничить роль микроорганизмов и животных.

Цель и задачи работы. Основной целью работы являлось изучение пищевых связей и количественных характеристик питания наземных моллюсков на примере трех массовых видов из разных климатических зон в лаборатории и в естественных условиях. В работе поставлено 5 основных задач исследования: 1) определение параметров пищевой активности при питании моллюсков различными видами пищи; 2) исследования возрастной, весовой и размерной структуры популяций наземных моллюсков; 3) изучение сезонной динамики численности, биомассы и темпов роста наземных моллюсков в природных и лабораторных условиях; 4) расчет потока энергии через популяции исследованных видов наземных моллюсков; 5) выявление особенностей трансформации энергии наземными моллюсками на популяционном уровне. Такой подход требовал многолетнего учета численности моллюсков на одних и тех же участках без нарушения растительного покрова. Поэтому, существенной частью работы являлась разработка методов, позволяющих проводить подобные наблюдения.

Научная новизна. В работе получены оригинальные данные о

количественных закономерностях питания наземных моллюсков, и особенностях усвоения разных видов пищи. Описаны зависимости между величиной пищевого рациона и размером животных, показано влияние температуры, эффекта группы и других факторов, определяющих уровень пищевой активности. Исследован состав пищевого рациона, показан характер его изменения с возрастом животных и в течение вегетационного сезона. Показано изменение пищевого предпочтения наземных моллюсков в лабораторных условиях и проанализированы определяющие его факторы. Получены новые данные по популяционной экологии кустарниковой улитки. Исследован характер динамики численности и особенности популяционной структуры. Исследованы темпы весового роста улиток в естественных условиях и в лаборатории. Проанализировано влияние различных погодных факторов на характер суточной активности. Показаны особенности пространственного распределения улиток в разных типах биотопов и определен радиус индивидуальной локомоторной активности. На основе полученных данных рассчитаны потоки энергии через популяции исследованных видов, что позволило оценить их деятельность в разных типах биогеоценозов. Получены результаты свидетельствующие о больших различиях энергетического баланса широкораспространенных видов при различной температуре.

Публикации результатов исследования. По теме диссертации опубликовано II печатных работ.

Апробация работы. Результаты работы докладывались на отчетных сессиях зоологических лабораторий Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в 1977, 1979, 1980 гг., на конференции молодых ученых Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в 1980 году, в лаборатории почвенной зоологии и экспериментальной энтомологии Института эволюционной морфологии животных им. А.Н. Северцова в 1979 г., в Институте зоологии АН Турк-

менской ССР в 1981 г., на кафедре дарвинизма МГУ в 1981 г., на VI Всесоюзном совещании по проблемам почвенной зоологии (Минск, 1978 г.), на VI Всесоюзном совещании по изучению моллюсков (Ленинград, 1979 г.), на Всесоюзном совещании по проблемам популяционной экологии (Свердловск, 1982 г.).

Структура и объем работ. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы, включающего 380 наименований. Работа изложена на 222 страницах, включая 42 таблицы и 14 рисунков.

УЧАСТИЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ТРАНСФОРМАЦИИ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ И КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ИХ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ (обзор литературы)

В настоящее время имеется сравнительно большое количество работ, характеризующих биологию, структуру и динамику популяций исследованных видов наземных моллюсков, а данные, показывающие их влияние на поток вещества и энергии в биогеоценозах (Mason, 1974), весьма скудны.

У моллюсков отмечено наличие целого ряда пищеварительных ферментов вырабатываемых самими животными и симбиотическими микроорганизмами, причем они сохраняют высокую активность в широком диапазоне температур (Marcuzzi, Turchetto Lafiska, 1977). Большинство нехищных видов моллюсков полифаги с преимущественным потреблением зеленых растений, отмерших растительных остатков и грибов. По характеру питания наземных моллюсков можно разделить на две большие группы: I. Питание подстилкой. Это мелкие улитки, обитающие преимущественно в подстилке, которые чрезвычайно редко поднимаются в травянистый ярус и лишены возможности систематически потреблять зеленые части растений.

