
Географическая и хронологическая изменчивость конхиологических признаков моллюска *Fruticicola fruticum* (O.F.Müller, 1774) (Gastropoda; Pulmonata; Bradybaenidae) на территории Восточной Европы

Э.А. СНЕГИН, Е.А. СНЕГИНА

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, г. Белгород, 308015, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ. E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Geographical and chronological variability of the conchological characters of the mollusk *Fruticicola fruticum* (O.F.Müller, 1774) (Gastropoda; Pulmonata; Bradybaenidae) in the Eastern Europe

E.A. SNEGIN, E.A. SNEGINA

Belgorod State National Research University, Belgorod, 308015, RUSSIAN FEDERATION. E-mail: snegin@bsu.edu.ru

ABSTRACT. The population structure of the terrestrial mollusk *Fruticicola fruticum* (Gastropoda, Pulmonata, Bradybaenidae) in different landscapes of Eastern Europe was studied on the basis of conchological measurements, including morphometric parameters and color variants. For all morphometric parameters used, statistically significant differences were found between the studied populations. At the same time, the shell size is determined not by zonal characteristics, but by micro-biotope conditions. Changes in the frequency of shell phenotypes in *Fr. fruticum* populations are probably of a multifactorial nature. The ratio of different color variants can be caused by the influence of radiation, cyclic fluctuations of climatic factors, succession changes in biotopes, and gene drift.

Введение

Морфологический и фенетический подход к анализу внутривидовой и межвидовой изменчивости различных видов часто является отправной точкой популяционных исследований. Морфометрические данные, а также видимые дискретные цветовые варианты фенотипа позволяют судить о генетической конституции изученных популяций и определить векторы естественного отбора в различных биотопах. В дальнейшем на эти данные могут также накладываться результаты генетических исследований, осно-

ванные на изменчивости биохимических маркеров (изоферменты и ДНК), позволяющие дополнительно оценить направления естественного отбора и генетико-автоматические процессы, происходящие в популяциях.

Fruticicola fruticum (O.F. Müller, 1774), или кустарниковая улитка, относится к семейству Bradybaenidae. Вид распространен на большей части территории Европы. На западе доходит до Пиренейских гор, Франции, Бельгии, Нидерландов, юго-восточной части Великобритании, присутствует в предгорьях Альп, Карпат, на Северном Кавказе, в Крыму [Shileyko, 1978]. Восточная граница, вероятно, проходит в Западной Сибири (Томская область) [Udaloy, 2011]. Предпочитает микропонижения рельефа. Обитает в глубине и опушках смешанных лесов, байрачных, водораздельных и нагорных дубравах, в старых парках, осинниках и сырых кустарниковых лугах, по берегам рек, ручьев, прудов. В поймах рек и местами образует довольно крупные скопления. На территории Среднерусской возвышенности иногда встречается под камнями известняка и мела. Основными кормовыми растениями являются крапива, лопух, хмель. В условиях засухи улитки концентрируются в пазухах листьев борщевика, дудника и лопуха [Vlastov, Matekin, 1988; Snegin, 1999; Zeifert, Khokhutkin, 2010]. Вид нередок в урбанизированных ландшафтах, где отмечается на пустырях, в огородах и садах. В различных ландшафтах Русской равнины, особенно в южных областях, является фоновым видом. Однако в северной и восточной части ареала существуют обособленные популяции, разделенные сотнями километров незанятых территорий. При этом в биотопах, на первый взгляд характерных для вида, отсутствуют не только живые улитки, но и пустые раковины, которые могли бы свидетельствовать о былом их присутствии здесь.

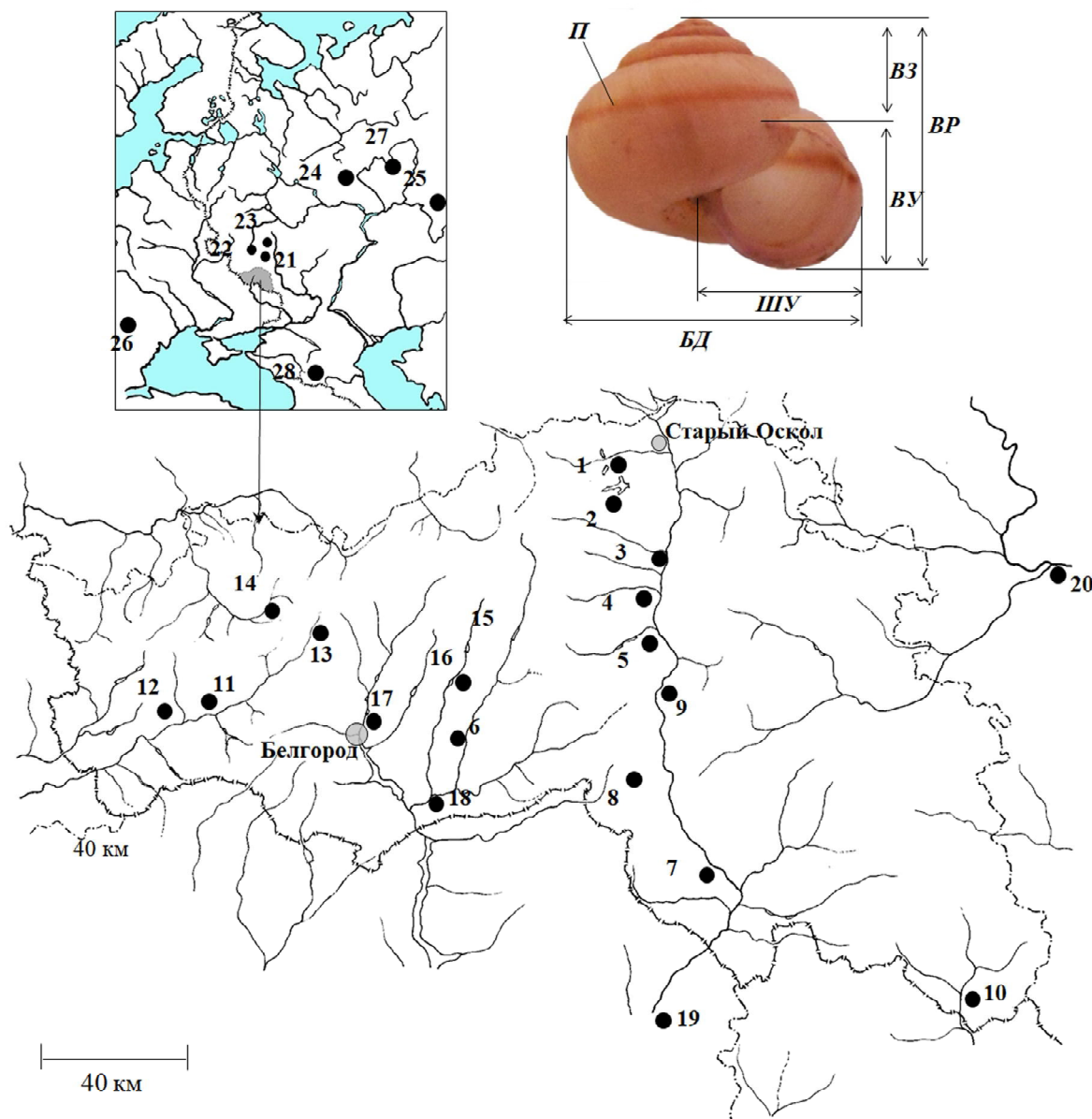


РИС. 1. Пункты сбора и схема промеров раковины *Fr. fruticum* (объяснение в тексте).

FIG.1. Collection sites and the scheme of shell measurements in *Fr. fruticum* (explanation in the text).

Изучение популяционной структуры кустарниковой улитки имеет важное практическое значение, поскольку данный вид часто используются в качестве биоиндикатора сукцессионных изменений биотопов, а также как модельный объект для проверки эволюционных гипотез [Khokhutkin, 1970, 1971, 1997; Zeifert, 1987, 1991; 2011; Matekin *et al.*, 1995, 2000; Makeeva, 1989, Makeeva *et al.*, 2005, 2011; Batal *et al.*, 1996; Snegin, 1999, 2005, 2010; 2015; Snegin, Snegina, 2017; Baba, 1985; Staikou *et al.*, 1990; Falniowski *et al.*, 2004].

Цель настоящей работы оценить популяционную структуру *Fr. fruticum* в различных ланд-

шафтах Восточной Европы на основе изменчивости конхиологических признаков.

Материал и методы

Основные сборы *Fr. fruticum* были сделаны в южной части Среднерусской Возвышенности. Также для сопоставления использовались популяции из Северного Кавказа, Уральского региона, Вятского региона и Румынии. Всего в период с 2006 по 2017 гг. были осуществлены выборки из 28 популяций (Табл. 1, Рис. 1).

