

УДК 574.3, 575.2

doi: 10.17223/19988591/36/8

А.А. Сычёв, Э.А. Снегин

Белгородский государственный национальный
исследовательский университет, г. Белгород, Россия

Микропространственная изменчивость демографических и конхиологических параметров в популяциях *Helicopsis striata* (Mollusca; Pulmonata; Hygromiidae) в условиях юга Среднерусской возвышенности

В условиях гетерогенного ландшафта юга Среднерусской возвышенности у степного моллюска *Helicopsis striata* (Müller 1774) выявлено два типа популяций с высоко- и низкодифференцированной структурой. Высокодифференцированными оказались популяции с наибольшей изменчивостью конхиологических параметров, обитающие в относительно увлажненных условиях бассейна р. Северский Донец. Остальные популяции моллюска имеют низкодифференцированную структуру с низкой или средней изменчивостью признаков раковины. При этом роль экологических факторов в формировании структуры популяций оказалась неоднозначной ввиду оригинальности локальных популяционных генофондов. Показано, что в общей численности популяций доля молодых особей превышает таковую взрослых. В то же время в популяциях с разными типами пространственной структуры наблюдаются различные значения оптимальной плотности. Оригинальность популяционной структуры и территориальная обособленность групп улиток бассейна р. Северский Донец могут указывать на их принадлежность к другому виду.

Ключевые слова: *Helicopsis striata*; наземные моллюски; внутрипопуляционная структура.

Введение

Одним из механизмов обеспечения стабильного существования природных популяций биологических видов в разнородных условиях среды является формирование специфичной пространственной структуры [1, 2]. Так, в зависимости от состояния окружающей среды, степени ее пространственно-временной гетерогенности, состояния популяционного генофонда и особенностей биологии вида в популяции формируется специфичный тип взаимодействия особей [3]. Он выражается в разной степени подразделенности единой популяции на оригинальные внутрипопуляционные группы особей (субпопуляции или демы) [1]. Поэтому оценка внутрипопуляционной структуры позволяет определить степень приспособленности природных попу-

лящий к условиям среды и пути их дальнейшей адаптации [3]. Кроме того, рассматривая процесс расселения биологического вида как результат пространственного развертывания единого генофонда, можно говорить и о видоспецифичности характера меж- и внутривидовой структуры вида [4], что может найти применение в качестве таксономического критерия при разделении близкородственных таксонов.

Особенно актуальным является исследование подразделенности популяций особо охраняемых видов животных в связи с необходимостью разработки эффективных методов их сохранения и восстановления. Одним из таких видов является представитель средиземноморской группы реликтовых ксерофильных моллюсков *Helicopsis striata* [5]. В предыдущих работах нами выявлена высокая изменчивость популяций этого моллюска на территории юга Среднерусской возвышенности по морфогенетическим параметрам с выраженной тенденцией к формированию пространственных групп популяций [6–8]. Также нами показана высокая степень внутривидовой структурированности модельной популяции *H. striata* «Белая гора» на деме в бассейне р. Северский Донец [9]. Использование наземных моллюсков в качестве объектов исследования внутривидовой структуры особенно целесообразно, поскольку они обладают высокой изменчивостью морфогенетических признаков, обусловленной наследственными и средовыми факторами [10, 11].

Целью данной работы является оценка пространственной дифференциации природных популяций *H. striata* на деме по изменчивости демографических и конхиологических параметров в гетерогенных условиях юга Среднерусской возвышенности.

Материалы и методики исследования

Исследование внутривидовой структуры *H. striata* проведено в осенние периоды 2011 и 2012 гг. Для этого на территории юга Среднерусской возвышенности выбрано шесть модельных популяций (рис. 1), распространенных в биотопах с разными ландшафтно-климатическими условиями лесостепной и степной природных зон (табл. 1).

В каждой популяции *H. striata* в среднем через 150–200 м закладывали экспериментальные участки площадью 25 м² каждый, в пределах которых одновременно проводили описание биотопа, оценивали плотность населения и его возрастную структуру (рис. 2). Плотность населения определяли путем сбора всех живых особей с поверхности почвы и растений, а также с глубины почвенного горизонта в 0,05 м. На собранных особях подсчитывали количество оборотов с округлением возраста до четверти. Для упрощения анализа возрастной структуры собранных особей разбивали на четыре условные группы: I – 2,25–3,0 оборота раковины; II – 3,25–4,0; III – 4,25–5,0; IV – 5,25–6,0 оборота. После определения возраста моллюсков возвращали в биотоп.

Для измерения раковин и расчета стандартных морфометрических индексов на каждом участке случайным образом собирали раковины живых и отмерших половозрелых особей *H. striata*, относящихся к III и IV возрастным группам. Промеры проводили на бинокулярном микроскопе МБС-10 с окулярмикронетром по схеме, приведенной в нашей предыдущей публикации [6].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Описание занимаемых популяциями *Helicopsis striata* биотопов
[Description of biotopes occupied by *Helicopsis striata* populations]

Популяция [Population]	Координаты биотопа [Biotope coordinates]	Описание [Description]
«Белая гора» [“Belaya gora”]	50°37'29,65"N 36°37'09,64"E	Популяция изолированного типа (колония), расположена на крутом северо-западном берегу р. Северский Донец в лесостепной зоне. Ландшафт сильно фрагментирован в результате естественных и антропогенных процессов. Характерны кальцефитные и сухие луга. Различия между участками выражены. [Isolated population (colony), located on the steep north-western bank of the Severskiy Donets river in the forest-steppe zone. The landscape is heavily fragmented by natural and anthropogenic processes. Characterized by calciphyte and dry grasslands. Differences between the plots are expressed]
«Белени- хино» [“Beleni- khino”]	50°54'48,11"N 36°38'34,49"E	Колония, расположена на крутом восточном берегу р. Саженский Донец в лесостепной зоне. Ландшафт сильно фрагментирован оврагами. Распространены сухие луга и степи с кальцефитными элементами и представителями флоры «сниженные Альпы». Различия между участками выражены. [Colony, located on the steep eastern bank of the Sagansky Donets river in the forest-steppe zone. The landscape is heavily fragmented by ravines. Widespread dry grasslands and steppe with calciphyte elements and representatives of “lower alpine plants”. Differences between the plots are expressed]
«Губкин» [“Gubkin”]	51°17'40,59"N 37°32'24,21"E	Популяция полуизолированного типа, расположена на восточном берегу р. Великий Колодезь (верхнее Поосколье) в лесостепной зоне. Ландшафт фрагментирован в результате хозяйственной деятельности. Распространены ковыльные степи с кальцефитными элементами и представителями флоры «сниженные Альпы». Различия между участками выражены. [Partially isolated population, situated on the eastern bank of the Velikiy Kolodez river (upper Pooskolje) in the forest-steppe zone. The landscape is fragmented as a result of human activities. Widespread feather-grass steppes with calciphyte elements and representatives of “lower alpine plants”. Differences between the plots are expressed]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Популяция [Population]	Координаты биотопа [Biotope coordinates]	Описание [Description]
«Засосна» [“Zasosna”]	50°37'48,29"N 38°25'21,31"E	Популяция полуизолированного типа, расположена на выположенном и испещренном эрозионными промоинами северном берегу р. Тихая Сосна в степной зоне. Характерны ковыльные степи и сухие луга с кальцефитами и представителями «сниженных Альп». Различия между участками незначительны. [Partially isolated population, located on the northern bank of the Tikhaya Sosna river dotted with erosion gullies in the steppe zone. Typical feather-grass steppes and dry meadows with calciphyte plants and representatives of "lower alpine plants". Differences between the plots are minor]
«Верхние Лубянки» [“Verkhnie Lubyanki”]	50°27'44,49"N 37°43'59,22"E	Колония, расположена на крутом восточном склоне балки правого берега р. Оскол (Среднее Поосколье) в степной зоне. Ландшафт фрагментирован оврагами. Распространены ковыльные степи и сухие луга с кальцефитными элементами и представителями флоры «сниженные Альпы». Различия между участками выражены. [Colony, located on the steep eastern bank of the Oskol river (middle Pooskolje) in the steppe zone. The landscape is fragmented by ravines. Typical feather-grass steppes and dry meadows with calciphyte plants and representatives of "lower alpine plants". Differences between the plots are expressed]
«Осадчее» [“Osadchee”]	50°21'04,30"N 38°56'43,52"E	Популяция полуизолированного типа, расположена на выположенном северо-восточном берегу р. Черная Калитва в степной зоне. Распространены ковыльные степи с элементами «сниженных Альп». Различия между участками отсутствуют. [Partially isolated population, located on the flat north-eastern bank of the Chernaya Kalitva river in the steppe zone. Widespread feather-grass steppes with representatives of "lower alpine plants". Differences between the plots are absent]

Описание используемых показателей приведено в примечаниях к табл. 3. После измерения вычисляли единые усредненные показатели по обеим возрастным группам. Всего промерено 2 109 пустых раковин и 784 раковины живых моллюсков.