2. Питание смешанной пищей. Это более крупные улитки и слизни. Их пищевой рацион, за счет регулярных вертикальных перемещений по стеблям растений, включает и зеленые части растений. Точность подобного разделения зависит от конкретных биотопических условий (Шилов, 1980). Доминирование растительных остатков в пищевом рационе наземных моллюсков в естественных условиях отмечается для большого количества видов (Seifert, Shutov, 1981).

Коэффициенты ассимиляции различных видов пищи у моллюсков варьируют от 25 до 94% (Mason, 1970; Jensen, 1975; Richardson, 1975 a; Davidson, 1976; Jennings, Barkham, 1976; Williamson, Cameron, 1976 и др.). Эффективность ассимиляции пищи по сравнению с другими группами почвенных организмов очень высока (Wieser, 1977; Стриганова, 1980).

Количество потребленной пищи по данным разных авторов варьирует в пределах от 0,8 до 300 мг/г живого веса / сутки, что свидетельствует о недостаточной изученности этого вопроса,

Наибольшая популяционная плотность и видовое разнообразие моллюсков в умеренной зоне наблюдается в лиственных лесах, плотность в несколько раз уменьшается на лугах, минимальное количество - в хвойных лесах, на песчаных почвах и болотах. По биомассе доминируют немногочисленные, но сравнительно крупные виды; их популяционная плотность колеблется в пределах 0,2-14,5 экз./м². Относительное постоянство плотности и биомассы связано с тем, что периоды интенсивного развития у разных видов не совпадают (Jennings, Barkham, 1975).

Роль наземных моллюсков в трансформации органического вещества характеризуется количеством потребленной ими пищи (Mason, 1970; Lutman, 1978; Richter, 1979; Shachak, Steinberger, 1980) или величиной потока энергии через

популяции исследованных видов (Richardson, 1975; Williamson, 1975). Однако эти показатели рассчитанные по разным методикам различаются в три с лишним раза (Jensen, 1975). Более корректным представляется расчет уровня пищевой активности, с учетом степени ее снижения в лабораторных опытах (Jennings, Barkham, 1976). Последний метод в принципе позволяет выработать такую его модификацию, которая может быть применена для количественной оценки роли моллюсков непосредственно в природных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования природных популяций проводились в течение летних месяцев 1975-1980 гг. в Прикамском лесном массиве подзоны широколиственно-хвойных лесов (близ г.Сарапула Удмуртской АССР), на участке с парковой растительностью в районе г.Севастополя и в Припышминском лесном массиве подзоны предлесостепных сосново-березовых лесов (Талицкий район, Свердловской области, близ поселка Бельский). В двух первых пунктах делались кратковременные наблюдения, а в последнем стационарные исследования в течение всего периода активности животных. Для изучения количественных закономерностей питания в лабораторных условиях поставлено 11 экспериментов, в которых было использовано 182 экземпляра трех массовых видов улиток из разных климатических зон: *Bradybaena fruticum* (Müll.), *Eobania vermiculata* (Müll.) и *Achatina fulica* Bowdich. На 13 опытных участках проводили экологическое исследование природных и интродуцированных популяций исследуемых видов. В процессе работы было произведено более 7000 отловов и помечено 2000 улиток.

На ЭМ рассчитывалась корреляция между весовыми характе-

ристиками улиток и линейными размерами раковины. Высота и ширина (диаметр) раковины измерялись штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Исследование пищевой активности проводилось по методике, приведенной в работах Б.Р.Стригановой (1975,1980). Полученные данные логарифмировались, и рассчитывалась связь между количеством потребленной пищи, количеством выделенных экскрементов, размером улиток и их числом в пробе. Все улитки помещались индивидуально в чашки Коха; при оценке влияния эффекта группы на уровень пищевой активности использовались стеклянные банки объемом 5 л, в которые помещалось от 2 до 12 особей. Продолжительность опытов составляла 2 дня; в опытах по влиянию эффекта группы - месяц. В качестве корма использовались морковь, лопух, крапива, свежесобраные листья липы и целлюлоза в виде фильтрованной бумаги.

Темп роста в лаборатории исследовали при содержании улиток в стеклянных террариумах с почвой. Для *A. fulica* также рассчитывалась зависимость между начальными размерами улиток, их числом в чашке и конечными размерами.