Определение видовой принадлежности осуществляли по конхиологическим и анатомичес-

Таблица 1. Описание пунктов сбора моллюсков.

Table 1. Description of mollusks collection sites.

№	Название	Описание биотопа	Координаты
1	«Стоило» ^{1*}	Пойма р. Осколец, д. Стоило. Заросли ивы, в подлеске лопух и крапива. Территория Стойленского ГОК.	51°17'24.75"N 37°44'05.57"E
2	«Ямская степь» ^{1#*}	Заповедный участок «Ямская степь». Смешанный лес, заросли крапивы. Территория влияния Стойленского и Лебединского ГОК.	51°11'04.66"N 37°39'31.97"E
3	«Дубенка» ^{1*}	Пойма р. Дубенка (Белгородская область). Пойменная дубрава, в подлеске крапива, лопух, хмель. Территория влияния Стойленского и Лебединского ГОК.	51°03'26.75"N 37°50'00.50"E
4	«Ольшанка» ^{1*}	Пойма р. Ольшанка. Заросли ивы, в подлеске крапива, хмель, борщевик. Территория влияния Стойленского и Лебединского ГОК.	50°59'11.69"N 37°46'33.69"E
5	«Красный Остров» ¹	Пойма р. Халань возле с. Красный Остров. Заросли ивы. Лопух, крапива, хмель.	50°56'34.06"N 37°46'51.71"E
6	«Дмитриевка» ¹	Пойма р. Короча возле с. Дмитриевка. Пойменный лес из ивы и клена, заросли крапивы. Окрестности памятника природы «Дуб-долгожитель»	50°30'12.47"N 36°59'39.62"E
7	«Лисья гора» ^{1#}	Памятник природы «Лисья гора» возле пос. Яблоново. Пойма р. Оскол. Опушка дубового леса. Лопух, крапива, хмель.	50°13'24.38"N 38°00'34.61"E
8	«Борки» ^{1#}	Памятник природы «Борки». Пойма р. Козинка, ивовый лес, заросли лопуха, крапивы и хмеля.	50°08'16.39"N 37°53'02.28"E
9	«Стенки Изгорья» ^{1#}	Заповедный участок «Стенки Изгорья». Заболоченный биотоп, заросли ольхи, в подлеске лопух и крапива.	50°41'23.25"N 37°49'12.22"E
10	«Ровеньки» ^{2#}	Природный парк Ровеньский. Пойма р. Айдар, окрестности п. Ровеньки. Умеренно увлажненный открытый участок. Заросли лопуха, борщевика с примесью крапивы.	49°54'33.31"N 38°52'55.29"E
11	«Борисовка» ¹	Пойма р. Ворскла, территория пос. Борисовка, под автомобильным мостом.	50°36'35.86"N 36°00'25.06"E
12	«Хотмыжск» ¹	Пойма р. Ворскла возле пос. Хотмыжск. Заросли лопуха с примесью крапивы.	50°35'25.99"N 35°52'24.83"E
13	«Яковлево» ¹	Пойма р. Ворскла на территории с. Яковлево. Ивовый лес, крапива, хмель.	50°52'05.12"N 36°26'49.92"E
14	«Сырцево» ¹	Пойма р. Пена, окрестности пос. Сырцево (Ивнянский район). Заросли ивы и клена.	50°53'48.79"N 36°15'32.43"E
15	«Ясный колодец» ^{1#}	Памятник природы «Ясный колодец», пойма р. Короча, окрестности г. Короча. Опушка черноольшаника.	50°49'34.23"N 37°12'34.24"E
16	«Корень» ¹	Пойма реки Корень, окрестности пос. Алексеевка (Корочанский район). Заросли ивы.	50°45'19.01"N 37°01'30.91"E
17	«Сев. Донец» ¹	Пойма р. Северский Донец, окрестности г. Белгород. Заросли ивы и клена.	50°36'38.40"N 36°37'19.19"E
18	«Нежеголь» ¹	Пойма р. Нежеголь, территория г. Шебекино. Ивовый лес.	50°24'32.93"N 36°52'38.38"E
19	«Купянска» ²	Купянск. Пойма р. Оскол возле г. Купянск (Харьковская область, Украина). Пойменный ивовый лес.	49°42'37.60"N 37°37'26.18"E
20	«Дивногорье» ¹	Памятник природы «Дивногорье» (Воронежская область). Подножие скальных выходов меловых пород. Пойма р. Тихая Сосна. Лопух, крапива, хмель.	50°57'48.99"N 39°17'40.35"E
21	«Галичья гора» ^{1#}	Заповедный участок «Галичья гора» (Липецкая область). Пойма р. Дон. Заросли крапивы, борщевика, лопуха и хмеля.	52°36'07.54"N 38°55'03.95"E
22	«Воргол» ^{1#}	Заповедный участок «Воргольское». (Липецкая область). Скальные выходы девонских известняков, в пойме р. Воргол.	52°34'25.32"N 38°21'05.34"E
23	«Плющань» ^{1#}	Заповедный участок «Плющань» (Липецкая область). Лесное урочище на правом берегу р. Дон. Нагорный березняк и дубовый лес. Заросли крапивы и лопуха.	52°50'00.11"N 38°59'26.66"E
24	«Киров» ³	Пойма р. Вятка. Территория городского парка г. Киров. Заросли крапивы и таволги.	58°34'57.11"N 49°41'50.75"E
25	«Оленьи ручьи» ^{4#}	Природный парк «Оленьи ручьи» (Свердловская область, Нижнисергинский район) – сосново-еловый лес с березой и лиственницей, поляна заросли таволги, малины.	56°31'01.00"N 59°14'49.00"E
26	«Авриг» ⁴	Долина р. Олт, предгорье Трансильванских Альп возле пос. Авриг (Румыния). Пойменный лес из ивы и клена, каменистый грунт, сильное увлажнение, заросли крапивы, лопуха и хмеля.	45°43'36.87"N 24°20'30.12"E
27	«Кудымкар» ³	Север Пермской области. Коми-Пермяцкий автономный округ. г. Кудымкар, пустырь по ул. Гагарина. Долина реки Иньва. Заросли бузины и крапивы.	59°00'59.7"N 54°39'58.0"E
28	«Кисловодск» ⁴	Северный Кавказ. Окрестности г. Кисловодск. Национальный парк «Кисловодский». Пойма р. Ольховка. Заросли лопуха и крапивы.	43°53'37.1"N 42°43'15.6"E

Примечание: 1 – лесостепной ландшафт; 2 – степной ландшафт; 3 – таежный ландшафт; 4 – горные территории; # – особо охраняемые природные территории; * – импактные территории.



РИС. 2. Цветовые варианты окраски раковин *Fr. fruticum* (объяснение в тексте).

FIG. 2. Shell colour variations in *Fr. fruticum* (explanation in the text).

ким признакам (строение половой системы) [Shileyko, 1978]. Измерение раковин моллюсков осуществляли штангенциркулем (с точностью до 1 мм). Измерялись только раковины особей, закончивших рост и имеющих отворот устья. Нами были выбраны наиболее часто используемые в малакологии промеры раковин наземных моллюсков (Рис. 1). Кроме того, рассчитывали отношение большого диаметра раковины к ее высоте (БД/ВР), вычисляли объем раковины ($V = \text{БД}^2 \times \text{ВР} / 2$), площадь устья ($S = 3,142 \times \text{ВУ} \times \text{ШУ} / 4$) и отношение этих двух параметров (V/S). Всего в морфометрическом анализе было использовано 949 раковин.

Также в каждой популяции была определена частота встречаемости особей, имеющих продольную коричневую полосу на раковине (обозначались нами как $П+$), которые являются гомозиготами по рецессивному аллелю наличия полосы [Khokhutkin, 1979] (Рис. 1). Соответственно, улитки, у которых отсутствует продольная полоса на раковине ($П-$), являются либо гетерозиготами, либо гомозиготами по доминантному аллелю отсутствия полосы. Кроме того, в исследуемых группах *Fr. fruticum* учитывали частоту встречаемости различных цветовых вариантов окраски раковины (Рис. 2). Наиболее четко диагностируются особи с желтым цветом раковины ($Ц3$), которые являются гомозиготами по аллелю желтой окраски [Snegin, 1999, 2005]. Кроме желтого цвета, в колониях *Fr. fruticum* присутствуют особи с красно-коричневой раковиной ($Ц1$), которые так же хорошо выделяются и, вероятно, являются гомозиготами по «красному» аллелю. Очень часто встречаются улитки со светло-коричневой и розовой раковиной различных оттенков ($Ц2$). Выделить среди них отдельные группы довольно сложно, поэтому данные фенотипы принимаются нами как неразделимая

смесь гетерозигот по «желтому» и «красному» аллелю. Стоит отметить, что для определения цвета раковины, животное необходимо было, либо изъять из раковины, либо, уколов препаровальной иглой, заставить вжаться внутрь, т.к. пигментные включения на мантии могут сильно искажать цветопередачу. Цветовые варианты раковины были оценены у 1916 особей.