У живых особей *H. striata* анализировали характер рисунка раковины, составленный из продольных спиральных коричневых лент (на раковинах отмерших улиток рисунок, к сожалению, часто не виден). Число полос на раковинах варьирует от 0 до 12, образуя различные комбинации, количество которых, по нашим данным [7], в популяциях района исследования составляет более 150. При этом нами отмечено, что в выборках из некоторых популяций на 1 фен в среднем приходится 3 особи, что свидетельствует о значительной степени индивидуальности рисунка.

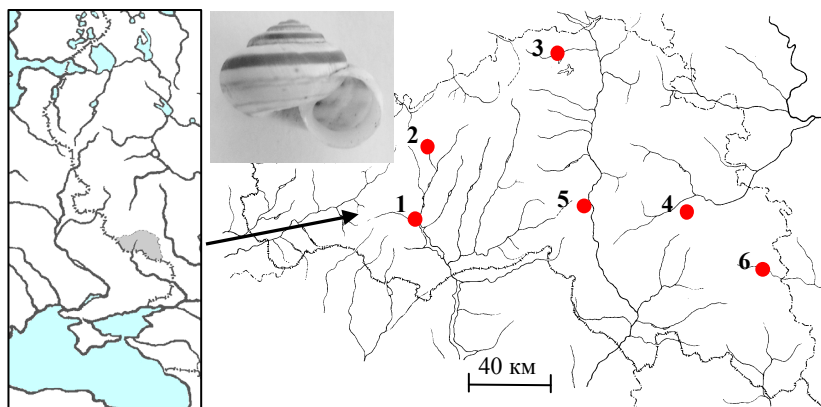


Рис. 1. Расположение исследуемых популяций *Helicopsis striata* на территории юга Среднерусской возвышенности: 1 – «Белая гора»; 2 – «Беленихино»; 3 – «Губкин»; 4 – «Засосна»; 5 – «Верхние Лубянки»; 6 – «Осадчее»

[Fig. 1. Location of the studied *Helicopsis striata* populations in the South of the Mid-Russian Upland: 1 - "Belaya gora"; 2 - "Belenikhino"; 3 - "Gubkin"; 4 - "Zasosna"; 5 - "Verkhnie Lubyanki"; 6 - "Osadchee"]

Полосы могут иметь разную ширину, сливаться друг с другом, могут быть представлены как сплошными, так и прерывистыми линиями. Встречаются также фены с поперечными пигментированными перетяжками. Все это свидетельствует об очень высокой изменчивости рисунка раковины у *H. striata*. А для получения достоверных сведений о внутри- и межпопуляционном разнообразии выборки должны состоять из нескольких сотен или тысяч особей, что часто сложно осуществить на практике.

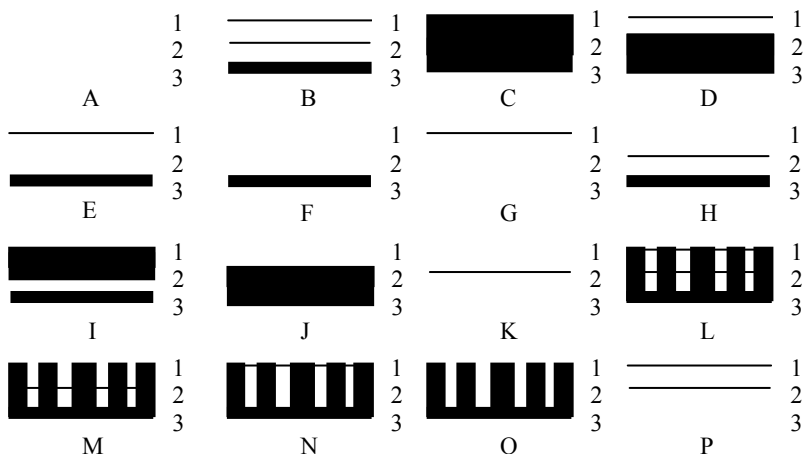


Рис. 2. Варианты верхнего рисунка раковины в популяциях *Helicopsis striata* юга Среднерусской возвышенности [Fig. 2. Variants of the upper shell pattern in *Helicopsis striata* populations of the South of the Mid-Russian Upland]

Для решения этой проблемы мы использовали только часть общего рисунка, расположенного в верхней стороне оборота над центральной полосой. Всего в таком случае мы учитывали 3 ярко выраженные ленты, формирующие 16 цветовых вариантов: от полного отсутствия полос (фен «А», альбиносы) до их полного слияния (фен «С», меланисты) (см. рис. 2).

Показатели внутриволюляционного разнообразия (H) и долю редких морф (h) для популяций рассчитывали по формулам, предложенным Л.А. Животовским [12]:

$$H = (\sqrt{\mu_1} + \sqrt{\mu_2} + \dots + \sqrt{\mu_m})^2, \quad S_H = \sqrt{\frac{H(m-H)}{N}},$$

$$h = 1 - \frac{H}{m}, \quad S_h = \sqrt{\frac{h(1-h)}{N}},$$

где S_H – ошибка показателя внутриволюляционного разнообразия; S_h – ошибка показателя доли редких морф; $\mu_1, \mu_2 \dots \mu_m$ – частоты соответствующих морф (m), N – объем выборки.

Статистическая обработка полученных данных проводилась в программе Excel (Microsoft Office). Полигоны Дебеца построены в программе StatSoft STATISTICA 6.0 for Windows.

Результаты исследования и обсуждение

Характер внутриволюляционной структуры наземных моллюсков может в значительной степени определяться состоянием среды [13, 14], поэтому мы сочли необходимым провести анализ условий обитания популяций *H. striata*, в первую очередь – особенностей ландшафта.

Местообитания популяций *H. striata* характеризуются различной степенью пространственной разнородности (см. табл. 1). Так, наиболее однородными являются биотопы «Осадчье» и «Засосна», характеризующиеся простым рельефом с отсутствием выраженных изолирующих барьеров (овраги, дороги), а также сравнительно схожим характером почвенного и растительного покровов на всем их протяжении. Биотопы «Беленихино», «Белая гора» и «Верхние Лубянки», напротив, характеризуются высоким уровнем фрагментированности ландшафтов со значительной пространственной неоднородностью почвенной эрозии и флоры вследствие гетерогенности рельефа. Кроме того, популяции «Верхние Лубянки», «Засосна» и «Осадчье» расположены в более засушливой степной зоне, а популяции «Белая гора», «Беленихино» и, в меньшей степени, «Губкин» – в более увлажненной лесостепной зоне. Таким образом, в исследование включены популяции, обитающие как в различных природных зонах, так и в биотопах с разной степенью ландшафтной разнородности.

Исходя из полученных данных (табл. 2), в изолированных популяциях бассейна р. Северский Донец «Белая гора» и «Беленихино» отмечается

наибольшая плотность живых особей, достигающая в отдельных точках 483 особи на 1 м².

