

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
**«БЕЛГОРОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»**
(Н И У « Б е л Г У »)

ИНСТИТУТ ИНЖЕНЕРНЫХ ТЕХНОЛОГИЙ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

КАФЕДРА БИОЛОГИИ

**МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ
АВСТРИЙСКОЙ УЛИТКИ *CERAEA VINDOBONENSIS* В УСЛОВИЯХ
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА**

Магистерская диссертация

обучающегося по направлению подготовки

06.04.01 Биология

очной формы обучения,

группы 07001539

Шматовой Юлии Владимировны

Научный руководитель
Профессор, д.б.н. Снегин Э.А.

Рецензент:
директор ФГБУ
«Государственный природный
заповедник «Белогорье»
Шаповалов А.С.

БЕЛГОРОД 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
ГЛАВА 1. Обзор литературы.....	6
1.1. Описание биологии улиток надсемейства Helicoidea	6
1.2. Описание рода <i>Cerataea</i>	7
1.3. Описание вида Цепеи австрийской	8
1.4. Описание данных об изменчивости конхиологических признаков рода <i>Cerataea</i>	10
1.5. Электрофорез изоферментов и белковый полиморфизм	13
ГЛАВА 2. Физико-географическое описание района исследования.....	16
2.1. Белгородская область.....	16
2.2. Шебекинский район.....	21
2.3. Бекарюковский бор	23
2.4. Борисовский район.....	24
3.1. Пункты сбора.....	27
3.2. Методика сбора	28
3.3. Морфометрический анализ раковины.....	29
3.4. Фенотипический анализ раковины.....	30
3.5. Электрофорез белков в полиакриламидном геле.....	31
3.6. Применяемые статистические формулы	36
ГЛАВА 4. Полученные результаты и их обсуждение.....	41
4.1. Результаты морфометрического анализа.....	41
раковин <i>Cerataea vindobonensis</i>	41
4.2. Результаты однофакторного дисперсионного и корреляционного анализа раковин <i>Cerataea vindobonensis</i>	49
4.3. Оценка годовой динамики морфометрических параметров раковины <i>Cerataea vindobonensis</i> в памятнике природы Бекарюковский бор.....	55
4.4. Оценка оригинальности исследуемых популяций <i>Cerataea vindobonensis</i> по рисунку раковины	59

4.5. Анализ популяционной структуры <i>Ceraea vindobonensis</i> с использованием изоферментных маркеров.....	60
Список использованной литературы.....	64

ВВЕДЕНИЕ

На сегодняшний день в условиях усиленного антропогенного влияния на различные природные биотопы все большее количество популяций диких видов оказываются на грани вымирания. Самое сильное воздействие оказывается на группы, которые расположены на краях видовых ареалов. Это, возможно, связано с тем, что в силу генетического дрейфа при распространении они унаследовали небольшую часть видового генофонда. Не имея запаса генетической прочности такие популяции, оказавшись в условиях воздействия человека, оказываются в более уязвимом положении, чем другие виды сообщества. В связи с этим весьма важно изучение структуры данных видов.

Одним из таких видов является наземный брюхоногий моллюск *Ceræa vindobonensis*. Это вид, занесенный в Красную книгу Белгородской области, располагающейся на юге Среднерусской возвышенности. Данная территория является северо-восточным краем естественного ареала этого вида (Красная книга Белгородской области, 2004).

Научная новизна работы заключается в углублении представлений о жизнеспособности популяций *Ceræa vindobonensis*.

Целью данной работы является изучение морфогенетической структуры популяции особо охраняемого вида *C. vindobonensis* в условиях северо-восточной части ареала.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Провести метрический анализ раковины исследуемых групп улиток.
2. Определить уровень дифференциации популяций в районе исследования по метрическим признакам.
3. Выявить степень коррелятивной зависимости между метрическими признаками раковины.

4. Оценить годовую динамику морфометрических параметров раковины в памятнике природы Бекарюковский бор.
5. Оценить оригинальность исследуемых популяций по рисунку раковины.
6. Провести анализ генетической структуры исследуемых популяций улиток с использованием изоферментных маркеров.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Описание биологии улиток надсемейства *Helicoidea*

Надсемейство гилициды это группа высокоорганизованных стебельчатоглазых, включающая в себя более 2500 видов. Уровень организации выражается в структуре раковины, строении тела, строении и степени развития мышечного аппарата и нервной системы. Кальцинированная раковина и развитый нервно-мышечный аппарат позволяют этим животным быстро реагировать на внешние условия окружающей среды и заселять самые засушливые участки (Лихарев, 1952; Барнс, 1992).

Большая часть моллюсков данной группы питаются различной растительностью. Среди представителей данного надсемейства не зафиксированы хищники, однако некоторые крупные виды могут поедать вещества животного происхождения (Снегин, Присный, 2008).

Подгнивающие зеленые части растений, гифы грибов и лиственный опад являются источником пищи для большинства видов данного надсемейства.

Основное количество лесных видов питается большей частью за счет грибов и лиственного опада, причем высокое видовое разнообразие и плотность наблюдаются в опаде осинников и ольшаников. (Шилейко, 1978; Беклемишев, 1964).

Молодь питается отмершими частями растений, в то время как взрослые особи могут употреблять в пищу свежие стебли. Молодые особи обитают на открытых местах, держаться в дерновинках трав.

Степень кальцинированности субстрата является основным фактором, который определяет распространение моллюсков данной группы (Цалолихин, 2004; Вестхайде, 2008).

Содержания в почве карбоната кальция оказывает влияние на этих животных.

Моллюски усваивают кальций несколькими способами. Первый заключается в том, что улитки грызут известняки, и известковая крошка иногда обнаруживается в расширенной части пищевода. Второй способ, это когда они получают кальций с пищей; третий – например, известно, что, *Helix pomatia* растворяет кальций в грунте выделениями ноги.

Потребность в углекислом газе особенно велика для них при усиленном росте и регенерации поврежденных участков раковины. Ослабляет выделение карбоната кальция увеличение концентрации CO₂ в воздухе, а повышает выделение понижение концентрации. Моллюски, которые восстанавливают поврежденный участок раковины, выделяют углекислый газ в большем количестве, чем в норме, а во время кальциевого голодания снижают выделение этого газа (Ливанов, 1955; Майр, 1974).

Известковые почвы и чистые известняки обладают так же рядом благоприятных особенностей для жизни моллюсков. Благодаря большой пористости мелкие виды имеют надежные укрытия, так же в порах задерживается влага и пористые почвы легче обогащаются кислородом. Подобные типы почв способны накапливать тепло, что может сгладить суточные колебания температуры. Почв с избытком солей моллюски решительно избегают (Лихарев, 1952; Догель, 1938).

1.2. Описание рода *Сераеа*

Цепеи (*Сераеа*), род моллюсков семейства гелицид. Раковина низко или шаровидно-кубаревидная, с более или менее высоким завитком. Окраска раковины изменяется в двух направлениях. Первое – это от желтовато-белой, к интенсивной лимонно-желтой. Второе - от сочного розового цвета до коричневого с лиловым оттенком (Шилейко, 1978). На раковине имеется от одной до пяти красновато-бурых или почти черных полос, иногда их нет. Колумеллярный край прямой (не изогнут) и косо отходит от места

прикрепления. Он сильно отвернут наружу и вздувается в виде небольшой, но ясной продольной складки. Пупка нет (Comfort, 1951; Буруковский, 2010).

Представители рода встречаются в западной, средней и юго-восточной областях Европы, Крым и Северный Кавказ.

Представителя рода *Ceræa* живут на хорошо прогреваемых участках травяно-дубравных, широколиственных лесов, на карбонатных почвах. Молодые особи питаются детритом, грибами и лишайниками. Они придерживаются нижних ярусов леса, поверхности почвы, подстилки. Взрослые улитки часто поднимаются по стволам деревьев, кустарников, по стеблям травянистых растений, которыми дополняют рацион. Яйца откладывают в почву, под валежник, в моховые подушки (Гиляров, 1986; Руперт, 2008).

1.3. Описание вида Цепеи австрийской

Раковина шаровидно-кубаревидная, как правило с более высоким коническим завитком, чем у *Ceræa nemoralis* и *Ceræa hortensis*, ребристо исчерчена, без спиральных линий, с тонкой микроскопической зернистостью (Рис. 1.1).



Рис.1.1. Внешний вид *Ceræa vindobonensis*

Окраска белая или беловато-желтая, редко светло-желтая с коричневым, оттенком. Рисунок почти всегда образован пятью полосами. Оборотов пять – пять с половиной. Устье круглое, слегка оттянуто вниз и направо. Колумеллярный край относительно более отвесный, а отворот колумеллярного края полностью закрывает пупок и на некотором протяжении (более коротком, чем у других видов того же рода) плотно прилегает к нижней стороне последнего оборота. Далее он резко отходит от стенки раковины, так что под ним образуется узкая щель (Лихарев, 1952; Николаев, 1973).

В южной и центральной части Восточной Европы данный вид широко распространен. Данный вид распространился из Италии и Молдовы в Австрию, Чехию, Словакию, Польшу и Украину (Крамаренко, 2006, 2009). Обнаружены особи в Баварии, хотя естественная популяция в Германии, к сожалению, вымерла. Вид был также введен в Латвии. Родные и реликтовые популяции *C. vindobonensis* живут в степных и лесостепных районах на юге европейской части России, степной Крым и Северный Кавказ (Хлус, 2010). На юге Среднерусской Русской возвышенности вид ограничивается исключительно реликтовыми сообществами. Был отмечен, в долине реки Оскол, на левом берегу реки Нежеголь, в долине реки Ворскла. Территория Белгородской области является северо-восточным краем естественного ареала вида (Снегин, 2011, 2005). Дальнейшее распространение цепи австрийской может быть связано с деятельностью людей. Вид был введен в Пензенскую и Тамбовскую области. На данной территории он образует устойчивые популяции (Булавкина, 2007).

В окраске раковин представителей вида *C. vindobonensis* выделяется большое количество разновидностей вариаций окраски (фенов), которые имеют наследственный характер. Это позволяет изучать генетико-популяционные процессы методами фенетики, без больших материальных затрат, на значительном статистическом материале, без обязательного

изъятия животных из популяций (Крамаренко, 2007; Сверлова, 2004; Cain, 1961; Bantock, 1973).

1.4. Описание данных об изменчивости конхиологических признаков рода *Сераеа*

В 1918 году впервые была рассмотрена генетическая обусловленность признаков раковины у моллюсков (Stelfox, 1918). Данная работа является точкой начала изучения этого вопроса, которое продолжается по настоящее время.

Моллюски из рода цепей отличаются значительным полиморфизмом раковины, поэтому еще с середины 20 века в Европе исследовали популяционную структуру этих животных. Первоначально работы проводились на двух видах, это *C. nemoralis* и *C. hortensis*. Немного позже начали появляться публикации по моллюскам *C. vindobonensis*.

У вида *Сераеа vindobonensis* полиморфизм раковины менее выражен относительно двух видов из рода *Сераеа*, о которых говорилось ранее. В 1926 году в Венгрии была проведена первая работа по изучению изменчивости вида австрийской улитки (Rotarides, 1926). Автор сравнивал популяцию из теплой и сухой области с популяцией из более влажного и прохладного леса. Он заметил, что во втором случае раковины были более темными, и связывал это явление с микроклиматическими особенностями среды обитания.

В распределении частот морф в популяциях изучаемого вида играет большую роль климатический. Такое заключение представлено в работе по изучению популяций цепи австрийской в северной Югославии (Jones, 1974, 1975). Замечено, что в местах с теплым микроклиматом доминируют улитки с отсутствующей или пониженной пигментацией полос. Эти «слабопигментированные» популяции избегают места, где скапливается холодный воздух. Сходство между популяциями, которые живут в различных областях, может быть объяснено тем, что экологический отбор, один компонент которого связан с микроклиматом, может иметь большое

значение в управлении частотами некоторых генов в популяциях *C. vindobonensis*.

Данный вывод был подтвержден в работе по изучению «ленточного полиморфизма» раковины *Serapea vindobonensis* на юго-востоке Польши (Malgorzata, Komorowska, 2009). Был выявлен эффект местного микроклиматического отбора. Который приводит к тому, что в открытых средах обитания распространены больше светлые раковины, а в затененных – с темными (с ярко выраженными или слитыми спиральными полосами). Например, в северной Италии редки светлые морфы (Sacchi, 1984), но они довольно таки часто встречаются на Балканском полуострове.

Особенность распределения частот особей с черно-коричневыми и светло-коричневыми морфами в популяциях *C. vindobonensis* была установлена на северо-западной границе ареала вида (Honek, 2003). На основании ста тридцати двух выборок, взятых в бассейнах реки Моравы и Эльбы (Чехия) замечено, что по мере продвижения на север увеличивается частота темных морф. На данной территории длина дня на десять процентов короче, чем в южных районах. При этом в северной области особи предпочитали травянистые степи, а в южной - синантропные поросли крапивы.

Изучены также конхологические особенности популяций *C. vindobonensis* на территории Донецкой области, на Украине (Гураль-Сверлова, Мартынов, 2007). Авторами отмечено, что фенетическая структура исследованных популяций отличается относительно низкой долей фенотипа 1(23)45, высокой долей фенотипа 10345, выраженной тенденцией к сужению второй полосы на раковинах фенотипа 12345. Окраска раковин в популяциях осветляется по мере продвижения с юга на север. Средние размеры раковин уменьшаются на юге и в городских биотопах.

В городе Николаев и в его окрестностях (Украина) был проведен анализ фенетической структуры природных и городских популяций наземного моллюска *C. vindobonensis* в отношении полиморфизма по

признаку опоясанности раковины (Крамаренко, Хохуткин, Гребенников, 2007). Авторами отмечено, что для моллюсков этого вида, которые населяют урбанизированные биотопы, характерен более высокий уровень как внутри-, так и межпопуляционного разнообразия в отношении характера полиморфизма. К тому же, среди городских популяций присутствует очень широкий размах в отношении частот встречаемости отдельных морф или их групп. При этом природные популяции, наоборот, характеризуются более выровненной частотной структурой в отношении полиморфизма опоясанности раковины. Авторы объясняют высокую гетерогенность урбанизированных групп вытеснением редких форм в результате случайных генетических процессов (принципа основателя и дрейфа генов). В условиях Западной Украины были проведены подобные исследования изменчивости фенетической структуры популяций *C. vindobonensis* (Хлус, 2002 ; Сверлова, Кирпан, 2004).

Изменчивость по размерам раковины была рассмотрена на улитках *C. nemoralis* и *C. hortensis*. Причины, которые ее вызывают, могут быть различными. Для представителей рода *Seraea* она может быть связана с топографией ландшафта (Cameron, Cook, 1971), географическими особенностями локалитета (Häkkinen, Koronen, 1982), воздействием хищников (Bantock, Bayley, 1973) или плотностью популяции (Williamson et al., 1976; Cameron, Carter, 1979; Cook, Cain, 1980). В пределах даже очень ограниченной и единообразной территории наблюдается различия по размеру раковины (Wolda, 1969).

В работе Г.А. Гудфриента приведен подробный анализ вариативности форм и размера раковин (Goodfriend, 1986). Автор рассматривает влияние влажности, температуры, инсоляции, наличие кальция, плотности популяции, взаимодействия между близкими видами, хищниками и паразитами. Отмечено, что генетическую основу может иметь внутривидовая изменчивость размеров раковины. Примером этого может служить тот факт, что быстрорастущие особи *C. nemoralis* достигают больших взрослых

размеров, несмотря на более раннее половое созревание (Oosterhoff 1976). О том, что скорость роста имеет высокую наследуемость показали лабораторные эксперименты по скрещиванию. Кроме того, в пределах нескольких популяций *Seraea nemoralis* размеры были взаимосвязаны с цветом раковины или с характером наличия полос. Так морфы, у которых присутствуют все 5 полос, имели тенденцию быть крупнее, чем те, у которых полос не было.

Подводя итог, можно сказать, что анализ фенотипов является очень важным в изучении популяционной структуры видов, но все же не стоит забывать, что он недостаточен для составления полной картины. В результате этих исследований можно считать доказанным лишь генетическую обусловленность ряда фенотипических признаков раковины и сложные взаимодействия генных систем, кодирующих эти признаки. Помимо этого, выяснено некоторое влияние окружающих условий, которое сопровождается воплощением генетической информации в фенотип.

1.5. Электрофорез изоферментов и белковый полиморфизм

Для подробного и полного анализа полиморфизма необходимо использовать более непосредственные результаты реализации генетической информации. Которые будут более стабильные и менее подверженные действию биотических и абиотических факторов меняющейся среды. Некоторые системы белков и некоторые ферментные системы организмов являются прямыми маркерами мономорфной или полиморфной структуры гена. Исследования на таком уровне стали возможными лишь с появлением метода диск-электрофореза белков в крахмальном и полиакриламидном геле (Smithies, 1955; Raymond, 1964; Maupep, 1971).

Данный метод позволил усовершенствовать изучение популяционной структуры видов и генетической структуры популяций, а так же расширить возможности познания закономерностей наследования генов.

Анализ популяционной структуры с использованием в качестве маркеров эстеразы представляет особый интерес для исследователей. Эстеразы - это группа разнообразных ферментов, даже в пределах одного организма. Их многообразие основано на функции гидролиза сложных эфиров жирных кислот. Молекулы эстеразы представляют собой гомополимеры, и наследуются по кодоминантному типу, без образования гибридных белков (Weider, 1992).

Огромное количество работ было посвящено изучению внутривидовой структуры с использованием эстеразного полиморфизма у моллюсков.

У некоторых видов наземных моллюсков сем. *Bradybaenidae* и *Helicidae* была выявлена видовая специфичность электрофоретического спектра мышечных эстераз (Матекин, Иванькова, 1974). У *Australopis glabratus* был проведен электрофоретический анализ белков гемолимфы (Michelson, 1966), а у четырех видов *Patula* белков придаточной слизистой железы (Schwabl, Murray, 1970). У четырех видов моллюсков из семейства *Helicidae* и *Hugromiidae* также проведено сравнение электрофоретических спектров белков (Зенкин, Филиппенко, 2007).

Следует учитывать, что распознавание видов ранее проводилось в основном по единичным мономорфным локусам, сейчас же для этих целей используют множественные полиморфные локусы.

Изучение популяционной структуры видов с помощью электрофореза затрагивает множественные полиморфные локусы. Мутации, приводящие к возникновению различных форм одного гена (аллелям), обычно, не затрагивают функциональных особенностей локуса. Но они могут приводить к небольшим изменениям физико- химических свойств белка. Судить о популяционной структуре виде и об элементарных эволюционных процессах, происходящих внутри него, можно путем выявления различных аллелей одного гена и вычисления их концентрации в тех или иных группах внутри вида.

Существует две основные точки зрения на проблему причин поддержания белкового полиморфизма в природных популяциях. Первая – это теория нейтральности (Кимура, 1985). Она говорит о том, что полиморфизм на молекулярном уровне в большинстве случаев обусловлен нейтральными, с точки зрения естественного отбора, мутациями. Вторая – балансовая теория (Ayala, 1977; Кирпичников, 1981), которая говорит о том, что полиморфизм – это основа биохимической пластичности. Она в свою очередь обеспечивает широкую адаптацию к определенным условиям среды.

Ю. П. Алтухов (1983) объединяет взгляды балансовой и нейтральной школ. Автор считает, что полиморфизм белков нужно рассматривать как относительно нейтральную изменчивость, которая связана с второстепенными адаптивными свойствами видов. Тогда как мономорфные белки маркируют такие кардинальные функции, что их нормальная изменчивость биологически недопустима и немедленно отсекается отбором. В соответствии с этим Алтухов трактует видообразование "не как постепенный вероятностный процесс, протекающий на популяционном уровне, а как следствие качественной реорганизации мономорфной части генома" (Алтухов, 1983, с. 186).

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Белгородская область

На юго-восточных склонах Среднерусской возвышенности располагается Белгородская область. Рядом с границей области располагается Курская, Воронежская области и Украина (Присный, 2000).

Территория области расчленена речными долинами, густой овражно-балочной сетью.

