

УДК 574.42, 574.472
doi: 10.17223/19988591/30/10

А.А. Сычев¹, Э.А. Снегин¹, А.С. Шаповалов²,
Е.В. Пономаренко², Ю.Г. Чендев¹

¹Белгородский государственный национальный
исследовательский университет, г. Белгород
²Государственный природный заповедник «Белогорье»,
пос. Борисовка, Белгородская область

К вопросу о структуре фауны наземных моллюсков заповедного участка «Ямская степь» в позднем голоцене

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ,
проекты 12-04-01511-а, 12-04-10153-к, 13-04-10121-к.

Получены данные по истории формирования степной малакофауны заповедного участка «Ямская степь» в позднем голоцене, которые свидетельствуют о снижении видового разнообразия моллюсков в современную эпоху, что может быть обусловлено изменением климатических и биотических факторов, а также факторов антропогенного происхождения. Проведен анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости конхиологических признаков ксерофильных видов *Helicopsis striata* (Müller, 1774) и *Chondrula tridens* (Müller, 1774) из современной фауны и почвенного горизонта возрастом 2 860±550 лет. Выявленные статистически значимые отличия конхиологических признаков ископаемых групп и современных популяций названных видов указывают на более высокую аридность климата в суббореальный период голоцена. Отмеченная временная стабильность ряда морфологических признаков у данных моллюсков говорит об устойчивости их популяционных генофондов. Выявленная изоляция между генофондами морфологических форм *Ch. tridens* var. *galiciensis* и var. *albolimbata* как в прошлом, так и в настоящем может свидетельствовать в пользу их видового статуса.

Ключевые слова: наземные моллюски; конхиологическая изменчивость; голоцен; Ямская степь; Среднерусская возвышенность.

Введение

Познание исторического развития природных экосистем является ключевым звеном в понимании путей их дальнейшей эволюции и определении механизмов устойчивого функционирования. Эти знания способствуют выработке таких форм хозяйственной деятельности, которые позволяют грамотно использовать природные ресурсы при сохранении естественного хода вещественно-энергетических процессов в живой природе. В этом аспекте

особого внимания заслуживают лесостепные экосистемы юга Среднерусской возвышенности, к которым относится изучаемый нами участок «Ямская степь» природного заповедника «Белогорье». Известно, что лесостепь Среднерусской возвышенности, являясь природным экотонном, характеризуется высоким разнообразием фауны и флоры, обилием эндемичных и реликтовых видов [1]. Однако высокая степень хозяйственной освоенности этой территории привела к трансформации природных ландшафтов, изоляции и дроблению естественных сообществ, что вызвало сокращение их биоразнообразия. При этом наиболее выраженная депрессия характерна для луговых и степных ценозов.

Хорошими индикаторами состояния степных биоценозов считаются ксерофильные моллюски [2]. Малоподвижность, узколокальность местообитания, приуроченность к определенным фитоценоотическим комплексам являются характерными признаками этой группы животных. Степные моллюски имеют прочную кальциевую раковину, способную сохраняться в отложениях почвы. Несмотря на то, что параметры раковины большей частью генетически детерминированы, модифицирующее влияние среды приводит к определенным изменениям конхиологических признаков, по которым мы можем судить о характере экологических факторов в различных биотопах [3]. Все эти критерии позволяют использовать наземных моллюсков в качестве модельных объектов в работах по изучению эволюции природных экосистем и реконструкции экологических условий прошедших исторических эпох. Кроме того, исторический подход позволяет решать различные проблемы, связанные с систематикой моллюсков, адаптацией их популяций к изменчивым параметрам среды и роли в этом процессе внутривидовой изменчивости.

Цель работы – на основании данных по видовому составу и внутривидовой изменчивости конхиологических признаков в выборках ископаемых и современных раковин наземных моллюсков изучить структуру малакофауны заповедного участка «Ямская степь» в позднем голоцене.

Материалы и методики исследования

В исследовании использованы ископаемые и современные раковины наземных моллюсков, собранные на территории заповедного участка «Ямская степь» и его охранный зоны (рис. 1). Район исследования расположен в южной части лесостепи Среднерусской возвышенности и характеризуется расчлененным ландшафтом с частым выходом мело-мергельных пород на дневную поверхность.

Ископаемый раковинный материал получен путем промывки проб грунта из семнадцати горизонтов почвенно-геологического разреза, расположенного в днище основания балки «Вишняки» на границе заповедного участка «Ямская степь». Почвенно-геологический разрез выбран, заложен и описан

Е.В. и Д.С. Пономаренко, координаты разреза 51°10'31,26" с.ш., 37°37'30,28" в.д. Стратиграфия разреза характеризуется чередованием овражно-балочных наносов, отложенных в периоды эродирования склонов балки, и мало-мощных почв, образовавшихся на этих наносах в периоды задерновывания склонов. Наносы и эмбриональные почвы расположены на погребенной лугово-черноземной почве, сформированной на мело-мергельных породах. Общая высота почвенного профиля разреза составляет более 2,5 м [4].

Радиоуглеродное датирование горизонтов разреза проводилось по углероду захороненного почвенного гумуса и микрочастиц угля в Киевской радиоуглеродной лаборатории (Украина) и лаборатории Калифорнийского университета (США) соответственно. Возраст самого старого (семнадцатого) почвенного горизонта, расположенного на глубине 230–250 см и соответствующего погребенной почве, составляет $2\ 860 \pm 550$ лет. Возраст самого молодого (первого) почвенного горизонта оценивается в 520 ± 110 лет [4].

Всего отобрано и промыто 603,5 кг почвы. Промывка почвы осуществлена на ситах под струей проточной воды в почвоведческой лаборатории ФГБУ «Государственный природный заповедник «Белогорье». Полученный раковинный материал характеризуется различной степенью сохранности и представлен как целыми раковинами, так и их обломками. В последующих расчетах каждая отмытая раковина вне зависимости от степени ее повреждения принималась за одну особь. Видовая принадлежность отмытых раковин установлена по ключевым конхиологическим признакам [5, 6]. Всего отмыто и проанализировано 2 835 ископаемых раковин и их обломков. Рассчитывали абсолютную массу раковинного материала по каждому почвенному горизонту, а также относительную массу раковин в 10 кг почвы. Кроме того, вычисляли относительное число раковин в 1 кг почвы. Уровень видового разнообразия малакоценозов (I) оценивали по формуле Шеннона [7]:

$$I = -\sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i,$$

где p_i – доля особей i -го вида.

Современную степную фауну моллюсков изучали в двенадцати пунктах из района исследования (см. рис. 1). Для этого с поверхности почвы осуществляли сбор пустых раковин и затем устанавливали их видовую принадлежность.

Для анализа внутривидовой изменчивости в современных пунктах собраны репрезентативные выборки раковин *Chondrula tridens* (Müller 1774) и *Helicopsis striata* (Müller 1774), которые затем по морфометрическим признакам сопоставлялись с ископаемыми раковинами этих же видов из почвенного разреза. На целых раковинах подсчитывали число оборотов (ЧО) и проводили измерение основных морфометрических параметров на бинокуляре МБС-10 с окуляр-микрометром. Схема промеров раковин

представлена на рис. 2. Кроме того, для *H. striata* определяли такие интегральные параметры раковины, как объем ($V_p = ШП^2 * BP / 2$) и площадь устья ($S_y = 3,145 * BU * ШУ / 4$), а также отношения $BP / ШП$, $B3 / BP$, $ШУ / BU$. Для *Ch. tridens* рассчитывали степень развития устьевой арматуры (индекс зазубленности) по формуле $Index = (BU + ШУ) / (a + b + c)$ [8] и морфометрические индексы $B3 / BP$ и $BP / ЧО$. На территории Среднерусской возвышенности *Ch. tridens* представлен двумя морфологическими формами: *galiciensis* и *albolimbata* [9] (рис. 3). Раковины *albolimbata* отличаются более крупными размерами при равном количестве оборотов, относительно низкой высотой завитка, а также более развитой устьевой арматурой [8]. Кроме этого, дифференциацию форм *Ch. tridens* мы проводили на основании индекса $B3 / BP$, величин BP и $ШП$ с учетом $ЧО$.