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Плотность населения (С) и демографическая структура
в популяциях *Helicopsis striata*
[Population density (C) and demographic structure in *Helicopsis striata* populations]**

Популяция [Population]	Дем [Dem]	С, 1 м ²	Возрастные группы, доля [Age group, propotion]				Популяция [Population]	Дем [Dem]	С, 1 м ²	Возрастные группы, доля [Age group, propotion]			
			I	II	III	IV				I	II	III	IV
«Белая гора» ["Belaya gora"]	1	20	0,00	0,07	0,60	0,33	«Засосна» ["Zasosna"]	1	8	0,00	0,31	0,69	0,00
	2	352	0,06	0,24	0,70	0,00		2	8	0,00	0,28	0,72	0,00
	3	131	0,04	0,12	0,79	0,05		3	4	0,00	0,36	0,64	0,00
	4	483	0,12	0,31	0,57	0,01		4	4	0,00	0,52	0,48	0,00
	5	195	0,11	0,12	0,75	0,02		5	4	0,00	0,20	0,80	0,00
«Беленихино» ["Belenikhino"]	1	12	0,00	0,13	0,88	0,00	«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	1	2	0,00	0,04	0,96	0,00
	2	299	0,36	0,18	0,44	0,02		2	6	0,00	0,00	1,00	0,00
	3	5	0,00	0,00	0,50	0,50		3	12	0,00	0,07	0,93	0,00
	4	339	0,42	0,27	0,31	0,00		4	12	0,00	0,00	1,00	0,00
	5	8	0,00	0,17	0,83	0,00		5	14	0,00	0,00	1,00	0,00
«Губкин» ["Gubkin"]	1	2	0,00	0,04	0,94	0,00	«Осадчее» ["Osadchee"]	1	24	0,22	0,56	0,22	0,00
	2	4	0,00	0,06	0,94	0,00		2	19	0,29	0,29	0,43	0,00
	3	3	0,09	0,06	0,73	0,03		3	51	0,58	0,05	0,37	0,00
	4	6	0,33	0,14	0,52	0,00		4	56	0,71	0,57	0,00	0,00
	5	13	0,71	0,05	0,24	0,00		5	28	0,45	0,18	0,36	0,00

Для них же характерна резко выраженная неоднородность распределения особей, при которой в пределах популяции отмечается несколько четких максимумов и минимумов плотности населения. Как правило, наименьшая численность особей характерна для периферийных участков популяции. Одновременно в этих популяциях присутствуют выраженные «популяционные центры» с высокой численностью. Так, разница между участками с низкой и высокой плотностью населения может достигать десятков раз. Поскольку скрещивание особей на участках с высокой плотностью происходит быстрее, чем с низкой [15], это приводит к естественному нарушению панмиксии в популяции и формированию внутривидовых групп (демов).

В то же время в остальных относительно малочисленных популяциях, представленных изолированными и полуизолированными системами как с высокой, так и с низкой биотопической разнородностью, отсутствуют выраженные «популяционные центры». Различия по плотности между демами в таких популяциях менее выражены, чем в популяциях «Белая гора» и «Беленихино», и не превышают пяти-семи раз. При этом в рамках этих популяций улавливается только один максимум плотности населения, часто

представленный несколькими смежными субпопуляциями. Учитывая, что выделение демов во всех популяциях нами проводилось приблизительно на равном расстоянии друг от друга, можно констатировать, что у *H. striata* на юге Среднерусской возвышенности выделяются два типа пространственной внутривидовой структуры: 1) высокодифференцированная с частыми и значительными изменениями плотности особей на протяжении ареала популяции, характерная для популяций «Белая гора» и «Беленихино»; 2) низкодифференцированная с менее значительными и более плавными изменениями плотности, отмечаемая в популяциях «Губкин», «Верхние Лубянки», «Засосна», «Осадчее» (рис. 3).

Предполагаем, что характер пространственной дифференциации популяции определяется разными условиями их формирования. Так, в протяженных открытых экосистемах степной зоны с отсутствием выраженных изолирующих барьеров (лесные массивы, водоемы) минимально допустимое для жизнеспособности популяции эффективное число особей [16] не ограничивается площадью биотопа, что способствует формированию популяций с низкой плотностью и низкодифференцированной структурой (рис. 3, *b*). А в изначально небольших полуизолированных степных и луговых экосистемах, которые характерны для более увлажненного бассейна р. Северский Донец, напротив, формировались популяции с более высокодифференцированной структурой, позволяющей на меньшей площади содержать большее число особей и демов (рис. 3, *a*).

С другой стороны, степень изолированности исследованных популяций от других популяций, равно как и уровень изолированности демов внутри популяции, не всегда является показателем величины их внутренней подразделенности по демографическим параметрам. Например, низкодифференцированную структуру имеют популяции как изолированного («Верхние Лубянки»), так и полуизолированного типов («Засосна», «Губкин», «Осадчее»), а высокая степень физической обособленности демов в популяции «Верхние Лубянки» не способствовала формированию в ней высокодифференцированной структуры. Степень разнокачественности биотопа также не имеет однозначной связи с характером внутривидовой структуры: низкодифференцированную структуру имеют популяции, обитающие в биотопах как с разнокачественными условиями («Верхние Лубянки», «Губкин»), так и относительно однородными («Засосна», «Осадчее»). Таким образом, характер внутривидовой структуры можно объяснить, например, межпопуляционными различиями по степени подвижности особей (активной и пассивной), которая, в свою очередь, может определяться не только условиями среды, но и плотностью других животных, способных переносить улиток и их яйца [17], а также своеобразием популяционных генотипов.

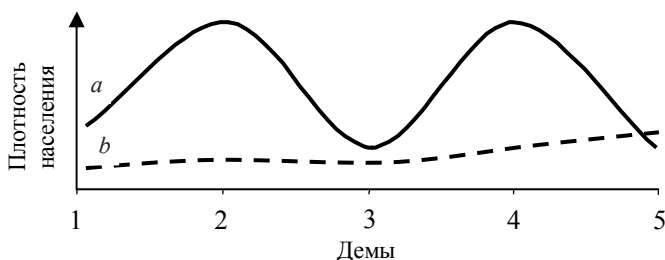


Рис. 3. Схема типов пространственной дифференциации плотности населения в популяциях *Helicopsis striata*: *a* – высокодифференцированная структура в популяции «Беленихино»; *b* – низкодифференцированная структура в популяции «Губкин»
 [Fig. 3. Spatial differentiation types of population density in *Helicopsis striata* populations: *a* - Highly-differentiated structure in the “Belenikhino” population; *b* - Low-differentiated structure in the “Gubkin” population. On the X axis - Dems; on the Y axes - Population Density]

Анализ возрастной структуры популяций показывает, что, как правило, увеличение их плотности сопровождается, с одной стороны, увеличением доли ювенильных особей I возрастной группы (например, в популяции «Белая гора» $r = 0,71$, $s_r = 0,20$, $p < 0,01$) и, с другой стороны, снижением доли особей IV возрастной группы (в популяции «Белая гора» $r = -0,70$, $s_r = 0,20$, $p < 0,01$). Таким образом, численность моллюсков в популяции определяется долей молодых особей. А поскольку ксерофильные улитки ювенильной стадии обитают преимущественно в дерновинах трав, то на их численность большое влияние оказывают морфогенетические особенности почвенного покрова [18]. Наряду с климатическими, антропогенными, биотическими и, в меньшей степени, наследственными факторами они, по-видимому, и определяют различия в плотности населения между демами и популяциями.

Кроме того, заслуживает внимания факт наличия равных долей ювенильных особей в популяциях *H. striata* как с относительно высокой, так и низкой плотностью особей. Так, в деме № 2 популяции «Беленихино» при плотности 299 особей/м² доля особей I возрастной группы составляет 0,36, в то же время аналогичная доля молодых особей в популяции «Губкин» (дем № 4) зафиксирована при значительно меньшей плотности населения – 6 особей/м² (см. табл. 2). Это, вероятно, указывает на то, что в разных популяциях *H. striata* существуют разные оптимальные значения плотности населения: для одних популяций это могут быть сотни особей на квадратный метр («Беленихино», «Белая гора»), а для других – до десятка особей (например, «Губкин», «Засосна»). А поскольку характер структурированности популяций связан с их плотностью, можно сделать вывод, что в популяциях с разными типами структуры существуют разные оптимальные значения плотности особей. Таким образом, различия в плотности между популяциями не всегда свидетельствуют о состоянии условий их обитания, а могут отражать своеобразие популяционных генофондов, определяющих особенности биологии и экологии этих групп.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Средние значения морфометрических признаков раковин *Helicopsis striata*
в популяциях и их демах ($M \pm \Delta$, $P = 0,95$)**

[Mean values of *Helicopsis striata* shell morphometric features in populations
and their dems ($M \pm \Delta$, $P = 0,95$)]