Показатель внутривидового разнообразия (μ) для популяций рассчитывался по формуле, предложенной Л. А. Животовским [Zhivotovskiy, 1991]:

$$\mu = (\sqrt{q_1} + \sqrt{q_2} + \dots + \sqrt{q_m})^2,$$

$$S_\mu = \sqrt{\mu(m - \mu) / N}$$

где μ – показатель внутривидового разнообразия, S_h – ошибка показателя внутривидового разнообразия; q_1, q_2, q_m – частоты соответствующих морф (m), N – объем выборки.

Для попарного сопоставления средних показателей метрических признаков раковины и частот фенотипов в популяциях использовали критерий Стьюдента и критерий Фишера (метод F) соответственно. Расчеты осуществляли в программе Excel. Для проведения однофакторного дисперсионного анализа и кластерного анализа использовали программу Statistica 6. Нормализацию метрических данных для устранения эффекта масштаба, проводили с помощью метода Бокса-Кокса в программе AtteStat. Расчет молекулярной дисперсии (AMOVA) проводили в программе GenAlEx v.6.5 [Peakall, Smouse, 2006]

Результаты

Согласно полученным результатам среди популяций *Fr. fruticum* наиболее крупные раковины были отмечены в заповедном участке «Ямская

Таблица 2. Значения морфометрических признаков раковины и индексов ($M \pm \Delta$, 95%) в популяциях *Fr. fruticum*.
Table 2. The values of the morphometric shell measurements and indices ($M \pm \Delta$, 95 %) in populations of *Fr. fruticum*.

	Пункт	N	ЧО	ВР мм	БД мм	ВУ мм	ШУ мм	ВЗ мм	ВР/ШР	$V_{мм^3}$	$S_{мм^2}$	V/S
1	Стойло	11	5,2±0,1	14,1±0,7	17,0±0,8	8,9±0,3	8,5±0,4	6,9±0,7	0,830±0,022	2062,4±277,0	59,8±4,7	34,2±2,7
2	Ямская степь	25	5,5±0,1	18,1±0,4	21,7±0,4	11,6±0,3	11,4±0,3	6,5±0,4	0,835±0,015	4279,3±243,4	104,2±4,6	41,0±1,2
3	Дубенка	29	5,3±0,1	14,4±0,5	17,3±0,4	9,3±0,3	8,8±0,3	6,7±0,3	0,832±0,025	2163,6±149,7	64,5±3,8	33,7±1,6
4	Ольшанка	10	5,3±0,2	13,4±1,1	16,6±1,6	8,9±0,3	8,6±0,6	5,9±0,7	0,813±0,023	1923,6±469,3	60,4±6,2	31,0±5,2
5	Красный Остров	19	5,1±0,1	13,3±0,5	16,5±0,5	8,8±0,3	8,4±0,3	5,8±0,5	0,807±0,019	1821,9±186,4	58,2±3,2	31,1±2,1
6	Дмитриевка	25	5,2±0,1	13,9±0,3	16,7±0,4	9,6±0,3	9,4±0,3	5,4±0,3	0,835±0,014	1946,1±131,4	71,2±3,9	27,3±1,1
7	Лисья гора	25	5,5±0,1	15,7±1,1	18,9±0,9	10,1±0,7	9,8±0,5	6,8±0,6	0,824±0,025	2949,3±417,9	79,5±8,4	36,1±2,1
8	Борки	19	5,2±0,1	14,9±0,6	17,1±0,6	9,4±0,3	8,7±0,3	5,7±0,4	0,871±0,013	2213,3±224,6	64,5±3,8	34,0±1,9
9	Стенки Изгорья	93	5,1±0,05	13,5±0,2	16,2±0,2	9,2±0,3	8,2±0,3	4,9±0,2	0,835±0,009	1793,2±81,2	61,3±2,3	31,1±1,2
10	Ровеньский	83	5,3±0,01	16,8±0,4	19,1±0,4	11,0±0,2	10,2±0,2	6,0±0,3	0,881±0,011	3128,1±170,3	89,3±2,9	34,6±1,2
11	Борисовка	59	5,2±0,1	14,7±0,4	17,6±0,5	9,9±0,2	9,1±0,2	5,8±0,4	0,838±0,011	2339,2±170,0	71,2±3,0	32,3±1,5
12	Хотмыжск	34	5,0±0,1	14,3±0,5	17,7±0,6	9,9±0,2	9,9±0,4	5,1±0,4	0,810±0,012	2316,4±211,3	77,5±4,7	29,4±1,3
13	Яковлево	13	5,3±0,1	15,8±0,6	19,6±0,8	10,7±0,4	9,7±0,4	7,4±0,4	0,808±0,016	3066,0±348,1	82,3±5,8	37,0±2,5
14	Сырцево	21	5,7±0,1	17,6±0,7	20,6±0,4	11,0±0,3	10,2±0,3	9,0±0,6	0,850±0,021	3779,5±292,0	88,1±4,2	42,7±2,0
15	Ясный колодец	45	5,1±0,1	13,6±0,4	15,8±0,5	9,2±0,2	8,3±0,3	5,1±0,3	0,866±0,015	1747,4±145,2	60,0±2,9	28,8±1,5
16	Корень	11	5,4±0,1	15,2±0,8	18,6±0,8	10,0±0,3	10,0±0,5	6,9±0,5	0,815±0,016	2679,0±359,7	78,6±5,3	33,7±2,6
17	Сев. Донец	25	5,0±0,1	12,4±0,6	14,9±0,5	9,0±0,3	8,1±0,2	4,4±0,4	0,832±0,018	1413,9±183,3	57,5±3,6	24,2±1,6
18	Нежеголь	10	5,1±0,2	13,6±1,4	15,9±1,4	9,9±0,6	8,2±0,7	5,0±1,0	0,848±0,019	1823,6±609,8	64,6±9,8	27,1±4,1
19	Кулянек	25	5,3±0,1	16,3±0,5	19,2±0,5	10,7±0,3	10,1±0,3	6,6±0,5	0,845±0,016	3041,5±220,8	85,5±4,3	35,5±1,5
20	Дивногорье	43	5,3±0,06	15,0±0,4	18,9±0,6	9,9±0,3	10,1±0,3	6,0±0,3	0,797±0,010	2739,0±236,2	79,0±4,3	34,2±1,6
21	Галичья гора	70	5,2±0,05	16,2±0,3	20,0±0,3	10,8±0,2	11,0±0,2	6,4±0,2	0,811±0,008	3300,7±152,7	93,7±2,8	35,1±0,8
22	Воргол	28	5,1±0,1	15,1±0,5	18,2±0,7	10,1±0,2	11,4±0,3	5,6±0,4	0,794±0,021	2721,8±273,0	91,2±3,8	29,7±2,3
23	Плющань	23	5,2±0,05	16,2±0,5	20,1±0,5	10,6±0,3	10,9±0,3	6,8±0,4	0,809±0,017	3704,3±291,0	99,2±4,9	37,2±1,6
24	Киров	13	5,0±0,05	13,8±0,4	17,3±0,6	9,2±0,2	9,5±0,3	5,1±0,6	0,800±0,013	2094,1±190,1	69,0±3,4	30,3±2,4
25	Оленьи ручьи	69	4,5±0,09	9,8±0,4	12,4±0,5	6,4±0,3	6,5±0,3	3,4±0,2	0,792±0,010	811,9±93,1	33,6±2,6	23,3±1,1
26	Аврик	57	4,7±0,1	10,6±0,5	12,7±0,5	7,9±0,2	6,6±0,3	2,8±0,4	0,837±0,021	909,8±109,9	41,6±3,0	21,7±1,2
27	Кудымкар	43	4,5±0,1	11,2±0,7	13,6±0,8	7,1±0,4	6,7±0,4	4,1±0,3	0,822±0,012	1145,5±199,7	39,5±4,5	27,2±2,1
28	Кисловодск	21	5,1±0,07	16,2±0,5	20,8±0,6	10,5±0,3	10,4±0,4	5,9±0,3	0,784±0,015	3540,3±269,4	86,6±5,4	40,8±1,8

Примечание: $M \pm \Delta$, 95% - среднее арифметическое ± доверительный интервал при пороге вероятности безошибочных прогнозов 95%

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) морфометрических признаков раковины и индексов популяций *Fr. fruticum* (показаны значения p).Table 3. The results ANOVA of the morphometric shell measurements and indices of the *Fr. fruticum* population (p values are shown).