Ряд кормов и экскременты улиток сжигали в 2-3 повторностях из каждого варианта опыта. Использовались образцы высушенные до воздушно-сухого веса при температуре 65°C.

На основе данных по зависимости веса тела от размеров раковины рассчитывалось увеличение веса тела за период наблюдений. Энергетический баланс *A. fulica* рассчитывали на основе величин ассимилированной пищи (морковь) и рассчитанной зависимости величины пищевого рациона от размера улитки. Эти же параметры определялись по разнице калорического содержания съеденного корма и выделенных экскрементов.

Определение уровня популяционной плотности проводилось мето-

дами пробных квадратов и методом Джолли-Зебера (Коля, 1979), Метились особи с диаметром раковины более 14 мм. Отлов и мечение проводились не менее чем в пятикратной повторности для каждого года исследований. Параллельно со сбором живых улиток проводили и сбор пустых раковин.

Размерно-возрастная структура популяций исследовалась на протяжении всего периода активности моллюсков. Всего было сделано 57 выборок, которые сравнивались между собой по критерию Вилкоксона (при $n < 100$) и Колмогорова-Смирнова (при $n > 100$). Среднегодовая смертность исследовалась по соотношению живых и мертвых меченых улиток или обходом контрольных участков и регистрацией в каждый момент времени всех обнаруженных мертвых и живых особей. Метка представляла собой нанесенный на раковину в трехкратной повторности индивидуальный номер, который покрывался слоем медицинского клея БФ-2.

В выборках *Br. fruticum* определялся процент улиток полосатой морфы. Сравнивались соотношения полосатых и бесполосатых особей в пределах отдельных популяций.

Для изучения суточной активности использовались улитки взятые непосредственно с опытного участка или голодавшие 48 и более часов. Мерой активности служило расстояние (см), на которое улитка переместилась за 30-минутный интервал. Измерялся общий путь, пройденный животным и расстояние, на которое она переместилась за сутки. Рассчитывалась корреляция этих показателей. В стабильной колонии определялся характер связи между средней величиной перемещения улитки (определялось не менее, чем по двум измерениям) и диаметром раковины.

При изучении пространственного распределения особей создавались опытные колонии с разной плотностью и регистрировались ме-

стонахождения меченых особей. В природных популяциях на основе мечення определялся участок обитания и радиус индивидуальной активности.

Изучение состава пищи проводили методом прямого наблюдения и анализом состава экскрементов. Исходя из характера суточной активности улиток, определяли периодичность дефекации. У улиток, собранных из природных биотопов, рассчитывали связь между размером животного и количеством выделенных за сутки экскрементов.

Темп роста в природных популяциях рассчитывался на основе многократного измерения меченых особей. Рассчитывали зависимость между диаметром раковины при первоначальном и последующих отловах.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И РОСТ МОЛЛЮСКОВ

Одной из задач нашей работы являлось исследование структуры и динамики популяций исследованных видов наземных моллюсков, в связи с количественной оценкой их деятельности. В парке г. Севастополя (1976 г) у *E. vermiculata* в основном встречались взрослые особи со сформированной губой. Молодь встречалась единично; ее массовый выход из гнезд наблюдался в сентябре. Средняя популяционная плотность - 5 экз./м². По литературным данным, максимальная плотность составляет 1,3 экз./м² (Verberović, 1963). По-видимому, высокая плотность является результатом антропогенного воздействия (вытаптывания), в результате чего улитки концентрируются на пригодной для существования территории.

У *Br. fruticum* обитающих в нитрофильном антропогенном сообществе в разреженном березняке (участок "Прибрежный") популяционная плотность особей с диаметром раковины более 14 мм в 1979 и 1980 гг. равнялась 2,96 и 1,93 экз./м²; процент улиток этой размерной группы равен 56,6 и 17,6.

В гигрофитно-разнотравно-вейниковом лугу (участок "Поляна") в 1979 и 1980 гг. плотность особей аналогичной размерной группы равнялась 0,62 и 0,46 экз./м²; процент улиток этой группы составляет 38,8 и 2,9. Сопоставимые результаты получены при определении популяционной плотности методом пробных квадратов.