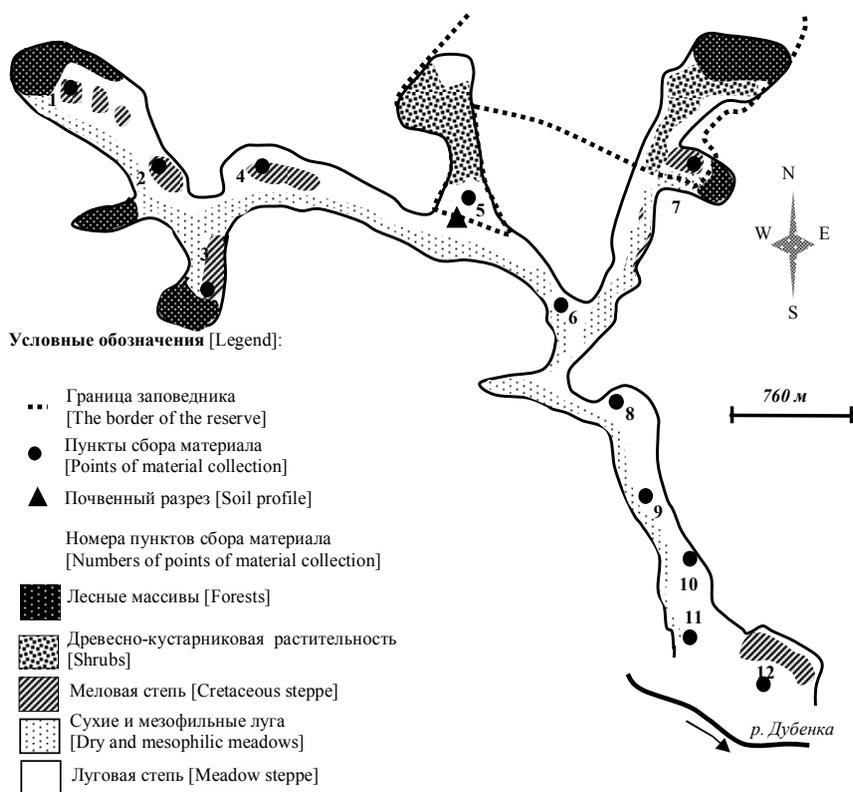


Рис. 1. Карта-схема овражно-балочного ландшафта района исследования
[Fig. 1. Schematic map of the gully landscape of the studied area]

Математическая обработка полученных данных проводилась с помощью программ Microsoft Excel и StatSoft STATISTICA 6.0 for Windows.

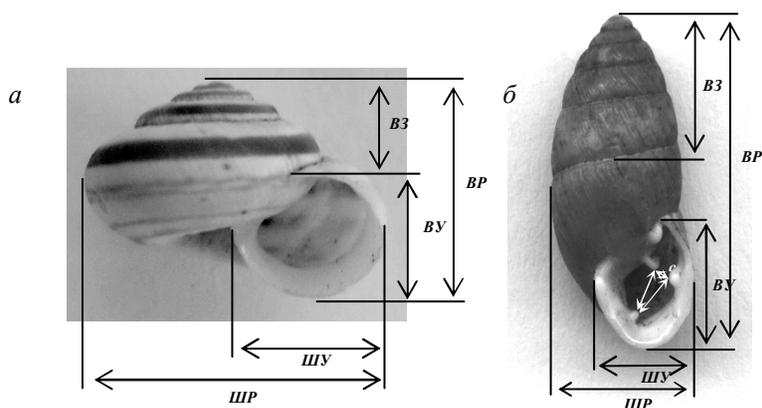


Рис. 2. Раковины *H. striata* (а) и *Ch. tridens* (б) (промеры: ВР – высота раковины, ШР – ширина раковины, ВЗ – высота завитка, ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья; расстояние между вершинами зубов: а – колумеллярного и парietального; б – колумеллярного и палатального; с – парietального и палатального)
 [Fig. 2. Shells of *H. striata* (a) and *Ch. tridens* (б) (measurements: ВР - shell's height, ШР - shell's width, ВЗ - spire's height, ВУ - mouth's height, ШУ - mouth's width; the distance between the tops of the teeth: a - columellar and parietal; b - columellar and palatal; c - parietal and palatal)]

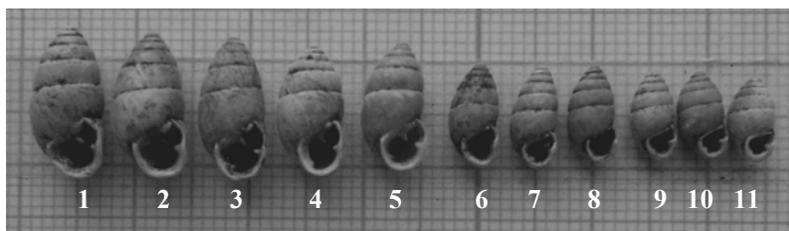


Рис. 3. *Ch. tridens* из палеогоризонта 230–250 см: 1–5 – *albolimbata*, 6–11 – *galiciensis*
 [Fig. 3. *Ch. tridens* from the paleohorizon 230-250 cm: 1-5 – *albolimbata*, 6-11 - *galiciensis*]

Результаты исследования и обсуждение

В ходе проведенных исследований установлено, что ископаемые раковины из почвенного разреза принадлежат 8 видам наземных моллюсков: *Ch. tridens*, *H. striata*, *Vallonia pulchella* (Müller 1774), *Euomphalia strigella* (Draparnaud 1801), *Cochlicopa lubricella* (Porro 1838), *Succinea oblonga* (Draparnaud 1901), *Pupilla sterrii* (Voith 1840), *Vallonia tenuilabris* (Al. Braun 1842) (рис. 4). Поскольку во всех почвенных горизонтах встречаются ксерофильные моллюски *Ch. tridens* и *H. striata* [5, 10–12], можно говорить о степном характере палеоэкосистем в районе расположения разреза на протяжении всего позднего голоцена.

Наибольшее видовое разнообразие наземных моллюсков отмечается для самого старого почвенного горизонта № 17 (возраст $2\ 860 \pm 550$ лет). Полученная датировка указывает на время его формирования в конце суббореального периода голоцена, характеризующегося относительно аридным и холодным климатом [13]. Для этого горизонта установлены все обнаруженные в разрезе виды моллюсков, за исключением *E. strigella*. Из них *P. sterrii* и *V. tenuilabris* в настоящее время в районе исследования не встречаются [10, 14]. Стоит отметить, что если *P. sterrii* обычен для среднеголоценовых отложений бассейнов рек Дона и Волги, то холодолюбивый вид *V. tenuilabris* характерен скорее для миндель-рисских отложений плейстоцена Европы [6]. При этом рядом исследователей отмечено его пребывание в Восточной Европе вплоть до сухого и теплого атлантического периода голоцена (8 000–4 800 лет назад) [15].