Сравниваемые популяции	ЧО	ВР мм	БД мм	ВУ мм	ШУ мм	ВЗ мм	ВР/БД	V мм ³	S мм ²	V/S
Между всеми популяциями	1,3×10 ⁻²⁴	2,5×10 ⁻¹⁷⁸	1,4×10 ⁻¹⁹¹	1,9×10 ⁻¹⁷⁸	1,3×10 ⁻¹⁶⁴	8,55×10 ⁻⁹²	1,11×10 ⁻⁴³	1,9×10 ⁻¹⁸⁴	1,4×10 ⁻¹⁴²	0,00126
Горные/равнинные	0,0003	0,015	0,052	0,009	0,031	0,004	0,092	0,132	0,035	0,170
Импактные зоны/ООПТ*	0,536	0,377	0,512	0,358	0,422	0,264	0,529	0,621	0,381	0,960

Примечание: * – сравнивались группы, обитающие в пределах Среднерусской возвышенности

степь» (популяция № 2) (Табл. 2). Большинство исследованных особей из этой выборки имели более 5,5 оборотов раковины, а высота и большой диаметр раковины отдельных экземпляров доходила до 19,5 мм и 23,5 мм, соответственно. Здесь же отмечена наибольшая площадь устья – 127 мм². Также наиболее крупные экземпляры присутствовали в выборках «Сырцево» (№ 14), «Кисловодск» (№ 28), в заповедных участках «Галичья гора» (№ 21) и «Плющань» (№ 23).

Наименьшие размеры среди популяций Среднерусской возвышенности имели особи из поймы реки Северский Донец, расположенной в черте г. Белгорода (№ 17). Самые мелкие улитки с отворотом на устье имели высоту и большой диаметр раковины 11 мм и 13 мм, соответственно (при 4,75 оборотах). За пределами Среднерусской возвышенности подобные мелкие особи были отмечены нами в популяции уральской группы (№ 25). В пункте «Авриг» (№ 26) зафиксированы самые низкие показатели морфометрических параметров раковины. У моллюсков данной группы отворот устья образовывался при 4,5 оборотах, при этом высота раковины составляла 9 мм, а ширина – 11,1 мм. Вероятно, в условиях горного климата Трансильванских Альп отбор шел в сторону наступления половой зрелости на более ранних онтогенетических стадиях. Стоит отметить, что ранее было предложено отнести популяции кустарниковой улитки, обитающие в данном регионе, к отдельному подвиду [Grossu, 1980].

Заслуживает внимание также особенности морфометрических показателей раковины *Fr. fruticum* из заповедника «Галичья гора». Согласно полученным данным популяции улиток из заповедного участка с одноименным названием «Галичья гора» (№ 21) и участка «Плющань» (№ 23) по ряду средних абсолютных показателей достоверно (p≤0,05) превосходят обитающую рядом популяцию улиток из участка заповедника

«Воргольское» (популяция «Воргол», № 22). Это, вероятно, является следствием более благоприятных условий для роста в биотопах первых двух участков. Здесь улитки обитают в пойме реки Дон, в зарослях растительности, богатых основными кормовыми растениями, такими как крапива, лопух, хмель и т.д. [Snegin, 2010]. Такие биотопы обычны для этого вида в условиях Среднерусской возвышенности.

Что касается популяции, обитающей на участке «Воргол», то эта группа была отмечена в нетипичных для вида условиях – у подножья скальных выходов девонских известняков, в пойме реки Воргол, где фактически на открытом пространстве отсутствовали крупные тенистые деревья и соответствующая пойменная растительность. Кроме того, южная экспозиция способствовала быстрому нагреву поверхности почвы в дневные часы. Поэтому улиткам, чтобы избежать перегрева, приходилось уходить под известковые камни и забиваться в скальные трещины. Вероятно, это обстоятельство способствовало тому, что естественный отбор в этом биотопе шел в направлении более мелкой и прижатой раковины (здесь отмечено самое низкое среднее значение индекса ВР/БД). Кроме того, улитки данной группы имели достоверно (p≤0,05) более узкое устье и более прижатый завиток по сравнению с равнинными популяциями, что позволяет этим животным успешно прятаться в узких скальных укрытиях. Аналогичную картину мы наблюдаем в популяции «Дивногорье» (№ 20), обитающей у подножья меловых обнажений, а также в популяциях из горной местности «Ольньи Ручьи» (№ 25) и «Кисловодск» (№ 28).

Межпопуляционная изменчивость индекса V/S также может определяться под влиянием различных биотопических условий. Увеличение объема раковины и уменьшение площади устья (т.е. большие показатели индекса), вероятно, являются следствием более засушливого климата (мол-

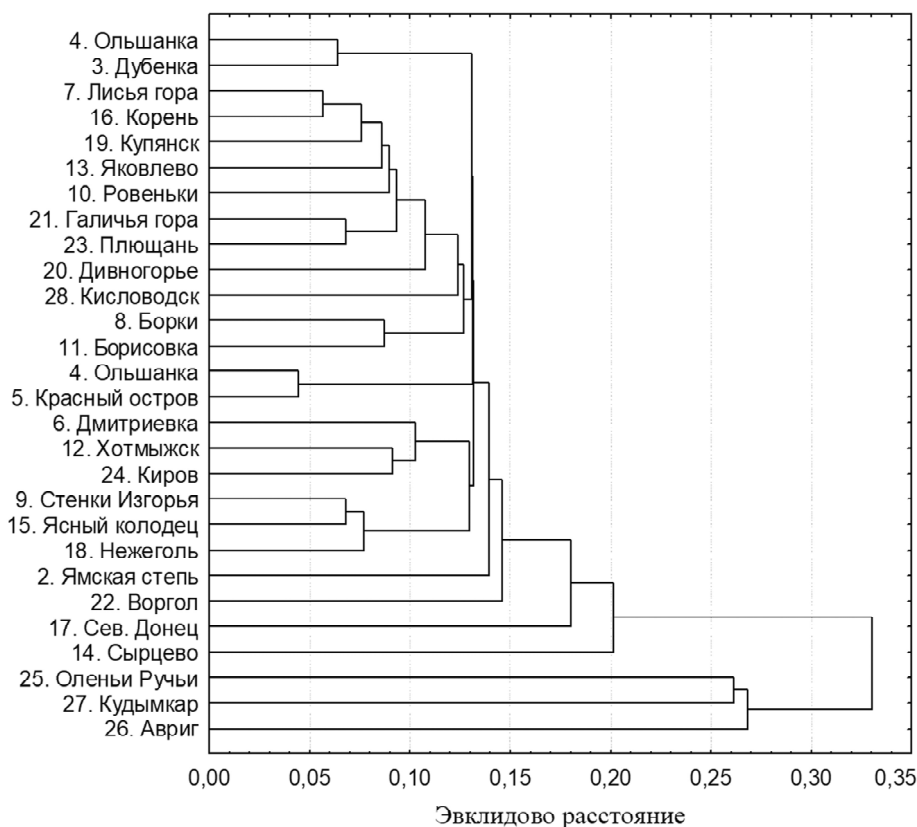


РИС. 3. Дендрограмма евклидова расстояния, вычисленного на основе сопоставления признаков раковины *Fr. fruticum*.

FIG. 3. Dendrogram of the Euclidean distance based on the comparison of conchological parameters of *Fr. fruticum* shells.

люск накапливает воду в теле и меньше испаряет ее через устье). Вместе с тем, относительно увеличению площади устья (т.е. уменьшению индекса) может способствовать более твердый субстрат, когда у моллюска формируется крупная нога для зарывания в почву. Согласно полученным данным, наибольшие значения индекса отмечены в условиях как влажной поймы с рыхлым субстратом (№ 14), так и в условиях более засушливого климата (№ 2) и каменистого субстрата (№ 28). Также не отмечено определенных закономерностей при уменьшении индекса, что говорит о том, что помимо морфологических показателей моллюски адаптируются к окружающим условиям с помощью иных (например, физиологических или поведенческих) особенностей.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа показали значительную дифференциацию изучаемых популяций по всем морфометрическим показателям (Табл. 3). При этом наименьшая межпопуляционная дисперсия отмечается для индекса V/S ($p=0,011$) что, вероятно, отражает общую видоспецифичную конституцию раковины. Межгрупповое сопоставление «горных» и «равнинных» популяций также позволило выявить достоверные отличия ($p \leq 0,05$) но только по абсолютным данным, тогда как по индексам достоверных различий не выявлено. Также ни по одному конхиометрическому показателю не установлены достоверные различия ($p \leq 0,05$) между

группами популяций, обитающих в импактных (т.е. загрязненных) зонах и на особо охраняемых природных территориях (ООПТ).