Абсолютные отметки на водоразделах достигают 250 метров и более. В верховье р. Корочи находится наивысшая отметка. Дно долин углублено относительно водоразделов на 100–150 метров. Западные районы не сильно расчленены оврагами и балками, а вот восточные наоборот. Небольшие оползни можно наблюдать в верховьях балок и ложбин (Танфильев, 1896).

Для территории области характерны интенсивный смыв и размыв почв и грунтов.

Вся территория области изрезана густой сетью рек бассейнов Северского Донца, Дона и Днепра.

Общая длина речной сети 5000 километров. Крупных рек длиной свыше 100 километров всего три: Оскол, Ворскла и Северский Донец. На территории области протекает 480 речек и ручьев. Почти все реки берут начало на территории области и отдают свои воды через Днепр и Дон Черному и Азовскому морям. Реки мелководные, извилистые, с медленным и спокойным течением. Берега в большинстве низменные, во время высоких вод они сильно заиливаются (Берг, 1947).

Речные долины имеют хорошо выраженную асимметрию. Правобережные склоны высокие, большей частью крутые или обрывистые, изрезанные густой сетью балок и оврагов. Левобережные склоны низкие,

преимущественно пологие, менее расчленены. Поймы рек ровные, обычно луговые, поросшие ивняком и ольшаником, отдельные участки заболочены.

Северная часть области находится в лесостепной зоне, а юго-восточная – в степной. Степная и лесная флора области имеет свыше 1300 видов дикорастущих растений, причем травы более разнообразны, чем деревья и кустарники. Большая часть территории и особенно водораздельные пространства распаханы.

Леса занимают площадь 210 тыс. га, что составляет около 8% всей площади (Пьявченко, 1941).

Наиболее характерны для лесных массивов дубравы. Самые благоприятные условия для развития дубрав создаются на участках с возвышенным и расчлененным рельефом. Повсеместно преобладает дуб. Ему сопутствуют ясень, вяз, клен, липа, береза, осина, тополь. Хвойный лес встречается в южных и восточных районах области, причем исключительно в виде сосновых боров на песках и на меловых отложениях. Кроме естественных лесов, имеются искусственные насаждения полезащитных и государственных лесных полос (Мильков, 1950).

Участки целинной луговой степи сохранились в виде заповедника в Ямской степи, в районе Старого Оскола.

В травяном покрове меловых боров имеется множество представителей типичной меловой флоры.

Степные просторы распаханы и освоены для возделывания сельскохозяйственных культур. Все более сокращаются площади, занятые поймами, болотами, ведется упорная борьба с оврагами (Алехин, 1934).

На территории области преобладают черноземные почвы, среди которых встречаются темно-серые и серые лесные, песчаные, аллювиальные, луговые и другие почвы. Черноземы представлены следующими типами: мощным, выщелоченным, обыкновенным и оподзоленным. Наиболее распространен мощный чернозем, который занимает большую часть области, за исключением западной и юго-восточной частей, где, кроме мощногозема,

встречается выщелоченный. Большие площади выщелоченного чернозема находятся в Прохоровском, Ракитянском, Новооскольском и Алексеевской районах, небольшими пятнами в Белгородском и Борисовском (Пачоский, 1910; Кабанов, 1981).

На правом берегу Оскола и Северского Донца, в междуречьях Северского Донца - Кореня, Кореня - Корочи, на левобережье Тихой Сосны под пологом широколиственных лесов образовались отдельными массивами темно-серые и серые лесные почвы. Мелкие пятна этого типа почв встречаются во многих районах области. На левобережье Оскола и Северского Донца, в Белгородском и Старооскольском районах, сравнительно небольшими участками распространены песчаные почвы. Поймы всех рек заняты аллювиальными и лугово-черноземными почвами.

На юго-востоке области, в степной зоне, большие площади заняты обыкновенным черноземом, среди которого небольшими пятнами на возвышенных местах встречаются малоразвитые черноземы, так называемые почвы крутых склонов. Между реками Осколом и Валуем в понижениях образовались темно-серые лесные почвы, которые чередуются с выщелоченным черноземом (Григорьев, 1996).

По механическому составу все черноземы относятся к группе глинистых и тяжелосуглинистых почв. В районе Красной Яруги, Грайворона и Алексеевки распространены средне- и легкосуглинистые почвы. Восточнее Старого Оскола имеется массив супесчаных почв (Ахтырцев, 1984).

Вследствие большой удаленности от морей и океанов климат области характеризуется значительной континентальностью: жарким летом и сравнительно холодной зимой. Континентальность климата более заметна по мере продвижения к востоку и особенно к юго-востоку.

Существенно влияет на состояние баланса тепла и влаги атмосферная циркуляция. Характер атмосферной циркуляции в Центрально-Черноземных областях в течение теплого времени года обуславливает преимущественно антициклонический тип погоды, формирующийся в массах континентально-

умеренного воздуха, который здесь господствует в течение всего года. Летом сюда проникают воздушные массы континентально-тропического происхождения из районов Казахстана и Средней Азии. Морские воздушные массы атлантического происхождения и арктический воздух, проникающие с севера и северо-запада, приходят на территорию Центрально-Черноземных областей уже трансформированными.

Средняя температура января $-8, -9^{\circ}\text{C}$. Средний из абсолютных минимумов составляет $-26, -28^{\circ}\text{C}$, в наиболее холодные зимы температура падает до $-36, -38^{\circ}\text{C}$. Морозные дни зимой часто сменяются оттепелями. В среднем в январе насчитывается 6-8 дней с оттепелью, а в теплые зимы их может быть 12-14. Максимальные температуры зимой чаще бывают от 0.1 до 2.0°C а в 3-4 случаях из 10 поднимаются выше 2°C . Летом же наблюдалось повышение температуры до $40-43^{\circ}\text{C}$. Однако такие высокие и низкие температуры наблюдаются редко, менее чем в 5% лет. В 90% лет абсолютный максимум бывает $32-34^{\circ}\text{C}$, а абсолютный минимум $-22, -24^{\circ}\text{C}$. Годовая амплитуда температуры, т. е. разность между абсолютной максимальной и абсолютной минимальной температурой достигает $76-81^{\circ}\text{C}$.

Продолжительность периода со средней суточной температурой воздуха выше 0°C составляет 225-240 дней.

С наступлением положительных температур, в середине третьей декады марта, происходит быстрое накопление тепла. На юге области уже в конце первой декады апреля температура поднимается выше 5°C , а переход через 10°C наблюдается в конце апреля. На севере области наступление этих температур запаздывает на 2-4 дня, что связано как с влиянием широты местности, так и с ее орографическими особенностями. Чаще всего с установлением средних суточных температур выше 10°C начинается безморозный период. Однако в отдельные годы заморозки могут наблюдаться на месяц позже.

Область обладает богатыми термическими ресурсами. Продолжительность периода с температурами выше 10°C составляет 150-158 дней, а сумма температур выше 10°C колеблется от 2450 на севере до 2800°C на юго-востоке области. Лето теплое, средняя температура самого теплого месяца - июля - 19,5-21,0°C.

Продолжительность светового дня возрастает с 15 час. 22 мин. в середине мая до 16 час. 20 мин. в середине июня, а к середине сентября вновь снижается до 12 час. 42 мин.

Большая часть области относится к зоне умеренного увлажнения, восточная и юго-восточная части – к зоне недостаточного увлажнения. Осадки по территории распределяются неравномерно, что связано с особенностями рельефа. В северной и северо-западной, более возвышенной, части годовая сумма осадков составляет 500-565 мм, к югу снижается до 450 мм. Наименьшее количество осадков получают склоны восточной экспозиции (г. Короча, с. Великомихайловка). Количество дней с осадками за год колеблется от 140 до 150, причем максимум их падает на зиму, в то время как общая сумма осадков зимой меньше, чем летом. Это объясняется тем, что зимой осадки выпадают чаще, но интенсивность их невелика. В отдельные годы в области сумма осадков может возрасти до 700-750 мм, в другие же снижается до 260–300 мм. Две трети осадков в году выпадают в виде дождя, одна треть – в виде снега (Соловиченко, 2005).

За холодный период количество осадков колеблется от 138 до 195 мм, за теплый – от 295 до 405 мм. Максимальное количество осадков почти по всей территории наблюдается в июле, минимальное – в феврале. Летом выпадают осадки, как правило, ливневого характера.

Ветровой режим области характеризуется преобладанием юго-западных, южных и западных ветров в холодный период и северо-западных, северо-восточных, западных и северных – в теплый период. Средняя годовая скорость ветра по области составляет 3,5-5,0 м/сек. Скорость ветра в теплый

период в среднем за месяц колеблется от 2.5 до 4.5 м/сек., а в холодный – от 4.5 до 6.2 м/сек (Атлас природных ресурсов., 2005) .

2.2. Шебекинский район

Район граничит: на севере – с Корочанским, на востоке – Новооскольским, Волоконовским, на западе – Белгородским районами области, на юге – с Украиной.

Территория района составляет 1865,9 км² и представляет собой степную и лесостепную зоны.

Шебекинский район характеризуется континентальным климатом - с холодной зимой и жарким летом. Средне-годовая температура воздуха + 7,7°С. Абсолютный минимум температуры: -38°С, максимум +41°С. Первые морозы наблюдаются с первого октября, последние в третьей декаде апреля. Продолжительность безморозного периода – 153 дня. Образование устойчивого снежного покрова наблюдается в первой декаде декабря. Продолжительность устойчивого снежного покрова - 109 дня. Среднегодовое количество осадков достигает 520 мм. Максимальное количество осадков выпадает в летний период. В среднем за год преобладают ветры северо-западного и юго-восточного направлений.

Шебекинский район расположен в пределах Среднерусской возвышенности. Поверхность, расчлененная речными долинами и овражно-балочной сетью, носит в целом волнисто-балочный характер, что говорит о формировании рельефа в ледниковом периоде. Многие учёные считают, что двигавшийся с севера ледяной поток, встретив на пути Среднерусскую возвышенность, начал обтекать её с запада и востока по наиболее низким местам, образовав два грандиозных ледниковых языка – по долинам Днепра и Дона. Белгородская земля стала своеобразным полуостровом в окружившем её с трёх сторон ледниковом «море», здесь он прошёл только по низинным местам.

Ледник стесал выпуклости, засыпал небольшие овраги, выровнял площади под дубняком, прошёлся и по борам горной сосны. Большие овраги, имеющие направление север—юг, были расширены прогнувшимся ледником – так образовались выходы в поймы рек. Склоны горных массивов он не тронул – видимо, не смог ни подняться здесь, ни прогнуться. И растущие во множестве на склонах меловые сосны не были уничтожены, хотя их площадь уменьшилась (Герасимов, 1941).

После отступления ледника началось естественное расселение дубрав, меловых сосен, низменные места заняли топкие луга с зарослями ольхи. Русла рек не изменили направлений – они также протекают около сосновых боров. Большие лога, например, Шатов, Дьяков, вытянувшиеся с севера на юг и выходящие в поймы рек, ледник углубил и расширил (Чендев 1997; Сукачев 1938; Раскатов 1969).

Так как центральная часть Среднерусской возвышенности не была покрыта ледником, то в бассейне реки сохранился ряд реликтовых растений, характерных для горных районов, - так называемая растительность «сниженных Альп».

В 18 веке вдоль рек росли широкие полосы ольшаников. Лугов ещё не было, они ещё заросшие ольхой, и густо усеяны болотами. На более сухих местах рос лиственный лес. И лишь на возвышенностях, на мелу и песке росли хвойные боры. Степных пространств мало. Кругом лес. Через него несли свои воды реки.

Сейчас имеющиеся балки, в большинстве своем, задернованные с крутыми склонами и широкими днищами.

Гидрографическая сеть территории района представлена несколькими реками и озёрами. Через территорию землепользования района с северо-запада на юг протекает река Северский Донец, являющаяся самым крупным притоком Дона и источником водопотребления города Харькова. Её крупным левобережным притоком является река Нежеголь, которая с притоками рек Корень, Короча образует как бы самостоятельный водный

бассейн. В основном реки района используются в хозяйственных целях и в некоторых населённых пунктах для питья. На территории района имеются небольшие озера: Круглое, Моховое, Банное и Лебяжье. Все озера мелкие и заросли камышом.

Почвы Шебекинского района представлены большим количеством почвенных разностей и объединяются в следующие группы: – мощные и выщелочные чернозёмы, - серые лесные почвы, - почвы речных долин, - супесчаные почвы. Преобладающей почвенной разностью являются черноземы (Коржинский, 1891).

2.3. Бекарюковский бор

Бекарюковский бор расположен на правом берегу р. Нежеголь в Шебекинском районе Белгородской области. Он представляет собой самый большой из 8 сохранившихся естественных фрагментов сосновых лесов на меловых склонах, сформированных меловой разновидностью сосны обыкновенной. Эта разновидность сосны внесена в Красную книгу Российской Федерации.

Бекарюковский бор занимает в основном крутые склоны южных экспозиций.

Имеются остепнённые поляны и опушки. Видовой состав растительности участка насчитывает до 368 видов цветковых растений. В пределах урочища «Бекарюковский бор» встречаются особо охраняемые растения из Красной книги России, отмечено много видов растений из Красной книги Белгородской области.

Участок испытывал и испытывает значительные антропогенные воздействия, прежде всего это разработка меловых карьеров (в настоящее время прямо по юго-западной границе ботанического заказника), а также посадка лесных культур. Так, в одном из распадков посажена чуждая местной флоре сосна чёрная (*Pinus nigra*), не редко встречается интродуцированный клён американский (*Acer negundo*), выше мелового бора

имеются сравнительно молодые насаждения агрессивного клёна татарского (*Acer tataricum*), и т. д. Ряд редких видов аборигенной флоры к настоящему времени на участке утрачен. Особое сожаление вызывает исчезновение здесь волчегодника алтайского (*Daphne altaica* s. l.) – вида из Красной книги России. Это растение было описано как новый вид волчегодник Софии (*Daphne sophia*) в 1849 г. ботаником И. Калениченко из трёх мест, включая и Бекарюковский бор. Позднее вид отнесён в синонимы к волчегоднику алтайскому, реликтовый далеко обособленный фрагмент ареала которого расположен в Белгородской и Харьковской областях. В последние десятилетия волчегодник алтайский в урочище «Бекарюковский бор» не обнаруживается, но сохранился в 7 других урочищах Белгородской области (из 14, в которых первоначально вид был известен).

2.4. Борисовский район

На севере район граничит с Ракитянским районом, на востоке – с Яковлевским и Белгородским, на западе – с Грайворонским районом, на юге – с Золочевским Харьковской области Украины в 7 километрах к востоку от железнодорожной станции Новоборисовка. Географические координаты районного центра $50^{\circ} 38''$ северной широты и $35^{\circ} 58''$ восточной долготы.

Борисовский район расположен на юго-западном макросклоне Среднерусской возвышенности Восточно-Европейской или Русской равнины. Его территория находится к западу от водораздельной возвышенности между реками Ворскла и Северский Донец и относится к бассейну Днепра. Возвышенная равнинная поверхность района, расчлененная в широтном направлении долиной реки Ворсклы, а также долинами ее притоков и густой овражно-балочной сетью, имеет волнисто-балочный характер (Антимонов, 1959). Абсолютные высоты колеблются в интервале 130-230 метров над уровнем моря. Истоки Ворсклы расположены в окрестностях с. Рождественка в Ивнянском районе Белгородской области. Река протекает в пределах Белгородской области по землям Ивнянского,

Яковлевского, Борисовского и Грайворонского районов и далее по территории Сумской и Полтавской областей Украины. Общая длина р. Ворсклы 464 км, площадь бассейна 14700 кв. км. Ширина реки в Борисовском районе – 5-40 м, глубина редко превышает 2-3 м. Обычны броды и мели. Дно песчаное, а на отдельных участках илистое. Река Готня (Гнилая, в верховье Гнилица) берет начало у х. Зайчик Ракитянского района, впадает в Ворсклу у с. Красный Куток. Река Гостенка (Гостиница) берет начало у с. Орловка Белгородского района, протекает по территории Борисовского и Белгородского районов. Площадь водосбора 168 кв. км, длина реки 21 км, ширина реки до 7 м. Наибольшая глубина 1,5 м, средняя – 1,2 м. В верховьях в межень пересыхает. Река Лозовая (Грузская) берет начало у с. Грузское. Протекает по территории Борисовского района.

Среднегодовая температура воздуха за 100-летний период наблюдений составляет по данным метеостанции Белгород +6,4 °С. Самые низкие среднемесячные температуры воздуха отмечаются в январе (– 8,5°С), самые высокие - в июле (+ 19,9°С). Температурный режим в целом характерен для районов с умеренно-континентальным климатом. Среднегодовая сумма осадков за 100-летний период по данным метеостанции Белгород составила 553 мм, при том, что за период с 1971 по 2000 г.г. она увеличилась до 595 мм (Давитая, 1959).

Почвенный покров Борисовского района образовался в результате взаимодействия рельефа, почвообразующих пород, климата и растительности. В нагорной части правобережья р. Ворсклы (северная часть района) преимущественно распространены серые и темно-серые лесные почвы, оподзоленные и выщелоченные черноземы. В пойме представлен комплекс пойменных луговых и болотных почв. Для пологого левобережья р. Ворсклы (южная часть района) характерны типичные черноземы. В овражно-балочной сети представлен комплекс балочных почв. Серые лесные почвы сформировались под пологом лесной древесной растительности. По сравнению с черноземами они имеют более низкое

плодородие. Черноземы типичные характеризуются мощным почвенным профилем (120-150 см) с темной, почти черной окраской поверхности, глубоким гумусовым горизонтом (70-90 см), хорошей структурированностью почвенной массы, слабо уплотненным тонкопористым сложением, многочисленными следами землероев (кротовины). Среди черноземов типичных преобладают тяжелосуглинистые и легкосуглинистые разновидности (Вильяме, 1947).

Территория Борисовского района расположена в подзоне южной лесостепи и относится к Ворсклинскому физико-географическому району лесостепной провинции Среднерусской возвышенности (Мильков, 1985). Характерная черта современного растительного покрова лесостепной зоны – практически полное уничтожение луговых степей, значительное сокращение площади и фрагментация нагорных и водораздельных лесов в результате их вырубki и тотальной распашки земель. Мозаика небольших по площади урочищ нагорных и водораздельных дубрав в правобережной (северной) части района – остатки некогда сплошного лесного массива в междуречье Ворсклы и Ворсклицы. Единственная сохранившаяся в Европе вековая высокоствольная (семенного происхождения) нагорная дубрава с древостоем, превышающим 300-летний возраст, представлена на территории участка «Лес на Ворскле» государственного природного заповедника «Белогорье». Большинство же дубовых лесов в результате многократных рубок относится к низкоствольным. Для дубрав характерна ярусная структура древостоя. Остатки луговых степей сохранились лишь в верхних частях склонов отдельных балок. Сообщества луговых степей представлены на территории участка «Острасьевы яры» государственного природного заповедника «Белогорье» (Колчанов, 1984). В дубравах животный мир представлен в первую очередь обилием беспозвоночных - потребителей листьев и древесины, имеющих исключительно важное значение для круговорота вещества и энергии в лесных экосистемах (Червонный, 1996; Присный, 1996).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Пункты сбора

Объектом для исследования послужили популяции моллюсков *Seraea vindobonensis*. Данный вид улиток, адаптируясь к новым условиям, чутко реагирует на изменение обстановки окружающей среды перестройкой своих генофондов. Вид *Seraea vindobonensis* в условия северо-восточной части ареала обитает на меловых борах, нагорных дубравах, а так же на сухих, хорошо прогреваемых склонах, меловых обнажениях, суходольных участках лугов.

Нами были проанализированы выборки в девяти пунктов (табл. 3.1) (Рис. 3.1). Они были взяты из Белгородской области Шебекинского, Борисовского, Валуйского, Волоконовского, Новооскольского районов.