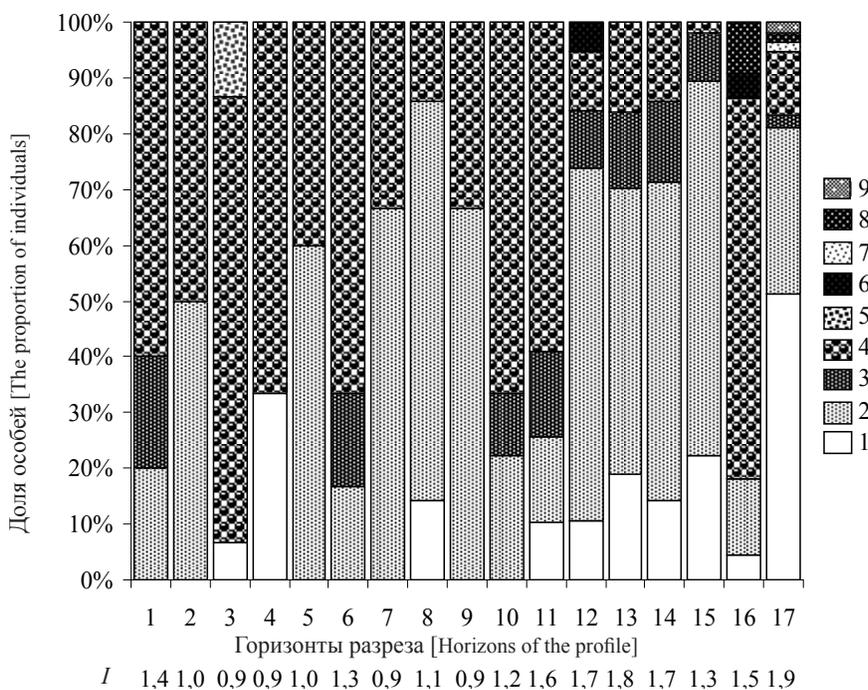


Рис. 4. Структура наземной малакофауны в горизонтах почвенного разреза и уровень ее видового разнообразия (I): 1 – *Ch. tridens* var. *albolimbata*, 2 – *Ch. tridens* var. *galiciensis*, 3 – *H. striata*, 4 – *V. pulchella*, 5 – *E. strigella*, 6 – *C. lubricella*, 7 – *S. oblonga*, 8 – *P. sterrii*, 9 – *V. tenuilabris*

[Fig. 4. Structure of the ground malacofauna in the horizons of the soil profile and the level of their species diversity (I): 1 - *Ch. tridens* var. *albolimbata*, 2 - *Ch. tridens* var. *galiciensis*, 3 - *H. striata*, 4 - *V. pulchella*, 5 - *E. strigella*, 6 - *C. lubricella*, 7 - *S. oblonga*, 8 - *P. sterrii*, 9 - *V. tenuilabris*. On the ordinate axis - Species number; on the abscissa axis - Profile horizons]

Обнаружение *V. tenuilabris* в отложениях суббореального периода голоцена на территории Среднерусской возвышенности показывает, что в условиях балочного ландшафта, имеющего много локальных убежищ, долгое время могли сохраняться виды ледниковой эпохи. А их исчезновение могло быть вызвано как климатическими, так и биотическими изменениями, в частности возрастанием конкуренции со стороны более теплолюбивых видов моллюсков [15].

Присутствие в конце суббореального периода голоцена характерного обитателя сухих слабозадернованных склонов балок с меловыми почвами *H. striata*, представителя каменистых горных биотопов *P. sterrii*, а также обитателя хорошо дренируемых биотопов *C. lubricella* дает основание предположить относительно разреженное состояние растительного покрова и наличие меловых обнажений на склонах балок того времени [5, 6, 10]. Вероятно, низкая задернованность склонов приводила к относительно свободному стоку поверхностных вод, усилению водной эрозии и аллювиальных процессов, формированию в понижениях рельефа временных водоемов. В пользу этих рассуждений говорят находки в палеогоризонте раковин пресноводного моллюска *Anisus dazuri* (Möbch 1868) и мезофильного моллюска *S. oblonga*. Таким образом, сухой климат и пересеченный ландшафт приводили к формированию разнокачественных биотопов: на склонах балок находились аридные разреженные биотопы, а в днищах балок существовали мезофильные и гидрофильные сообщества.

В почвенно-геологических горизонтах № 15 и 16, расположенных на глубине 205–230 см и датированных началом субатлантического периода голоцена (около 2 300 лет назад), наблюдается снижение видового разнообразия малакофауны. В частности, в отложениях этого времени нами не найдены раковины *V. tenuilabris* и *P. sterrii*, а число раковин ксерофильного вида *H. striata* и мезофильной улитки *S. oblonga* значительно сокращается. Происходит также уменьшение численности особей *Ch. tridens* var. *galiciensis* относительно var. *albolimbata*. Описанные изменения в малакофауне могли быть следствием снижения биотопического разнообразия палеоландшафта. Так, повышение влажности климата, отмеченное для этого периода [16], могло привести к задерновыванию склонов, снижению водного стока, гумидизации склоновых биотопов и аридизации понижений ландшафта. Данное предположение подтверждается низким содержанием меловой крошки в отложениях на глубине 215–230 см.

Известно, что в период между 1 950±150 и 1 540±90 лет назад имело место потепление и снижение влажности климата [17]. Сообщества моллюсков этого периода (горизонты № 11–14, расположенные на глубине 143–202 см) представлены степными видами. Однако стоит отметить, что, несмотря на существование столь продолжительного периода времени с благоприятными условиями для развития ксерофильной группы малакофауны, появления новых, ранее не отмечаемых сухолюбивых видов нами не зафиксировано.

Период между 1 440±10 и 520±110 лет назад характеризуется самым

низким видовым разнообразием наземных моллюсков (горизонты № 1–10, глубина 35–143 см). Малакофауна этого периода представлена регулярно встречающимся видом *V. pulchella*, а также временно исчезающими и вновь появляющимися *H. striata*, *Ch. tridens* var. *galiciensis* и var. *albolimbata*, что, вероятно, связано либо с их периодическим исчезновением/появлением в биоценозе, либо с уменьшением/увеличением численности популяций. При этом форма *galiciensis*, начиная со второго горизонта (670±30 лет назад, глубина 53–59 см), полностью исчезает из отложений балки «Вишняки» и в настоящее время в ней не встречается. Основной причиной описанных явлений можно считать характерное для данного исторического периода увлажнение и похолодание климата [18]. Причем несмотря на некоторое потепление и аридизацию климата в период 1 200–700 лет назад (так называемый «малый климатический оптимум») [19], соответствующего горизонтам разреза № 4–7 (глубина 67–116 см), увеличения видового разнообразия малакофауны мы не наблюдаем. В наступившую затем эпоху «малого ледникового периода» около 700 лет назад нами отмечено появление нового для фауны района исследования вида *E. strigella* (горизонт № 3, глубина 59–67 см), предпочитающего относительно влажные и холодные биотопы.

