

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

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КУСТАРНИКОВОЙ УЛИТКИ  
(*FRUTICICOLA FRUTICUM*) В ГОРОДЕ БЕЛГОРОД И ЕГО  
ОКРЕСТНОСТЯХ**

Выпускная квалификационная работа  
обучающегося по направлению подготовки 06.03.01 Биология  
очной формы обучения, группы 07001418  
Гринько Алины Геннадиевны

Научный руководитель:  
д.б.н., профессор  
Снегин Э.А.

БЕЛГОРОД 2018

## Оглавление

Введение .....	3
Глава 1. Обзор литературы по теме исследования.....	5
1.1. Систематическое положение кустарниковой улитки ( <i>Fruticicola fruticum</i> ).....	5
1.2. Конхиологические признаки <i>F. fruticum</i> .....	5
1.3. Распространение, биология и экология кустарниковой улитки .....	7
1.4. Методы исследования популяций кустарниковой улитки .....	9
1.5. Изменчивость кустарниковой улитки .....	14
Глава 2. Физико-географическое описание района исследования .....	18
2.1. Геологическое строение .....	18
2.2. Особенности рельефа .....	19
2.3. Характеристика климата .....	23
2.4. Характеристика водных ресурсов .....	26
2.5. Характеристика почв .....	28
Глава 3. Материал и методы исследования .....	30
3.1. Методика морфометрического анализа .....	31
3.2. Методы статистической обработки .....	32
Глава 4. Полученные результаты и их обсуждение .....	36
Выводы .....	44
Список использованных источников .....	46

## Введение

Экологическое состояние окружающей среды является важнейшей составляющей для развития и выращивания растений, жизнедеятельности животных, людей и других обитателей нашей планеты.

Одним из способов экологического мониторинга территории являются так называемые виды-индикаторы, благодаря которым мы имеем возможность проследить за изменениями в биоценозах под действием различных факторов, в том числе антропогенных.

Такие виды чувствительны к сукцессионным процессам морфологией своей раковины, а также соотношением частот полиморфных признаков, например, конхиологических. Их индикационная способность усиливается благодаря малоподвижности и широкому распространению.

Одним из таких видов-индикаторов является кустарниковая улитка более известная как *Fruticicola fruticum* Müll, 1774.

Актуальность работы обусловлена необходимостью постоянного контроля за популяцией, обновления статистических данных на основе которых можно сделать вывод об улучшении или ухудшении состояния окружающей среды в городе Белгород и его окрестностях.

Проблемой исследования является изучение структуры популяции объекта (вид *F. fruticum*) на территории города Белгород и в его окрестностях, а предметом исследования – структура популяции кустарниковой улитки и её фенетические признаки.

Исходя из вышесказанного целью выпускной квалификационной работы является изучение популяционной структуры кустарниковой улитки (*F. fruticum*) в городе Белгород и его окрестностях.

При выполнении данной работы были поставлены следующие задачи:

- 1) изучить состояние популяции *F. fruticum* на территории города Белгород и в его окрестностях;
- 2) изучить конхиологические признаки вида *F. fruticum*;
- 3) провести статистическую обработку полученных данных на основе фене-

тических признаков и промеров раковины;

4) изучить генетическую структуру вида на основе фенетических признаков раковины, а также провести расчёт ожидаемой гетерозиготности в популяциях.

Методы исследования выпускной квалификационной работы включают в себя методики работы со штангенциркулем и замеров раковин, сбор особей ручным способом (метод пробных квадратов), а также работу с программой Excel для обработки полученных данных статистическими методами.

Практическая значимость данного исследования заключается в том, что при изучении популяционной структуры вида-индикатора можно получить сведения о состоянии окружающей среды, которая является местообитанием исследуемого вида.

Выпускная квалификационная работа состоит из 50 страниц, включает в себя содержание, введение, четыре основных раздела и заключение. В список использованных источников входят 55 наименований. В данной работе используется 6 таблиц, 15 рисунков.