Результат кластерного анализа, проведенного по совокупности морфометрических показателей (Рис. 3) демонстрирует с одной стороны значительную дифференцировку изученных групп по метрическим характеристикам, а с другой стороны – отсутствие связи этих показателей с географическим положением. Например, популяции, обитающие в структуре одного лесостепного ландшафта на юге Среднерусской возвышенности, демонстрируют весь спектр морфометрической изменчивости и попадают в один кластер группами с иных территорий. Отдельный кластер также образовали наиболее удаленные от Среднерусской возвышенности популяции Уральского региона и Румынии.

В отношении оценок частот встречаемости особей с желтой окраской раковины в большинстве популяций Среднерусской возвышенности получен результат, не выходящий за рамки вычисленного нами ранее регионального показателя ($Cz=0,193 \pm 0,039$) [Snegin, 1999]. Но в пяти группах зафиксировано достоверное ($p \leq 0,05$) повышение частоты встречаемости данного фена по сравнению с остальными анализируемыми популяциями (Табл. 4). Причем одна из них располагается в зоне воздействия Стойленского и Лебединского горно-обогатительных комбинатов (пункт 2). Еще одна группа (13) находится вблизи

Таблица 4. Оценки частот окрасочных признаков раковины из разных популяций *Fr. fruticum*.Table 4. Estimations of the frequency of the shell coloring signs from different populations of the *Fr. fruticum*.

Популяция	<i>N</i>	<i>Ц</i> ₁	<i>Ц</i> ₂	<i>Ц</i> ₃	<i>П</i> ⁺
1. Стоило	66	0,045±0,026	0,818±0,048	0,136±0,043	0,076±0,033
2. Ямская степь	127	0,000	0,079±0,024	0,921±0,024	0,205±0,036
3. Дубенка	158	0,120±0,026	0,759±0,034	0,120±0,026	0,165±0,030
4. Ольшанка	31	0,226±0,076	0,677±0,085	0,097±0,054	0,032±0,031
5. Красный Остров	56	0,036±0,025	0,946±0,030	0,018±0,017	0,018±0,017
6. Дмитриевка	80	0,088±0,032	0,725±0,050	0,188±0,044	0,175±0,043
7. Лисья гора	61	0,000	0,934±0,032	0,066±0,032	0,541±0,064
8. Борки	59	0,000	0,847±0,047	0,153±0,047	0,254±0,057
9. Стенки Изгорья	94	0,064±0,025	0,798±0,042	0,138±0,036	0,213±0,042
10. Ровеньский	65	0,000	0,477±0,062	0,523±0,062	0,092±0,036
11. Борисовка	67	0,015±0,015	0,881±0,040	0,104±0,038	0,448±0,061
12. Хотмыжск	47	0,936±0,036	0,000	0,064±0,036	0,064±0,036
13. Яковлево	38	0,000	0,737±0,072	0,263±0,072	0,079±0,034
14. Сырцево	39	0,000	1,000	0,000	0,000
15. Ясный колодец	63	0,000	0,857±0,044	0,143±0,044	0,079±0,034
16. Корень	57	0,018±0,017	0,912±0,038	0,070±0,034	0,211±0,055
17. Северский Донец	42	0,357±0,035	0,643±0,075	0,000	0,024±0,023
18. Нежеголь	36	0,194±0,067	0,639±0,081	0,167±0,063	0,000
19. Купянск	116	0,034±0,017	0,664±0,044	0,302±0,043	0,328±0,044
20. Дивногорье	53	0,038±0,027	0,830±	0,132±0,047	0,075±0,037
21. Галичья гора	70	0,029±0,020	0,971±0,020	0,000	0,000
22. Воргол	28	0,000	0,786±0,079	0,214±0,092	0,643±0,092
23. Плющань	23	0,000	1,000	0,000	0,043±0,042
24. Киров	55	0,091±0,039	0,909±0,039	0,000	0,455±0,068
25. Оленьи ручьи	89	0,000	0,067±0,027	0,933±0,027	0,247±0,046
26. Авриг	100	0,100±0,030	0,860±0,035	0,040±0,020	0,280±0,045
27. Кудымкар	53	0,000	0,528±0,069	0,472±0,069	0,150±0,050
28. Кисловодск	143	0,112±0,026	0,650±0,040	0,238±0,036	0,301±0,038

зи Яковлевского рудника. Две популяции № 10 и 19, где преобладал аллель желтой окраски, относятся к степной зоне.

Альтернативный генотип *Ц*₁ с раковиной красно-коричневого цвета, в большинстве популяций имеет небольшую частоту, поэтому выявить какую-то закономерность в его распределении крайне сложно. В основном в группах доминирует фенотип *Ц*₂. Исключение составил лишь популяция «Хотмыжск» (№ 12), где почти все особи имели раковину красно-коричневого цвета.

Сопоставление популяций из импактных зон с

популяциями из ООПТ по частоте встречаемости цветных фенотипов раковины с помощью анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) показал довольно низкий уровень подразделенности между этими группами $\Phi_{st}=0,008$ ($p=0,005$).

Результаты расчета индекса внутривидового разнообразия представлены на Рис. 4. Согласно полученным данным, снижение индекса зафиксировано в различных группах, часть из которых обитают, как на особо охраняемых природных участках (популяции № 2, 7, 21, 22, 25), так и в урбанизированных биотопах (выборки №

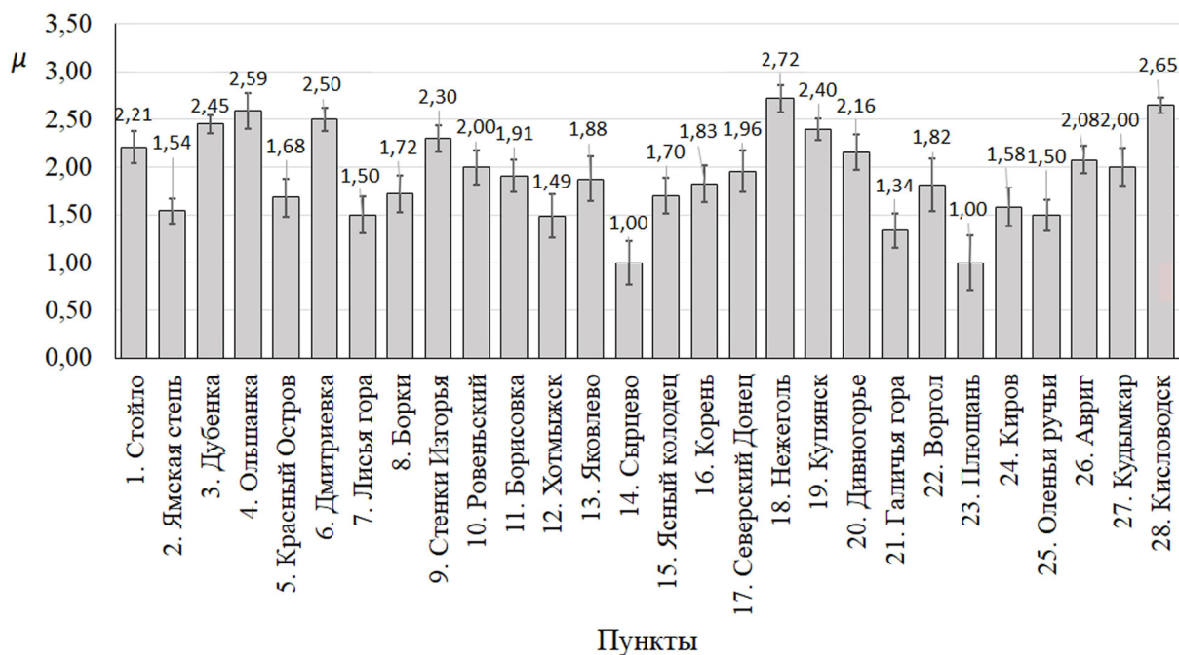


РИС. 4. Значения индекса внутривидового разнообразия в различных популяциях *Fr. fruticum*.

FIG. 4. The values of the index of intrapopulation diversity in the different populations of *Fr. fruticum*.

12, 14, 24). Повышение фенетического разнообразия также отмечено и на заповедных участках (популяции № 9, 10, 20, 28), и в зонах с повышенным антропогенным прессом (популяции № 1, 3, 4, 18). Т.е., никакой закономерности географической изменчивости уровня внутривидового разнообразия в отношении морф окраски раковины нами не установлено.