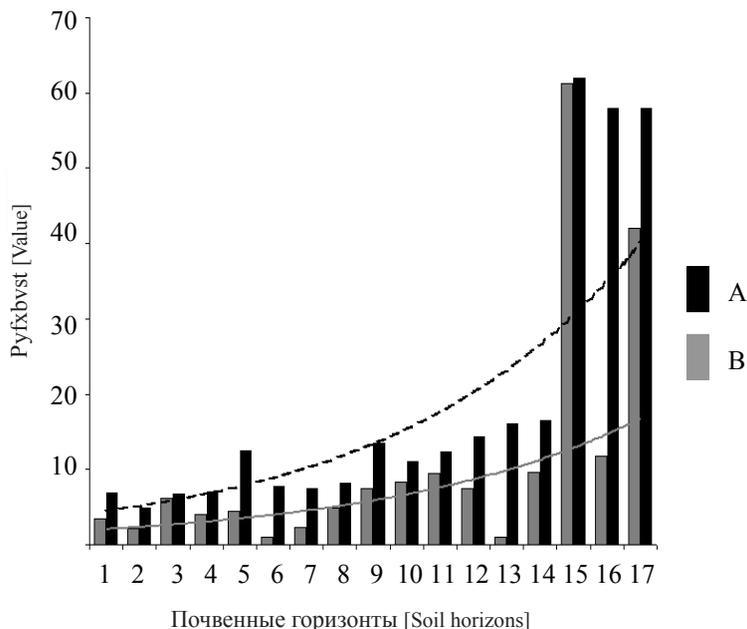


Рис. 5. Относительная масса раковин моллюсков в мг/1 кг почвы (A) и их количество в ед./10 кг почвы (B) по горизонтам почвенного разреза [Fig. 5. Relative weight of shells in mg/1 kg of soil (A) and their number in 10 kg of soil (B) in the horizons of the soil profile]

В целом с конца суббореального периода голоцена по настоящее время на территории «Ямской степи» для фауны наземных моллюсков отмечается умень-

шение индекса Шеннона (см. рис. 4). Выявлено экспоненциальное снижение как относительного числа раковин (коэффициент корреляции $r = 0,88$, $t_{st} = 15,6$, $p < 0,01$), так и относительной массы раковинного материала моллюсков с уменьшением возраста почвенного горизонта ($r = 0,77$, $t_{st} = 7,6$, $p < 0,01$) (рис. 5).

Обеднению малакофауны, наряду с изменением климатических и биотических факторов, могла способствовать и хозяйственная деятельность человека. Дело в том, что в горизонтах изученного почвенного разреза, датированных возрастом 2 000 лет и более поздним временем, обнаружены пыльца и фитоолиты культурных злаков, что говорит о периодическом возникновении на склонах и в днище изучаемой балки пахотных угодий населения археологических культур раннего железного века, раннего, развитого и позднего Средневековья.

Данные по видовому составу современной наземной малакофауны представлены в табл. 1. В настоящее время в балке присутствуют 10 видов наземных моллюсков. Из них 4 вида не обнаружены в горизонтах почвенного разреза: *C. lubricella*, *Truncatellina cylindrica* (Ferussac 1807), *Perpolita petronella* (Pfeiffer 1853), *Pupilla muscorum* (Linnaeus, 1758). Это можно объяснить несколькими причинами: быстрым разрушением пустых раковин, низкой численностью моллюсков, а также аккумуляцией раковин в почвенных горизонтах с ограниченной площади балки, куда виды с локальными популяциями могли не попасть.

Для сопоставления конхиологических признаков отобраны целые раковины взрослых особей *Ch. tridens* и *H. striata* из горизонта 230–250 см (палеовыборки) и современных биотопов района исследования. Полученные средние значения представлены в табл. 2 и 3.

Сравнение выборок раковин из современных популяций *H. striata* с помощью критерия Стьюдента не выявило значимых отличий ($p \leq 0,05$) по большинству анализируемых признаков. При этом сравнение палеовыборки с пулом современных раковин этого моллюска из района исследования позволило определить статистически значимые отличия между ними по большинству параметров, что связано с более мелкими размерами ископаемых раковин при равном количестве оборотов. Ранее нами установлено [20], что уменьшение среднего размера половозрелых особей в популяциях *H. striata* тесно связано с повышением плотности населения особей. Кроме того, для палеовыборки доля раковин с числом оборотов $\geq 4,75$ составляет 31%, в то время как для современных групп – 56%. Наблюдаемое уменьшение доли крупных особей в демографической структуре палеопопуляции также свидетельствует о более высокой плотности населения и, вероятно, более благоприятных условиях существования в прошлом [20]. Поскольку *H. striata* является ксерофильным моллюском, то ухудшение условий обитания в последующие периоды могло быть вызвано повышением влажности климата. Таким образом, полученные данные подтверждают предположение о том, что в конце суббореального периода голоцена условия были более аридными, чем в настоящее время. Стоит также отметить, что по индексу *BP/ШР*

значимых отличий между палеовыборкой и пулом современных раковин *H. striata* нами не выявлено. Это указывает на стабильность общей конституции раковины моллюска во времени.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Виды наземных моллюсков в современных биотопах заповедного участка «Ямская степь» и его охранной зоны
[Species of land snails in modern habitats of the protected area "Yamskaya steppe" and its buffer zone]

Пункты сбора материала [Points of material collection]	Наземные моллюски [Land snails]										Индекс Шеннона [The Shannon Index]
	<i>Chondrula tridens</i> var. <i>Albolimbata</i>	<i>Chondrula tridens</i> var. <i>galiciensis</i>	<i>Helicopsis striata</i>	<i>Vallonia pulchella</i>	<i>Vallonia costata</i>	<i>Euomphalia strigella</i>	<i>Cochlicopa lubricella</i>	<i>Truncatellina cylindrica</i>	<i>Perpolita petronella</i>	<i>Pupilla muscorum</i>	
1	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	1,9
2	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	1,9
3	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	2,1
4	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	0,7
5	+	-	+	+	+	+	-	+	-	-	1,3
6	+	-	-	+	+	-	-	+	-	-	1,6
7	+	+	-	+	+	+	-	+	-	+	1,6
8	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	1,1
9	+	-	+	+	+	-	-	+	-	+	1,6
10	+	-	-	+	+	+	-	-	+	+	1,8
11	+	-	-	+	+	+	-	+	-	+	1,7
12	+	-	+	+	+	-	-	+	-	+	2,2

Примечание: «+» – присутствие; «-» – отсутствие [Note: + presence, - absence].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Средние значения морфометрических признаков раковин *H. striata*
[The mean values of morphometric features of *H. striata* shells]

Пункты сбора материала [Points of material collection]	N	ЧО	ШР	ВР	ВЗ	ВУ	ШУ	Vp	Sy	
Горизонт 230–250 см [Horizon 230-250 cm]	19	4,6±0,1	9,6±0,6	6,6±0,5	2,3±0,3	4,8±0,3	4,7±0,2	322,1±69,6	18,2±1,9	
Современные [Modern]	1	20	4,6±0,1	10,3±0,3	7,1±0,3	2,5±0,2	5,1±0,2	4,9±0,2	382,2±40,6	19,9±1,3
	2	41	4,8±0,1	10,9±0,3	7,4±0,3	2,7±0,2	5,3±0,1	5,2±0,1	453,0±40,3	21,9±1,2
	3	41	4,9±0,1	10,8±0,3	7,6±0,2	3,0±0,2	5,2±0,1	5,1±0,1	454,4±36,2	21,1±1,0
	4	83	4,8±0,1	10,9±0,2	7,5±0,2	2,9±0,1	5,3±0,1	5,2±0,1	457,6±27,9	21,7±0,8
	5	23	4,9±0,1	10,9±0,4	7,7±0,3	2,9±0,2	5,4±0,2	5,2±0,2	466,3±49,9	22,3±1,8
	8	40	4,8±0,1	10,6±0,3	7,5±0,3	3,0±0,2	5,2±0,1	5,1±0,1	431,7±40,4	21,0±1,2
	12	30	4,9±0,1	10,9±0,3	7,7±0,2	3,2±0,2	5,3±0,1	5,2±0,1	470,1±36,3	21,8±1,1
	X	278	4,8±0,1	10,8±0,3	7,5±0,3	2,9±0,2	5,3±0,1	5,1±0,1	449,6±38,8	21,5±1,2

Примечание. N – объем выборки, X – взвешенная средняя. Остальные обозначения приведены в тексте. Указаны абсолютные значения признаков в миллиметрах с доверительными интервалами (M±Δ, p = 0,95)

[Note. N is the sample size, X - weighted average. Other designations are given in the text. Absolute feature values in millimeters and their confidence intervals (M±Δ, p = 0.95) are given].