Таблица 3.1

Пункты сбора

Номер пункта	Название
1	пос. Хотмыжск (Борисовский р-н)
2	Бекаряковский бор (Шебекинский р-н)
3	Окрестности г. Валуйки (напротив тюрьмы) пойма реки Валуй
4	Новооскольский р-н, карстовый провал, долина реки Оскол
5	Волоконовский р-н, долина реки Оскол
6	г. Житомир пойма р.Тетерев
7	г. Николаев, Украина, парк «Дубки»
8	Украина, правый берег реки Днепр и о. Хортица
9	г. Пенза, территория городской свалки

Полученные результаты исследования сравнивали с ранее полученными мной данными, выборками из западной части ареала вида: г. Житомир, пойма реки Тетерев (пункт 6, Украина), городской парк «Дубки» г. Николаева (пункт 7, Украина), остров Хортица правый берег реки Днепр (пункт 8, Украина). Также нами проанализирована группа из г. Пензы (пункт 9, Россия).

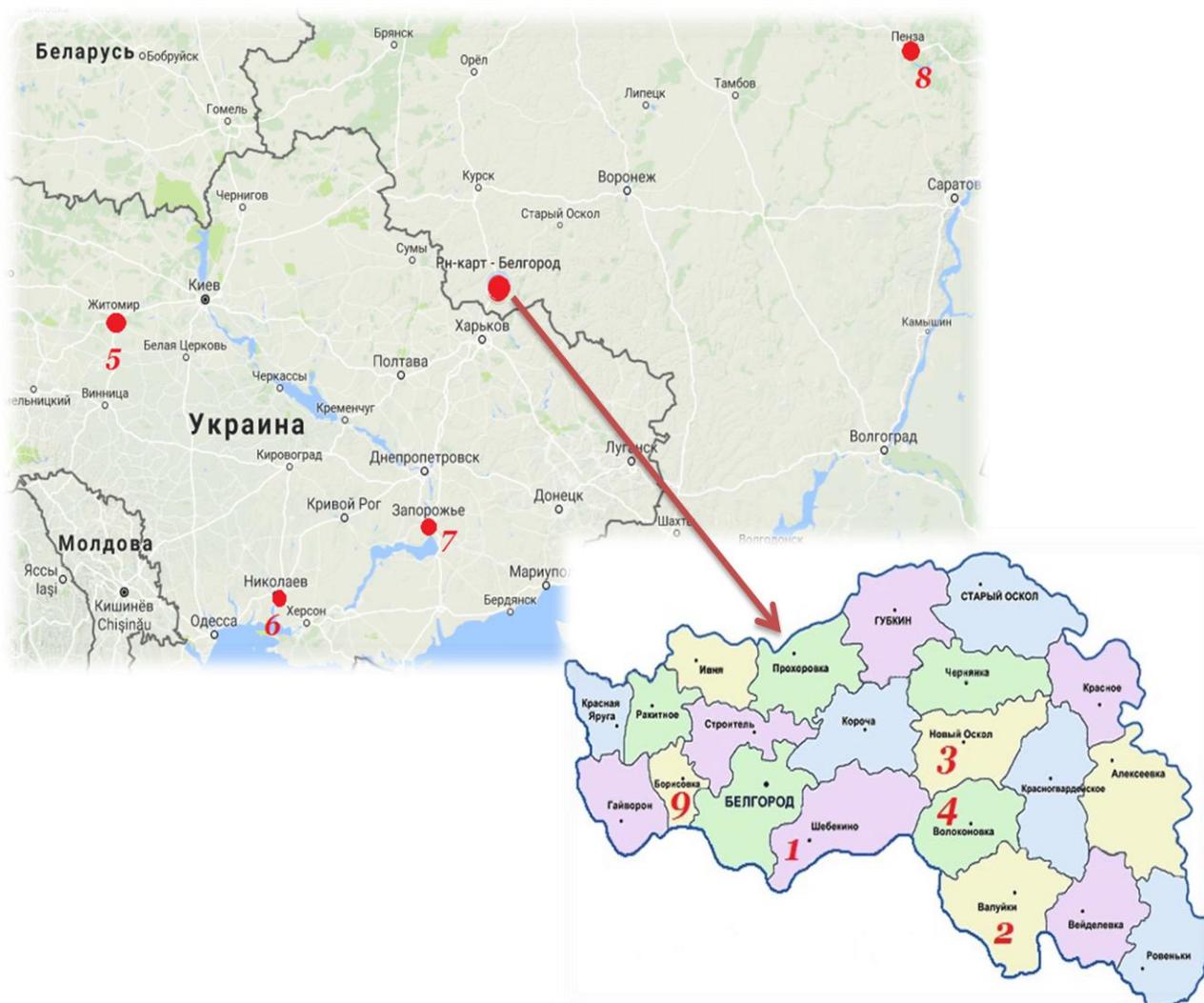


Рис. 3.1. Пункты сбора (описание пунктов приведено в табл. 3.1.)

3.2. Методика сбора

Моллюски собирались в летнее время (с мая по август). Сбор проводили вручную. На участке 4 м² собирали с поверхности почвы и с растений живых особей и пустые раковины. Так же проводили кошение

энтомологическим сачком, при этом в сачок попадались особи разных размеров. Далее, на этом же участке вручную с почвы собирались моллюски, упавшие при кошени, а также находящиеся во время сбора в прикорневом ярусе (Методы полевых экологических исследований..., 2014; Кочанов, 2009).

3.3. Морфометрический анализ раковины

Для проведения морфометрического анализа использовались раковины взрослых особей, закончивших рост и имеющих отворот устья. Измерение конхологических признаков осуществляли при помощи штангенциркуля, полученные данные записывали в миллиметрах.

Для морфологической характеристики выборок использовали пластические конхологические признаки: высота раковины (ВР), ширина раковины (ШР), малый диаметр (МД), высота завитка (ВЗ), ширина устья (ШУ), высота устья (ВУ), ширина последнего оборота (ШП), ширина предпоследнего оборота (ШПП), число оборотов (ЧО) (Хлус, 2004). Для определения ширины последнего и предпоследнего оборотов необходимо провести мысленно прямую линию от края устья к вершине, держа раковину вершиной к себе. Измерить отрезки на этой линии, ограниченные краем раковины и швом: самый наружный и примыкающий к нему. Схема промеров представлена на рисунке 3.2 (Шилейко, 1978).

Кроме измерения основных параметров раковины, рассчитывали отношение ширины раковины к ее высоте (ШР/ВР).

Вычисляли объем раковины по формуле:

$$V=ШР^2 \times ВР / 2, \quad (3.1)$$

Где V – объем раковины, ШР – ширина раковины, ВР – высота раковины.

Рассчитывали площадь устья по формуле:

$$S=3,145 \times ВУ \times ШУ / 4 \quad (3.2)$$

Где S – площадь устья, ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья.

и отношение этих двух параметров V/S (Гураль - Сверлова, 2007).

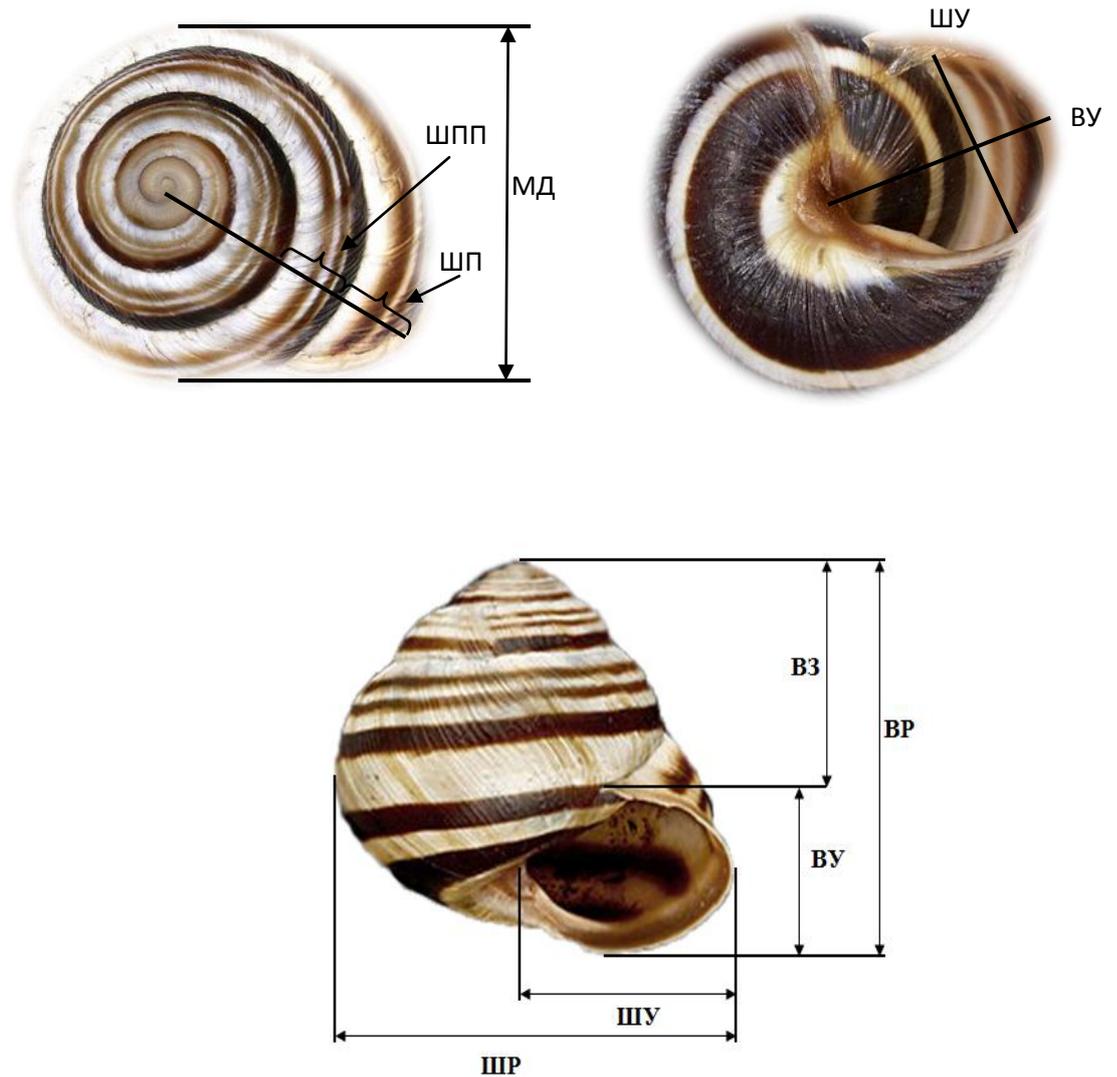


Рис. 3.2. Схема промеров раковины *Ceratæa vindobonensis*

3.4. Фенотипический анализ раковины

Известно, что в типичном случае на раковине у цеpei австрийской имеется пять коричневых продольных полос (Рис. 3.3), каждой полосе был присвоен свой номер. Формулу комбинации полос записывали следующим образом: наличие полосы обозначали цифрой 1, а отсутствие 0, слияние каких-либо полос выражали круглыми скобками (например, (12) и так далее) (Крамаренко, 2007). Данные измерений записывали в таблицу, которая представляла собой бинарную матрицу фенотипов улиток данного вида.

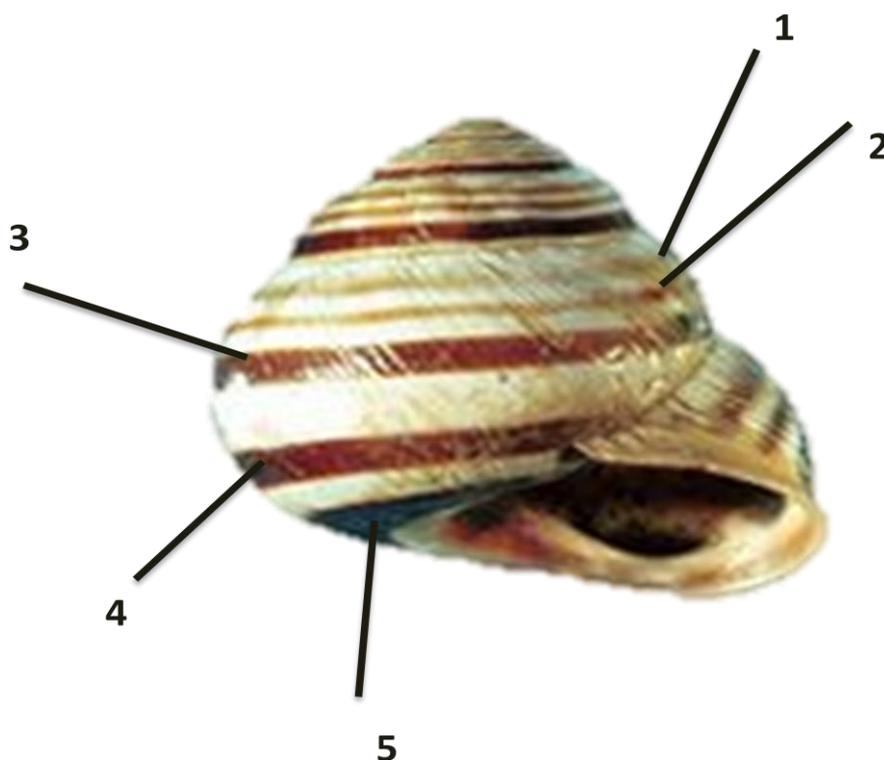


Рис.3.3. Обозначение продольных полос на раковине *Cepaea vindobonensis*

3.5. Электрофорез белков в полиакриламидном геле

1) Подготовка материала к работе.

Собранных моллюсков вскрывали на специальных холодильных элементах, во избежание денатурации белка. Так как многие ферменты в течение многих месяцев сохраняют свою активность при температуре -10 , -20 C^0 , поэтому при необходимости образцы хранили в таких условиях.

Выделяли белки из ретракторов ноги или из мышцы ноги трисолянокислым буфером разведенным в отношении 1:7. Приготовленную суспензию замораживали в течение суток, далее давали ей оттаять и центрифугировали на холоде в течение 30 мин. при 10 000 об/мин.



Рис.3.4. Вертикальная камера для проведения электрофореза и источник питания.

Полиакриламидный гель состоит из 2-х слоев: верхнего геля, имеющего крупные поры, в котором концентрируются водорастворимые белки на одном исходном уровне перед началом разгонки, и из нижнего разделяющего геля, имеющего мелкие поры, в котором происходит основная разгонка белков.

Обе кюветы камеры на $2/3$ заполняются разделяющим гелем (9 %), осторожно сверху пипеткой наслаивали дисцилированную воду. Полимеризация нижнего геля идет 30-40 минут. Об окончании реакции полимеризации можно судить по появлению четкой границы между гелем и дисцилированной водой. После чего воду сливали, споласкивали основным буфером и доливали в кювету раствор для получения крупнопорового геля, куда погружали гребенки для формирования лунок в геле. Полимеризация идет на свету 10-15 минут. По окончании полимеризации гребенки осторожно вынимали, камеру снимали со штатива и помещали в наружную камеру с охлажденным трис-соляным буфером (РН - 8,3). Этим же буфером заливали и катодный отдел верхней камеры.

В сформированные в геле лунки, под буферный раствор вносили с помощью калиброванных пипеток Пастера анализируемый материал с добавлением 1-2 капли приготовленного на 40 % (60 %) сахарозе раствора бромфенолового синего (данный раствор используется в качестве метки, которая позволяет следить за окончанием фореа). По бокам внутренней камеры, в буфер, погружали холодильные элементы. Собранный прибор помещали на магнитную мешалку и подключали к источнику питания Эльф - 4.

3) Режим работы.

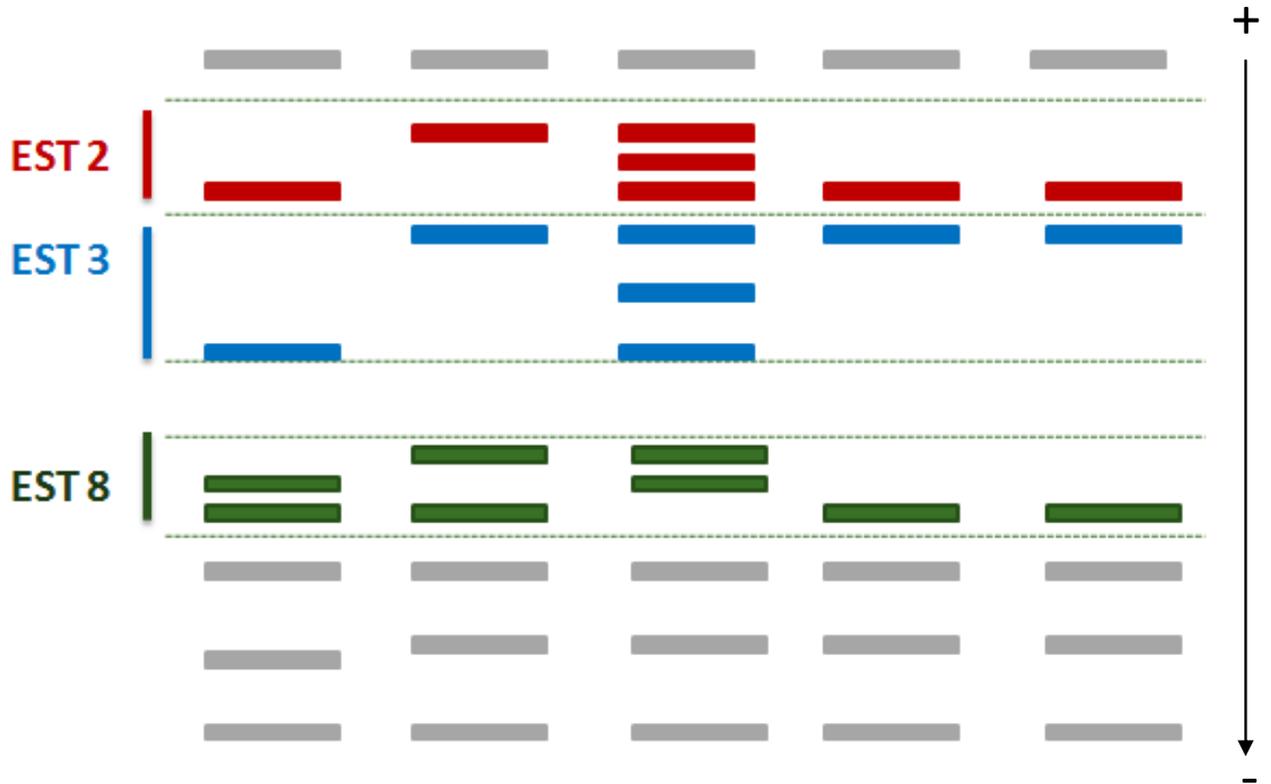
В верхнем геле фореа идет в течение часа $V = 200$ в, $I = 80$ мА. Когда метка выходила в мелкопоровый гель режим изменяли: $V = 400$ в, $I = 160$ мА.

Фореа считался законченным тогда, когда после того как метка выходила в буфер проходило еще 10 -15 минут (для разгонки). В противном случае аллели оказывались сильно сближенными, что значительно затрудняло прочитывание блоков. Для более точной идентификации различных блоков использовали повторы некоторых проб в разных блоках.

После окончания фореа блоки вынимали. Для выявления эстераз (Корочкин и др. 1977; Лойда и др. 1982) блоки помещали в холодильник в 3 % растворе борной кислоты в течение 15 минут, затем 20 мин. инкубировали в субстратной смеси с $pH = 6,6$, (100 мл) куда добавляли - нафтилацетат, растворенный в 50 % растворе ацетона, после чего окрашивали раствором прочного красного. Гели фотографировали, далее складывали их в раствор 7 % уксусной кислоты (Остерман, 1981; Гааль, 1982; Генетика изоферментов, 1977).

В качестве генетических маркеров популяционной структуры исследуемых видов нами использовались локусы аллозимов, графическое изображение локусов и комбинации аллелей приведены на рисунке 3.5. Электрофореграммы представлены на рисунке 3.6.

Использовались три локуса неспецифических эстераз (EST1 – димер с двумя аллелями, EST2 – димер с двумя аллелями и EST8 – мономер с тремя аллелями) (Рис. 3.5).