Характер динамики размерно-возрастного состава индивидуален для каждой популяции, но при действии экстремальных погодных факторов за счет элиминации молоди и повышенной смертности улиток старших генераций он становится однотипным, что наблюдалось в 1979 г.

Амплитуда суточных колебаний веса *B. fruticum* максимальна у молоди (до 60%) и уменьшается до 5% у взрослых особей. Выявлена достоверная зависимость между величиной суточного колебания веса и размером раковины. Вес наземных моллюсков в природных условиях является достаточно вариabильной величиной. Более точные результаты дает использование в качестве показателя, характеризующего жизненные отправления, размера раковины. Так например, у *B. fruticum* с размером раковины коррелируют все весовые параметры, за исключением отношения веса раковины к сухому весу улитки, составляющему 64,4% (56,8-74,4).

Продолжительность роста *E. vermiculata* в лабораторных условиях варьирует от 6 до 18 месяцев. Вероятнее всего, эти различия связаны с условиями существования молоди на начальном этапе онтогенеза. В лабораторных условиях скорость прироста стабильна.

У улиток, находящихся в садках на открытом воздухе, выявлены значительные индивидуальные различия в скорости роста, но в целом прирост уменьшается с увеличением размера раковины.

Анализ влияния эффекта группы на рост *A. fulica* показал, что связь между числом животных и их конечными размерами не зна-

чима ($r = -0,282$), в то время как зависимость между начальными и конечными размерами раковины достоверна ($r = 0,867$).

Зависимость между средней высотой раковины (l) и возрастом (t) описывается уравнением прямой линии:

$$t = -16,49 + 6,30 l$$

В природных условиях (Kondo, 1964) эта же зависимость описывается уравнением логистической кривой (Nishida, Nishipeth, 1975).

В природных популяциях *Br. fruticum* улитки весенней генерации становятся половозрелыми на четвертый год жизни, осенней — на пятый. Половозрелые улитки погибают через год после весенней откладки яиц. Небольшая их часть живет во взрослом состоянии два года, отдельные особи могут иметь и большую продолжительность жизни. Они, вероятно, являются резервом популяции на случай экстремальных воздействий (Лившиц, Шилейко, 1978). Темп роста линейный и зависимость между диаметром раковины (L) в год (T) и ($T + 1$) описывается уравнением:

$$L_{(T+1)} = 2,224 + 1,212 L_{(T)}$$

Отмечено, что средний диаметр раковины в момент вылупления равен 2,3 мм (Хохуткин, Лазарева, 1979). Вероятнее всего, линейный прирост свидетельствует о растянутости периода роста.

Br. fruticum и *A. fulica* могут становиться половозрелыми до завершения роста. У *E. vermiculata* такого явления не отмечено.

Наблюдения за кладками четырех разных по своей экологии видов: *A. fulica*, *Br. fruticum*, *E. vermiculata* и *Succinea putris* L. показали, что период эмбрионального развития в одних и тех же условиях одинаков и в среднем составляет 14 суток. Таким образом, продолжительность периода эмбрионального развития обус-

ловлена, в основном, климатическими условиями, а не спецификой вида.

В течение всего периода исследований наблюдались достоверные различия по частоте полосатых улиток в биотопах "Поляна" и "Прибрежный". Временное постоянство частот фенотипов в биотопе "Прибрежный" связано с тем, что весной основная часть территории затопляется. Поэтому, начиная с августа, улитки покидают участок, где находятся в период активности. Таким образом, за счет эволютической адаптации улитки могут избежать влияния неблагоприятных воздействий. На участке "Поляна" улитки зимуют на том же месте, где находятся в период активности; интенсивность миграций резко снижена. В 1978 году здесь отмечено достоверное увеличение процента полосатых улиток во всех возрастных группах, когда наблюдалась ранняя, но весьма неустойчивая и затяжная весна с резкими переходами от положительных температур к отрицательным. Сбор улиток, находящихся на растительности на участке "Прибрежный" 14.07.80 г. в момент начала активности улиток (вечер), в момент прекращения активности (утро) и днем показал, что при постоянстве размерно-возрастной структуры процент полосатых улиток в выборке изменился от 15,1 до 34,0%, т.е. у полосатых улиток замедлено выполнение на растения, и больший процент их остается днем на растениях, что свидетельствует о их менее быстром реагировании на изменение внешних условий по сравнению с бесполосатыми особями. Эти результаты подтверждают ранее выявленные различия в чувствительности разных морф к тироксину (Рункова и др., 1978).