Ch. tridens, как уже говорилось выше, в фауне района исследования представлен морфологическими формами *galiciensis* и *albolimbata*, которые на данной территории встречаются как раздельно, так и совместно (см. табл. 1). Однако форма *galiciensis* предпочитает биотопы с островной растительностью на выходах мела и распространена только в верховьях балки, образуя популяции в пунктах № 1, 3, 4, 2 и 7 (в двух последних пунктах обнаружены лишь единичные раковины этого моллюска, поэтому в анализе конхиологических признаков они не использовались).

Сравнение выборок раковин *galiciensis* из современных популяций с помощью критерия Стьюдента выявило их достоверные отличия по большинству анализируемых параметров, за исключением признаков *ЧО*, *ВЗ*, индекса зазубленности (*Index*) и *ВЗ/ВР*. Аналогичные отличия по большинству параметров зафиксированы между палеовыборкой и совокупной выборкой современных раковин из района исследования, что связано с меньшими размерами палеораковин (табл. 3). Так, расчет индекса *ВР/ЧО*, определяющего интенсивность нарастания высоты раковины, показал, что выборка из палеопопуляции характеризуется более низким темпом роста раковин по сравнению с современными популяциями. Поскольку рост ксерофильных моллюсков происходит во влажные и теплые периоды вегетационного сезона, более аридный и холодный климат конца суббореального периода мог способствовать сокращению благоприятного для роста *Ch. tridens var galiciensis* времени и уменьшению размеров раковины (примечательно, что для формы *albolimbata* такой закономерности не выявлено). Стоит также отметить, что средние значения конхиологических признаков *galiciensis* из горизонта 230–250 см наиболее близки к популяции из пункта № 1.

Форма *Ch. tridens var. albolimbata* распространена во всех современных пунктах исследования, кроме первого и третьего. Сравнение выборок раковин *albolimbata* из современных биотопов выявило статистически значимые отличия популяций моллюсков по всем анализируемым параметрам. Это указывает на высокий уровень дифференциации конхиологических признаков в различных пунктах района исследования. Столь же высокая степень отличий зафиксирована между совокупной выборкой раковин из современных популяций *albolimbata* и палеовыборкой, характеризующейся более крупными раковинами. Однако между выборками *albolimbata* из палеогоризонта 230–250 см и современной популяции моллюска в балке «Вишняки» (пункт 5, место почвенного разреза) по большинству морфометрических признаков значимых отличий не обнаружено, что говорит о временной стабильности морфологической структуры раковин моллюсков в данном биотопе. Это позволяет говорить о высокой роли наследственной компоненты в формировании конхиологических признаков и стабильности популяционных генофондов у *Ch. tridens*.

Известно, что у *Ch. tridens* одним из способов адаптации к засушливому климату является усиление устьевой арматуры [21]. По нашим данным,

значение индекса зазубленности у формы *galiciensis* из палеогоризонта не отличается от современных популяций (см. табл. 3).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Средние значения морфометрических признаков
раковин и их индексов у *Ch. tridens***
[Mean values of morphometric features of shells and their indexes in *Ch. tridens*]

Пункты сбора материала [Points of material collection]	<i>N</i>	<i>ЧО</i>	<i>ВР</i>	<i>ВЗ</i>	<i>ШР</i>	<i>ШУ</i>	<i>ВУ</i>	<i>ВЗ/ВР</i>	<i>ВР/ЧО</i>	<i>Index</i>	
gal. 230–250	74	6,5±0,1	8,8±0,2	3,8±0,2	4,0±0,1	2,9±0,1	3,3±0,1	0,43±0,01	1,35±0,02	2,19±0,04	
alb. 230–250	19	7,0±0,1	13,0±0,4	5,3±0,3	5,7±0,1	4,2±0,1	5,0±0,1	0,41±0,01	1,84±0,04	2,12±0,07	
Современные [Modern]	1 gal.	32	6,6±0,1	9,0±0,2	3,9±0,1	3,9±0,1	2,9±0,1	3,2±0,1	0,43±0,01	1,36±0,02	2,16±0,07
	3 gal.	25	6,7±0,1	9,4±0,2	4,1±0,1	4,1±0,1	3,0±0,1	3,4±0,1	0,43±0,01	1,40±0,02	2,22±0,10
	4 gal.	76	6,6±0,1	9,5±0,2	4,1±0,1	4,1±0,1	3,0±0,1	3,5±0,1	0,43±0,01	1,42±0,02	2,10±0,05
	X gal.	133	6,7±0,1	9,3±0,2	4,0±0,1	4,1±0,1	3,0±0,1	3,5±0,1	0,43±0,01	1,40±0,02	2,14±0,07
	2 alb.	27	7,0±0,1	12,1±0,3	5,1±0,2	5,2±0,1	3,8±0,1	4,7±0,1	0,42±0,01	1,73±0,02	2,31±0,08
	4 alb.	23	6,8±0,1	12,4±0,3	4,9±0,2	5,7±0,1	4,3±0,1	5,1±0,2	0,39±0,01	1,82±0,03	2,14±0,15
	5 alb.	68	6,9±0,1	13,0±0,2	5,2±0,1	5,8±0,1	4,2±0,1	5,0±0,1	0,40±0,01	1,87±0,02	2,03±0,04
	6 alb.	33	6,8±0,1	11,9±0,2	4,8±0,2	5,2±0,1	3,9±0,1	4,5±0,1	0,41±0,01	1,74±0,02	2,19±0,09
	7 alb.	38	6,7±0,1	11,5±0,2	4,4±0,1	5,4±0,1	4,0±0,1	4,6±0,1	0,38±0,01	1,72±0,02	2,07±0,09
	8 alb.	11	6,8±0,2	11,7±0,4	4,7±0,3	5,3±0,1	4,0±0,1	4,5±0,1	0,40±0,01	1,70±0,04	2,01±0,09
	9 alb.	37	6,9±0,1	11,8±0,2	4,7±0,2	5,4±0,1	4,0±0,1	4,6±0,1	0,40±0,01	1,71±0,02	2,06±0,05
	10 alb.	30	6,9±0,1	11,9±0,3	4,8±0,2	5,4±0,1	4,1±0,1	4,5±0,1	0,41±0,01	1,73±0,03	2,17±0,06
	11 alb.	34	6,6±0,1	11,2±0,2	4,5±0,1	5,4±0,1	3,9±0,1	4,4±0,1	0,40±0,01	1,69±0,02	2,17±0,06
	12 alb.	31	6,6±0,1	11,2±0,2	4,4±0,2	5,2±0,1	3,9±0,1	4,4±0,1	0,39±0,01	1,69±0,02	1,93±0,06
X alb.	332	6,8±0,1	12,0±0,2	4,8±0,1	5,4±0,1	4,0±0,1	4,7±0,1	0,40±0,01	1,75±0,02	2,14±0,08	

Примечание. gal. – var. *galiciensis*, alb. – var. *albolimbata*, *N* – объем выборки, 230–250 – почвенный горизонт 230–250 см, *X* – взвешенная средняя. Остальные обозначения приведены в тексте. Представлены абсолютные значения признаков в миллиметрах с доверительными интервалами ($M \pm \Delta$, $p = 0,95$)

[*Note.* gal. - var. *galiciensis*, alb. - var. *albolimbata*, *N* is the sample size, 230-250 - soil horizon 230-250 cm, *X* - weighted average. Other designations are given in the text. Absolute feature values in millimeters and their confidence intervals ($M \pm \Delta$, $p = 0.95$) are given].