EST 2	22	11	12	22	22
EST 3	22	11	12	11	11
EST 8	23	13	12	33	33

Рис. 3.5. Зоны активности трех локусов эстераз и соответствующие им генотипы *C. vindobonensis*

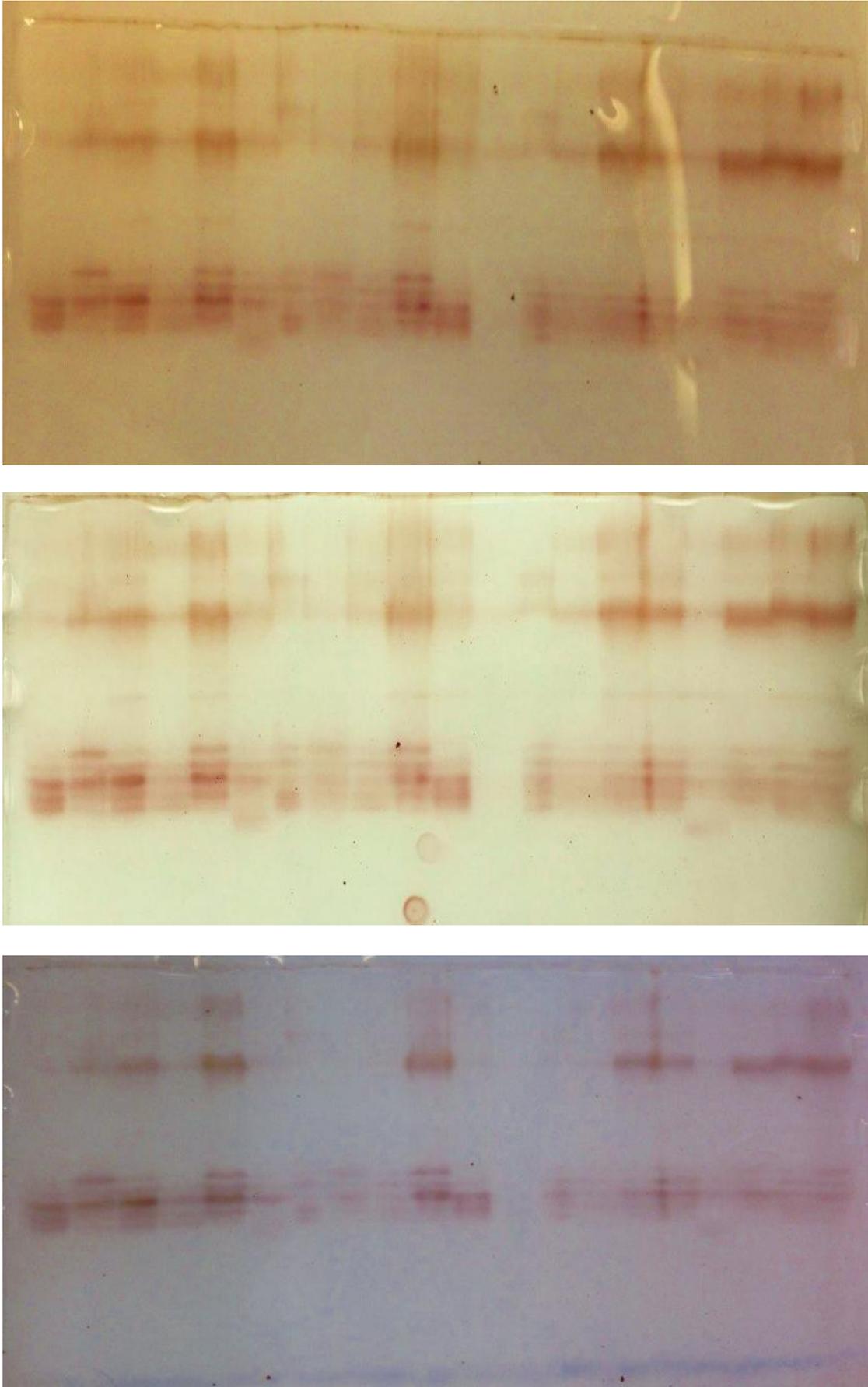


Рис. 3.6. Электрофореграмма неспецифических эстераз

3.6. Применяемые статистические формулы

Вычисление и обработку полученных данных проводили в программах Excel и GenAlEx (Peakall, Smouse, 2001).

Вычисление средней арифметической и доверительного интервала:

1. Средняя арифметическая :

$$M = \sum V/n \quad (3.3)$$

Где M – средняя арифметическая; \sum - знак суммирования; V –результат измерения признака у каждого объекта; n – число объектов в группе.

2. C – дисперсия, сумма квадратов:

$$C = \sum (V - M)^2 \quad (3.4)$$

Где C – дисперсия, сумма квадратов; \sum - знак суммирования; результат измерения признака; M – средняя арифметическая.

3. δ – среднее квадратичное отклонение:

$$\delta = \sqrt{\frac{C}{n-1}} \quad (3.5)$$

Где δ – среднее квадратичное отклонение; C – дисперсия, сумма квадратов; n – число объектов в группе.

4. Ошибка средней арифметической:

$$m = \frac{\delta}{\sqrt{n}} \quad (3.6)$$

Где m - ошибка средней арифметической; δ – среднее квадратичное отклонение; n – число объектов в группе.

5. Число степеней свободы рассчитывали по формуле:

$$v = n - 1 \quad (3.7)$$

Где v - число степеней свободы; n – число объектов в группе.

6. Возможная погрешность оценки генерального параметра:

$$\Delta = tm \quad (3.8)$$

Где Δ - возможная погрешность оценки генерального параметра; t - значение критерия надежности по таблице стандартных значений критерия Стьюдента; m - ошибка средней арифметической.

7. Доверительные границы генерального параметра:

$$M \pm \Delta \quad (3.9)$$

Где M – средняя арифметическая; Δ – погрешность (Лакин, 1990).

Вычисление среднего числа фенотипов и доли редких форм:

1. Среднее число фенотипов:

$$\mu = (\sqrt{p_1 + p_2 + p_m})^2 \quad (3.10)$$

Где μ – число фенотипов; p – доля фенотипов; m – число особей.

2. Доля редких форм:

$$h = 1 - \frac{\mu}{m} \quad (3.11)$$

Где h – доля редких форм; μ – среднее число фенотипов; m – число особей (Животовский, 1991).

Однофакторный дисперсионный анализ:

1. Сумма результатов измерений по всему комплексу:

$$\sum \sum V = V_1 + V_2 + V_n \quad (3.12)$$

Где $\sum \sum V$ – сумма результатов измерений по всему комплексу; V – результат измерения признака у каждого объекта.

2. Общая подсобная величина:

$$H_{\Sigma} = \frac{(\sum \sum V)^2}{N} \quad (3.13)$$

Где $\sum \sum V$ – сумма результатов измерений по всему комплексу; N – число результатов измерений у каждого объекта.

3. Сумма частных подсобных величин:

$$\sum H_i = \frac{(\sum V_1)}{n_1} + \frac{(\sum V_2)}{n_2} + \frac{(\sum V_n)}{n_n} \quad (3.14)$$

Где V – результат измерения признака у каждого объекта; n – число объектов в группе.

4. Межгрупповая дисперсия:

$$C_x = \sum H_i - H_\Sigma \quad (3.15)$$

Где H_Σ – общая подсобная величина; $\sum H_i$ – сумма частных подсобных величин.

5. Внутригрупповая дисперсия:

$$C_z = \sum V^2 - \sum H_i \quad (3.16)$$

Где $\sum H_i$ – сумма частных подсобных величин; $\sum V^2$ – сумма квадратов дат.

6. Показатель достоверности влияния:

$$F = \frac{C_x}{C_z} * \frac{N-r}{r-1} \quad (3.17)$$

Где C_x – межгрупповая дисперсия; C_z – внутригрупповая дисперсия; N – число результатов измерений у каждого объекта; r – число градаций.

Достоверность значений определяют, сравнивая F эмпирическое с F_{st} стандартным значением критерия Фишера (Плохинский, 1970).

Корреляционный анализ:

1. Вычисление нормированного отклонения по формуле:

$$x = \frac{V-M}{\delta} \quad (3.18)$$

Где x – нормированное отклонение; V – результат измерения признака у каждого объекта в исследуемой группе; M – средняя арифметическая; δ – среднее квадратичное отклонение.

2. Коэффициент корреляции:

$$r = \frac{\sum x_1 x_2}{v} \quad (3.19)$$

Где r – коэффициент корреляции; x_1x_2 – нормированные отклонения дат по первому и второму признаку; ν – число степеней свободы, в данном случае равное числу сравниваемых пар без одной (Ростова, 2008).

3. Ошибка коэффициента корреляции:

$$m_r = \frac{1-r^2}{\sqrt{n-1}} \quad (3.20)$$

Где r – коэффициент корреляции в генеральной совокупности, из которой взята выборка; n – численность выборки, то есть число пар значений, по которым вычислялся выборочный коэффициент корреляции.

4. Достоверность выборочного коэффициента корреляции:

$$t_r = \frac{r}{m_r} \geq t_{st}\{v = n - 2\} \quad (3.21)$$

Где t_r – критерий достоверности коэффициента корреляции; r – выборочный коэффициент корреляции; n – число коррелированных пар дат;

Где t_{st} – стандартное значение критерия Стьюдента. При $t \geq t_{st}$, коэффициент корреляции достоверен. При $t \leq t_{st}$ коэффициент корреляции недостоверен.

Анализ генетического разнообразия:

1. Частота аллеля для двухаллельного локуса с доминированием:

$$p = \sqrt{R} \quad q = 1 - p \quad (3.22)$$

Где R – частота рецессивного гомозиготного фена; p – частота рецессивного аллеля; q – частота доминантного аллеля.

2. Частота аллеля с кодоминированием на примере трехаллельного локуса (а, б, с):

$$a = \frac{2n_{aa} + n_{ab} + n_{ac}}{2N} \quad (3.23)$$

Где a – частота аллеля; n – число особей с указанным фенотипом; N – число особей в выборке.

3. Доля полиморфных локусов (Левонтин, 1978):

$$P = \sum_{i=1}^l \frac{l_i}{L} \quad (3.24)$$

Где l – число полиморфных локусов в i выборке, L – число изученных локусов.

4. Средняя наблюдаемая гетерозиготность (Wright, 1943):

$$H_o = \frac{1 \sum_{i=1}^L n_i}{L N_i} \quad (3.25)$$

Где L – число изученных локусов, n - число гетерозиготных особей по i -му аллелю.

5. Средняя ожидаемая гетерозиготность (Crow, 1970):

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^L p_i^2 \quad (3.26)$$

Где L – число изученных локусов, p – средняя частота аллеля в совокупной (подразделенной) популяции.

6. Среднее число аллелей на локус (MacArthur, 1955):

$$N_a = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^L n_i \quad (3.27)$$

Где n_i – число всех аллелей по данному локусу, L – число изученных локусов.

7. Среднее эффективное число аллелей на локус (Крамаренко, 1995):

$$N_e = \frac{1}{1 - H_i} \quad (3.28)$$

Где H_i – средняя гетерозиготность i – популяции.

8. Коэффициент инбридинга (Крамаренко, 1997 б):

$$F = 1 - \frac{H_o}{H_e} \quad (3.29)$$

9. Информационная мера разнообразия (Индекс Шеннона) (Wright, 1943):

$$I = - \sum p_i \ln p_i \quad (3.30)$$

Где p_i – частота i -аллеля.

ГЛАВА 4. ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

4.1. Результаты морфометрического анализа

раковин *Seraea vindobonensis*

Согласно полученным данным метрического анализа раковин, которые представлены в табл. 4.1, наибольшие величины большого диаметра раковины отмечены в пункте номер девять (город Пенза) и пункте номер семь (город Николаев парк «Дубки») (Рис.4.1). На территории Белгородской области наибольшие размеры раковины отмечены в пункте номер четыре (Новооскольский район, Карстовый провал) (Рис. 4.1). На рисунках 4.1-4.13 красным цветом выделены пункты Белгородской области, синим – районы за пределами области.

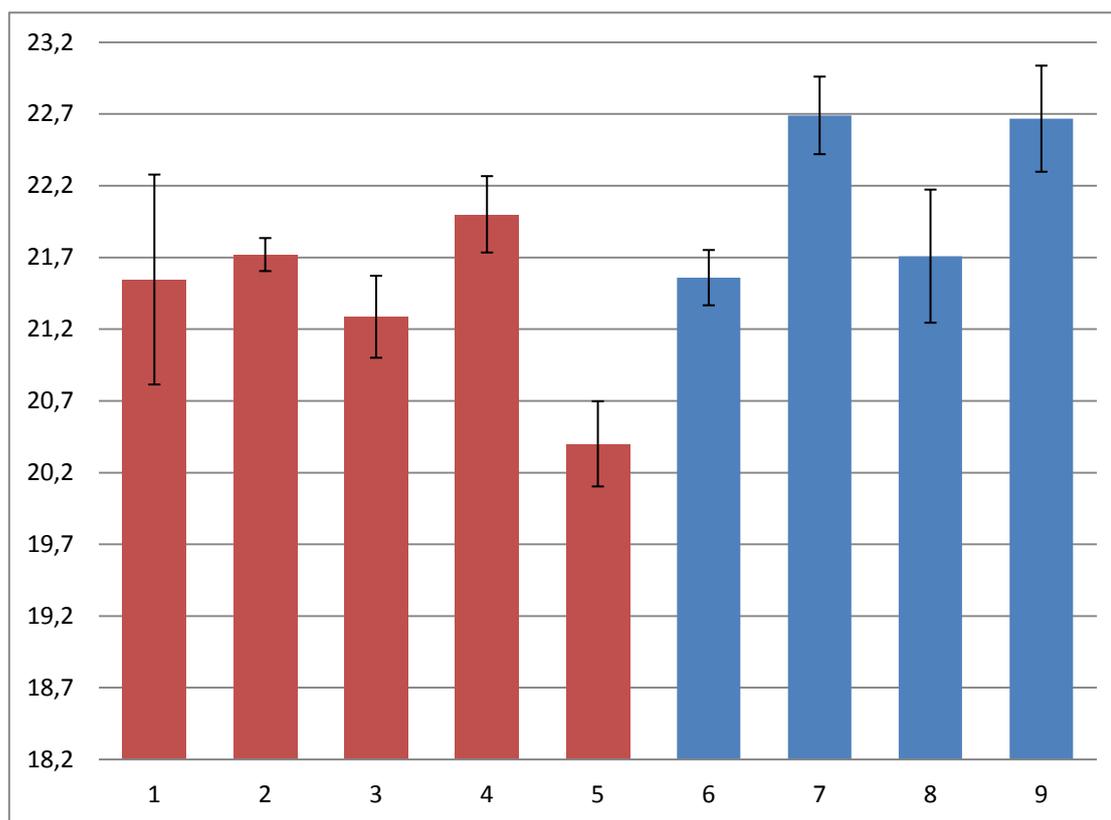


Рис. 4.1. Средние значения большого диаметра *S. vindobonensis*

Наибольшее значение малого диаметра и ширины последнего оборота отмечается в пункте номер один (пос. Хотмыжск Борисовский район), семь (город Николаев парк «Дубки»), девять (город Пенза) (Рис. 4.2, 4.3).

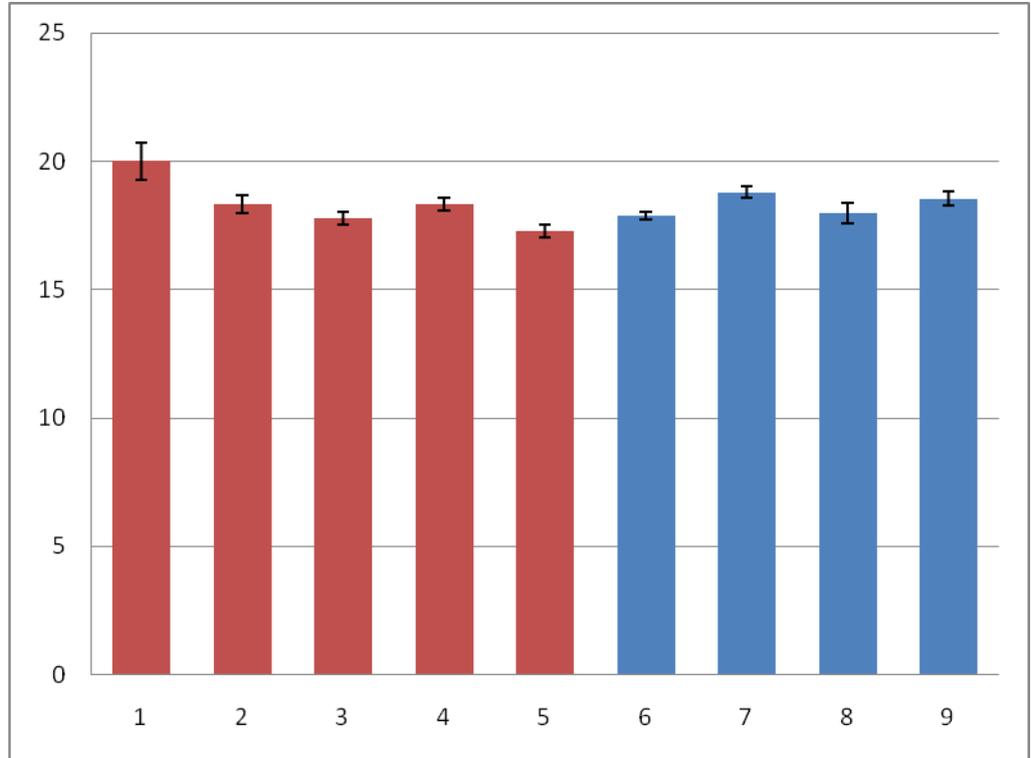


Рис. 4.2. Средние значения малого диаметра *C. vindobonensis*

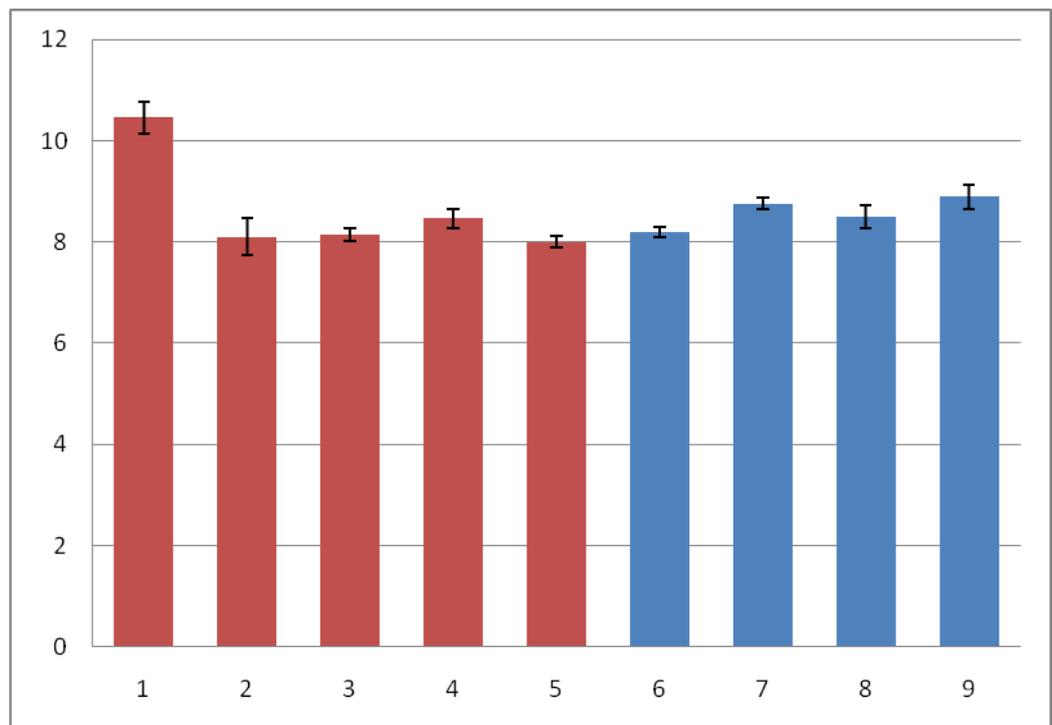


Рис. 4.3. Средние значения ширины последнего оборота *C. vindobonensis*

В пунктах номер один и девять (пос. Хотмыжск Борисовский район и город Пенза) зафиксировано самое большое значение параметров – высота раковины, число оборотов, объем раковины (Рис.4.4, 4.6, 4.7). Наибольшее значение параметра высота завитка зафиксировано в Новооскольском районе и городе Пенза (Рис. 4.5).