Популяция [Population]	Дем [Dem]	<i>N</i>	<i>NT</i>	<i>SW</i>	<i>SH</i>	<i>AH</i>	<i>MW</i>	<i>MH</i>	V_p	S_y
«Белая гора» ["Belaya gora"]	1	130	5,1±0,1	12,1±0,2	8,4±0,2	3,3±0,1	5,7±0,1	5,7±0,1	638,8±34,3	15,3±0,8
	2	130	4,8±0,1	9,5±0,2	6,6±0,1	2,7±0,1	4,5±0,1	4,4±0,1	306,1±20,2	9,5±0,5
	3	121	4,9±0,1	10,2±0,2	7,2±0,1	3,0±0,1	4,8±0,1	4,8±0,1	387,1±21,2	11,3±0,5
	4	125	4,9±0,1	8,9±0,1	6,5±0,1	2,9±0,1	4,2±0,1	4,0±0,1	262,4±14,3	9,5±0,4
	5	124	4,9±0,1	10,4±0,2	7,0±0,1	2,8±0,1	4,8±0,1	4,8±0,1	387,9±19,6	10,7±0,5
«Беленихино» ["Belenikhino"]	1	107	5,0±0,1	11,2±0,3	7,9±0,2	3,4±0,1	5,3±0,2	5,3±0,2	526,0±47,0	14,1±0,9
	2	106	4,8±0,1	9,5±0,2	6,7±0,2	2,9±0,1	4,5±0,1	4,4±0,1	314,8±24,3	10,2±0,6
	3	82	5,0±0,1	10,8±0,3	7,5±0,2	3,2±0,2	5,0±0,1	5,0±0,1	456,1±37,5	12,7±0,9
	4	99	4,8±0,1	8,8±0,2	6,5±0,1	2,9±0,1	4,1±0,1	4,1±0,1	258,7±17,2	9,5±0,48
	5	80	4,9±0,1	10,4±0,2	7,1±2,9	2,9±0,1	4,8±0,1	4,9±0,1	400,8±29,4	11,2±0,7
«Губкин» ["Gubkin"]	1	55	4,8±0,1	10,5±0,2	7,2±0,2	2,7±0,1	4,9±0,1	5,2±0,1	401,6±25,5	20,1±0,8
	2	58	4,8±0,1	10,5±0,2	7,4±0,2	2,8±0,1	5,0±0,1	5,2±0,1	413,7±27,8	20,7±0,9
	3	66	4,9±0,1	11,0±0,2	7,7±0,2	3,0±0,1	5,1±0,1	5,3±0,1	469,4±28,9	21,1±0,7
	4	55	4,9±0,1	10,9±0,3	7,8±0,3	2,9±0,2	5,2±0,1	5,5±0,1	480,6±38,1	22,5±1,1
	5	56	4,8±0,1	10,7±0,2	7,4±0,2	2,7±0,1	5,1±0,1	5,3±0,1	429,9±29,9	21,0±0,9
«Засосна» ["Zasosna"]	1	84	4,3±0,1	7,5±0,2	4,9±0,1	1,6±0,1	3,6±0,1	3,7±0,1	140,6±9,9	4,5±0,3
	2	75	4,3±0,1	7,5±0,1	4,9±0,1	1,6±0,1	3,6±0,1	3,6±0,1	141,3±8,3	4,6±0,3
	3	90	4,4±0,1	7,6±0,2	5,1±0,1	1,8±0,1	3,6±0,1	3,7±0,1	152,3±10,9	5,1±0,3
	4	90	4,3±0,1	7,4±0,1	4,9±0,1	1,6±0,1	3,5±0,1	3,6±0,1	138,3±9,1	4,5±0,3
	5	82	4,3±0,1	7,2±0,1	4,8±0,1	1,6±0,1	3,4±0,1	3,5±0,1	126,5±6,3	4,4±0,2
«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	1	78	4,6±0,1	9,0±0,2	5,8±0,2	2,1±0,1	4,2±0,1	4,2±0,1	241,3±18,3	6,9±0,5
	2	82	4,5±0,1	8,5±0,2	5,5±0,1	1,9±0,1	4,0±0,1	4,4±0,7	202,6±10,9	6,1±0,3
	3	87	4,5±0,1	8,2±0,1	5,1±0,1	1,6±0,1	3,8±0,1	3,9±0,1	172,4±8,7	5,0±0,3
	4	77	4,6±0,1	8,8±0,2	6,0±0,1	2,2±0,1	4,2±0,1	4,2±0,1	238,3±14,2	7,4±0,4
	5	80	4,5±0,1	8,9±0,2	5,5±0,1	1,8±0,1	4,2±0,1	4,2±0,1	222,5±13,5	5,8±0,3
«Осадчее» ["Osadchee"]	1	88	4,4±0,1	8,2±0,2	5,3±0,1	1,6±0,1	4,1±0,1	4,0±0,1	184,5±13,3	5,3±0,4
	2	79	4,5±0,1	8,2±0,2	5,5±0,1	2,0±0,1	4,0±0,1	4,0±0,1	190,7±12,6	6,2±0,4
	3	74	4,5±0,1	8,3±0,2	5,4±0,1	1,8±0,1	4,1±0,1	4,1±0,1	192,4±11,5	5,8±0,4
	4	87	4,5±0,1	8,2±0,2	5,5±0,1	2,0±0,1	3,9±0,1	4,0±0,1	188,5±13,3	6,1±0,4
	5	77	4,6±0,1	9,0±0,2	5,9±0,2	2,0±0,1	4,4±0,1	4,4±0,1	251,4±19,4	6,9±0,4

Примечание. *N* – размер выборки; *NT* – число оборотов; *SW* – ширина раковины; *SH* – высота раковины; *AH* – высота завитка; *MW* – ширина устья; *MH* – высота устья; V_p – объем раковины; S_y – площадь устья.

[Note: *N* - Sample size; *NT* - Number of turns; *SW* - Shell width; *SH* - Shell height; *AH* - Aperture height; *MW* - Mouth width; *MH* - Mouth height; V_p - Shell volume; S_y - Mouth square].

Плотность популяции наземных моллюсков является одним из основных факторов, определяющих изменчивость раковины. Так, у улиток, живущих

в условиях более высокой плотности населения, неоднократно отмечались более низкие темпы роста и меньшие размеры взрослых особей [9, 19].

Как показано нами ранее [6, 9], метрические признаки раковины половозрелых особей *H. striata* в районе исследования отличаются широким размахом изменчивости. При этом наибольшей вариансой характеризуются популяции бассейна р. Северский Донец, в то время как изменчивость раковины в популяциях из других районов юга Среднерусской возвышенности имеет значительно более низкие значения. Разная степень изменчивости признаков и их средних значений априори будут определять и разную потенциальную способность популяций к дифференциации на демы. Полученные нами данные по изменчивости раковины моллюска в демах исследованных популяций подтверждают это предположение (см. табл. 3).

Так, популяции бассейна р. Северский Донец «Белая гора» и «Беленихино» характеризуются схожим высоким диапазоном изменчивости и в то же время наибольшим уровнем пространственной разнокачественности по размеру особей. При этом в пределах этих популяций наблюдается попеременная смена демов с крупными особями (№ 1, 3, 5) на демы с мелкими особями (№ 2 и 4). Таким образом, описанная картина соответствует рассмотренному выше высокодифференцированному типу пространственной структуры.

Напротив, в остальных популяциях метрические параметры отличаются большей стабильностью средних значений и вариансы, а многие морфометрические признаки имеют клинальный характер изменчивости, что подпадает под описание низкодифференцированного типа структуры. Связано это с тем, что на внутрипопуляционном уровне иерархии у *H. striata* плотность населения отрицательно коррелирует с размером особей (так, в выборках из популяции «Беленихино» коэффициент корреляции $r = -0,90$ ($s_r = 0,25$, $p < 0,05$). В целом средние значения морфометрических параметров раковины в большинстве популяций района исследования соответствуют видовым размерам из центральных ареалов и Северного Причерноморья. Однако в бассейне Северского Донца и Верхнего Поосколья наблюдается увеличение среднего размера раковины в результате как увеличения интенсивности роста, так и числа оборотов (до 6), что соответствует сведениям И.М. Лихарева и Е.С. Раммельмейера [20].