А палеопопуляция формы *albolimbata* по данному индексу статистически значимо превзошла только современную популяцию из пункта 12, при этом уступая популяции из пункта 2. Отсутствие видимых различий по данному признаку между ископаемыми и современными популяциями моллюска, несмотря на явное отличие конца суббореального периода голоцена от современного времени по степени аридности климата, можно объяснить высо-

кой наследственной детерминацией этого признака. Кроме того, вследствие гетерогенности ландшафта в биотопах разных эпох могли формироваться благоприятные для обитания *Ch. tridens* микроныши со схожими условиями, сглаживающими различия климата и способствующими схожему развитию устьевой арматуры.

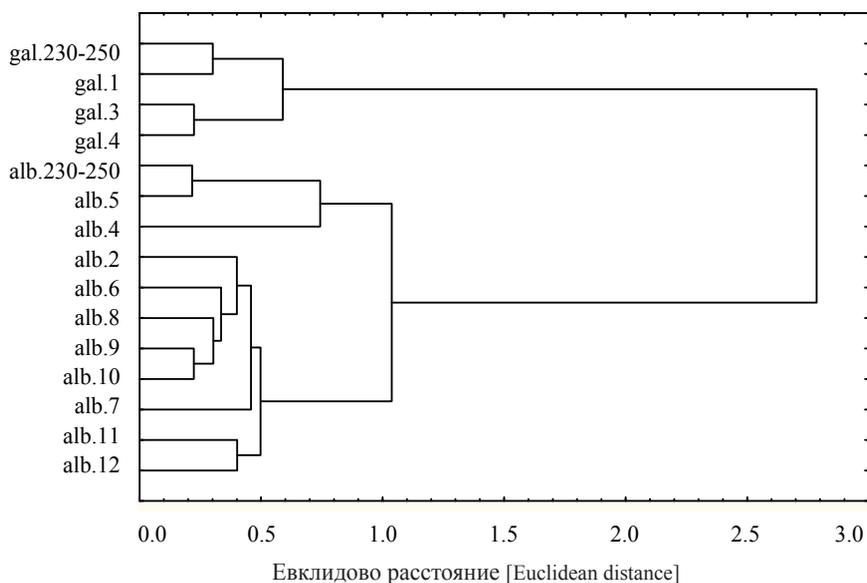


Рис. 6. Дендрограмма сходства популяций *Ch. tridens* по морфометрическим признакам раковины (gal. – var. *galiciensis*; alb. – var. *albolimbata*, 230–250 см – палеогоризонт из почвенного разреза, 1–12 – номер пункта сбора в современной фауне)
 [Fig. 6. Dendrogram of similarity of *Ch. tridens* populations according to shell morphometric characteristics (gal. - var. *galiciensis* alb. - var. *albolimbata*, 230-250 cm - paleohorizon from the soil profile, 1-12 - collection point number in the modern fauna)]

При анализе раковин *Ch. tridens* двух форм, несмотря на их совместное обитание как в прошлом, так и в настоящем времени, между ними не выявлено промежуточных морфологических вариантов. Так, кластерный анализ морфометрических признаков раковин *Ch. tridens* показал, что вся совокупность исследованных популяций распадается на два четких кластера, один из которых включает выборки *galiciensis*, а другой – *albolimbata* (рис. 6). Последующее исчезновение *galiciensis* из малакосообщества в балке «Вишняки» около 670 лет назад не затронуло *albolimbata*, что, вероятно, свидетельствует о разной реакции этих форм на действия одних и тех же экологических факторов. Все это косвенно подтверждает выдвинутое ранее предположение о видовом статусе форм *galiciensis* и *albolimbata* [22].

Следует также отметить, что весьма вероятно *Ch. tridens* var. *galiciensis* в районе исследования в прошлом распространен шире, чем в настоящее

время, а изменение его ареала происходило путем смещения в сторону верховьев балки. Об этом же косвенно свидетельствует отмеченное сходство конхиологических признаков в популяциях этого моллюска из пункта № 1 и палеопопуляции. В данном аспекте примечательно современное распространение популяций реликтового вида *H. striata* в бассейнах рек Верхнего Поосколья (к которым относится район исследования), где они также находятся преимущественно в верховьях балок. Это может быть частным, характерным для Среднерусской возвышенности случаем общего правила, согласно которому сохранение вымирающих видов чаще происходит в изолированных экосистемах [23]. В условиях гористого ландшафта Среднерусской возвышенности распространение ксерофильных наземных моллюсков происходит только по склонам балок и долинам рек. В данном случае верховья балок являются наиболее изолированными территориями с низким потоком мигрантов, способных вытеснить представителей аборигенной фауны. Нельзя исключать также того, что сохранение популяций реликтовых моллюсков *Ch. tridens* var. *galiciensis* и *H. striata* в верховьях балок может быть вызвано не только биотическими изменениями, но и более благоприятными для них микроклиматическими условиями обитания.

Заключение

Таким образом, полученные данные по истории формирования степной малакофауны заповедного участка «Ямская степь» в позднем голоцене свидетельствуют о снижении видового разнообразия моллюсков в современную эпоху, что может быть обусловлено изменением климатических и биотических факторов, а также влиянием человека. Отмеченная временная стабильность ряда морфологических признаков у индикаторных видов говорит в пользу устойчивости их популяционных генофондов. Выявленная изоляция между генофондами морфологических форм *Ch. tridens* может свидетельствовать в пользу их видового статуса, что требует дальнейшего исследования с привлечением молекулярно-генетических методов.