В отношении распределения частот особей с продольной полосой на раковине в изучаемых популяциях *Fr. fruticum*, мы получили картину, большей частью противоположную картине распределения фена Цз (Табл. 3). Особенно это касается пунктов промышленной зоны, где отмечены достоверно ($p \leq 0,05$) низкие частоты встречаемости этого фенотипа, по сравнению с рядом удаленных от ГОК участков в частности, и с югом лесостепи в целом ($0,169 \pm 0,027$). Такая тенденция действия естественного отбора против полосатых форм, возможно, свидетельствует об общем направлении изменения физико-географических характеристик лесостепного ландшафта в зоне влияния ГОК, связанных с его осветлением (т.е. с сокращением площади растительности, с уменьшением индекса листовой поверхности и изменением видового состава растений), наподобие того, что мы наблюдаем в некоторых степных районах (№ 10, 20).

Однако, более детальное изучение этого явления, включающего динамику изменения частот этого фена в разные годы, не позволяет сделать столь однозначные выводы. Например, в популя-

циях № 2, 7, 8, 9, 11, 16, 19, 22 наблюдалась достоверно ($p \leq 0,05$) высокая частота встречаемости этого фена по сравнению с другими популяциями. На первый взгляд, это не противоречит идее о повышенном затенении, т.к. часть этих популяционных биотопов представляют собой байрачные дубравы, под пологом которых в летний период складываются весьма влажные и затененные условия. Но в популяции «Ямская степь», такой результат выглядит несколько неожиданно на фоне достоверного увеличения здесь доли фена желтой окраски. Кроме того, повышение доли полосатых особей отмечено в одном из степных биотопов (популяция 19 «Купянск»), где также преобладают улитки с желтой раковиной. Причем, в другом степном биотопе (популяция № 10 «Ровеньки»), судя по данным 1996 г., также отмечался довольно высокий для района исследования показатель по частоте фена полосатой окраски (Табл. 5). В последующие годы здесь произошло достоверное снижение его частоты.

И наконец, весьма показательным является изменение частоты фена П+ в трех смежных популяциях, обитающих в пойме р. Ворскла (пункты 11, 12, 13). Здесь улитки обитают в сходных тенистых биотопах ивовых зарослей с полным набором основных кормовых растений – лопух, крапива, хмель. Однако данные группы сильно отличаются в отношении частоты встречаемости особей с продольной полосой, которая возрастает с 0,079 (пункт 13 «Яковлево») до 0,448 (пункт 11 «Борисовка»), затем снова падает до 0,064

Таблица 5. Частоты фенотипов в популяциях *Fr. fruticum* в разные годы.Table 5. The frequency of phenotypes in the *Fr. fruticum* populations in different years.

Популяция	1996				2003				2010			
	N	ЦЗ	ЦI	П+	N	ЦЗ	ЦI	П+	N	ЦЗ	ЦI	П+
9. Стенки Изгорья	119	0,118	0,203	0,160	61	0,033	0,111	0,082	94	0,138	0,064	0,213
10. Ровеньки	140	0,414	0,043	0,378	54	0,314	0,037	0,185	65	0,523	0,000	0,092
11. Борисовка	199	0,080	0,467	0,145	34	0,029	0,294	0,323	67	0,104	0,015	0,448
12. Хотмыжск	80	0,050	0,050	0,000	23	0,043	0,174	0,087	47	0,064	0,000	0,064
15. Ясный колодец	113	0,088	0,124	0,088	57	0,035	0,035	0,070	63	0,143	0,000	0,079
16. Корень	87	0,195	0,080	0,069	26	0,077	0,000	0,154	57	0,070	0,018	0,211
14. Сырцево	75	0,04	0,213	0,280	Нет данных				39	0,0	0,000	0,0
17. Сев. Донец	179	0,140	0,307	0,084	Нет данных				42	0,0	0,357	0,024
18. Нежеголь	132	0,083	0,250	0,068	Нет данных				36	0,167	0,194	0,000

Таблица 6. Результаты попарных сопоставлений частот фенотипов в популяциях *Fr. fruticum* в разные годы с помощью критерия Фишера (метод ϕ). # – достоверные отличия при $p \leq 0,05$; ns – отсутствие достоверных отличий.Table 6. The results of pairwise comparisons of the frequencies of phenotypes in *Fr. fruticum* populations in different years using the Fisher criterion (method ϕ). # – significant differences at $p \leq 0,05$; ns – no significant differences.

Популяция	1996-2003			1996-2010			2003-2010		
	ЦЗ	ЦI	П+	ЦЗ	ЦI	П+	ЦЗ	ЦI	П+
9. Стенки Изгорья	#	#	#	ns	#	ns	#	ns	#
10. Ровеньки	ns	ns	#	ns	#	#	#	#	ns
11. Борисовка	ns	ns	#	ns	#	#	#	#	ns
12. Хотмыжск	ns	ns	#	ns	#	#	ns	#	ns
15. Ясный колодец	#	#	ns	ns	#	ns	#	#	ns
16. Корень	ns	#	ns	ns	ns	#	ns	ns	ns
14. Сырцево	-	-	-	#	#	#	-	-	-
17. Сев. Донец	-	-	-	#	ns	#	-	-	-
18. Нежеголь	-	-	-		ns	#	-	-	-

(пункт 12 «Хотмыжск»). Причем, судя данным, полученным в разные годы (Табл. 4, 5, 6), в популяции № 12 достоверного ($p \leq 0,05$) изменения частот аллеля П+ не наблюдалось. А в популяции № 11, несмотря на отмеченную здесь в 2010 году вырубку пойменных деревьев для постройки ЛЭП, наблюдалось достоверное ($p \leq 0,05$) увеличение доли полосатых улиток.

Из других пунктов стоит отметить достоверное ($p \leq 0,05$) снижение частоты аллеля П+ в группах «Сырцево» (№ 14), «Северский Донец» (№ 17). В популяции «Корень» (№ 16) происходило достоверное ($p \leq 0,05$) увеличение этого фена. А в группе, обитающей в заповедном участке «Стенки Изгорья» (№ 9) по сравнению с 1996 г. в 2003 году наблюдались достоверное ($p \leq 0,05$) сниже-

ние, а затем, к 2010 г. повышение доли особей с продольной полосой на раковине (без видимых изменений структуры биотопа).

В заповеднике «Галичья гора» наиболее оригинальной оказалась уже упомянутая выше популяция «Воргол» (пункт 22). Здесь, по сравнению со смежными популяциями (№ 21 и 23), отмечена достоверно ($p \leq 0,05$) высокая доля полосатых особей и особей, имеющих желтую раковину. Если предположить, что особи с продольной полосой на раковине предпочитают тенистые и прохладные биотопы, то в таком случае, необходимое затенение и оптимальный температурный режим в разное время суток, возможно, дают скальные выходы. Тогда, повышенная частота встречаемости улиток с желтой рако-

виной, вероятно, вызвана здесь иными причинами.

В целом, сопоставление популяций, обитающих в импактных зонах с популяциями из ООПТ не выявил существенных различий по частоте встречаемости фена полосатой окраски. Расчет молекулярной дисперсии (AMOVA) показал очень низкий уровень подразделенности между этими группами $\Phi_{st}=0,001$ ($p=0,143$).

Оценка частот встречаемости различных вариантов окраски раковины у *Fr. fruticum* за пределами Среднерусской возвышенности показала следующее. Доля «полосатых» форм в трех популяциях («Киров», «Оленьи ручьи» и «Авриг») имеет достоверно ($p \leq 0,05$) высокий уровень, что может быть связано с более прохладным и влажным климатом в этих районах. Вместе с тем, в уральской популяции зафиксированы достоверно ($p \leq 0,05$) высокие значения частоты фенотипа Цз, сопоставимые с оценками частоты особей с раковиной желтого цвета в группах улиток *Fr. fruticum*, обитающих на антропогенно-измененных территориях Среднерусской возвышенности и в степных районах.

Обсуждение

В популяциях юга Среднерусской возвышенности мы наблюдаем довольно большой спектр конхиометрической изменчивости, сопоставимой с популяциями с иных климатических зон. Это может свидетельствовать о значительной изолированности популяций улиток и глубокой специфичности микроклиматических условий в различных биотопах. Известно, что по другим группам улиток ряд авторов прослеживали определенные тренды изменения метрических параметров раковины в зависимости от макроклиматических условий [Kramarenko, 2016]. По результатам наших исследований такой закономерности не выявлено. Полученные результаты больше согласуются с выводами Г.А.Гудфренда [Goodfriend, 1986], согласно которым на параметры раковины у наземных улиток оказывают влияние многочисленные факторы такие как, влажность, температура и инсоляция, наличие кальция в биотопах, плотность популяций, взаимоотношение между близкими видами, хищничество, паразитическая кастрация и репродуктивная выгода. Кроме того, автором отмечено, что внутривидовая изменчивость размеров раковины может иметь значительную генетическую основу.