Проведенный однофакторный дисперсионный анализ показывает, что во всех исследуемых популяциях межгрупповая компонента изменчивости (между демами) превышает внутригрупповую (внутри демов) (табл. 4). Это свидетельствует о статистически значимом различии демов внутри популяций по метрическим признакам раковины. Однако судя по значениям критерия Фишера F в табл. 4, степень дифференциации популяций по данным признакам различна. Наибольшее выражение она получила в популяциях «Белая гора» и «Беленихино», а у остальных популяций, особенно «Губкин» и «Засосна», – в меньшей степени.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Результаты однофакторного дисперсионного анализа изменчивости
объема раковины (V_p) в демах популяций *Helicopsis striata*
[Results of single-factor dispersion analysis of shell volume
variance (V_p) in *Helicopsis striata* population dems]**

Популяция [Population]	Источник вариации [Source of variation]	SS	Df	MS	F	P	$F_{кр}$																																																				
«Белая гора» ["Belaya gora"]	Bet	9886507,0	4	2471626,7	155,9	$1,1 \times 10^{-91}$	2,4																																																				
	Wit	9623791,8	624	15854,7				«Беленихино» ["Belenikhino"]	Bet	4843012,7	4	1210753,2	44,8	$7,6 \times 10^{-32}$	Wit	12684087,3	468	27045,0	«Губкин» ["Gubkin"]	Bet	274432,9	4	68608,2	5,0	$7,0 \times 10^{-4}$	Wit	3940103,4	284	13824,9	«Засосна» ["Zasosna"]	Bet	29170,0	4	7292,5	4,0	$3,6 \times 10^{-3}$	Wit	764727,7	415	1838,3	«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	Bet	259522,2	4	64880,5	17,4	$3,4 \times 10^{-13}$	Wit	1477340,6	398	3721,3	«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$	Wit
«Беленихино» ["Belenikhino"]	Bet	4843012,7	4	1210753,2	44,8	$7,6 \times 10^{-32}$																																																					
	Wit	12684087,3	468	27045,0				«Губкин» ["Gubkin"]	Bet	274432,9	4	68608,2	5,0	$7,0 \times 10^{-4}$	Wit	3940103,4	284	13824,9	«Засосна» ["Zasosna"]	Bet	29170,0	4	7292,5	4,0	$3,6 \times 10^{-3}$	Wit	764727,7	415	1838,3	«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	Bet	259522,2	4	64880,5	17,4	$3,4 \times 10^{-13}$	Wit	1477340,6	398	3721,3	«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$	Wit	1708241,0	399	4270,6								
«Губкин» ["Gubkin"]	Bet	274432,9	4	68608,2	5,0	$7,0 \times 10^{-4}$																																																					
	Wit	3940103,4	284	13824,9				«Засосна» ["Zasosna"]	Bet	29170,0	4	7292,5	4,0	$3,6 \times 10^{-3}$	Wit	764727,7	415	1838,3	«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	Bet	259522,2	4	64880,5	17,4	$3,4 \times 10^{-13}$	Wit	1477340,6	398	3721,3	«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$	Wit	1708241,0	399	4270,6																			
«Засосна» ["Zasosna"]	Bet	29170,0	4	7292,5	4,0	$3,6 \times 10^{-3}$																																																					
	Wit	764727,7	415	1838,3				«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	Bet	259522,2	4	64880,5	17,4	$3,4 \times 10^{-13}$	Wit	1477340,6	398	3721,3	«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$	Wit	1708241,0	399	4270,6																														
«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	Bet	259522,2	4	64880,5	17,4	$3,4 \times 10^{-13}$																																																					
	Wit	1477340,6	398	3721,3				«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$	Wit	1708241,0	399	4270,6																																									
«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$																																																					
	Wit	1708241,0	399	4270,6																																																							

Примечание. SS – сумма квадратов; df – число степеней свободы; MS – средний квадрат; F – критерий Фишера; Bet – между группами; Wit – внутри групп.

[Note: SS - Sum of squares; df - Number of freedom degrees; MS - Mean square; F - Fisher test; Bet - between groups; Wit - within groups].

Весьма интересные результаты получены нами при сравнении изменчивости морфометрических признаков раковин отмерших моллюсков, скопившихся в популяциях за много лет и отражающих действие усредненных векторов естественного отбора, и раковин живых моллюсков, собранных за один полевой сезон (табл. 5). Так, во многих пунктах сбора средние значения метрических признаков раковин живых особей оказались статистически значимо ниже, чем у пустых раковин. При этом общая структура внутривнутрипопуляционной дифференциации по морфометрическим признакам сходна как по выборкам пустых раковин, так и по выборкам живых особей. Кроме того, нами выявлено, что коэффициент вариации метрических признаков пустых раковин выше, чем раковин живых особей (см. табл. 5). Это можно объяснить тем, что раковины живых особей отражают только часть изменчивости пустого раковинного материала. Полученные результаты свидетельствует о том, что в субпопуляциях существует не только пространственная, но и временная изменчивость морфометрических признаков. Вероятно, в каждый данный момент времени под действием естественного отбора реализуется только часть популяционной наследственной информации, соответствующей среде в этот период. Стоит также отметить, что в среднем по всем популяциям статистически значимых различий между пустыми раковинами и раковинами живых особей нами не выявлено, что может быть связано с тем, что, несмотря на межпопуляционную дифференциацию, в целом для населения вида в районе исследования как генеральной совокупности сохраняется стабильный фенотип.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Сравнение средних значений ($M \pm \Delta$) и коэффициентов вариации ($CV \pm S_{CV}$) интегральных морфометрических параметров пустых раковин и раковин живых особей *Helicopsis striata*
 [Comparison of mean values ($M \pm \Delta$) and variation coefficients ($CV \pm S_{CV}$) of integral morphometric parameters of *Helicopsis striata* empty shells and live individuals]

Популяция [Population]	Дем ($N_e; N_l$) [Dem ($N_e; N_l$)]	$M \pm \Delta$ ($P = 0,95$)				$CV \pm S_{CV}$			
		V_p		S_y		V_p		S_y	
		Пустые [Empty]	Живые [Live]	Пустые [Empty]	Живые [Live]	Пустые [Empty]	Живые [Live]	Пустые [Empty]	Живые [Live]
«Беленихино» [“Belenikhino”]	1 (52;41)	411,9±51,9	325,3±34,0	18,6±1,4	15,7±1,0	46,3±4,5	34,2±3,8	28,3±2,8	20,0±2,2
	2 (63;40)	359,1±39,4	336,3±28,8	17,0±1,1	15,8±0,9	44,4±4,0	27,6±3,1	26,5±2,4	18,4±2,1
	3 (52;22)	412,0±51,8	559,4±95,9	18,6±1,4	22,0±2,1	46,3±4,5	41,0±6,2	28,3±2,8	22,5±3,4
	4 (61;40)	280,8±31,1	234,6±13,9	14,7±1,0	12,5±0,4	44,1±4,0	19,2±2,1	26,8±2,4	11,4±1,3
	5 (50;24)	518,6±53,0	418,8±19,5	21,5±1,2	19,9±0,5	36,8±3,7	33,3±1,2	20,2±2,0	20,8±1,0
«Засосна» [“Zasosna”]	1 (58;26)	151,1±11,8	117,4±14,8	10,9±0,5	9,6±0,8	30,3±2,8	32,7±4,5	19,1±1,8	20,3±2,8
	2 (50;25)	152,6±10,3	118,7±3,4	10,6±0,4	9,3±0,2	24,3±2,4	20,3±2,9	15,1±1,5	15,2±2,1
	3 (65;25)	161,8±13,7	128,3±11,4	10,8±0,5	10,0±0,6	31,0±3,2	22,7±3,2	21,2±1,9	14,9±2,1
	4 (63;27)	151,8±11,0	106,7±8,1	10,6±0,4	8,8±0,5	29,4±2,6	20,2±2,7	16,9±1,5	13,6±1,9
	5 (57;25)	131,0±8,1	116,1±2,9	9,6±0,4	9,1±0,2	23,8±2,2	17,7±2,5	15,5±1,5	12,4±1,8
«Верхние Лубянки» [“Verkhnie Lubyanki”]	1 (51;27)	254,4±25,0	216,5±21,5	14,4±0,9	13,4±0,8	35,8±3,5	26,3±3,6	21,9±2,2	15,8±2,1
	2 (57;25)	213,4±14,0	177,9±12,0	13,2±0,6	12,2±0,5	25,2±2,4	17,3±2,4	16,9±1,6	10,9±1,5
	3 (58;29)	181,1±11,1	156,0±12,0	12,1±0,5	10,9±0,5	23,9±2,3	21,0±2,8	16,6±1,5	13,6±1,8
	4 (49;28)	251,7±19,2	214,8±17,6	14,7±0,5	13,3±0,7	27,3±2,8	20,6±2,8	18,2±1,8	14,2±1,9
	5 (52;28)	230,2±19,0	208,1±14,7	14,6±0,8	13,3±0,7	30,4±3,0	19,1±2,5	20,1±2,0	14,5±1,9
«Осадчее» [“Osadchee”]	1 (62;26)	198,0±16,8	152,4±14,3	13,7±0,7	11,5±0,7	34,1±3,1	24,3±3,4	21,3±1,9	14,9±2,1
	2 (53;26)	205,2±16,7	161,0±10,9	13,0±0,7	11,5±0,5	30,1±2,9	17,6±2,4	18,9±1,8	11,9±1,7
	3 (46;28)	194,7±13,6	107,1±21,0	13,4±0,4	12,9±0,9	24,2±2,5	30,0±4,0	14,9±1,6	19,1±2,5
	4 (60;27)	200,6±17,6	161,9±13,5	12,8±0,7	11,4±0,6	34,7±3,2	22,0±3,0	20,3±1,9	14,3±1,9
	5 (48;29)	281,0±24,1	202,4±23,6	16,2±0,9	13,4±1,0	30,6±3,1	32,0±4,2	19,1±1,9	20,0±2,6