Литература

1. Присный А.В. Эколого-географические принципы становления биоразнообразия юга Среднерусской возвышенности на примере реликтовых членистоногих : дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2004. 487 с.
2. Снегин Э.А. Использование видов наземных моллюсков в качестве индикаторов реликтовых ценозов // Вестник Житомирского педагогического университета. 2002. Вып. 10. С. 128–129.
3. Goodfriend G.A. Variation in land-snail form and size and its causis: a review // Syst. Zool. Vol. 1986. 35. P. 204–223.
4. Чендев Ю.Г., Ершова Е.Г., Александровский А.Л., Гольева А.А., Хохлова О.С., Пономаренко Е.В., Русаков А.В., Николаев В.И., Шаповалов А.С., Сычев А.А. Изменение природной среды в позднем голоцене по результатам комплексного

- анализа балочных отложений: Ямская степь // Материалы Всероссийской научной конференции по археологическому почвоведению / Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН. Пущино, 2014. С. 176–180.
5. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Л. : Наука, 1978. 384 с.
 6. Шилейко А.А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Л. : Наука, 1984. 399 с.
 7. MacArthur R.H. Fluctuations of animal populations, and measure of community // Ecology. 1955. Vol. 36, № 7. P. 353–356.
 8. Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. До вивчення внутрішньовидової мінливості *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) на заході України та з'ясування таксономічного статусу окремих форм // Наук. зап. Держ. природозн. музею. Львів. 2003. Т. 18. С. 93–110.
 9. Clessin S. Aus meiner Novitaten-Mappe // Malakozool. Bl. Neue Folge. 1879. B. 1. S. 3–16.
 10. Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1952. 512 с.
 11. Ložek V. Quartärmollusken der Tschechoslowakei // Rozpravy Ustredniho Ustavu Geologického. 1964. Vol. 31. P. 374.
 12. 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.
 13. Спиридонова Е.А. Эволюция растительного покрова бассейна Дона в верхнем плейстоцене-голоцене. М. : Наука, 1991. 221 с.
 14. Николаев В.А. Наземные моллюски Среднерусской возвышенности : дис. ... канд. биол. наук. Орел, 1973. 240 с.
 15. Лазуков Г.И., Гвоздовер М.Д., Гоггинский Я.Я., Урысон М.И., Харитонов В.М., Якимов В.П. Природа и древний человек (Основные этапы развития природы, палеолитического человека и его культуры на территории СССР в плейстоцене). М. : Мысль, 1981. 223 с.
 16. Чендев Ю.Г. Эволюция лесостепных почв Среднерусской возвышенности в голоцене. М. : ГЕОС, 2008. 212 с.
 17. Обломский А.М. Позднезарубинецкие памятники // Славяне и их соседи в конце I тысячелетия до н.э. – первой половине I тысячелетия н.э. М. : Наука, 1992. С. 40–52.
 18. Динесман Л.Г. Голоценовая история биогеоценозов Русской равнины // История биогеоценозов СССР в голоцене. М. : Наука, 1976. С. 122–132.
 19. Борисенков Е.П., Пасецкий В.М. Экстремальные природные явления в русских летописях XI–XIII вв. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 240 с.
 20. Сычев А.А., Снегин Э.А. Внутрипопуляционная структура *Helicopsis striata* (Gastropoda; Pulmonata; Hygromiidae) в условиях лесостепного ландшафта Среднерусской возвышенности // Вестник КрасГАУ. 2013. № 9. С. 126–132
 21. Матекин П.В. Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории современных лесов района // Зоологический журнал. 1950. Т. 29, вып. 3. С. 193–205.
 22. Clessin S. Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. Nürnberg, 1887. 358 s.
 23. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 398 с.

Поступила в редакцию 08.12.2014 г.; повторно 23.03.2015 г.; принята 23.04.2015 г.

Авторский коллектив:

Сычев Антон Александрович – ассистент кафедры экологии, физиологии и биологической эволюции биолого-химического факультета Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия).

E-mail: sychov@bsu.edu.ru

Снегин Эдуард Анатольевич – д-р биол. наук, доцент, зав. кафедрой экологии, физиологии и биологической эволюции биолого-химического факультета Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия).

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Шаповалов Александр Семенович – директор Федерального государственного бюджетного учреждения «Государственный природный заповедник “Белогорье”» (пос. Борисовка, Белгородская область, Россия).

E-mail: shapovalov@zapovednik-belogorye.ru

Пономаренко Елена Викторовна – канд. биол. наук, с.н.с. Федерального государственного бюджетного учреждения «Государственный природный заповедник “Белогорье”» (пос. Борисовка, Белгородская область, Россия).

E-mail: eponomarenko@yahoo.com

Чендев Юрий Георгиевич – д-р геогр. наук, профессор, зав. кафедрой природопользования и земельного кадастра факультета горного дела и природопользования Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия).

E-mail: chendeв@bsu.edu.ru

Sychev AA, Snegin EA, Shapovalov AS, Ponomarenko EV, Chendeв YuG. On the history of forming the steppe malacofauna in the south of the mid-russian upland in the late holocene. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):146-164. doi: 10.17223/19988591/30/10 In Russian, English summary

**Anton A. Sychev¹, Eduard A. Snegin¹, Alexander S. Shapovalov²,
Elena V. Ponomarenko², Yuriy G. Chendeв¹**

¹Belgorod State National Research University, Belgorod, Russian Federation

²Federal State Budgetary Institution "The State Nature Reserve "Belogorie"", Borisovka, Belgorod oblast, Russian Federation

On the history of forming the steppe malacofauna in the south of the Mid-Russian upland in the late holocene

Basing on the analysis of shells of land snails found in seventeen horizons of the soil profile and modern steppe ecosystems on the territory of the “Yamskaya steppe” and its buffer zone (the nature reserve “Belogorie”), we obtained data on changes in species composition and mollusks’ abundance in the steppes in the South of the Mid-Russian Upland from the end of the Subboreal period of the Holocene to the present. In the fossils we detected 2835 shells and their fragments which belong to eight species of land snails. The obtained data showed that there was an increase in species diversity of land snails, the relative number of fragments of shells and their weight with increasing age of the soil horizon which is associated with climate, biotope and biocenosis environmental factors. We marked maximum species diversity for the end of the Subboreal period and associated it with the quality of existing habitats. We showed that the onset of the wet and cold periods of the Holocene resulted in decreased species diversity of xerophilous snails, and dry and warm periods - only to preserve their diversity without the emergence of new species. For the end of the Subboreal period of the Holocene we noted the presence of *Pupilla sterrii* V. and *Vallonia tenuilabris* Al., species of the glacial epoch now extinct in the studied area. We proved that under the conditions of a mountainous landscape of the Mid-Russian upland there is an increase in the likelihood of preserving the indigenous fauna and relics of past eras due to the semi-isolated state of its hills and river valleys.

We examined modern steppe fauna of mollusks in twelve points of the studied area. Only in the modern steppe ecosystems of the protected area "Yamskaya steppe" and its buffer zone we found nine species of land snails. We considered inter- and intrapopulation variability conchiological traits of xerophilous species *Chondrula tridens* (Müller, 1774) and *Helicopsis striata* (Müller, 1774) from modern fauna and 2860±550-year-old soil horizon. Modern populations of *H. striata* did not significantly differ among themselves according to most conchiological traits, however, are significantly different from the sample of the soil horizon by larger shells and a large number of their whorls. This indicates the existence of more arid conditions at the end of the Subboreal period of the Holocene than at present. In the analysis of morphometric characteristics of *Ch. tridens* shells all investigated populations split into two clusters, one of which includes samples of morphological form *galiciensis*, and the other form - *albolimbata*. We showed the absence of significant gene flow between *galiciensis* and *albolimbata* forms. The reproductive isolation between *Ch. tridens galiciensis* and *albolimbata* forms is pronounced and requires taxonomic revision of this species with the involvement of molecular-genetic methods.

The article contains 6 Figures, 3 Tables, 23 References.

Key words: land snails; conchiological variability, Holocene; Yamskaya steppe; the Mid-Russian Upland.