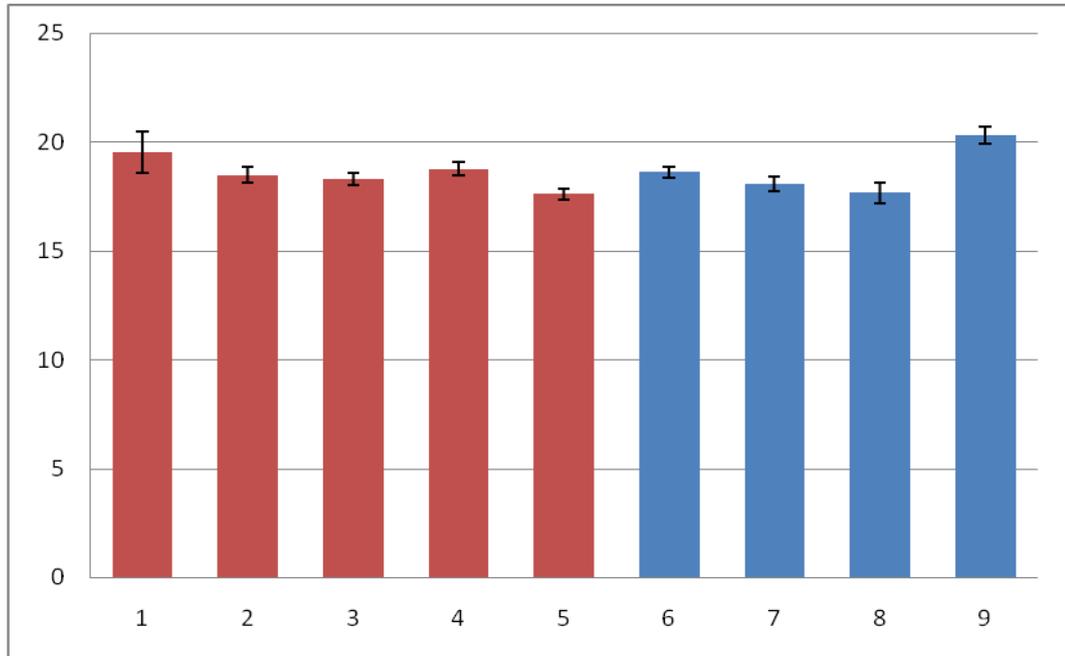


Рис. 4.4. Средние значения высоты раковины *C. Vindobonensis*

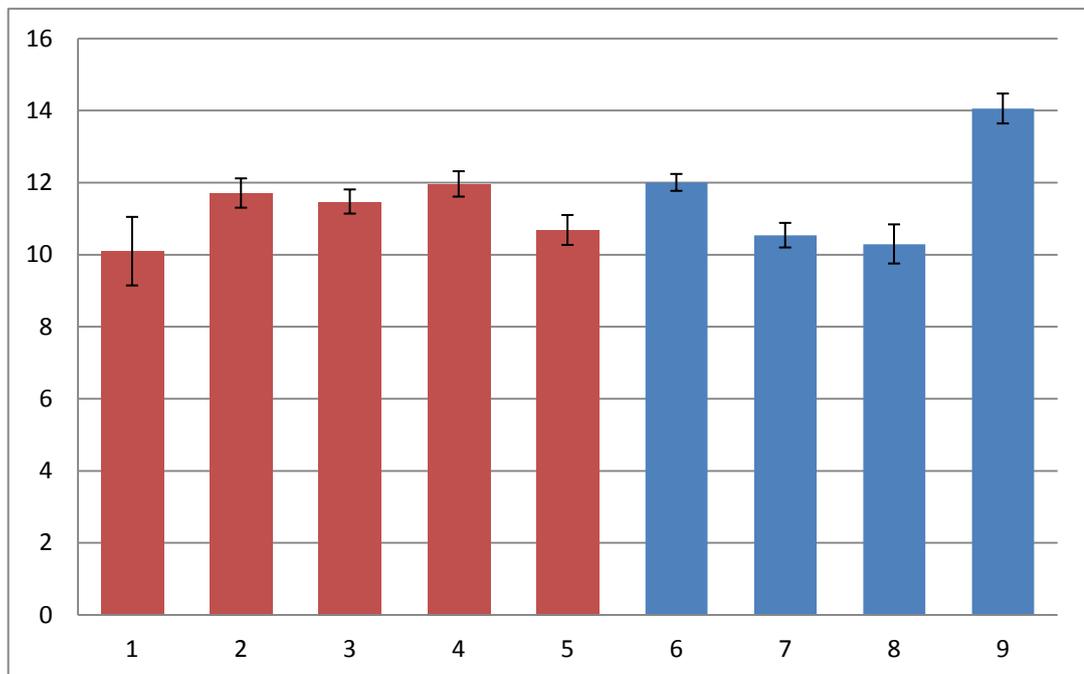


Рис. 4.5. Средние значения высоты завитка *C. vindobonensis*

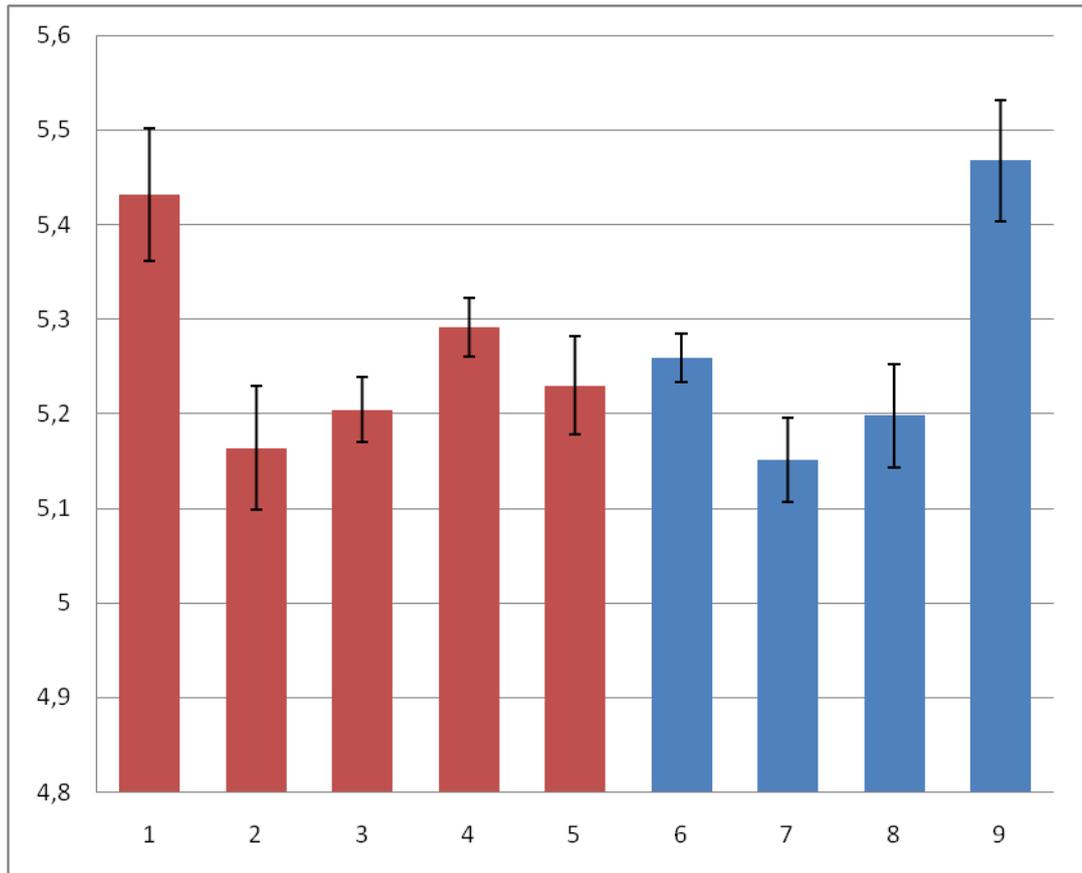


Рис. 4.6. Средние значения числа оборотов *C. vindobonensis*

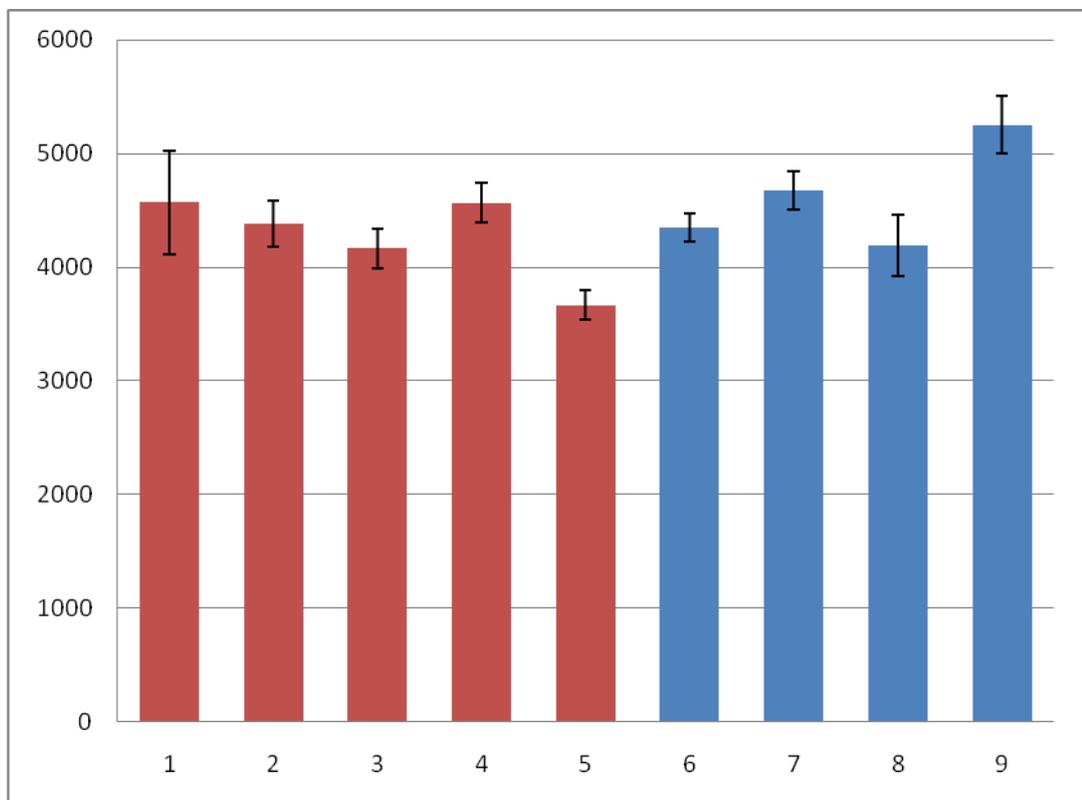


Рис. 4.7. Среднее значение объема раковины *C. vindobonensis*

В Новооскольском и Борисовском районах (пунктах № 1,4), а так же в городе Николаев (пункт № 7) обитают особи с наибольшим значением, высоты устья, площади устья (Рис. 4.9,4.10). Наибольшее значение ширины устья наблюдается не только в пунктах №1,4,7, но и в пункте №9 (город Пенза) (Рис.4.8).

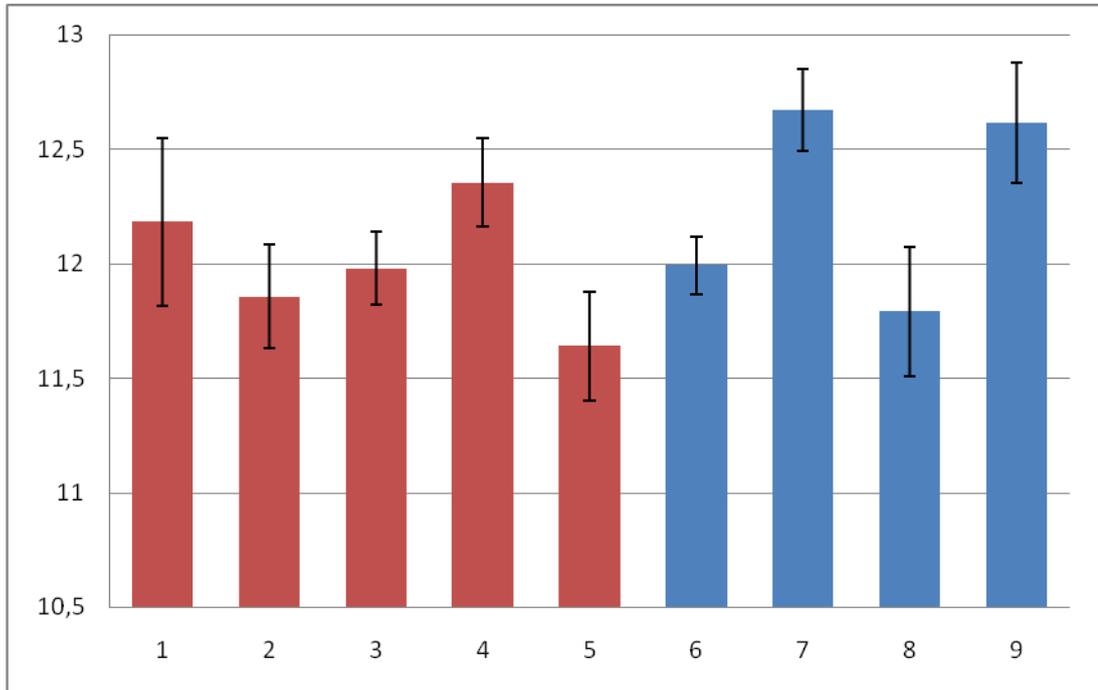


Рис. 4.8. Среднее значение ширины устья *C. vindobonensis*

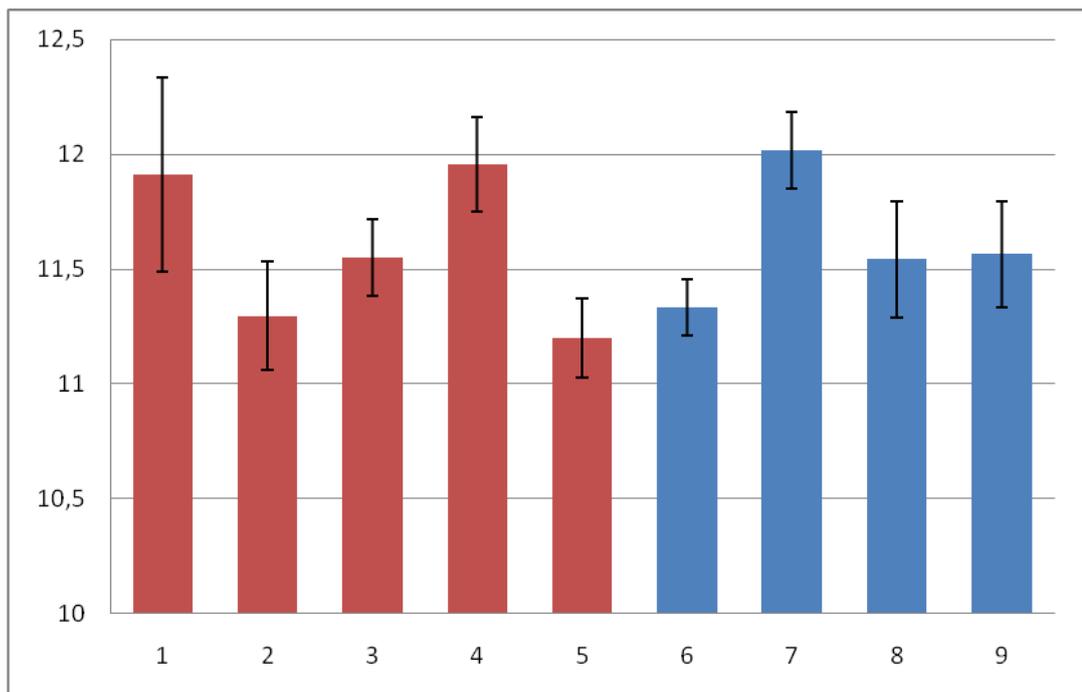


Рис. 4.9. Среднее значение высоты устья *C. vindobonensis*

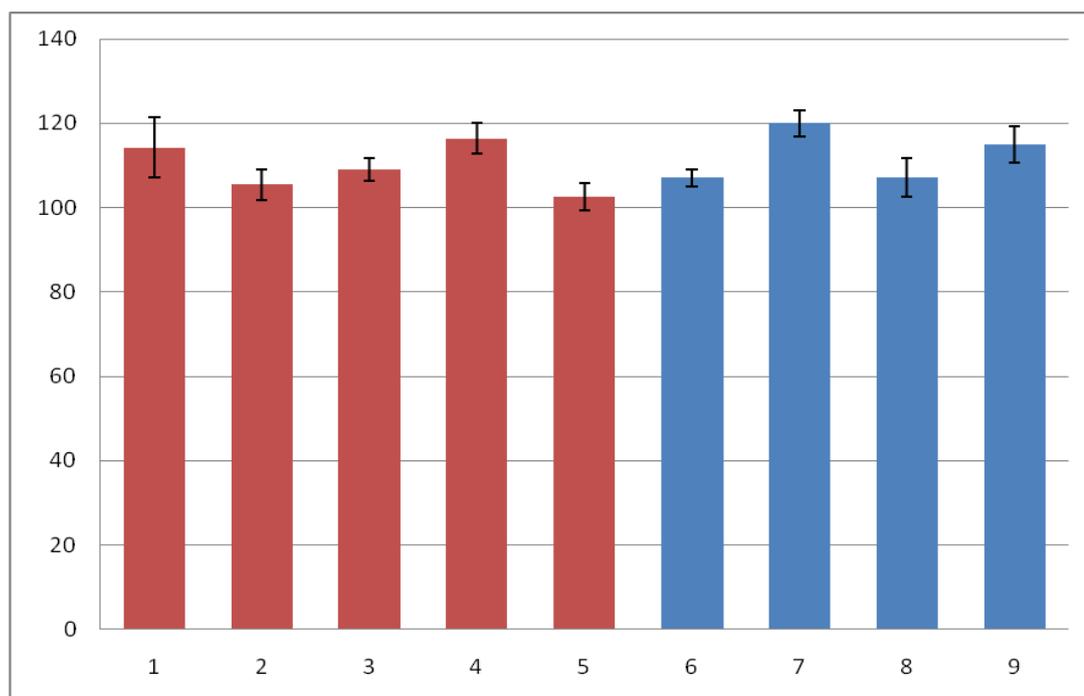


Рис. 4.10. Среднее значение площади устья *C. vindobonensis*

Самое большое значение ширины предпоследнего оборота отмечено в городе Валуйки и Пенза (Рис. 4.11).