Примечание. N_e – размер выборки пустых раковин; N_l – размер выборки раковин живых особей; жирным шрифтом отмечены статистически значимые различия при $p < 0,05$.

[Note: N_e - Sample size of empty shells; N_l - Sample size of live individuals; statistically significant differences are in bold at $p < 0,05$].

По сравнению с демографическими параметрами и метрическими признаками раковин, в значительной степени подверженных влиянию средовых факторов, анализ изменчивости рисунка позволяет более точно оценить генетическую структуру популяций моллюсков [11, 21, 22]. Полигоны Дебца, построенные по частотам фенотипов в демах популяций, представлены на рис. 4. Исходя из полученных данных, наибольшей изменчивостью характеризуются популяции Северодонецкого бассейна «Белая гора» (в целом

по всем демам 11 фенов), «Беленихино», а также «Засосна» (по 8 фенов). Остальные популяции отличаются меньшей изменчивостью: «Губкин» – 7 фенов, «Верхние Лубянки» – 6 фенов, «Осадчее» – 5 фенов (табл. 6). При этом только в популяциях Северодонецкого бассейна встречаются фены с поперечными пигментированными перетяжками (фены «L», «M», «N», «O», см. рис. 2). Наибольшей пространственной структурированностью характеризуются популяции «Белая гора» и «Беленихино».

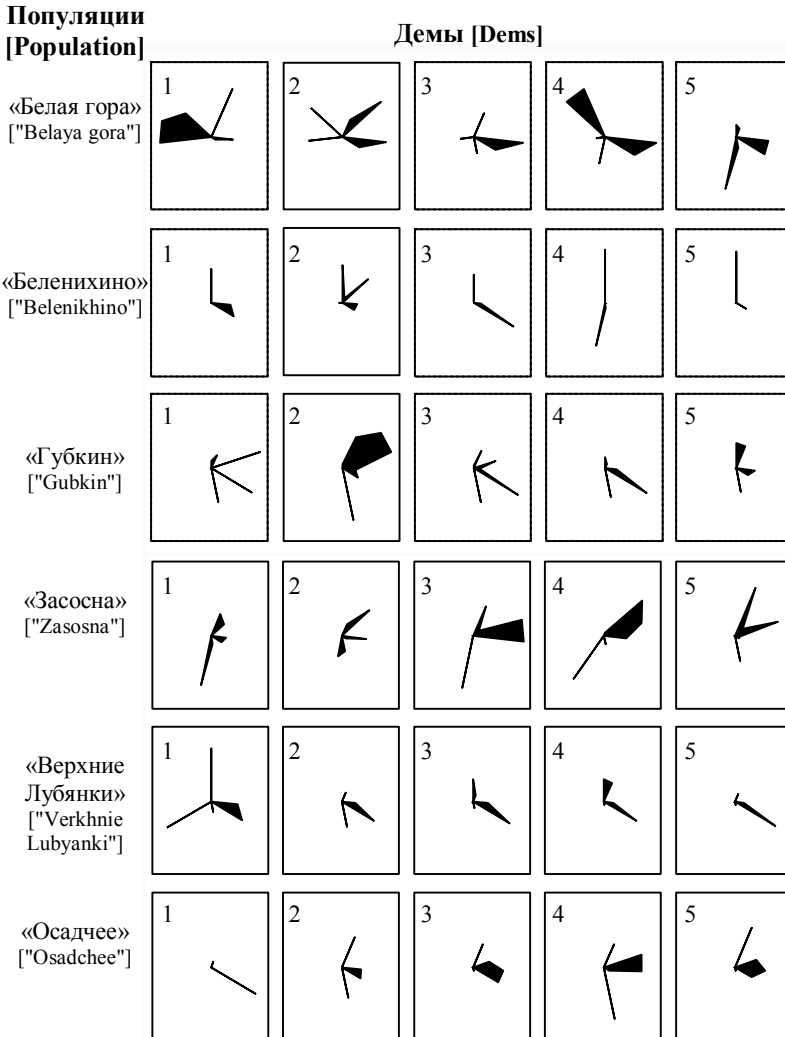


Рис. 4. Полигоны Дебеца частот фенов верхнего рисунка раковины в демах популяций *Helicopsis striata*
 [Fig. 4. Debets polygons of phenotype frequency in the upper shell pattern in *Helicopsis striata* population dems]

В этих популяциях меньшая часть фенотипов является общей для всех демов (18 и 25% соответственно). А в остальных группах большая часть фенотипов встречается во всех исследованных демах: от 50% («Верхние Лубянки» и «Засосна») до 80% («Осадчее»). Таким образом, полученные данные подтверждают результаты анализа дифференциации популяций по изменчивости демографических параметров и метрических признаков раковины. Анализ динамики отдельных фенотипов в демах популяций позволяет выявить зависимость их частот от факторов среды. Так, например, альбиносов больше в популяциях и демах, обитающих в биотопах с частыми обнажениями мела. Объясняется это действием естественного отбора, благоприятствующего выживанию бесполосых форм, поскольку они обладают большей светоотражательной способностью в условиях повышенной инсоляции мелового субстрата биотопа. А вот меланизированные формы обладают большим коэффициентом поглощения тепла.

Т а б л и ц а 6 [Table 6]

Показатель фенетического разнообразия ($H \pm S_H$) и доля редких морф ($h \pm S_h$) верхнего рисунка раковины в популяциях *Helicopsis striata* по демам (m – число фенотипов)

[The index of phenetic diversity ($H \pm S_H$) and proportion of rare morphs ($h \pm S_h$) of the upper shell pattern in *Helicopsis striata* population dems (m is the number of phenotypes)]

Популяция [Population]	Дем [Dem]	m	$H \pm S_H$	$h \pm S_h$	Популяция [Population]	Дем [Dem]	m	$H \pm S_H$	$h \pm S_h$
«Белая гора» ["Belaya gora"]	1	6	5,4±0,3	0,10±0,06	«Засосна» ["Zasosna"]	1	6	5,9±0,1	0,02±0,03
	2	6	5,1±0,4	0,15±0,06		2	6	5,4±0,3	0,10±0,06
	3	5	4,5±0,3	0,10±0,05		3	6	5,4±0,4	0,10±0,06
	4	6	4,6±0,5	0,23±0,08		4	5	4,6±0,3	0,08±0,05
	5	6	5,0±0,3	0,17±0,05		5	6	5,3±0,4	0,12±0,06
«Беленихино» ["Belenukhino"]	1	3	2,8±0,1	0,07±0,04	«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	1	5	4,0±0,4	0,20±0,08
	2	5	4,2±0,3	0,16±0,06		2	4	3,4±0,3	0,15±0,07
	3	3	2,5±0,2	0,17±0,08		3	5	3,7±0,4	0,26±0,08
	4	4	2,7±0,3	0,33±0,07		4	5	3,9±0,4	0,22±0,08
	5	2	1,9±0,1	0,05±0,04		5	4	2,9±0,3	0,28±0,08
«Губкин» ["Gubkin"]	1	5	4,2±0,2	0,16±0,05	«Осадчее» ["Osadchee"]	1	4	2,6±0,4	0,35±0,11
	2	7	6,1±0,4	0,13±0,06		2	4	3,9±0,1	0,03±0,03
	3	6	4,5±0,4	0,25±0,06		3	5	4,2±0,3	0,16±0,07
	4	5	3,9±0,3	0,22±0,05		4	5	4,6±0,3	0,08±0,05
	5	5	4,7±0,2	0,06±0,04		5	5	4,3±0,3	0,14±0,07

Увеличение доли меланизированных особей является адаптацией к обитанию в более затененных местообитаниях или с меньшим альбедо (в частности, обильно поросших растительностью и богатых ветошью). Особенно высокая доля меланистов отмечена в демах популяции «Засосна», расположенной, в отличие от других популяций, на склоне северной экспозиции и получающей меньше световой энергии.