## Глава 1. Обзор литературы по теме исследования

### 1.1. Систематическое положение кустарниковой улитки (*Fruticicola fruticum*)

Систематическое положение изучаемого вида выглядит следующим образом:

Класс Брюхоногие (Gastropoda),

Отряд Легочные моллюски (Pulmonata),

Надсемейство Стебельчатоглазые (Helicoidea),

Семейство Брадибениды (Bradybaenidae).

Род *Fruticicola*

Вид Кустарниковая улитка (*Fruticicola fruticum*)

### 1.2. Конхиологические признаки *Fruticicola fruticum*

Раковина шаровидной формы, с округлым завитком, высота которого, приблизительно равна высоте устья, просвечивающая и тонкостенная. Взрослые особи имеют высоту раковины, которая колеблется в диапазоне 16–17 мм, а диаметр раковины – от 18 до 23 мм, с 5–6 плавно нарастающими выпуклыми оборотами [Ермаков, Снегин, 2004]. Последний оборот широкий, закруглённый и сильно вздутый. Остальные обороты плавно выпуклые, разделены умеренно глубоким швом. Пупок открытый и узкий. Ширина пупка обычно составляет 1/8–1/9 ширины раковины. На поверхности раковины возможно наличие тонких и частых спиральных линий, пересекающихся с радиальными невыразительными морщинами, которые хорошо видны при 10–20-кратном увеличении [Bouchet, Rocroi, 2009]. Вид является полиморфным по окраске раковины. Основной фон раковины белый до светло-желтого или коричневого до почти вишневого; часто над периферией находится узкая коричневая полоса, которая наблюдается у шва на одном-двух предыдущих оборотах. При изучении раковины в проходящем свете плотность фона и полосы одинаковая. Эмбриональные обороты гладкие, скульптура дефинитив-

ных оборотов представлена тонкими неправильными сглаженными морщинами и густыми, тонкими и неглубокими спиральными бороздками. Устье округлое и умеренно скошено, его края тонкие, острые и отвернуты слабо; колумеллярный край отвернут сильно и слегка перекрывает узкий цилиндрический пупок, сквозь который просматривается не более одного оборота (рис. 1) [Шилейко, 1978].



Рис. 1. Внешний вид раковины кустарниковой улитки

При определении возможны ошибки, так как раковины молодых особей при отсутствии полосы можно спутать с *Euomphalia strigella* и *Plicuteria lubomirskii* (рис. 2).



Рис. 2. Внешний вид: А – *Euomphalia strigella*; Б – *Plicuteria lubomirskii*; В – *Monacha fruticola*; Г – *Fruticicola fruticum*

Однако их возможно отличить по скульптуре поверхности, так как у обоих упомянутых видов нет наличия регулярных спиральных линий. У *E. strigella* радиальные морщины грубее, а на последнем хаотично располагаются небольшие вмятины; в случае наличия фрагментов спиральных линий, они не бывают четкими и не располагаются так же правильно, как у *F. fruticum*. При сравнении раковин *F. fruticum* и *P. lubomirskii* наблюдается одинаковое количество оборотов, но первые имеют большие размеры. На юге Украины распространен вид *Monacha fruticola* (см. рис. 2), который не имеет спиральных полос и отличается от *F. fruticum* меньшими размерами и более уплощенной формой раковины с узким пупком [Гураль-Сверлова, Гураль, 2012].