References

1. Prisnyy AV. Ekologo-geograficheskie printsipy stanovleniya bioraznoobraziya yuga Srednerusskoy vozvysheynosti na primere reliktovykh chlenistonogikh [Ecological-geographical principles of formation of the biodiversity in the Mid-Russian Upland by the example of relict arthropods. DrSci. Dissertation, Biology]. Voronezh: Voronezh State University; 2004. 487 p. In Russian
2. Snegin EA. Ispol'zovanie vidov nazemnykh mollyuskov v kachestve indikatorov reliktovykh tsenozov [The use of land snails species as indicators of relict communities]. *Vestnik Zhitomirskogo pedagogicheskogo universiteta*. 2002.10:128-129. In Russian
3. Goodfriend GA. Variation in land-snail form and size and its causis: a review. *Syst. Zool.* 1986;35:204-223.
4. Chendev YG, Ershova EG, Aleksandrovskiy AL, Goleva AA, Khokhlova OS, Ponomarenko EV, Rusakov AV, Nikolaev VI, Shapovalov AS, Sychev AA. Izmenenie prirodnoy sredy v pozdnem golotsene po rezultatam kompleksnogo analiza balochnykh otlozheniy: Yamskaya step' [Environmental changes in the late Holocene according to the results of a comprehensive analysis of the beam deposits: Yamskaya steppe]. In: *Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii po arkheologicheskomu pochvovedeniyu* [Proc. of the all-Russian scientific conference on archaeological soil science]. Pushchino: Institut fiziko-khimicheskikh i biologicheskikh problem pochvovedeniya RAN; 2014. pp. 176-180. In Russian
5. Shileyko AA. Nazemnye mollyuski nadsemeystva Helicoidea [Helicoidea land snails]. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 384 p. In Russian
6. Shileyko AA. Nazemnye mollyuski podotryada Pupillina fauny SSSR (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) [Pupillina land snails in the fauna of the USSR (Gastropoda, Pulmonata, Geophila)]. Leningrad: Nauka Publ.; 1984. 399 p. In Russian
7. MacArthur RH. Fluctuations of animal populations, and measure of community. *Ecology*. 1955;36(7):353-356.
8. Kramarenko SS, Sverlova NV. Do vivchennya vnutrishnovidovoi minlivosti *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) na zakhodi Ukraini ta zyasuvannya taksonomichnogo statusu okremikh form [On studying *Chondrula tridens* intraspecific variation (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) in the West of Ukraine and clarifying the taxonomic status of certain forms]. *Nauk. zap. Derzh. prirodozn. muzeyu. L'viv*. 2003;18:93-110.

9. Clessin S. Aus meiner Novitaten-Mappe. *Malakozool. Bl. Neue Folge*. 1879;1:3-16.
10. Liharev IM, Rammelmeyr ES. Nazemnie molluski fauni SSSR [Terrestrial mollusks of the USSR fauna]. Vol. 43. Keys to the fauna. Moscow-Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR; 1952. 512 p. In Russian
11. Ložek V. Quartärmollusken der Tschechoslowakei. *Rozpravy Ustredniho Ustavu Geologického*. 1964;31:374. In German
12. Snegin EA, Sychev AA. Otsenka zhiznesposobnosti populyatsiy osobo okhranyaemogo vida *Helicopsis striata* Müller (Mollusca, Gastropoda: Pulmonata) v usloviyakh yuga Srednerusskoy vozvysheynosti [Evaluation of viable populations of specially protected *Helicopsis striata* Müller species (Mollusca, Gastropoda: Pulmonata) in the South of the Mid-Russian Upland]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2011;2:83-92. In Russian
13. Spiridonova EA. Evolyutsiya rastitel'nogo pokrova basseyna Dona v verkhnem pleystotsene-golotsene [The evolution of the vegetation cover of the Don basin in the upper Pleistocene-Holocene]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 221 p. In Russian
14. Nikolaev VA. Nazemnye mollyuski Srednerusskoy vozvysheynosti [Land snails of the Mid-Russian upland]. CandSci. Dissertation, Biology. Orel: 1973. 240 p. In Russian
15. Lazukov GI, Gvozdover MD, Gogginskiy YY, Uryson MI, Kharitonov VM, Yakimov VP. Priroda i drevniy chelovek (Osnovnye etapy razvitiya prirody, paleoliticheskogo cheloveka i ego kul'tury na territorii SSSR v pleystotsene) [Nature and ancient man (Main stages of the development of nature, Paleolithic man and his culture on the territory of the USSR in the Pleistocene)]. Moscow: Mysl' Publ.; 1981. 223 p. In Russian
16. Chendev YG. Evolyutsiya lesostepnykh pochv Srednerusskoy vozvysheynosti v golotsene [The evolution of the forest-steppe soils in the Central Russian upland in the Holocene]. Moscow: GEOS Publ.; 2008. 212 p. In Russian
17. Oblomskiy AM. Pozdnezarubineckie pamyatniki [Late Zarubinec monuments]. In: *Slavyane i ikh sosedi v kontse I tysyacheletiya do n.e. – pervoy polovine I tysyacheletiya n.e.* [The Slavs and their neighbors at the end of the Ist millennium BC - the first half of the Ist millennium AD]. Moscow: Nauka Publ.; 1992. pp. 40-52. In Russian
18. Dinesman LG. Golotsenovaya istoriya biogeotsenozov Russkoy ravniny [The Holocene history of biogeocenoses of the Russian plain]. In: *Istoriya biogeotsenozov SSSR v golotsene* [History of biogeocenoses of the USSR in the Holocene]. Moscow: Nauka Publ.; 1976. pp. 122-132. In Russian
19. Borisenkov EP, Pasetskiy VM. Ekstremalnye prirodnye yavleniya v russkikh letopisyakh XI-XIII vv. [Extreme natural phenomena in the Russian Chronicles of the XI-XIII centuries]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1983. 240 p. In Russian
20. Sychev AA, Snegin EA. Intra-population structure of *Helicopsis striata* (Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae) in the forest-steppe landscape conditions of the Mid-Russian Upland South. *Vestnik Krasnoyarskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta*. 2013;9:126-132. In Russian
21. Matekin PV. Fauna nazemnykh mollyuskov Nizhnego Povolzh'ya i ee znachenie dlya predstavleniya ob istorii sovremennykh lesov rayona [The fauna of land snails in the Lower Volga region and its importance for understanding the history of modern forest area]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1950;29(3):193-205. In Russian
22. Clessin S. Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. Nürnberg: Bauer Publ.; 1887. 358 s. In German
23. Mayr E. Zoologicheskii vid i evolyutsiya [Zoological species and evolution]. Moscow: Mir Publ.; 1968. 398 p. In Russian

Received 8 December 2014;

Revised 23 March 2015;

Accepted 23 April 2015

Author info:

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

E-mail: sychov@bsu.edu.ru

Snegin Eduard A., Dr. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Head of the Department of Ecology, Physiology and Evolutionary Biology, Faculty of Biology and Chemistry, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Shapovalov Alexander S., Head of the Federal State Budgetary Institution "The State Nature Reserve "Belogorie"", 3 Monastyrskiy per., Borisovka 309340, Belgorod oblast, Russian Federation.

E-mail: shapovalov@zapovednik-belogorye.ru

Ponomarenko Elena V., Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Federal State Budgetary Institution "The State Nature Reserve "Belogorie"", 3 Monastyrskiy per., Borisovka 309340, Belgorod oblast, Russian Federation.

E-mail: eponomarenko@yahoo.com

Chendev Yuriy G., Dr. Sci. (Geogr.), Professor, Head of the Department of Nature Management and Land Cadastre, Faculty of Mining and Natural Resource Management, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: chendev@bsu.edu.ru