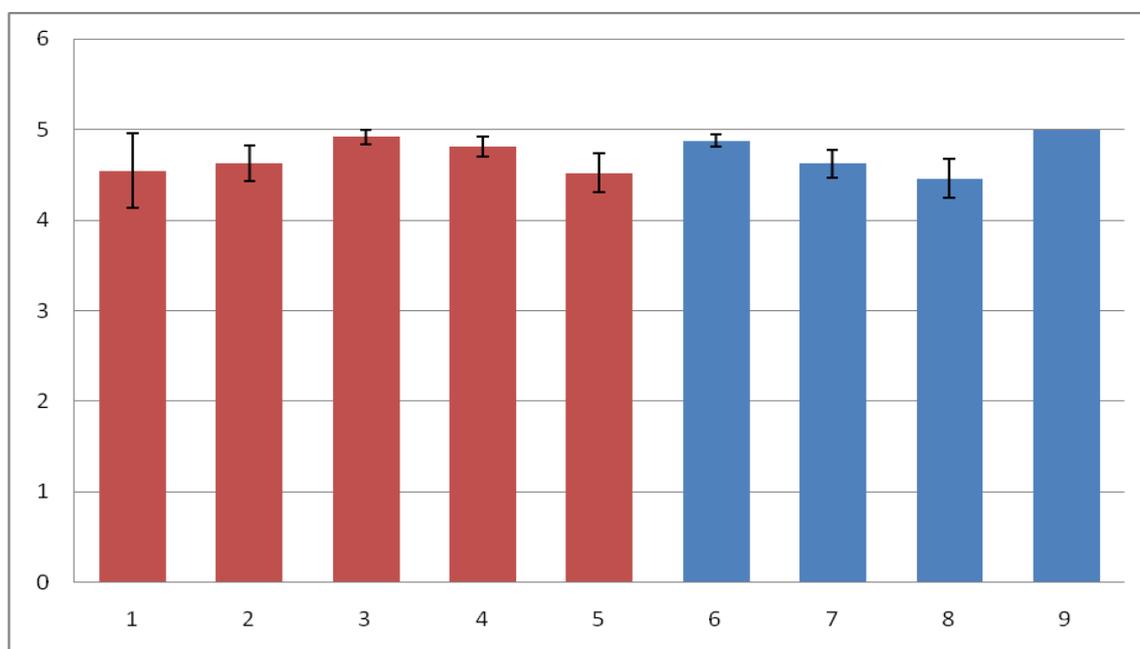


Рис. 4.11. Среднее значение ширины предпоследнего оборота

C. vindobonensis

Так же в пунктах номер один и девять (пос. Хотмыжск Борисовский район, город Пенза) зафиксировано максимальное значение отношения высоты раковины

к ее ширине. Это говорит о том, что форма раковины у особей приближается к шаровидной (Рис.4.12).

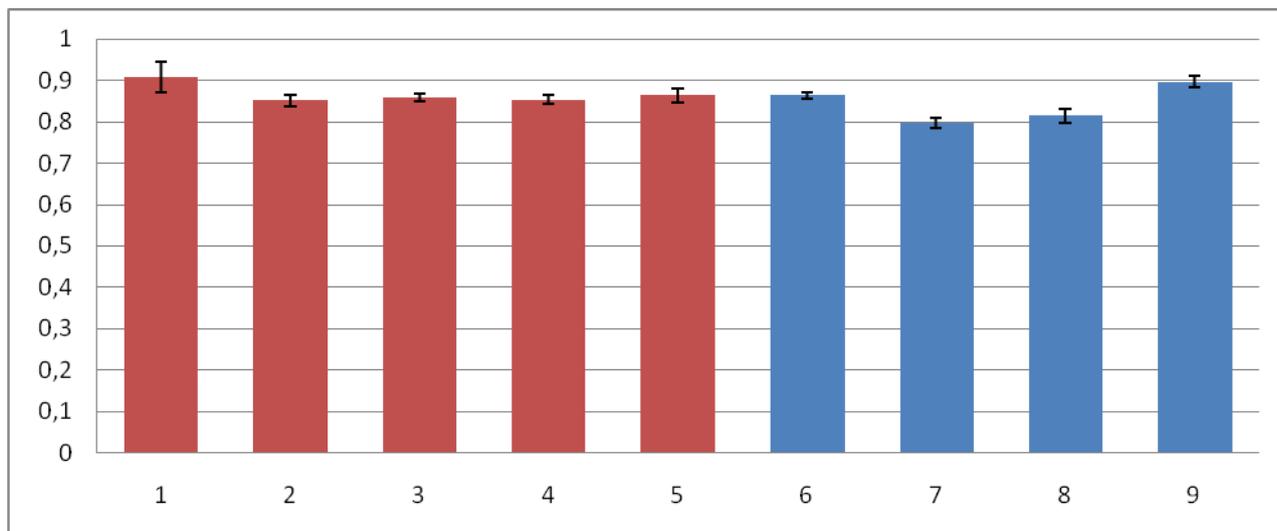


Рис. 4.12. Среднее значение ВР/ШР *C. vindobonensis*

Наибольшее среднее значение отношения объема раковины к площади устья наблюдается в пунктах Бекарюковский бор и город Пенза (№ 2 и 9), это может говорить о том, что улитки обитают в условиях жаркого и сухого климата (Рис.4.13).

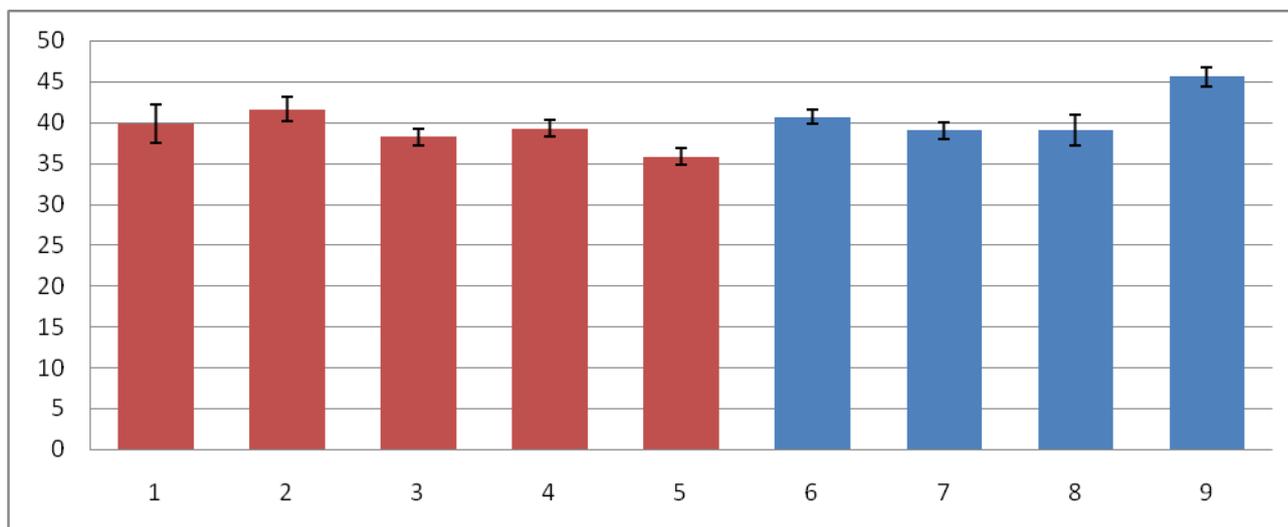


Рис. 4.13. Средние значения отношения V/S *C. vindobonensis*

Таблица 4.1

Средние значения морфометрических признаков раковины *C. vindobonensis*

Пункт	N	Признак												
		ШР	МД	ВР	ВЗ	ШП	ШПП	ШУ	ВУ	Обороты	V	S	V/S	ВР/ШР
1	11	21.55 ±0.732	20.00 ±0.714	19.55 ±0.948	10.09 ±0.952	10.45 ±0.315	4.55 ±0.415	12.18 ±0.364	11.91 ±0.423	5.43 ±0.070	4568.45 ±458.875	114.29 ±7.017	39.81 ±2.304	0.91 ±0.038
2	278	21.72 ±0.115	18.32 ±0.339	18.48 ±0.365	11.71 ±0.407	8.10 ±0.375	4.62 ±0.195	11.86 ±0.226	11.29 ±0.236	5.16 ±0.066	4381.25 ±207.110	105.46 ±3.699	41.59 ±1.492	0.85 ±0.013
3	49	21.29 ±0.286	17.78 ±0.249	18.29 ±0.286	11.47 ±0.336	8.14 ±0.130	4.92 ±0.079	11.98 ±0.160	11.55 ±0.166	5.20 ±0.035	4167.85 ±173.860	108.95 ±2.725	38.19 ±1.024	0.86± 0.009
4	48	22.00 ±0.266	18.33 ±0.233	18.77 ±0.311	11.96 ±0.352	8.46 ±0.178	4.81 ±0.114	12.35 ±0.193	11.96 ±0.206	5.29 ±0.031	4565.04 ±171.636	116.43 ±3.634	39.26 ±1.026	0.85 ±0.10
5	25	20.40 ±0.297	17.28 ±0.227	17.60 ±0.242	10.68 ±0.415	8.00 ±0.121	4.52 ±0.214	11.64 ±0.239	11.20 ±0.171	5.23 ±0.052	3667.30 ±124.413	102.59 ±3.236	35.82 ±1.074	0.86 ±0.016
6	111	21.56 ±0.193	17.86 ±0.157	18.60 ±0.228	12.00 ±0.235	8.19 ±0.104	4.87 ±0.068	11.99 ±0.124	11.33 ±0.121	5.26 ±0.026	4352.54 ±124.330	107.07 ±2.063	40.65 ±0.834	0.86 ±0.007
7	58	22.69 ±0.270	18.79 ±0.224	18.07 ±0.314	10.53 ±0.342	8.76 ±0.124	4.62 ±0.154	12.67 ±0.180	12.02 ±0.167	5.15 ±0.044	4676.13 ±169.678	119.94 ±3.027	38.96 ±0.969	0.80 ±0.011
8	24	21.71 ±0.464	18.00 0.400	17.67 ±0.484	10.29 ±0.543	8.50 ±0.219	4.46 ±0.218	11.79 ±0.282	11.54 ±0.252	5.20 ±0.055	4190.21 ±265.081	107.23 ±4.622	39.07 ±1.850	0.81 ±0.016
9	39	22.67 ±0.370	18.54 ±0.283	20.31 ±0.410	14.05 ±0.415	8.90 ±0.241	5.00 ±0.000	12.62 ±0.261	11.56 ±0.230	5.47 ±0.064	5252.03 ±235.559	115.01 ±4.285	45.61 ±1.173	0.90 ±0.013

Примечание: N – количество промеренных особей; ЧО – число оборотов, абсолютные значения признаков указаны в миллиметрах $M \pm \Delta$.

4.2. Результаты однофакторного дисперсионного и корреляционного анализа раковин *Serapea vindobonensis*

Для выявления степени коррелятивной зависимости между метрическими параметрами раковины был проведен корреляционный анализ.

Корреляционный анализ это метод оценки взаимосвязи между несколькими случайными величинами.

Схема оценки корреляционной связи по коэффициенту корреляции выглядит следующим образом: если коэффициент корреляции находится в пределах от +1 до +0,7, то наблюдается сильная зависимость, если от +0,699 до +0,3 – средняя, от +0,299 до 0 сила связи слабая. Направленность корреляции можно определить по положительному или отрицательному знаку перед коэффициентом корреляции. Если перед ним стоит знак плюс, значит наблюдается прямая зависимость, если минус, то обратная.

Согласно полученным данным (табл. 4.2) между параметрами ширина раковины и высота раковины, высота завитка, ширина устья, высота устья наблюдается прямая средняя корреляционная зависимость. А так же между параметрами малый диаметр и высота раковины, ширина последнего оборота, ширина устья, высота устья. Средняя сила связи наблюдается между параметрами высота раковины и ширина предпоследнего оборота, ширина устья, высота устья, число оборотов; высота завитка и число оборотов; ширина последнего оборота и высота устья; ширина устья и высота устья.

Между параметрами ширина раковины и малый диаметр, высота раковины и высота завитка наблюдается сильная корреляционная зависимость.

Очень слабая обратная корреляция наблюдается только между параметрами высота завитка, ширина последнего оборота и ширина последнего оборота, ширина предпоследнего оборота.

Таблица 4.2

Значения коэффициента корреляции между морфометрическими признаками раковины *C. vindobonensis*

r	ШР	МД	ВР	ВЗ	ШП	ШПП	ШУ	ВУ	ЧО
БД	1								
МД	0,727*	1,000							
ВР	0,622	0,577	1,000						
ВЗ	0,418	0,217	0,717*	1,000					
ШП	0,296	0,517	0,294	-0,046	1,000				
ШПП	0,256	0,119	0,427	0,444	-0,026	1,000			
ШУ	0,693*	0,554	0,463	0,291	0,291	0,187	1,000		
ВУ	0,647	0,635	0,449	0,181	0,402	0,138	0,670*	1,000	
ЧО	0,191	0,172	0,539	0,489	0,196	0,212	0,167	0,173	1,000

* – Достоверные значения при $P \geq 0,05$

По данным общего корреляционного анализа были построены графики. На нем между точками можно провести прямую линию, вдоль которой они скапливаются. Данный факт свидетельствует о наличии корреляции между исследуемыми парными данными. Диаграмма разброса показывает величину и наличие взаимосвязи между двумя переменными.

По данным коэффициента корреляции параметров малый диаметр и ширина раковины был построен график (Рис. 4.14), на нем наглядно видно, что точки собираются достаточно близко к проведенной линии, что свидетельствует о наличии сильной корреляционной зависимости между этими параметрами. Направление линии говорит о прямой корреляции.

Этот же эффект можно увидеть и между параметрами высота раковины и высота завитка (Рис. 4.15). Данные, говорящие о сильной корреляционной связи, выделены жирным курсивом в таблице 4.2.

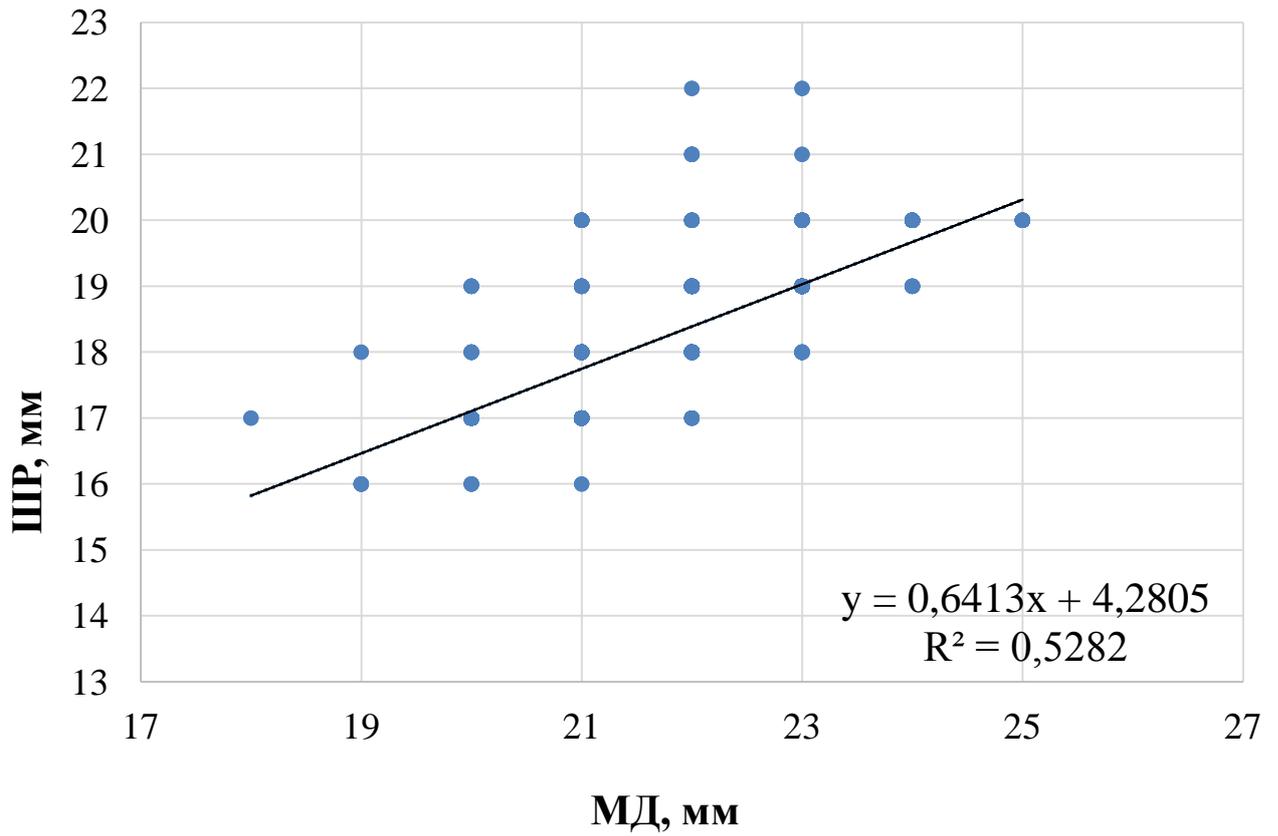


Рис.4.14. График корреляционной зависимости между МД и ШР

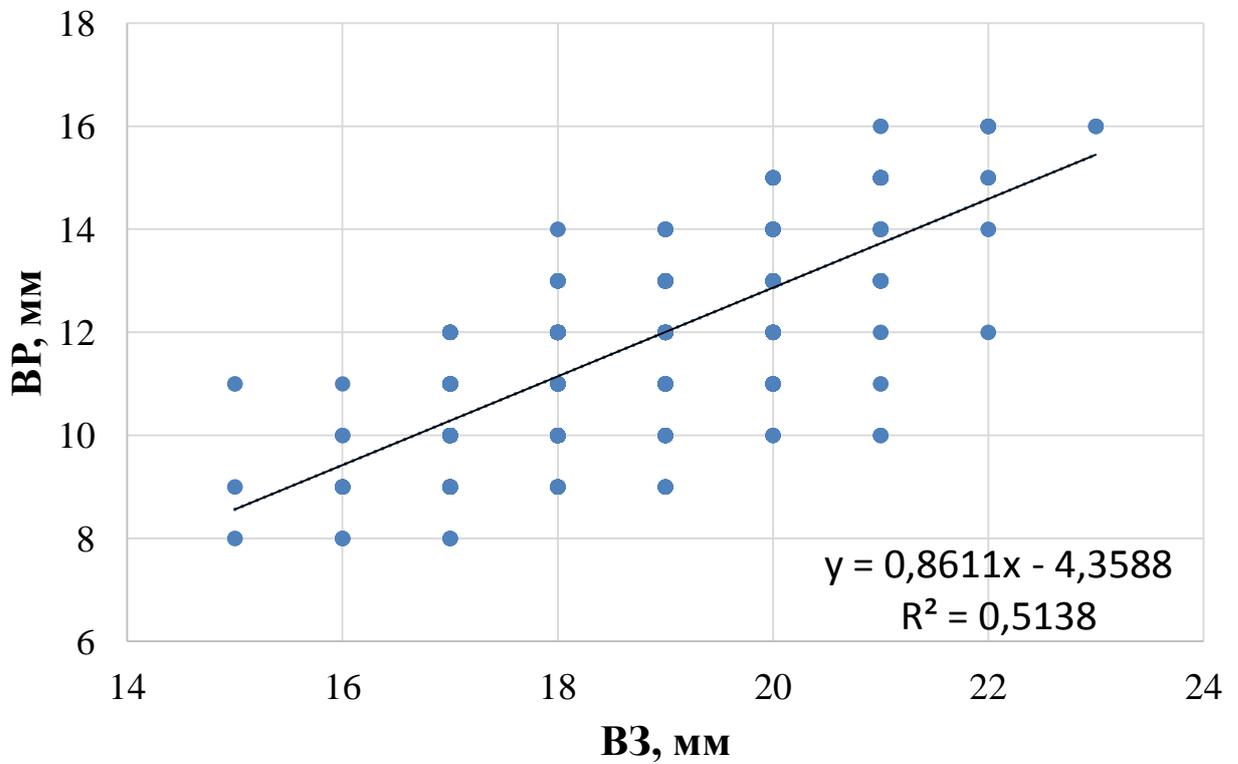


Рис. 4.15. График корреляционной зависимости между ВЗ и ВР

Проведенный корреляционный анализ по каждому пункту сбора, показал, что во многих пунктах коэффициент корреляции отличается от общих значений (табл. 4.3). Наблюдается следующая картина: значение общего коэффициента корреляции больше 0,5 (средняя зависимость), а значение коэффициента корреляции в отдельном пункте меньше и наоборот. Так же во многих пунктах между некоторыми параметрами наблюдается сильная корреляционная зависимость, которой нет в общем анализе. Так наибольшие отличия отмечены в пос. Хотмыжск и г. Пенза, в котором находится интродуцированная группа.