В отношении частот встречаемости особей с желтой окраской раковины наблюдается определенная тенденция приуроченности «желтого» фена к промышленным территориям и остепненным участкам. Причин такого эффекта может быть несколько. Возможно, это реакция популяций на

сокращение площади естественной древесной растительности в промышленных районах, вследствие чего биотопы становятся более разреженными и осветленными. Желтый цвет при этом, также как в степных биотопах, спасает улиток от перегрева. Другое объяснение сводится к тому, что ген желтой окраски сцеплен с другими генами, обеспечивающими физиологические преимущества особей в условиях загрязненной среды (т.е. сам по себе этот фен не обладает селективными преимуществами, а является побочным эффектом отбора других генетических комбинаций). Кроме того, данный факт, возможно, указывает на повышенный радиоактивный фон на этих территориях. Проведенные нами ранее исследования показали, что подобная ситуация на юге Среднерусской возвышенности складывается в местах, затронутых «чернобыльским радиоактивным следом», в частности, таковое имело место более двадцати лет назад (в 1996 г.) в природном парке «Ровеньский» (пункт 10). Тогда частота фена желтой окраски здесь составила 0,414 ($q=0,644$) ($N=140$) [Snegin, 1999].

Среди изученных популяций сильно выделяется группа «Ямская степь» (№ 2), где частота улиток с желтым цветом раковины составила 0,92 ($q = 0,960$). Однако в почве этого заповедного участка следов «чернобыльского» цезия (Cs^{137}) ранее нами не обнаружено, но, как было выяснено в ходе исследования, большую долю в радиоактивный фон здесь вносит радий (Ra^{226}), имеющий, вероятно, естественное происхождение, из-за присутствующего здесь тектонического разлома [Snegin, 2011, 2012]. В почве этого участка его концентрация составила 70,51 мкг/кг, что вдвое или втрое превосходит прилегающие территории. Кроме того, биотоп, в котором живут улитки, находится вблизи отвалов породы Стойленского ГОК, где уровень радиации достигает 25-30 мкР/ч, против 11-14 мкР/ч в самом биотопе. Стоит отметить также, что, как было сказано выше, в этой группе присутствуют самые крупные особи *Fr. fruticum* (Табл. 2).

В отношении другого полиморфного признака, касающегося наличия (отсутствия) продольной полосы на раковине можно отметить следующее.

Ранее был предпринят ряд попыток объяснить природу факторов, вызывающих динамику полиморфизма по признаку опоясанности. Так, высказывались предположения, что «полосатые» улитки лучше приспособлены к условиям затенения в результате действия как апостатического отбора (поедание дроздами), так и повышенной окислительной способности ферментов [Matekin, Makeeva, 1979; Runkova et al., 1974; Makeeva, 1989]. Факт уменьшения доли «полосатых» особей в результате антропогенной деградации рас-

тительных сообществ, в частности, был продемонстрирован на примере г. Москвы и Московской области [Makeeva *et al.*, 2011]. Кроме того, были выявлены различия в уровне газообмена различных морф *Fr. fruticum* [Khokhutkin, Dobrinsky, 1973], вызванные, вероятно, эффектом группы [Byzova, 2007]. Также зафиксировано селективное преимущество «бесполосых» улиток в условиях повышенных температур из-за меньшей скорости потери влаги [Makeeva, Matekin, 1994]. На основании многолетних наблюдений была выявлена осциляция частот встречаемости «полосатых» и «бесполосых» морф в условиях Предуралья и Зауралья, коррелированная с колебаниями климатических факторов (температуры и влажности) в разные годы [Zeifert, Khokhutkin, 2010]. Причем, как отмечают авторы, динамика изменения частот полосатых особей в зависимости от климата была индивидуальна для каждого конкретного биотопа. При этом Д. В. Зейферт [Zeifert, 2011], на основании своих данных, показал, что в условиях загрязнения проективное покрытие растительного покрова снижается незначительно, поэтому, по его мнению, в промышленных районах это не может быть причиной изменения частоты встречаемости фена полосатой окраски.

Примечательно, что по материалам других авторов доля улиток с продольной полосой на раковине составила: Подмоскowie – от 0,5 до 0,62 [Makeeva *et al.*, 2011], г. Архангельск – 0,774 [Batal, 1996], Ленинградская область – от 0,045 до 0,644; Ярославская область – от 0,067 до 0,181; Удмуртия – от 0,083 до 0,780; Башкирия – от 0,119 до 0,300; Свердловская область – от 0,061 до 0,398 [Khokhutkin, 1997], г. Стерлитамак – от 0,143 до 0,400 [Zeifert, Khokhutkin, 2010]. Из представленных данных видно, что в разных регионах доля «полосатых» улиток сильно варьирует и установить определенный зональный тренд изменения частоты этого фена весьма затруднительно.

По нашим данным мы также наблюдаем весьма пеструю картину распределения данного фена в популяциях юга Среднерусской возвышенности, где в различных биотопах формируется свой популяционный фенооблик, достоверно отличающийся от смежных популяций *Fr. fruticum*, располагающихся в структуре одного ландшафта. При этом, также, как и в случае с метрическими показателями, в ряде групп кустарниковых улиток лесостепного ландшафта мы наблюдаем соотношение «полосатых» и «бесполосых» форм сходное с популяциями, обитающими в ландшафтах с явно отличными климатическими характеристиками.

Выявленные достоверные временные изменения частот фенов в одних и тех же группах,

также позволяют говорить о комплексном влиянии различных микробиотопических условий на морфо-фенетическую структуру популяций *Fr. fruticum*.

Заключение

Таким образом, подводя итог вышесказанному, можно отметить, что изменения конхиологических признаков в популяциях *Fr. fruticum* имеет, вероятно, полифакторный характер. Соотношение различных цветочных вариантов у этого вида может быть вызвано циклическими колебаниями микроклиматических факторов, и, как следствие, дифференцированным выживанием разных морф (в таком случае мы наблюдаем циклические колебания частот в разные годы). Второй вариант – это направленное изменение частоты какого-либо фена по определенному вектору, в таком случае, скорее всего, идет сукцессионное изменение биотопов и в большей мере под влиянием антропогенного фактора (особенно если такие изменения происходят за относительно короткие промежутки времени). Причем в последнем случае возможны и генетико-автоматические процессы (дрейф генов), вызванные чрезмерным дроблением ареала с формированием небольших локалитетов. Третий вариант – относительно стабильное соотношение частот с достоверной дифференцировкой между биотопами. В таком случае на отбор определенных морф влияют естественные, стабильно действующие, но не климатические факторы.

Полагаем также, что макроклиматические характеристики различных ландшафтов могут оказывать лишь косвенную роль на морфо-фенетический облик популяций *Fr. fruticum*. Основопологающими, на наш взгляд, являются особенности микроклиматических и микробиотопических условий, которые по мнению Э. Макфедьена являются основными факторами, влияющими на характер адаптаций животных [Makfeden, 1965]. Разумеется, такой вывод требует определенной доли осторожности и диктует необходимость в будущем более детального изучения параметров микроклимата и его связи с популяционными характеристиками кустарниковой улитки.

Но любом случае, стоит подчеркнуть, что использование метрических и цветочных вариантов окраски раковины в качестве биоиндикатора, возможно только на базе длительного мониторинга. В качестве экспресс-диагностики такие источники информации можно применять лишь для грубого приближения.