С другой стороны, на изменчивость рисунка раковины могут влиять и генетические процессы в популяциях. Так, у многих видов моллюсков бесполосые фенотипы являются гомозиготными по отношению к полосатым формам

[23, 24]. В связи с этим увеличение доли альбиносов в популяции может быть связано со снижением генетического разнообразия в результате инбридинга и генетико-автоматических процессов. В частности, на юге Среднерусской возвышенности распространение наземных моллюсков в основном происходит вдоль речных долин [7]. Поэтому наиболее изолированные генетические системы с меньшим потоком генов и, как следствие, более низким разнообразием генотипов характерны для верховьев долин рек и балок. К числу таких популяций и относится «Беленихино» (см. рис. 1) с максимальной долей альбиносов.

Итак, на изменчивость рисунка раковины *H. striata* влияют как естественный отбор и связанные с ним параметры среды, так и случайные генетические факторы.

Заключение

Таким образом, на юге Среднерусской возвышенности популяции *H. striata* характеризуются двумя типами пространственной структуры. Высокодифференцированный тип внутривидовой структуры с ярко выраженной разнокачественностью демонов отмечен для популяций бассейна р. Северский Донец. Для популяций остальных речных бассейнов характерна слабая пространственная дифференциация изменчивости без значительного подразделения на внутривидовые группировки. При этом использование демографических и конхиологических параметров дает схожие результаты при оценке структуры популяции, что свидетельствует о достоверности полученных выводов. Показана связь внутривидовой структуры и условий среды обитания. Тем не менее такая зависимость не однозначна и, вероятно, корректируется своеобразием популяционных генотипов.

Оригинальность характера пространственной дифференциации изменчивости демографических и конхиологических параметров в популяциях *H. striata* из бассейна Северского Донца может свидетельствовать в пользу их принадлежности к другому виду. Об этом же могут свидетельствовать различные значения оптимальной плотности населения в популяциях с разными типами пространственной структуры изменчивости. Однако данный вывод требует дополнительных исследований с привлечением молекулярно-генетических маркеров.

Литература

1. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М. : Наука, 1980. 153 с.
2. Оленев Г.В. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих : дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург : ИЭРиЖ УрО РАН, 2004. 225 с.
3. Гриценко В.В. Эколого-генетическая организация изменчивости популяций некоторых видов растений и насекомых : дис. ... д-ра биол. наук. Казань : Казанский государственный университет, 2008. 408 с.

4. Алтухов Ю.П. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2004. Т. 8, № 2. С. 40–59.
5. Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Официальное издание / общ. научн. ред. А.В. Присный. Белгород : Белгородская областная типография, 2005. 532 с.
6. Снегин Э.А., Сычев А.А. Оценка жизнеспособности популяций особо охраняемого вида *Helicopsis striata* Müller (*Mollusca, Gastropoda: Pulmonata*) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Теоретическая и прикладная экология. 2011. № 2. С. 83–92.
7. Снегин Э.А. Пространственные и временные аспекты эколого-генетической структуры популяций беспозвоночных животных (на примере наземных моллюсков и насекомых юга Среднерусской возвышенности) : дис. ... д-ра биол. наук. Белгород : НИУ БелГУ, 2012. 473 с.
8. Снегин Э.А. Оценка состояния популяционных генофондов особо охраняемого вида *Helicopsis striata* (*Mollusca, Gastropoda, Pulmonata*) на основе ДНК-маркеров // Экологическая генетика. 2015. Т. XIII, № 3. С. 28–39.
9. Сычев А.А., Снегин Э.А. Внутрипопуляционная структура *Helicopsis striata* (*Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae*) в условиях лесостепного ландшафта юга Среднерусской возвышенности // Вестник КрасГАУ. 2013. № 9. С. 126–132.
10. Goodfriend G.A. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review // Systematic Zoology. 1986. Vol. 35. PP. 204–223.
11. Хохуткин И.М. Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков. Екатеринбург : УрО РАН, 1997. 176 с.
12. Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журнал общей биологии. 1980. Т. 4, № 6. С. 828–836.
13. Livshits G.M. Ecology of the terrestrial snail (*Brephulopsis bidens*): age composition, population density and spatial distribution of individuals // Journ. of Zool. 1983. Vol. 199. P. 433–446.
14. Крамаренко С.С. Формирование паттернов пространственно-временной изменчивости наземных моллюсков: мультимасштабный подход : дис. ... д-ра биол. наук. Киев : Институт зоологии НАНУ, 2014. 300 с.
15. Хедрик Ф. Генетика популяций / пер. с англ. А.А. Лушниковой, Н.В. Петровой. М. : Техносфера, 2003. 592 с.
16. Frankel O.H., Soule M.E. Conservation and Evolution. London ; New York : Cambridge University Press, 1981. 327 p.
17. Kramarenko S.S. Active and passive dispersal of terrestrial mollusks: a review // Ruthenica. 2014. Vol. 24(1). P. 1–14
18. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Сер.: Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 6. Л. : Наука, 1978. 384 с.
19. Jess S., Marks R.J. Population density effects on growth in culture of the edible snail *Helix aspersa* var. *maxima* // Journ. of Moll. Stud. 1995. Vol. 61. P. 313–323.
20. Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1952. 512 с.
21. Крамаренко С.С., Хохуткин И.М., Гребенников М.Е. Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Seraea vindobonensis* (*Pulmonata: Helicidae*) в урбанизированных и природных популяциях // Экология. 2007. № 1. С. 42–48.
22. Крамаренко С.С., Леонов С.В. Фенетическая структура крымских популяций наземного моллюска *Helix albescens* (*Gastropoda, Pulmonata, Helicidae*) // Экология. 2011. № 2. С. 153–160.
23. Cook L.M., King J.M.B. Some data on the genetics of shell-character polymorphism in the snail *Arianta arbustorum* // Genetics. 1966. Vol. 53. P. 415–425.

24. Хохуткин И.М. О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Генетика. 1979. Т. 15, № 5. С. 86–871.

Поступила в редакцию 26.03.2016 г.; повторно 09.09.2016 г.;
принята 19.10.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.

Авторский коллектив:

Сычев Антон Александрович – аспирант кафедры экологии, физиологии и биологической эволюции Белгородского государственного национального исследовательского университета (308015, г. Белгород, Россия, ул. Победы, д. 85).

E-mail: sychev-bel@yandex.ru

Снегин Эдуард Анатольевич – д-р биол. наук, доцент, зав. лабораторией популяционной генетики и генотоксикологии Белгородского государственного национального исследовательского университета (308015, г. Белгород, Россия, ул. Победы, д. 85).

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Sychev AA, Snegin EA. Microprotrusion variability of demographic and shell parameters in *Helicopsis striata* populations (Mollusca; Pulmonata; Hygromiidae) in the South of the Mid-Russian Upland. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):127-146. doi: 10.17223/19988591/36/8 In Russian, English summary

Anton A. Sychev, Eduard A. Snegin

Belgorod State National Research University, Belgorod, Russian Federation

**Microprotrusion variability of demographic and shell parameters
in *Helicopsis striata* populations (Mollusca; Pulmonata;
Hygromiidae) in the South of the Mid-Russian Upland**

The adaptation of species populations to heterogeneous environmental conditions is accompanied by formation of their specific spatial patterns. The aim of this work was to study microspatial structure of populations in the protected steppe snail *Helicopsis striata* (Müller 1774). For this, we analyzed the variability of shell and demographic features in six model populations of snails from heterogeneous conditions of the South of the Mid-Russian Upland (*see Tables*). In each population, the material was collected in autumn from five localities (dems) that are situated at a distance of 150-200 m from each other. We determined that on the territory of *H. striata* studies there are two types of spatial population structure. A highly-differentiated structure is characterised by frequent and significant changes of individuals' density, metric parameters and shell pattern throughout the saiga range. Such structure is established for the populations "Belaya gora" and "Belenikhino" (the Seversky Donets basin river) at the same time having the greatest variability of quantitative features of shell and its pattern. A low-differentiated structure is characterised by less significant and more gradual changes of the studied parameters. It is typical of other populations with medium or low variability of shell parameters. With that, there is temporal stability of population structure according to the variability of quantitative shell features.