Таблица 4.3

Наличие или отсутствие коэффициента корреляции большего или равного 0,5

Параметры	Пункт																																							
	БД/МД	БД/ВР	БД/ВЗ	БД/ШП	БД/ШПШ	БД/ШУ	БД/ВУ	БД/ЧО	МД/ВР	МД/ВЗ	МД/ШП	МД/ШПШ	МД/ШУ	МД/ВУ	МД/ЧО	ВР/ВЗ	ВР/ШП	ВР/ШПШ	ВР/ШУ	ВР/ВУ	ВР/ЧО	ВЗ/ШП	ВЗ/ШПШ	ВЗ/ШУ	ВЗ/ВУ	ВЗ/ЧО	ШП/ШПШ	ШП/ШУ	ШП/ВУ	ШП/ЧО	ШПШ/ШУ	ШПШ/ВУ	ШПШ/ЧО	ШУ/ВУ	ШУ/ЧО	ВУ/ЧО				
Общее значение	● +	+	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	+	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
1	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	
2	+	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
3	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-
4	+	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
5	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	
6	+	+	+	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
7	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
8	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
9	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-

Примечание: + – значение коэффициента корреляции $\geq 0,5$; - – значение коэффициента корреляции $\leq 0,5$, ● – сильная корреляционная зависимость.

В пункте № 1 (пос. Хотмыжск Борисовский район) средняя сила корреляционной зависимости, которой нет в общем анализе пунктов, наблюдается между параметрами большой диаметр и ширина последнего и

предпоследнего оборотов, число оборотов; малый диаметр и высота завитка, ширина предпоследнего оборота, число оборотов: высота завитка и ширина последнего оборота, ширина устья, высота устья; ширина последнего оборота и число оборотов; ширина предпоследнего оборота и ширина устья, высота устья; ширина устья и высота устья; высота устья и число оборотов. В пунктах № 3, 7, 8, 9 средняя связь между параметрами большой диаметр и ширина предпоследнего оборота; малый диаметр и высота завитка; высота завитка и высота устья. В пункте № 3 (город Валуйки) средняя корреляция наблюдается между признаками высота раковины и ширина последнего оборота, как и в пункте № 9 (город Пенза), а так же между высотой завитка и шириной последнего оборота. Между параметрами ширина последнего оборота и число оборотов средняя зависимость в пунктах № 3, 6, 9. В пункте № 5 такая же связь наблюдается между признаками ширина последнего оборота и число оборотов.

В пункте № 8 между параметрами большой диаметр и ширина предпоследнего оборотов; малый диаметр и ширина предпоследнего оборота; высота завитка и высота устья наблюдается средняя корреляционная зависимость.

В пунктах № 1, 2, 3, 4, 5 между признаками высота завитка и число оборотов наблюдается слабая корреляция, хотя в общем анализе наоборот мы видим среднюю силу зависимости. Это же можно заметить и по отношению к параметрам малый диаметр и ширина последнего оборота, высота раковины и ширина устья в пунктах № 2, 4, 5.

По данным однофакторного дисперсионного анализа, представленные в таблице 4.4. установлено наличие достоверной дифференциации между исследуемыми популяциями по метрическим признакам раковины. Данный факт, может свидетельствовать о том, что популяции длительное время были изолированы друг от друга в условиях лесостепного ландшафта, а также о своеобразных микроклиматических флуктуациях. В результате этого были сформированы оригинальные фенотипы изучаемых групп.

Таблица 4.4

Результаты однофакторного дисперсионного анализа морфометрических признаков раковины *C. Vindobonensis*

Показатель	Признак												
	ШР	МД	ВР	ВЗ	ШП	ШПП	ШУ	ВУ	ЧО	V	S	V/S	ВР/ШР
Межгрупповая вариация	11,7	8,2	13,9	31,9	18,5	1,2	4,1	4,3	0,4	4075046,5	1253,6	198,3	0,02
Внутригрупповая вариация	0,9	1,2	1,1	1,2	0,3	0,2	0,4	0,4	0,2	347617,5	108,9	14,4	0,001
F	12,8 [*]	7,1 [*]	12,4 [*]	26,1 [*]	64,6 [*]	5,8 [*]	10,2 [*]	11,5 [*]	15,5 [*]	11,7 [*]	11,5 [*]	13,8 [*]	17,4 [*]

Примечание: F – критерий Фишера; число степеней свободы (df) – 17; * – достоверные отличия при $P \leq 0,05$.

4.3. Оценка годовой динамики морфометрических параметров раковины *Seraea vindobonensis* в памятнике природы Бекарюковский бор

Нами была оценена годовая динамика морфометрических параметров раковины в парке природы Бекарюковский бор. Всего было измерено двести семьдесят восемь особей. Периоды сбора материала – 2002, 2006, 2011, 2016 года. Согласно данным, приведенным в таблице (табл. 4.5) и гистограмме (Рис. 4.16), видно, что наибольшее значение БД наблюдалось в 2006 году, затем в 2011 году идет уменьшение данного параметра и в 2016 вновь увеличение. Наибольшее значение малого диаметра зафиксировано в 2016 году, а наименьшее в 2011. Самое большое значение высоты раковины наблюдается в 2006 и 2016, а наименьшее так же в 2011 году. Признак высота завитка достигает наибольшего своего значения в 2002 году, а наименьшего в 2016. В 2016 году так же зафиксировано наибольшее значение параметров ширина последнего оборота и высота устья, но наименьшее значение параметра ширина предпоследнего оборота. Наибольшее значение параметра ширина предпоследнего оборота наблюдается в 2002 и 2011 годах. Наименьшая ширина устья зафиксирована в 2002 и 2016 года, а наибольшая в 2006 и 2011. Проведенный однофакторный дисперсионный анализ показал достоверную динамику показателей большой диаметр, высота раковины, ширина последнего оборота, ширина предпоследнего оборота, высота устья, число оборотов, объем раковины, отношение объема раковин к площади устья. Это, вероятно, может быть связано с микроклиматическими флуктуациями в этом пункте.

Данные однофакторного дисперсионного анализа метрических параметров в парке природы Бекарюковский бор приведены в таблице 4.6.

Таблица 4.5

Значения морфометрических признаков раковины *C. vindobonensis* в популяции «Бекарюковский бор» в разные годы

Год	Признак													
	N	БД	МД	ВР	ВЗ	ШП	ШПП	ШУ	ВУ	ЧО	V	S	V/S	ВР/ШР
2002 год	61	21,8 ±0,08	18,1 ±0,10	18,5 ±0,11	12,2 ±0,08	8,2 ±0,05	4,7 ±0,06	11,7 ±0,06	11,2 ±0,07	5,1 ±0,06	4383,9 ±180,198	103,1 ±3,14	42,6 ±1,24	0,9 ±0,01
2006 год	74	22,1 ±0,11	18,4 ±0,10	18,8 ±0,12	11,9 ±0,12	7,5 ±0,06	4,5 ±0,06	11,9 ±0,07	11,4 ±0,07	5,2 ±0,07	4623,2 ±197,595	107,3 ±4,02	43,1 ±1,32	0,9 ±0,01
2011 год	112	21,3 ±0,08	18,0 ±0,08	18,2 ±0,09	11,7 ±0,09	7,7 ±0,06	4,7 ±0,06	12,0 ±0,07	11,0 ±0,06	5,1 ±0,07	4241,5 ±222,305	104,9 ±2,86	40,5 ±1,44	0,9 ±0,01
2016 год	31	21,4 ±0,23	18,7 ±0,59	18,6 ±0,24	10,1 ±0,20	10,4 ±0,16	4,3 ±0,12	11,7 ±0,13	11,6 ±0,16	5,21 ±0,05	4303,2 ±269,619	107,4 ±5,44	40,1 ±1,66	0,9 ±0,01

Примечание: N – количество промеренных особей; ЧО – число оборотов, абсолютные значения признаков указаны в миллиметрах $M \pm \Delta$.

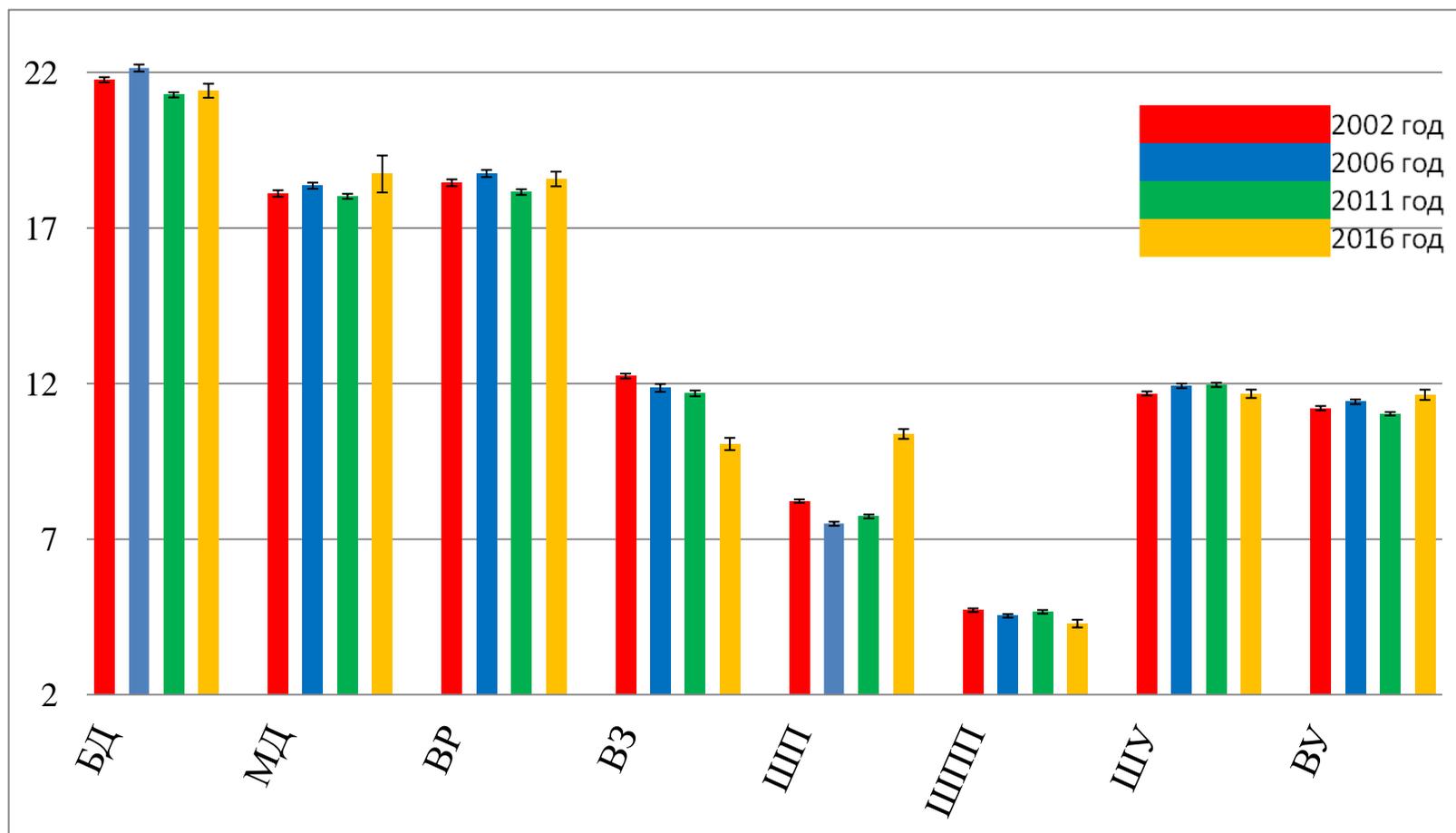


Рис. 4.16. Результаты морфометрического анализа раковины *C. vindobonensis* в памятнике природы
Бекарюковский бор

Таблица 4.6.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа морфометрических признаков раковины
C. vindobonensis из популяции «Бекарюковский бор» в разные годы

Показатель	Признак												
	БД	МД	ВР	ВЗ	ШП	ШПП	ШУ	ВУ	ЧО	V	S	V/S	ВР/ ШР
Межгрупповая вариация	10,8	4,7	4,9	34,3	67,1	1,5	1,4	3,7	0,3	3325193,0	293,3	190,1	0,003
Внутригрупповая вариация	0,8	1,9	0,9	0,8	0,3	0,3	0,4	0,4	0,0	271196,0	104,2	14,8	0,001
F	13,8*	2,5	5,4*	41,4	195,3*	5,3*	3,6	9,5*	12,2*	12,3*	2,8	12,9*	2,7

Примечание: F – критерий Фишера; число степеней свободы (df) – 3; * – достоверные отличия при $P \leq 0,05$.

4.4. Оценка оригинальности исследуемых популяций *Serapea vindobonensis* по рисунку раковины

Изучая рисунок на раковине, представленный продольными коричневыми полосами различной ширины, оценивали оригинальность исследуемых популяций. Всего нами зафиксировано одиннадцать вариантов окраски (табл. 4.7). Из них в Белгородской области отмечено шесть фенотипов с доминированием варианта 12345. Наибольшее разнообразие по раковинным фенотипам среди всех сравниваемых групп отмечено в городе Николаев, Украина, парк «Дубки» (пункт 7), а на территории Белгородской области в Волоконовском районе. Наибольшее значение доли редких форм отмечено в пункте номер три, городе Валуйки.

Таблица 4.7

Значения фенотипических показателей раковины *S. Vindobonensis*

Признак	Пункт								
	1	2	3	4	5	6	7	8	
12345	1,000	0,634	0,055	0,377	0,273	0,706	0,550	0,750	0,256
1345	0,000	0,329	0,909	0,623	0,667	0,262	0,033	0,208	0,023
145(23)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,032	0,017	0,000	0,000
345(12)	0,000	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,050	0,000	0,000
0	0,000	0,029	0,000	0,000	0,000	0,000	0,317	0,000	0,721
3(12)(45)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000
123(45)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000
145	0,000	0,000	0,000	0,000	0,030	0,000	0,000	0,000	0,000
1234	0,000	0,000	0,000	0,000	0,030	0,000	0,000	0,000	0,000
345	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,042	0,000
1245	0,000	0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
μ	1 $\pm 0,95$	2,78 $\pm 0,26$	1,90 $\pm 0,56$	1,97 $\pm 0,58$	2,85 $\pm 0,84$	2,34 $\pm 0,40$	4,40 $\pm 0,70$	2,33 $\pm 0,92$	2,27 $\pm 0,68$
h	0,91 $\pm 0,09$	0,75 $\pm 0,02$	0,83 $\pm 0,05$	0,82 $\pm 0,05$	0,74 $\pm 0,08$	0,79 $\pm 0,04$	0,60 $\pm 0,06$	0,79 $\pm 0,08$	0,79 $\pm 0,06$

Прмечание: μ – среднее число фенотипов; h – доля редких форм.

4.5. Анализ популяционной структуры *Cerpea vindobonensis* с использованием изоферментных маркеров

Согласно полученным данным по аллельным формам ферментов (табл. 4.8) соотношение частот аллелей в большинстве соблюдается. Основные изменения наблюдаются по 1 и 3 аллелю 3 локуса.

В виду того, что эстеразы участвуют в расщеплении сложных эфиров, сдвиг частот ведет к изменению вектора естественного отбора. В частности можно отметить, что в настоящее время пойма реки Ворскла и Нежеголь сильно заросла кленом американским, что вероятно могло изменить условия питания, в частности создать иную микофауну.

Таблица 4.8

Частоты аллелей

Локус	Аллель	Популяции			
		Бекарюковский бор 2006	Бекарюковский бор 2016	Хотмыжск 2006	Хотмыжск 2016
EST 2	1	0,068	0,000	0,028	0,000
	2	0,932	1,000	0,972	1,000
EST 3	1	0,968	1,000	0,949	1,000
	2	0,032	0,000	0,051	0,000
EST 8	1	0,085	0,357	0,005	0,419
	2	0,058	0,000	0,102	0,016
	3	0,857	0,643	0,894	0,565

Согласно данным, приведенным в таблице 4.9 наименьший уровень изменчивости и повышенное значение коэффициента инбридинга в Бекарюковском бору, наблюдается в 2006 году, а в 2016 году наблюдается обратная картина, увеличение уровня изменчивости и отрицательное значение коэффициента инбридинга. В пункте сбора с. Хотмыжск так же наблюдается наименьший уровень изменчивости и повышенное значение коэффициента инбридинга в 2006 году, а увеличение гетерозиготности и

уменьшение коэффициента инбридинга в 2016 году. Это говорит о том, что популяции находятся в стабильном состоянии.

Таблица 4.9

Показатели генетического разнообразия в популяциях *C.vindobonensis*

Пункт	N	P %	Na	Ne	I	Ho	He	F
Бекарюковский бор 2006	265	100	2,333	1,185	0,299	0,121	0,148	0,116
Бекарюковский бор 2016	35	33,3	1,333	1,283	0,217	0,181	0,153	-0,182
Хотмыжск 2006	108	100	2,333	1,134	0,229	0,105	0,114	0,114
Хотмыжск 2016	31	33	1,667	1,340	0,251	0,151	0,168	0,106

Примечание: N – количество особей, P % - процент полиморфных локусов, Na – среднее число аллелей на локус, Ne – эффективное число аллелей, I – индекс Шеннона, Ho – гетерозиготность, He – ожидаемая гетерозиготность, F – коэффициент инбридинга.

ВЫВОДЫ

1. Наибольшие размеры раковин и отношение объема раковины к площади устья отмечено у особей в адвентивной группе из г. Пенза. На территории Белгородской области наибольшие размеры раковины отмечены в пос. Хотмыжск и в Новооскольском районе (пункт «Карстовый провал»).

2. По данным однофакторного дисперсионного анализа установлено наличие достоверной дифференциации между исследуемыми популяциями по большинству метрических признаков раковины. Данное явление свидетельствует о значительных микроклиматических различиях между исследуемыми биотопами.

3. Установлена корреляционная зависимость между морфометрическими показателями. Сильная корреляция наблюдается между показателями величины малого диаметра от ширины раковины, величины высоты завитка от высоты раковины. Обратная корреляция наблюдается между параметрами высота завитка и ширина последнего оборота, ширина последнего оборота и ширина предпоследнего оборота. Замечено, что между многими параметрами в отдельных пунктах наблюдается снижение корреляционной зависимости.

4. Сопоставление метрических признаков раковины в разновременных группах улиток, обитающих в памятнике природы Бекарюковский бор, показало достоверную динамику большинства показателей, что, вероятно связано с микроклиматическими флуктуациями в этом пункте.

5. В исследуемых популяциях отмечено одиннадцать фенотипов. Из них шесть зафиксированно в Белгородской области с доминированием варианта 12345. Наибольшее разнообразие по раковинным фенотипам среди всех сравниваемых групп отмечено в г. Николаев. Наибольшее значение доли редких форм отмечено в городе Валуйки ($0,83 \pm 0,05$).

6. Проведенный временной анализ популяционной структуры исследуемых групп улиток в пунктах «Бекарюковский бор» и «Хотмыжск» с использованием изоферментных маркеров показал, что в 2016 г. по сравнению с 2006 г. наблюдается сдвиг частот аллелей, увеличение уровня гетерозиготности и снижение коэффициента инбридинга, что вероятно связано с изменением кормовой базы улиток.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический справочник по Белгородской области [Текст] / Под ред. А. П. Говорухина. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1972 – 89 с.
2. Алехин, В. В. Центрально-черноземные степи. [Текст] / В. В. Алехин. – Воронеж, 1934. –92 с.
3. Алтухов, Ю. П. Генетические процессы в популяциях. [Текст] / Ю. П. Алтухов. – М. : Наука, 1983. – 279 с.
4. Антимонов, Н. А. Природа Белгородской области. [Текст] / Н. А. Антимонов. – Белград : Кн. Изд-во, 1959. – 240 с.
5. Артаев, О. Н. Методы полевых экологических исследований : учеб. пособие [Текст] / О. Н. Артаев, Д. И. Башмаков, О. В. Безина [и др.] ; редкол.: А. Б. Ручин (отв. ред.) [и др.]. – Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2014. – 412 с.
6. Атлас природных ресурсов и экологическое состояние Белгородской области [Текст] – Белгород: Изд-во БелГУ, 2005. – 180 с.
7. Ахтырцев, Б. П. Почвенный покров Белгородской области: структура, районирование и рациональное использование [Текст] / Б. П. Ахтырцев, В. Д. Соловиченко. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1984. – 268 с.
8. Барнс Р. Беспозвоночные: новый обобщенный подход [Текст] / Р. Барнс, П. Кейлоу, П. Олив, Д. Голдинг; Пер. с англ. – М.: Мир, 1992. – 583 с.
9. Беклемишев, В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных [Текст]. В 2 т. Т. 1. Изд. 3–е / В. Н. Беклемишев. – М.: Наука, 1964. – 576 с.
10. Берг, Л. С. Географические зоны Советского Союза [Текст] / Л. С. Берг. – М.: Географгиз, 1947.–397 с.
11. Булавкина, О. В. Дополнения к фауне наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) Среднего Поволжья (Пензенская область) [Текст] / О. В. Булавкина, Т. Г. Стойко // Поволжский экологический журнал. 2007. – № 3. – С. 245-249.