Интенсивность перемещений зависит от характера растительного покрова. Максимальное зарегистрированное перемещение у *E. vermiculata* составило 58 м. Однако на участках с предпочитаемой улитками растительностью и запасом кормов интенсивность перемещения резко снижена и сходна с величиной суточного перемещения.

В исследованных биотопах радиус суточной активности *Bt. fruticum* в летний месяц не превышает 10 м. Длительные наблюдения за мечеными улитками свидетельствуют о наличии хоминга.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПИТАНИЯ

В природных биотопах в пищевом рационе *E. vermiculata* доминируют растительные остатки. Встречаются и зеленые части растений, в основном лопуха и крапивы. В лаборатория, при выборе кормов из листового опада и зеленых растений, первый отвергался в 100% случаев.

Молодь *Bt. fruticum* с первых дней после вылупления находится среди корней злаков, заглатывая, в основном, частички почвы и вероятно потребляет почвенные микроорганизмы. После начала регулярных вертикальных перемещений (на высоту до 0,4 м) в экскрементах регулярно отмечаются зеленые ткани растений. В последующем, количество зеленой массы в пищевом рационе снижается. Максимальное количество зеленых растений в пищевом рационе улиток отмечается в момент максимального прироста биомассы растений.

Величина пищевого рациона в лабораторных экспериментах достоверно связана с линейными размерами животных лишь в том случае, когда улиткам в качестве корма давался только один вид пищи. В тех же случаях, когда растительный корм давался вместе с фильтрованной бумагой, такая зависимость не наблюдалась. Однако, в разных опытах, при потреблении одного вида пищи (в случае кормления морковью *A. fulica*) полученные коэффициенты уравнений различаются. Таким образом, показатели пищевой активности определяются не только свойствами пищи, но и состоянием самих животных. При питании смешанной пищей выявлена достоверная обратная зависимость между весом потребленной зеленой массы и процентом фильт-

ральной бумаги в пищевом рационе улиток, что также свидетельствует о лимитировании количества потребленной пищи размерами пищевого комка. При увеличении числа животных в опытных сосудах, уровень пищевой активности снижается.

С целью сравнения величины пищевых рационов, анализировались данные по интенсивности питания (табл. I). По данным лабораторных опытов у тропического моллюска *A. fulica* пищевая активность выше, чем у видов умеренной зоны. Однако наблюдения в природе показали, что максимальный уровень пищевой активности улиток измеряется величинами одного порядка.

Максимальный уровень пищевой активности взрослых улиток умеренной зоны примерно равен 35 мг/г живого веса. Однако из-за действия ряда факторов, в природных условиях, интенсивность потребления пищи обычно ниже.

У *E. vermiculata* выявлена достоверная зависимость между натуральными логарифмами размера улитки, среднесуточной температуры воздуха и количеством выделенных за сутки экскрементов (табл. 2). У улиток из природной популяции отмечалось избыточное питание, когда вся потребленная в течение периода активности, пища полностью усваивалась более чем за сутки. Избыточное питание *E. vermiculata* можно рассматривать как адаптацию к ксерофильным условиям, где увеличение продолжительности активности может привести к потере влаги. Количество выделенных экскрементов у особей потреблявших зеленые растения значительно меньше, чем у улиток, питавшихся растительными остатками. Все это свидетельствует, что зеленые растения вырабатывают вещества, которые снижают потребление улитками зеленой массы до такой степени, что оно не обеспечивает энергозатрат особи. Вследствие этого они переходят на более доступную, но менее питательную пищу.