On the basis of the obtained results we have established the relationship of population spatial differentiation with their living conditions. Thus, the most structured populations of *H. striata* are situated in more moist conditions of the Seversky Donets basin river. On the other hand, the nature of population structure does not have a clear connection with the degree of the biotope heterogeneity. Along with different optimum

density in populations with different types of partition, this may indicate its dependence on the state of population gene pools.

Analysis of the shell pattern phenotype in population dems allows revealing the dependence of their frequencies on the environmental factors. For example, there are more albinos in populations and dems that live in habitats with frequent outcrops of chalk. On the other hand, the increase in the proportion of albinos in the population may be associated with a reduction of genetic diversity by inbreeding and genetic-automatic processes. We noted that the originality of the spatial differentiation of demographic and conchological variability parameters in populations of *H. striata* from the Seversky Donets basin river can testify in favor of their belonging to a different taxonomic group.

The article contains 4 Figures, 6 Tables, 24 References.

Key words: *Helicopsis striata*; land snails; intrapopulation structure; Mid-Russian Upland.

References

1. Shvarts SS. *Ekologicheskie zakonomernosti evolyutsii* [Environmental laws of evolution]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 153 p. In Russian
2. Olenev GV. *Funktional'no-ontogeneticheskiy podkhod v izuchenii populyatsiy tsiklomorfnykh mlekopitayushchikh* [Functional and ontogenetic approach in studying populations of cyclomorphic mammals. DrSci. Dissertation, Ecology]. Yekaterinburg: Institute of Plant and Animal Ecology, UdO, RSA; 2004. 225 p. In Russian
3. Gritsenko VV. *Ekologo-geneticheskaya organizatsiya izmenchivosti populyatsiy nekotorykh vidov rasteniy i nasekomykh* [Ecological and genetic organization of the variability in populations of some species of plants and insects. DrSci. Dissertation, Ecology]. Kazan: Kazan State University; 2008. 403 p. In Russian
4. Altukhov YuP. *Dinamika genofondov pri antropogennykh vozdeystviyakh* [Dynamics of population gene pools under anthropogenic pressures]. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2004;8(2):40-59. In Russian
5. *Krasnaya kniga Belgorodskoi oblasti. Redkie i ischezayushchie rasteniya, griby, lishainiki i zhivotnye. Oftsial'noe izdanie* [The Red book of Belgorod region. Rare and endangered plants, fungi, lichens and animals]. Prisnyi AV, editor. Belgorod: Belgorodskaya oblastnaya tipografiya Publ.; 2005. 532 p. In Russian
6. Snegin EA, Sichov AA. Estimation of vitality of populations of especially protected species *Helicopsis striata* Müller (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) in conditions of the south of Mid-Russian Upland. *Theoretical and Applied Ecology*. 2011;2:83-92. In Russian
7. Snegin EA. *Prostranstvennye i vremennye aspekty ekologo-geneticheskoy struktury populyatsiy bespozvonochnykh zhivotnykh (na primere nazemnykh mollyuskov i nasekomykh yuga Srednerusskoy vozvyshehnosti)* [Extensional and temporal aspects of ecological and genetic structure of invertebrate populations (the example of land snails and insects of the Southern Mid-Russian Upland). DrSci. Dissertation, Ecology]. Belgorod: Belgorod National Research University; 2012. 473 p. In Russian
8. Snegin EA. Assessment of the state population gene pool of specially protected species *Helicopsis striata* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) using DNA-markers. *Ekologicheskaya genetika – Ecological Genetics*. 2015;13(3):28-39. In Russian
9. Sichev AA, Snegin EA. Intra-population structure of *Helicopsis striata* (Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae) in the forest-steppe landscape conditions of the Mid-Russian Upland South. *The Bulletin of KrasGAU*. 2013;9:126-132. In Russian
10. Goodfriend GA. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Zoology*. 1986;35(2):204-223. doi: [10.2307/2413431](https://doi.org/10.2307/2413431)

11. Khokhutkin IM. Struktura izmenchivosti vidov na primere nazemnykh mollyuskov [The structure of variation: A case Study of terrestrial mollusks]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 1997. 176 p. In Russian
12. Zhivotovskiy LA. Pokazatel' vnutripopulyatsionnogo raznoobraziya [Intrapopulation diversity index]. *Zhurnal Obshchey Biologii*. 1980;4(6):828-836. In Russian
13. Livshits GM. Ecology of the terrestrial snail (*Brephulopsis bidens*): age composition, population density and spatial distribution of individuals. *Journal of Zoology*. 1983;199:433-446. doi: [10.1111/j.1469-7998.1983.tb05098.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1983.tb05098.x)
14. Kramarenko SS. *Formirovanie patternov prostranstvenno-vremennoy izmenchivosti nazemnykh mollyuskov: mul'timasshtabnyy podkhod* [Patterning of spatial and temporal variability of land snails: a multiscale approach. DrSci. Dissertation, Zoology]. Kiev: II Schmalhausen Institute of Zoology; 2014. 300 p.
15. Khedrik F. Genetika populyatsii [Genetics of populations]. 2nd ed. Lushnikova AA, Petrova NV, translated from English. Moscow: Tekhnosfera Publ.; 2003. 592 p. In Russian
16. Frankel OH, Soule ME. Conservation and Evolution. London: Cambridge University Press, 1981; 327 p.
17. Kramarenko SS. Active and passive dispersal of terrestrial mollusks: A review. *Ruthenica*. 2014;24(1):1-14. In Russian
18. Shileiko AA. Nazemnie molluski nadsemeistva Helicoidea [Terrestrial mollusk superfamily Helicoidea]. In: *Fauna SSSR. Molluski* [Fauna of the USSR. Molluscs]. New series. Vol. 3, Iss. 6. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 384 p. In Russian
19. Jess S, Marks RJ. Population density effects on growth in culture of the edible snail *Helix aspersa* var. *maxima*. *J. Mollus Stud.* 1995;61(3):313-323. doi: [10.1093/mollus/61.3.313](https://doi.org/10.1093/mollus/61.3.313)
20. Likharev IM, Rammel'meier ES. Nazemnye mollyuski fauny SSSR [Terrestrial mollusk fauna of the USSR]. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1952. 512 p. In Russian
21. Kramarenko SS, Khokhutkin IM, Grebennikov ME. Specific features of phenetic structure of the terrestrial snail *Cepaea vindobonensis* (Pulmonata; Helicidae) in urbanized and natural populations. *Russian Journal of Ecology*. 2007;38(1):39-45. doi: [10.1134/S1067413607010079](https://doi.org/10.1134/S1067413607010079)
22. Kramarenko SS, Leonov SV. Feneticheskaya struktura krymskikh populyatsii nazemnogo mollyuska *Helix albescens* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) [Phenetic population structure of the land snail *Helix albescens* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in the Crimea]. *Ekologiya*. 2011;2:153-160. In Russian
23. Cook LM, King JMB. Some data on the genetics of shell-character polymorphism in the snail *Arianta arbustorum*. *Genetics*. 1966;53(3):415-425. PMID: [17248294](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17248294/)
24. Khokhutkin IM. O nasledovanii priznaka «opoyasannosti» v estestvennykh populyatsiyakh nazemnogo bryukhonogogo mollyuska *Bradybaena fruticum* (Müll) [Inheritance of banding in natural populations of the land snail *Bradybaena fruticum* (Müll)]. *Genetika*. 1979;15(5):868-871. In Russian

*Received 26 March 2016; Revised 9 September 2016;
Accepted 19 October 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Sychev Anton A, Postgraduate, Department of Ecology, Physiology and Evolutionary Biology, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: sychev-bel@yandex.ru

Snegin Eduard A, Dr. Sci. (Biol.), Ass. Prof., Head of the Laboratory of Population Genetics and Gene Toxicology, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: snegin@bsu.edu.ru