### **1.3. Распространение, биология и экология кустарниковой улитки**

Данный вид распространен в Восточной и Центральной Европе, Западной Азии. В пойменных лесах Европейской части России, в лесах Сибири на зарослях крапивы обильна кустарниковая улитка (*F. fruticum*), которая является единственным представителем лесной зоны южно-азиатского семейства брадибенид (Bradybaenidae). Встречается на влажных лугах и полях и на опушках леса, в светлых лесах. Обитает в садах, кустарниках, лиственных лесах. Реже забирается высоко на стволы деревьев, кусты и заборы. Кормовые растениями для данного вида являются: крапива (*Urtica* spp.), хмель (*Humulus* spp.) и другие травянистые растения. Улитка кустарниковая с сентября начинает питаться детритом. В октябре или ноябре, в зависимости от температуры окружающей среды, вид впадает в спячку. Зимует под листьями или зарывается в почву, а устье раковины при этом закрывает известковой мембраной. Летние засушливые периоды переживает также в диапаузе.

Этот вид является реликтом древней теплолюбивой фауны, которая в третичное время была распространена на территории современной Сибири и Северной Европы [Чернова, Былова, 2004].

Внутреннее строение. Нижняя часть спермовидукта и яйцевод образуют двойной изгиб, края которого, большей частью прилегают друг к другу. Немного ниже середины вагины впадает небольшой стилофор удлинённой или шаровидной формы. Дополнительный мешок часто того же размера и той же формы, что и стилофор. Слизистые железы парные, каждая из них представлена парой ветвей гроздевидной формы с ячеистыми стенками; однако эти ветви имеют тенденцию сливаться, и у некоторых экземпляров неразделённые. Железы впадают в дополнительный мешок не апикально, их проток становится единым уже внутри дополнительного мешка и впадает в полость стилофора ниже основания стрелы. Надклоачный пузырь отсутствует, но стенка вагины, противолежащая пенису, утолщена и заполнена очень рыхлой тканью; стенки этого участка нередко немного светлее окружающих участков. Внутренние стенки вагины несут неправильные продольные валики, некоторые из которых в проксимальной части разветвляются, уходя одной ветвью в семяприёмник, а другой – в яйцевод [Догель, 1981].

Пенис массивный и длинный, чехол пениса хорошо развит, охватывает около трети длины пениса и фиксирован, как и у большинства других видов, только у клоаки. Внутренняя поверхность пениса в дистальной части несёт множество беспорядочных коротких валиков и складок, в проксимальной части эта система несколько упорядочивается и приобретает косое направление: складки сходятся к одной линии под острым углом, направленным в сторону семяпровода. На этой же линии располагается широкий, слабо дифференцированный пениальный гребень. Короткий половой ретрактор крепится широким основанием к месту перехода эпифаллуса в семяпровод [Лихарёв, Раммельмейер, 1952].

Резервуар семяприёмника сравнительно с представителями семейства Брадибенид довольно велик [Шилейко, 1978].

Кустарниковая улитка является гермафродитом. Половая зрелость у моллюсков наступает через 10–14 месяцев (не считая анабиоз). Перед спариванием осуществляется брачный ритуал, который длится 20 минут. Копуля-

ция продолжается до 4,5–5 часов и чаще всего происходит в утренние часы, однако, в зависимости от температуры и влажности, может быть и в другое время суток. Сразу или через 3–5 суток моллюск приступает к кладке яиц. Перед откладыванием яиц животные передней частью туловища роют гнездовую ямку, которая представляет собой вертикальный ход в землю до 3,5 см глубиной. Инкубационный период яиц зависит от температуры и может продолжаться на протяжении 1–2 месяцев. Диаметр яйца кустарниковой улитки составляет 2–3 мм. Кладки осуществляются несколькими порциями, от нескольких штук до нескольких десятков и даже сотен. Эмбриональное развитие в среднем составляет от 8–36 суток.

Дыхание, у данного вида моллюсков, лёгочное. На внешней складке мантии находится дыхательное отверстие, называемое пневмостомом, которое открывается при переизбытке углекислоты.

На концах задних щупальцев присутствуют глаза, способные различать предметы, которые находятся на расстоянии до 1 см и степень освещения.

Моллюски передвигаются путем медленного скольжения на подошве ноги, а передвижение, при этом, осуществляется волнами сокращения. Для облегчения скольжения и смягчения трения, происходит выделение слизи.