Таблица I

Суточное потребление пищи наземными моллюсками

В и д	П и щ а	Средний вес живот- ного (мг)	Интенсивность пи- тания (мг/г живо- го веса/сутки)
<i>E. vermiculata</i>	листья лопуха	2700	22,22
- " -	листья лопуха и фильтрованная бумага	3350	26,41
<i>A. fulica</i>	морковь (I)	1420	41,19
- " -	морковь (II)	1750	45,95
- " -	морковь и филт- рованная бумага	1340	19,42
- " - (juv.)	листья лопуха	1970	33,33
- " - (ad.)	"-	65830	5,37
- " -	листья лопуха и фильтрованная бумага	2550	36,11
<i>B. fruticum</i>	зеленые листья крапивы	809	19,77
- " -	желтые листья крапивы	813	15,99

У *B. fruticum* выявлена зависимость между суточным количеством выделенных экскрементов (FU) мг воздушно-сухого веса и размерами улитки, которая описывается уравнением:

$$FU = 0,0069 l^{2,24} L^{0,58}$$

l и L - высота и ширина раковины, мм. Количество выделенных экскрементов не зависят от среднесуточной температуры воздуха.

Величина коэффициента ассимиляции пищи связана с размером улитки. Особи меньших размеров в одновозрастной группе выедают наиболее мягкие и лучше усваиваемые части растений, что прослеживается и на образцах поедаемой пищи.

По величине ассимиляции можно выделить три группы кормов: I. 60-80% ткани сельскохозяйственных культур, животные ткани, грибы, искусственные кормовые концентраты и листва ряда древесных растений и кустарников; II. 40-60% - листвова опад и листва ряда травянистых растений преимущественно представителей мелкоотебельного разнотравья; III. 20-40% - ткани злаков и других растений, содержащих большое количество клетчатки. Средняя эффективность усвоения пищи наземными моллюсками порядка 60%.

БИОЭНЕРГЕТИКА НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

У ряда видов моллюсков калорийность экскрементов ниже калорийности корма; в большинстве случаев калорийность экскрементов не изменяется. Калорийность наземных моллюсков варьирует от 18,77 до 21,90 кДж/г сухого веса. Средняя калорийность совпадает с результатами, полученными на *N. rosatiа* (Sisula, Virtanen, 1977) и составляет 20,78 кДж/г сухого веса.

Пищевая активность *Br. fruticum* в лаборатории в 2,26-4,74 раза ниже, чем в природных условиях. Реальное суточное количество потребленной пищи в природных условиях равно 25,6 мг/г живого веса. Суточное количество ассимилированной энергии составляет 454,3 джоуля/г живого веса. Результаты определения уровня пищевой активности в естественных условиях свидетельствуют об отсутствии каких-либо различий в питания полосатых и бесполосых особей. Различия активности питания у улиток разных морф в лаборатории обусловлены предположительно действием эффекта группы. Об аналогичном влиянии плотности на интенсивность дыхания свидетельствует и рассчитанная нами по данным И.М.Хохуткина и Л.Н. Добринского (1974) достоверная обратная зависимость между интенсивностью выделения CO_2 и числом улиток в пробе.

Рассчитанные величины потока энергии в популяциях *Br. fru-*

Таблица 2

Влияние размеров раковины, некоторых погодных и поведенческих факторов на суточное количество выделенных экскрементов у наземного моллюска *E. vermiculata*

l	L	t̄	t _{max} -t _{min}	осадки	h	ПУ
l	0,459	0,120	-0,234	0,206	-0,247	0,680*
L	-	0,267	-0,318	0,341	-0,244	0,432
t̄	-	-	-0,470	0,860*	-0,051	0,639*
t _{max} -t _{min}	-	-	-	-0,854*	-0,501	-0,284
осадки	-	-	-	-	0,259	0,540
h	-	-	-	-	-	-0,377
ПУ	-	-	-	-	-	-

Примечание: t̄ - среднесуточная температура воздуха, °С; t_{max}-t_{min} - суточная амплитуда температур, °С; h - высота заполнения на растениях, м.

* Коэффициенты корреляции достоверной при 95% уровне значимости.

ticum приведены в таблице 3. В Сарапульской популяции потребление листового опада за сезон может составлять 1,6-2,7%. В Талицкий популяциях этого вида основную часть пищевого рациона составляет опад травянистых растений. Поэтому значение улиток в поддержании круговорота веществ при одинаковом потоке энергии, представляется более существенным.