12. Буруковский, Р. Н. Зоология беспозвоночных [Текст] / Р. Н. Буруковский. – СПб: Проспект Науки, 2010. – 960 с.
13. Вестхайде, В. Зоология беспозвоночных. От простейших до моллюсков и артропод [Текст]. В 2 т. Т. 1. Пер. с нем / В. Вестхайде, Р. Ригер. – М.: КМК, 2008. – 512 с.
14. Вильяме, В. Р. Почвоведение [Текст] / В. Р. Вильяме. – М., 1947. – 456 с.
15. Гааль, Э. Электрофорез в разделении биологических макромолекул [Текст] / Э. Гааль, Г. Медьеши, Л. Верецкеи. – М.: Мир, 1982. – 448 с.
16. Герасимов, И. П. Вопросы четвертичной палеогеографии [Текст] / И. П. Герасимов // Проблемы физ. географии. – М. – Л., 1941. – Вып. 10 – С. 46-53.
17. Гиляров, С. М. Биологический энциклопедический словарь [Текст] / С. М. Гиляров, А. А. Баев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. – М.: Сов. энциклопедия, 1986. – 701 с.
18. Григорьев, Г.Н. География Белгородской области [Текст] / Г. Н. Григорьев – Белгород: издательство БГУ, 1996 – 143 с.
19. Гураль-Сверлова, Н. В. Конхологические особенности популяций *Seraea vindobonensis* на территории Донецкой области [Текст] / Н. В. Гураль-Сверлова, В. В. Мартынова // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: Изд-во Донецкого нац. ун-та, 2007. – Вып. 7. – С. 85–91.
20. Давитая, Ф. Ф. Научные основы борьбы с засухой по природным зонам СССР [Текст] / Ф. Ф. Давитая // Изв. АН СССР. Сер. геогр. – 1959. – № 1. – С. 7-29.
21. Догель, В. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных [Текст]. В 2 т. Т. 2. / В. А. Догель. – Л.: Государственное учебно-педагогическое издательство Наркомпроса РСФСР, 1938 – 234 с.

22. Животовский, Л. А. Популяционная биометрия [Текст] / Л. А. Животовский. – М.: Наука, 1991. – 271с.
23. Зенкин, В. С. Сравнение электрофоретических спектров белков у четырех видов моллюсков из семейства Helicidae и Hygromiidae [Текст] / В. С. Зенкин, Д. П. Филиппенко // Моллюски, морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология: Сборник научных работ по материалам Седьмого (XVI) совещания по изучению моллюсков. – СПб.: ЗИН РАН, 2007. – С. 107-109.
24. Кабанов, В. А. Зоогеографические особенности энтомофауны юга лесостепной зоны на примере Белгородской области [Текст] / В. А. Кабанов // Фауна и экология беспозвоночных лесостепной зоны. Науч. тр. Курского гос. пед. ин-та. – Курск, 1981. – Т. 210. – С. 3-23.
25. Кимура, М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности [Текст] / М. Кимурв – М.: Мир, 1985. – 394 с.
26. Кирпичников, В. С. Возникновение и поддержание биохимического полиморфизма в популяциях животных и растений [Текст] / В. С. Кирпичников // Вопросы общей генетики: Тр. 14-го Международного генетического конгресса – М., 1981. – С. 18-27.
27. Колчанов, А. Ф. Редкие виды флоры белгородского района КМА [Текст] / А. Ф. Колчанов // Флора и растительность среднерусской лесостепи. – Курск: Изд-во Курского гос. пед. ин-та, 1984. – С. 3-17.
28. Коржинский, С. И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении [Текст] / С. И. Коржинский // Тр. общества естествоиспытателей при Имп. Казанском ун-те. – Казань, 1891. –Т. XXII, вып. 6. – С. 175.
29. Корочкин, Л. И. Генетика изоферментов [Текст] / Л. И. Корочкин, О. Л. Серов, А. И. Пудовкин, А. А. Аронштам и др. – М.: Наука. 1977. – 275 с.

30. Кочанов, М. А. Учебно-методическое пособие по проведению летней полевой практики по зоологии беспозвоночных на территории ВКГПБЗ со списками часто встречающихся и редких видов [Текст] / М. А. Кочанов, Н. В. Шулаев. – Казань: Изд-во КГУ, 2009. – 49 с.
31. Крамаренко, С. С. Фенотипическая изменчивость крымских моллюсков рода *Brephilopsis* [Текст] : Автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.08 / С. С. Крамаренко. – Киев, 1995. – 18 с.
32. Крамаренко, С. С. Влияние факторов внешней среды на географическую изменчивость конхологических признаков крымских моллюсков *Brephilopsis cylindrica* (Menke, 1828) (Gastropoda; Pulmonata; Vuliminidae) // Журн.общ.биол. – 1997. – Т.58,№1. – С. 94-101.
33. Крамаренко, С. С. Особенности внутривидовой изменчивости наземного моллюска *Brephilopsis bidens* (Gastropoda, Pulmonata, Vuliminidae) [Текст] / С. С. Крамаренко // Вестн. зоологии. – 2006. – Т. 40 (5). – С. 445–451.
34. Крамаренко, С. С. Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Cerpea vindobonensis* (Pulmonata, Helicidae) в урбанизированных и природных популяциях [Текст] / С. С. Крамаренко, И. М. Хохуткин, М. Е. Гребенников // Экология. – 2007. – №1. – С. 42–48.
35. Крамаренко, С. С. Анализ генетической структуры популяций наземного моллюска *Cerpea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) [Текст] / С. С. Крамаренко // Вестн. зоологии. – 2009г. – Т. 43, №5. – С. 449-455.
36. Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные [Текст] – Белгород, 2004. – 532 с.
37. Лакин, Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов – 4-е изд., перераб. и доп. [Текст] / Г. Ф. Лакин – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
38. Левонтин, Р. Генетические основы эволюции [Текст] / Р. Левонтин. – М.: Мир, 1978. – 351 с.

39. Ливанов, Н. А. Пути эволюции животного мира (анализ организации главнейших типов многоклеточных животных) [Текст] / Н. А. Ливанов. – М.: Советская Наука, 1955. – 400 с.
40. Лихарев, И. М. Наземные моллюски фауны СССР // Определители по фауне [Текст] / И. М. Лихарев, Е. С. Раммельмейр – М. –Л., 1952. – Вып. 43. –512 с.
41. Матекин, П. В. Видовая специфичность эстеразоактивных белков некоторых видов наземных моллюсков (*Bradybaenidae* и *Helicidae*), обнаруженных методом диск-электрофореза [Текст] / П. В. Матекин, А. Ф. Иванькова //Зоол. журн. –1974. –Т. 53, вып. 11. –С. 1623-1626.
42. Маурер, Г. Диск-электрофорез [Текст] / Г. Маурер. – М. Мир, 1971. – 247 с.
43. Майр, Э. Популяции, виды и эволюция [Текст] / Э. Мэйр. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
44. Мильков, Ф. Н. Лесостепь Русской равнины [Текст] / Ф. Н. Мильков – М.: Изд-во АН СССР, 1950. – 292 с.
45. Мильков, Ф. Н. Природные зоны СССР [Текст] / Ф. Н. Мильков. Изд. 2-е, доп. и перераб. – М., «Мысль», 1977. – 293 с.
46. Остерман, Л. А. Методы исследования белков и нуклеиновых кислот. Электрофорез и ультрацентрифугирование (практическое пособие) [Текст] / Л. А. Остерман. – М.: Наука. – 1981. – 288 с.
47. Николаев, В. А. Наземные моллюски Среднерусской возвышенности [Текст] : дис. ... канд. биол. наук. : 03.02.08 / В. А. Николаев – Орел, 1973. – 240 с.
48. Пачоский, И. К. Основные черты развития флоры юго-западной России [Текст] / И. К. Пачоский // Записки Новоросс. о-ва естествоиспытателей. – Херсон, 1910. – Т. 34. – С. 15-18.
49. Плохинский, Н. А. Биометрия [Текст] / Н. А. Плохинский. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.

50. Присный, А. В. Животный мир [Текст] / А. В. Присный – В кн. География Белгородской области. - Белгород: Изд-во Белгородского гос. ун-та, 1996. – С. 53-59.
51. Присный, А. В. Эколого-географическое районирование юга Среднерусской возвышенности [Текст] / А. В. Присный // Научные ведомости БелГУ. – Белгород, 2000. – С. 10-20.
52. Пьявченко, Н. И. Былые леса и климат Центрально-Черноземных областей Европейской части СССР по данным пыльцевого анализа торфа [Текст] / Н. И. Пьявченко // Сов. ботаника. – 1941. -№ 3. – С. 32-48.
53. Раскатов, Г. И. Геоморфология и неотектоника территории Воронежской антеклизы [Текст] / Г. И. Раскатов. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1969. – 163 с.
54. Ростова, Н. С. Корреляционный и многомерный анализ: применение в популяционных исследованиях [Текст] / Н. С. Ростова // Современное состояние и пути развития популяционной биологии. Матер. X Всероссийского популяционного семинара. – Ижевск, 2008. – С. 51-56.
55. Руперт, Э. Э. Зоология беспозвоночных. Низшие целомические животные. [Текст]. В 4 т. Т. 2. Пер. с англ. Изд. 7-е. / Э. Э. Руперт, Р. С. Фокс, Р. Д. Барнс. – М.: Академия, 2008. – 438 с.
56. Сверлова, Н. В. Фенетична структура популяції *Seraea vindobonensis*(Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на заході України [Текст] / Н. В. Сверлова, С. П. Кирпан // Наук. зап. Держ. природозн. музею. Львів, 2004. – Т. 19. – С. 107-114.
57. Снегин, Э. А. Популяционно-генетическая структура реликтового вида *Seraea vindobonensis* на территории заповедных участков лесостепи / Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах [Текст] : материалы III междунар. науч. конф., Днепропетровск, 4-6 окт. 2005 г. / Изд-во ДНУ, 2005. – С. 218-219.
58. Снегин, Э. А., Присный А. В. Новые сведения о наземных моллюсках Среднерусской возвышенности [Текст] / Э. А. Снегин, А. В.

Присный // Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки. – Белгород, 2008. – № 3 (43), Вып. 6. – С. 101-105.

59. Снегин, Э. А. Оценка жизнеспособности популяций особо охраняемого вида *Seraea vindobonensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга лесостепи Среднерусской Возвышенности [Текст] / Э. А. Снегин // Вестник КрасГАУ. № 11. 2011, – С. 142-148.

60. Снегин, Э. А. Генетическая структура популяций особо охраняемого моллюска *Seraea vindobonensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях северо-восточной части современного ареала [Текст] / Э. А. Снегин // Экологическая генетика. – 2016. – Т. XIV, №3. – С. 13-27.

61. Соловиченко, В. Д. Плодородие и рациональное использование почв Белгородской области [Текст] / В. Д. Соловиченко. – Белгород, 2005. – 233 с.

62. Сукачев, В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена [Текст]. В 4 т. Т. 1. / В. Н. Сукачев. – М. – Л.: АН СССР, 1938. – С. 123-171.

63. Танфильев, Г. И. Доисторические степи Европейской России [Текст] / Г. И. Танфильев // Землеведение. – 1896. – Т. 3, кн. 2. – С. 25-27.

64. Хлус, Л. М. Морфометрична структура природних популяцій *Seraea vindobonensis* Fer. на теренах України [Текст] / Л. М. Хлус // Наук. вісник Чернівецького університету. Зб. наук. праць. Вип. 223: Біологія. – Чернівці: Рута, 2004. – С. 83-88.

65. Хлус, Л. Н. Морфометрическая структура популяций *Seraea vindobonensis* Fer. в урболандшафте степной зоны Украины (корреляционный анализ) [Текст] / Л. Н. Хлус // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: материалы V научн.-практ. конф. – Ишим: Изд-во ИГПИ им. П.П. Ершова, 2010. – вып. 5. – С. 183-185.

66. Хлус, Л. М. Конхиологичн особливости буковинських популяцій *Seraea vindobonensis* Fer. (Geophyla, Helicidae) [Текст] / Л. М. Хлус, К. М.

Хлус // Матеріали конф. «Гори і люди (у контексті сталого розвитку)». – Рахіє: 2002а. – Т. 2. – С. 522-526.

67. Цалолихин, С.Я. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Моллюски, Полихеты, Немертины [Текст] / С. Я. Цалолихин. – СПб.: Наука, 2004. – 528 с.

68. Чендев, Ю. Г. Изменение во времени компонентов географической среды Белгородской области [Текст] / Ю. Г. Чендев – Белгород: Изд-во БелГУ, 1997. – 84 с.

69. Червонный, В. В. Животный мир [Текст] / В. В. Червонный // География Белгородской области. – Белгород: Изд-во Белгородского гос. ун-та, 1996. – С. 53-59

70. Шилейко, А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Моллюски [Текст] / А. А. Шилейко – Л.: Наука, 1978. – Т 3. – Вып. 6. – 384 с.

71. Ayala, F. J. Adaption evolution of proteins [Текст] / F. J. Ayala // Acta biol. jugosl. – 1977. – F. 9, №. 1. – p. 1-15.

72. Bantock, C. R. Visual selection for shell size in *Cepaea* (Held.) [Текст] / C. R. Bantock, J. A. Bayley // J. Anim. Ecol. 1973. – Vol. 42. – P. 247-261.

73. Cain, A. J. Ecology and ecogenetics of terrestrial molluscan populations [Текст] / A. J. Cain // In Russell-Hunter W.D. The Mollusca. N.Y.: Academic Press, 1983. Vol 6. – P. 597-647.

74. Cain, A. J. Visual and physiological selection in *Cepaea* [Текст] / A. J. Cain, P. M. Sheppard : II Amer. Naturalist. 1961. – Vol. 95, № 880. – P. 61-64.

75. Cameron, R. A. D. *Cepaea nemoralis* on Whitbarrow Scar, Lancashire [Текст] / R. A. D. Cameron, L. M. Cook // Proceedings of the Malacological Society of London. – 1971. – Vol. 39. – P. 399-408.

76. Cameron, R. A. D., Carter M. A. Intra- and interspecific effects of population density on growth and activity in some helicidae land snails

(Gastropoda, Pulmonata) [Текст] / R. A. D. Cameron, M. A. Carter // J. Anim. Ecol. – 1979. – Vol. 48. – P. 237-246.

77. Comfort, A. The pigmentation of Molluscan Shells [Текст] / A. Comfort // Biol. Rev. 1951. – Vol. 26. – P. 285-301.

78. Cook, L. M., Cain A. J. Population-Dynamics, Shell Size and Morph Frequency in Experimental Populations of the Snail *Cepaea nemoralis* (L) [Текст] / L. Cook, A. J. Cain // Biol. J. Linn. Soc. – 1980. – Vol. 14, Iss. 3-4. – P. 259-292.

79. Crow, J. F., Kimura M., An introduction to population genetics theory [Текст] / J. F. Crow. - N.Y.: Harpers and Row. – 1970. – 591 p.

80. Goodfriend, G A. Variation in Land-Snail Shell Form and Size and its Causes: A Review [Текст] / G. A. Goodfriend // Systematic Zoology. – 1986. – Vol. 35, № 2 – P. 204-223.

81. Hakkinen, I. Two marginal population of *Cepaea hortensis*: morph frequency, shell size and predation [Текст] / I. Hakkinen, S. Koponen // Hereditas. – 1982. – Vol. 97. – P. 163-166.

82. Honek, A. Shell-band color polymorphism in *Cepaea vindobonensis* at the northern limit of its range [Текст] / A. Honek // Malacologia. – 2003. – Vol. 25. – P. 133-140.

83. Jones, J. S. Environmental selection in the snail *Cepaea vindobonensis* in the Lika area of Yugoslavia [Текст] / J.S. Jones // Heredity. – 1974. – Vol. 32, № 2. P. 165-170.

84. Jones, J. S. The genetic structure of some steppe populations of the snail *Cepaea vindobonensis* II Genetica [Текст] / J. S. Jones. – 1975. – Vol. 45. – P. 217-225.

85. MacArthur, R. H. Fluctuations of animal populations, and measure of community stability [Текст] / R. H. MacArthur // Ecology. - 1955. – Vol. 36, № 7. – P. 353-356.

86. Malgorzata, O. Shell banding polymorphism in *Cepaea vindobonensis* in relation to habitat in southeastern Poland [Текст] / O. Malgorzata, A. Komorowska // Malacologia. - 2009. – Vol. 51. – P. 81-88.

87. Michelson, E. H. Characterization of the haemolymph antigens of *Austrolorbis glaratus* by disc electroforesis and immunoelectrophoresis [Текст] / E. H. Michelson // Ann. Trop. Med. And Parasitol. – 1966. – Vol. 60, № 3. – P. 280-287.
88. Oosterhoff, L. M. Variation in growth rate as an ecological factor in the landsnail *Cepaea nemoralis* (L). [Текст] / L. M. Oosterhoff // Netherland Journal of Zoology – 1976. – Vol. 27, № 1. – p . 1-132.
89. Peakall, R. GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research [Текст] / R. Peakall, P. E. Smouse. – Australian National University, Canberra, Australia. – 2001.
90. Perry, R. Shell size and population density in large helicid land snails [Текст] / R. Perry, W. Arthur // Journal of Animal Ecology. – 1991. – Vol. 60. – P. 409-421.
91. Raymond, S. Acrilamide gel electrophoresis [Текст] / S. Raymond. – Ann. N. Y. Acad Sci., 1964. – Vol. 121. – P. 350-365.
92. Rotarides, M. Uber die Bandervariationen von *Cepaea vindobonensis* Fer. [Текст] / M. Rotarides // Zool. Anz. – 1926. – B. 67, H. 1/2. – S. 28-44.
93. Sacchi, C. F. Population ecology of *Cepaea nemoralis* and *C. vindobonensis* along the north Adriatic coasts of Italy [Текст] / C. F. Sacchi // Malacologia. – 1984. – Vol. 25, № 2. – P.315-323.
94. Schwabl, G. Electrophoresis of proteins in natural populations of *Partula* (Gastropoda) [Текст] / G. Schwable, J. Murray // Evolution (USA). – 1970. – Vol. 24, №. 2. – P. 424-430.
95. Smithies, O. Zone electrophoresis in starch gels: Group variation in the serum proteins of normal human adults [Текст] / O. Smithies // Biochem. J. – 1955. – Vol. 61. – P. 629-641.
96. Stelfox, A. W. Researches into the hereditary characters of some of our British mollusca [Текст] / A. W. Stelfox // Jornal Conch. – 1918. – № 15. – P. 268-275.

97. Williamson, P. Population density affecting adult shell size of snail *Cepaea nemoralis* L. [Текст] / P. Williamson, R. A. D. Cameron, M. A. Carter // Nature. – 1976. – Vol. 263, № 5577. – P. 496-497.
98. Weider, L. J. Allozymic variation in tubificid oligochaetes from the Laurentian Great Lakes [Текст] / L. J. Weider // Hydrobiology. – 1992. – Vol. 234, № 2. – P. 79-85.
99. Wolda, H. Fine distribution of morph frequencies in the snail *Cepaea nemoralis* near Groninpen [Текст] / H. Wolda // J. of Anim. Ecology. - 1969 b. – Vol. 38, № 2. – P. 305-327.
100. Wright, C. A. Isolation by distance [Текст] / C. A. Wright // Genetics. - 1943. – Vol. 28. – P. 114-138.