В неволе продолжительность жизни до 6,5 лет [Зейферт, Хохуткин, 2010].

#### **1.4. Исследования популяций кустарниковой улитки**

Наземные улитки широко используются для изучения экологических процессов, которые обусловлены рядом факторов. Прежде всего, это легкость мечения и хорошая переносимость лабораторных условий; различия особей в пределах популяции и между популяциями; а также медленное передвижение, обеспечивающее возможность лёгкого отлова и наблюдений в природных условиях. В подобных исследованиях очень удобно использовать кустарниковую улитку *F. fruticum*, которая так же является биоиндикатором.

Данный вид широко распространен в Европе; восточной границей видового ареала является Зауралье [Хохуткин, 1997]. Это дает возможность сравнения факторов, влияющих на популяционную динамику вида в разных частях ареала. Подобные исследования кустарниковой улитки проводятся уже в течение 40 лет, что было отражено в различных научных публикациях [Матекин, Макеева, 1979; Зейферт, 1985а, б, 1987а, б, 1990, 1991 и др.; Хохуткин, 1997; Снегин, 1998, 1999, 2000а,б, 2001, 2002, 2005, 2006; Матекин и др., 2000; Макеева, и др., 2005]. Однако легкость сбора материала порождает большой риск случайностей и ошибок, самой важной из которых является трудность адекватного пробоотбора в природных популяциях и, соответственно, интерпретации получаемых результатов.

Наиболее простой способ ловли моллюсков – это ручной сбор. Но наиболее богаты сборы при просеивании подстилки при помощи почвенного сита на участке площадью 25 см<sup>2</sup>. Однако лучше всего сочетать сито с диаметром ячеек 10 мм, 3–4 мм (не пропускает мелкие ветки и листья) и сито поддон без ячеек (отсекает моллюсков с относительно крупной раковиной). Во время просеивания в поддоне может оставаться почва, которую можно собрать в небольшую емкость для последующего разбора в лаборатории. Нужно помнить, что перед просеиванием подстилки, нужно изучить верхние и нижние части листьев растений, произрастающих на изучаемом участке. Это необходимо для точного подсчета численности улиток, находящихся на травянистых растениях [Иванова, Снегин, 2007, 2009а, б, 2010].

При транспортировке живых крупных улиток рекомендуется в сухих проветриваемых емкостях (например, матерчатых пакетах, или баночках с вентиляционными отверстиями в крышке). В данных условиях моллюски становятся неактивными и закупоривают устья раковины, образуя эпифрагму.

Метод пробных квадратов применяется для малоподвижных особей, которым и является объект исследования. Пробной площадкой является «квадрат» – это небольшая территория, площадь которой зависит от характе-

ра биотопа. В пределах данного биотопа закладываются, равновероятно, несколько пробных площадок, на которых проводят подсчет численности особей, а затем рассчитывается среднее значение и определяется плотность популяции, исходя из которой, путем умножения на всю площадь биотопа и вычисляется численность всей популяции [Маглыш, 2001]. Однако, стоит отметить, что величины плотности наземных улиток, определенные методом пробных квадратов, бывают, как правило, заниженными.

На протяжении периода активности моллюсков возможно изучение размерно-возрастной структуры в популяциях *F. fruticum*. При этом происходит замер высоты и ширины раковины, а затем сравнение между собой по различным критериям [Снегин, 2015]. Но стоит помнить, что данная методика несовершенна и её необходимо контролировать (например, сбором улиток в разное время суток с одной территории и путём сравнения этих выборок) [Зейферт, Хохуткин, 2010].

Метод Джолли-Зебера используют для оценки численности популяции. Осуществляется данный метод путём присваивания индивидуальных меток особям при каждом последовательном отлове. Метки особям наносят черной тушью в трехкратной повторности, а затем индивидуальный номер, который покрывают слоем медицинского клея БФ-2. Для анализа способности возвращаться улиток на прежнее место (хоминг) некоторых меченных улиток выпускают на определенные расстояния (2–15 м) от места первичной поимки и при последующем обследовании участков отмечают их удаление от места выпуска.