Поток энергии через популяцию *E. vermiculata* составляет 812 кДж/м²/год. Таким образом, ее роль в минерализации листового опада более значительна в районе Севастополя, вследствие большей биомассы и более продолжительного периода активности. Но отсутствие данных о количестве листового опада в местах обитания улиток не дает возможности количественно оценить их деятельность.

Существенное значение имеет и характер трансформации пищи в отдельных популяциях наземных моллюсков. При анализе энергетического баланса *A. fulica* в лабораторных условиях результаты определения ассимилированной энергии по калорийности экскрементов в зависимости между размером и количеством потребленной пищи совпадают. Средний коэффициент K_2 равен $5,66 \pm 0,836\%$. Рассчитанный по аналогичной методике, K_2 в естественных условиях (Kondo, 1964) равен 18,5%. Коэффициент K_2 у брюхоногих моллюсков варьирует в пределах 5-30%. Более высокие показатели K_2 приводимые в литературе объясняются, на наш взгляд, не различной биоэнергетикой видов, а кратковременностью опытов. Отметим, что прирост биомассы не является стабильным процессом.

В свете этих данных, предположение, что в природных условиях уровень пищевой активности *A. fulica* выше чем в лабораторных опытах не подтверждается. Таким образом, у этой улитки количество потребленной пищи не зависит от температуры. Стабилизация уровня пищевой активности отмечена ранее у ряда форм почвенных

животных в районах с резкими суточными колебаниями температуры (Стриганова, 1980). Аналогичная стабильность пищевой активности отмечается как у тропических видов (*A. fulica*), так и обитающих в умеренной зоне *Br. fruticosum* и *D. reticulatum* (Pallant, 1974; Stern, 1975). В биотопах с незначительными колебаниями температуры и влажности, влияние температуры на уровень пищевой активности выявляется на примере подстилочного вида *Discus rotundatus* (Mason, 1970 a) относительно ксерофильных *E. vermiculata* и *C. nemoralis* (Richardson, 1975 a; Williamson, 1975).

По мере проникновения в районы с менее благоприятным климатом у улиток увеличивается продолжительность ювенильной стадии (Андрейкевич, 1969; Uminski, 1975; Terhivuo, 1978 и др.) за счет чего возрастает и общая продолжительность жизни (Oosterhoff, 1977). Эти задержки в росте происходят не за счет снижения количества потребленной пищи, а за счет изменения соотношения процессов продукции и обмена. Таким образом, у популяций, обитающих в неблагоприятных для вида условиях наблюдается тенденция к уменьшению коэффициента K_2 под влиянием как низкой, так и высокой температуры (Stern, 1975). Отметим, что в литературе (Хмелева, 1973 и др.) принято считать коэффициент K_2 мало зависящим от факторов внешней среды. Однако удельная продукция животных (продукция в единицу времени на единицу биомассы), а следовательно и K_2 зависят от продолжительности жизни (Замка, 1972, 1974). Таким образом, закономерность, выявленная В.Е.Замкой на гидромонтах, в полной мере отмечается и у наземных моллюсков на видовом уровне.

Помимо температуры, на величину K_2 влияют энергозатраты на перемещение и утилизацию кальция. Все факторы, определяющие ^{значимы} снижение K_2 в популяциях наземных моллюсков, помимо температу-

Таблица 3

Сравнительные данные по величине потока энергии через популяции

Bt. fruticosa

Популяция, год	Среднегодовая популяционная плотность экз./м ²	Средний ln I	Средний ln I	Суточное кол-во поед. инв., мг. сухого веса	Величина потока энергии гка (кДж/м ² /год)
Поляна, 1979	1,60	2,0070	2,2731	9,24	11,0
Поляна, 1980	15,96	1,2857	1,5732	12,13	14,4
Прибрежный, 1979	5,23	2,3494	2,6103	79,13	94,1
Прибрежный, 1980	10,96	1,8281	2,1025	38,42	45,7
Саракул (взрослые особи)	-	-	-	43,52	58,6

ры, где моллюски способны существовать в более широком спектре местообитаний, чем у границы видового ареала.

ВЫВОДЫ

1. В природных условиях наземные моллюски потребляют, в основном, отмершие растительные ткани; в то же время, в лабораторных условиях происходит изменение пищевого предпочтения, и в пищевом рационе доминируют зеленые части растений.