Литература

Baba K. 1985. Investigation of the growth rate of two terrestrial snails *Bradybaena fruticum* (O.F. Müller)

- and *Euomphalia strigella* (Draparnaud), Pulmonata. *Soosiana*, 13: 79–88.
- Batal Sh. 1996. The structure of the settlement of *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pullmonata) in the north-eastern part of the species range. Abstract of PhD dissertation. Moscow, MSU, 26 p. [In Russian].
- Batal Sh., Matekin P.V., Pakhorukova L.V., Makeeva V.M. 1996. Spatial structure of *Bradybaena fruticum* settlement in the north-eastern part of the species range and the formation of the phenotypic appearance of the species populations. *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 6 (1): 67 [In Russian].
- Byzova Yu.B. 2007. *Breathing of soil invertebrates*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 328 p. [In Russian].
- Falniowski A., Szarowska M., Witkowska-Pelc E. 2004. Intra- and interpopulation genetic differentiation and gene flow in a group of isolated populations of *Bradybaena fruticum* (Müller, 1774) in South Poland. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 42(1):70–80.
- Goodfriend G.A. 1986. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Zoology*, 35(2): 204–223. Doi: 10.1093/sysbio/35.2.204
- Grossu A. V. 1980. Die variabilität von *Bradybaena fruticum* (O.F. Müll.), mit Beschreibung einer Unterart aus Rumänien (Gastropoda, Stylommatophora, Bradybaenidae). *Malakologie Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden*, 6(2): 303–312.
- Khohutkin I.M. 1997. *The structure of species variability on the example of terrestrial molluscs*. Ekaterinburg, Ural Branch of RAS, 175 p. [In Russian].
- Khokhutkin I.M. 1970. Some aspects of the population ecology of mollusks of the genus *Bradybaena* (Gastropoda, Bradybaenidae). Abstract of PhD dissertation. Leningrad, 18 p. [In Russian].
- Khokhutkin I.M. 1971. Ecological and morphological characteristics of populations of terrestrial mollusks of the genus *Bradybaena* (Gastropoda, Bradybaenidae). *Ekologia*, 5: 82–88 [In Russian].
- Khokhutkin I.M. 1979. On the inheritance of the trait of “girdling” in the natural populations of the land gastropod *Bradybaena fruticum* (Müll.). *Genetika*, 15 (5): 868–871 [In Russian].
- Khokhutkin I.M., Dobrinsky L.N. 1973. Differences in gas exchange of two morphs of terrestrial mollusks *Br. fruticum* (Müll.) and *Br. schrenki* (Midd). *Ekologia*, 6: 90–93 [In Russian].
- Kramarenko S.S. 2016. Patterns of spatio-temporal variation in land snails: a multi-scale approach. *Folia Malacologica*, 24(3): 111–177. Doi: 10.12657/folmal.024.008.
- Makeeva V. M., Belokon M. M., Smurov A. V. 2011. *Ecological and genetic approach to the protection of animals of anthropogenic ecosystems (for example, model species in Moscow and Moscow region)*. Moscow, Moscow University Press, 160 p. [In Russian].
- Makeeva V.M., Belokon M.M., Malyuchenko O.P. 2005. Estimating the gene pool condition in natural populations of invertebrates in the fragmented landscape of Moscow and Moscow Region with special reference to bush snail *Bradybaena fruticum* Müll. *Russian Journal of Genetics*, 41(11):1230–1244.
- Makeeva V.M., Matyokin P.V. 1994. The physiological effect of the polymorphic signs of the bush snail *Bradybaena fruticum* (Müll.). *Zhurnal obshchey biologii*, 55(3): 947–955 [In Russian].
- Makeeva, V. I. 1989. The role of natural selection in the formation of the genotypic originality of mollusk populations (by the example of the bash snail (*Bradybaena fruticum* (Müll.)). *Zhurnal obshchey biologii*, 50(1): 101–107. [In Russian].
- Makfedien E. 1965. *Ecology of animals*. Moscow, Mir Publ., 375 p. [In Russian].
- Matekin P. V. Makeeva V. M. 1979. On the question of the selective importance of conchological and biochemical characteristics. *Molluscs, the main results of their study. 6th Vsesoyuznoe soveshaniye po izucheniyu molluskov. Avtoreferaty dokladov*. Leningrad: 150 [In Russian].
- Matekin P.V., Gantsevich M.M., Zhukovskaya E.A., Ivanovskaya T.N., Pakhorukova L.V., Snegin E.A. 1995. Adaptation of populations. *RFBR newsletter*, 3 (4): 417 [In Russian].
- Matekin P.V., Makeeva V.M., Pakhorukova L.V. 2000. Biogeographic characteristics and condition of parks in Moscow based on the analysis of the bush snail populations *Bradybaena fruticum* (Müll.). *Animals in the city: Materials of the scientific-practical conference*. Moscow, Zoological Institute RAS: 66–67 [In Russian].
- Peakall R, Smouse PE. 2006. GenA1Ex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*. 6: 288–295.
- Runkova G., Maksimov V. N., Kovalchuk L. A., Khokhutkin I. M. 1974. Endogenous oxidase activity and their reaction to thyroxin in homogenates of two *Bradybaena fruticum* (Müll.) *Morphs at different temperatures*. *Proceedings of the DAN USSR*, 219 (2): 471–472 [In Russian].
- Shileyko A.A. 1978. Terrestrial mollusks of the superfamily Helicoidea. *Fauna SSSR, Molluski*. 3 (6). Leningrad: Nauka Publishing House: 1–384 [In Russian].
- Snegin E.A. 1999. The settlement structure of *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) in the south of the steppe zone of the Russian Plain. Abstract of PhD dissertation. Moscow, Moscow State University, 25 p. [In Russian].
- Snegin E.A. 2005. Ecological and genetic characteristics of *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pullmonata) in a forest-steppe landscape. *Russian Journal of Ecology*, 36(1): 33–40.
- Snegin E.A. 2010. Morphogenetic parameters of the populations of the land mollusk *Bradybaena fruticum* Müll in the “Galichya Gora” reserve. *Nauchnye vedomosti BelsU Ser. Natural sciences*, 13(74), 10: 28–33 [In Russian].
- Snegin E.A. 2011. Assessment of the state of population gene pools of terrestrial mollusks in conditions of influence of ore dressing combines from the example *Bradybaena fruticum* Müll (Gastropoda, Pullmonata) *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 1(5): 379–389. doi: 10.1134/S2079059711050133
- Snegin E.A. 2012. Spatial and temporal aspects of the ecological-genetic structure of invertebrate populations (exemplified by terrestrial molluscs and insects of the south of the Central Russian Upland).

- Dr of Sciences dissertation. Belgorod: BelSU, 394 p. [In Russian].
- Snegin E.A. 2015. Temporal dynamics of the genetic structure and effective size of *Bradybaena fruticum* Müll. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) populations in the south of the Central Russian Upland. *Russian Journal of Ecology*, 46(3): 260–266. Doi: 10.1134/S1067413615020113
- Snegin E.A., Snegina E.A. 2017. Assessment of the state of population gene pools of sedentary animal species using the example of the land mollusk *Bradybaena fruticum* Müll. (Gastropoda, Pulmonata) using DNA markers. *Ecological Genetics*, 15 (3): 4–19, doi: 10.17816/ecogen1534-19. [In Russian].
- Staïkou A., Lazaridou-Dimitriadou M., Pana E. 1990. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Bradybaena fruticum* (Müller, 1774) (Gastropoda, Pulmonata) in Northern Greece. *Journal of Molluscan Studies*, 56(1): 137–146.
- Udaloy A.V. 2011. On the question of the distribution of the shrub snail *Fruticicola fruticum* (Müller, 1774) in the south of Western Siberia. *Materials of the 4th international scientific-practical conference "Conservation of animal diversity and the hunting economy of Russia."* Moscow: 104–106 [In Russian].
- Vlastov B.V., Matekin P.V. 1988. Gastropods. In: *Animal Life*. Moscow, Prosveszheniye Publ., vol. 2: 14–65 [In Russian].
- Zeifert D.V. 1987. The effect of natural selection on the genetic structure of the populations of the terrestrial mollusk *Bradybaena fruticum* (Müll.). *Journal of General Biology*, 48 (4): 549–554.
- Zeifert D.V. 1991. Geographical differences in the action of natural selection on the genetic structure of the populations of the land mollusk *Bradybaena fruticum* (Müll.). *Zhurnal obshchey biologii*, 52(5): 73–745.
- Zeifert D.V. 2011. Scientific bases of bioecological monitoring of anthropogenic impacts in different types of economic activities on the example of the territory of the southern industrial zone of Bashkortostan. Abstract of Dr. of Sciences dissertation. Moscow, MSU, 42 p. [In Russian].
- Zeifert D.V., Khokhutkin I.M. 2010. *Ecology of the Fruticicola fruticum bush snail*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 92 p. [In Russian].
- Zhivotovsky L.A. 1991. *Population biometrics*. Moscow, Nauka Publ., 271 p. [In Russian].

РЕЗЮМЕ. На основе конхиологических признаков, включающих морфометрические показатели и цветные варианты, изучена популяционная структура наземного моллюска *Fruticicola fruticum* (Gastropoda, Pulmonata, Bradybaenidae) в условиях различных ландшафтов Восточной Европы. По всем использованным морфометрическим параметрам между исследованными популяциями обнаружены статистически значимые различия. При этом размеры раковин определяются не зональными характеристиками, а микробиотопическими условиями. Изменения частот раковинных фенотипов в популяциях *Fr. fruticum* имеет, вероятно, полифакторный характер. Соотношение различных цветочных вариантов может быть вызвано влиянием радиации, циклическими колебаниями микроклиматических факторов, сукцессионными изменениями биотопов и дрейфом генов.