Во всех выборках *F. fruticum* можно определить процент особей с полосатой раковиной.

Анализ распределения частот встречаемости полосатых и бесполосых особей проводят в разных популяциях и сравнивают их внутривидовое распределение по критерию Вилкоксона (при  $n < 100$ ) и Колмогорова-Смирнова (при  $n > 100$ ).

Для оценки воздействия всей совокупности климатических параметров можно проводить последовательные срезы цилиндра коэффициентов корреляций. Затем в группе тесно коррелировавших между собой показателей выделяют фактор, который в наибольшей степени коррелирует с долей полосатых особей. А в дальнейшем производят расчет методом множественного регрессионного анализа. [Зейферт, 1987, 1991].

Для изучения суточной активности улиток проводят круглосуточные наблюдения на изучаемом участке. Для этого используют улиток, взятых с опытного участка. Наблюдение начинают с 18 часов и продолжают в ночное время, используя при этом карманный фонарик с красным стеклом.

Величину активности рассчитывают по расстоянию, на которое улитка переместилась за 30-минутный интервал (в см). Далее эти расстояния откладывают на графике в виде гистограммы. Кроме того, можно измерить общий путь и расстояние, пройденные животным за сутки [Зейферт, 1988].

Также в период активности *F. fruticum* изучают состав пищи методом прямого наблюдения за питанием и анализом состава экскрементов. Далее исходя из характера суточной активности животных, определяют периодичность дефекации.

Для изучения количественных закономерностей питания улиток, собирают в природной популяции и помещают индивидуально в чашки Коха на 48 ч. По истечению данного времени, определяют количество выделенных экскрементов и проводят анализ на содержание в них сухого вещества и отношение количества выделенных экскрементов в течение одного акта дефекации к общему количеству выделенных экскрементов за сутки. Далее выясняется количество выделенных экскрементов за сутки у особей разного размера и определяется зависимость между этими показателями [Зейферт, 1990].

При изучении темпа роста *Fr. fruticum* в природных популяциях разного размера особей, перед спячкой или после выхода из спячки, метят индивидуальным номером. Затем этих улиток повторно измеряют в конце периода

их активного существования, когда рост прекращается, и рассчитывают зависимость между диаметром раковины в год отлова (Т) и через год (Т+1).

Определение биоэнергетических параметров проводят путём сжигания ряда кормов и экскрементов улиток в калориметрической бомбе для определения их калорийности в 2–3 повторностях из каждого варианта опыта.

Определение величины суточных колебаний веса моллюсков в зависимости от размера раковины путём сбора, взвешивания и последующего индивидуального помещения в чашки Коха, с относительной влажностью воздуха 100%, на период 6 ч. После истечения данного времени животные взвешиваются повторно, а высота и ширина раковины измеряется штангенциркулем.

После проведения эксперимента рассчитывается процент изменения веса по отношению к исходному [Зейферт, Хохуткин, 2010].

При изучении *F. fruticum* применяют такой метод, как электрофорез, который является неотъемлемым элементом работы при исследовании белков и нуклеиновых кислот. Данный метод позволяет разделить макромолекулы по пространственной конфигурации, размерам, вторичной структуре и заряду. В результате его используют для качественного и для количественного анализа макромолекул [Остерман, 2002].

Явление электрофореза описывается тем, что под воздействием внешнего электрического поля заряженные молекулы, в зависимости от их суммарного заряда, перемещаются к аноду или катоду.

При движении молекулы, в электрическом поле, её подвижность зависит от силы сопротивления среды, заряда и характера растворителя, который является электролитом [Щукин и др., 2006].