2. Усвояемость потребляемой растительной пищи определяется количеством содержащейся в ней клетчатки, в среднем составляя 60%. Потенциальный суточный рацион в отношении к живой массе тела у исследуемых видов достигает 3,5% в воздушно-сухом весе пищи. Однако, из-за значительного колебания веса наземных моллюсков в течение суток, для определения уровня пищевой активности целесообразно использовать размер раковины в связи с большей стабильностью этого показателя.

3. У *B. fruticum* и *A. fulica* в оптимальных условиях существования не обнаружено зависимости количества потребленной пищи от температуры воздуха, в то время как у *E. vermiculata* она выявлена.

4. При групповом содержании максимальное снижение уровня пищевой активности отмечено у *B. fruticum* и *E. vermiculata* а минимальное - у *A. fulica*.

5. В разных местообитаниях наблюдаются различия размерно-возрастной структуры *B. fruticum*. По-видимому, это объясняется в основном действием климатических или погодных факторов.

6. Соотношение энергетических затрат на обмен и рост варьирует как у разных видов, так и у отдельных популяций одного вида, и зависит от популяционной плотности, температуры, а также общего запаса кормов в биотопе. Коэффициент K_2 варьи-

рует в пределах 5-30%.

7. Величина потока энергии через популяции *Bry. fruticum* определяется продолжительностью вегетационного периода и типом популяционной структуры и в одной из исследованных популяций составляла 11,0-14,4 кДж/м²/год и 45,7-94,1 кДж/м²/год в другой.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Д.В.Зейферт. Особенности внутрипопуляционного распределения *Bryadybaena fruticum* (Mülll.). - Информационные материалы ИЭРМ УНЦ АН СССР, Свердловск, 1977, с.27-28.

2. Д.В.Зейферт. Определение веса наземных моллюсков по морфометрическим показателям. - В сб.: Проблемы почвенной зоологии. Минск: Наука и техника, 1978, с.93-95.

3. Д.В.Зейферт. Опыт расчета интенсивности дыхания наземного моллюска. - Фауна экология и изменчивость животных, Свердловск, УНЦ АН СССР, 1978, с.26-27.

4. Д.В.Зейферт, С.В.Шутов. Оценка роли некоторых наземных моллюсков в переработке листового опада. - Экология, 1978, №5, с.58-61.

5. Д.В.Зейферт. Роль пищевых факторов в экологии наземных моллюсков. - В сб.: Моллюски. Основные результаты их изучения. Л.: Наука, 1979, с.157-158.

6. Д.В.Зейферт. Количественная характеристика питания наземного моллюска *Bryadybaena fruticum* в природных условиях. - Информационные материалы ИЭРМ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979, с.60-61.

7. Д.В.Зейферт, И.М.Хохуткин. Опыт изучения естественной миграции в популяциях аборигенных и интродуцированных видов

моллюсков. - В сб.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с.46-50.

8. Д.В.Зейферт, Б.Е.Пинаев, Н.В.Трещева, Т.И.Дружинина. Результаты изучения террариумной популяции наземного моллюска *Achatina fulica* Bowdich . - В сб.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск; УНЦ АН СССР, 1980, с.83-85.

9. Д.В.Зейферт, Б.Е.Пинаев. Изменение численности и структуры популяций наземных моллюсков. - Информационные материалы ИЭРМЖ. Свердловск, 1980, с.II-I2.

10. Д.В.Зейферт, И.М.Хохуткин. Темп роста наземных моллюсков в Зауралье, Информационные материалы ИЭРМЖ УНЦ АН СССР, Свердловск, 1980, с.37-38.

11. D.V. Seifert, S.V. Shutov. The consumption of leaf litter by land molluscs. *Pedobiologia* , 1981, 21, 3, p.159-165.

НС 19457 ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 30/Х1-82г. ФОРМАТ 60x84 1/16
ОБЪЕМ 1 ПЕЧ. Л. ТИРАЖ 100 ЗАКАЗ 2331

ЦЕХ № 4 П/О "ПОЛИГРАФИСТ",
СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20