На практике, при изучении данного вида, чаще всего, применяют электрофорез в поддерживающей среде, который является разновидностью зонального электрофореза [Peacock, Dingman, 1968]. При этом для анализа биологических макромолекул используют различные гели, в качестве среды, а наиболее распространённые среди них это – агарозные и полиакриламидные гели [Rodbard, Chrambach, 1970].

Агарозный гель, который представляет собой линейный полисахарид, является наиболее простым и удобным в использовании. Гель образуется путём связывания в пространственную сетку пучков нитей, за счёт образования водородных связей между ними [Tamura et al., 2013]. За счёт обладания механической прочностью и достаточно большими размерами пор, агарозные гели применяют при разделении крупных макромолекул (например, ДНК) [Gurrieri, Smith, 1999]. При изменении концентрации агарозы, возможно менять средний размер пор в геле. Таким образом концентрация агарозы в геле свыше 2% даёт возможность разделять не только нуклеиновые кислоты, но и крупные белковые молекулы [Chrambach, Rodbard, 1997; Остерман, 2002].

Также для анализа природных популяций *F. fruticum* используют метод ДНК-комет, который позволяет оценить степень разрушения ДНК в ядрах клеток улиток [Снегин, 2014].

### **1.5. Изменчивость кустарниковой улитки**

Изменчивость на популяционном уровне подразумевает, что особи могут различаться по некоторым характеристикам [Хохуткин, 1997]. Однако различия могут быть непрерывными и прерывистыми. При прерывистых различиях особи могут показывать любые значения в диапазоне измерений (например, вес тела и изменчивость размера раковины), а при непрерывистых – каждая особь может показывать только одно из заданного набора дискретных значений (например, электрофоретическая мобильность белков и полиморфизм ДНК или некоторые виды цвета и опоясанности раковины). При статистической обработке результатов наблюдений состав популяции с учетом непрерывно изменяющихся параметров сводят к дисперсии измерения и среднему значению. С другой стороны, прерывистая изменчивость описывается по частотам типов изменчивости. Эти две категории изменчивости не являются строго взаимоисключающими [Зейферт, Хохуткин, 2010], однако

их принято рассматривать таковыми, поскольку к каждой применяются различные методы анализа.

Прерывистая изменчивость в популяциях улитки *F. fruticum* проявляется в форме полиморфизма. В основном, к нему относятся характер опоясности раковины (рис. 3) и окраски (рис. 4), которая может быть от беловатой до коричневатой [Хохуткин, 1997], однако полиморфизм может так же наблюдаться по электрофоретической подвижности белков [Зейферт, Хохуткин, 2010].

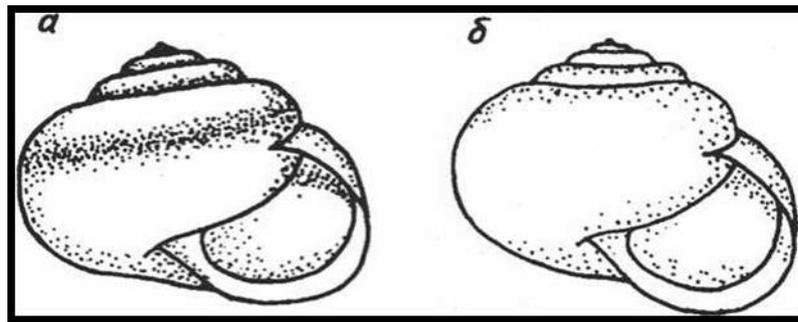


Рис. 3. Полиморфизм раковин *Fruticicola fruticum*: а – раковина опоясана одной цветной спиральной полосой, полосатая морфа (+); б – раковина, не имеющая спиральной полосы, бесполосая морфа (–) [Хохуткин, 1997]



Рис. 4. Вариация окраски раковины у кустарниковой улитки

Так же часто в одной колонии можно увидеть моллюсков со светлыми и темными, полосатыми и бесполосыми раковинами.

Известно, что наличие продольной коричневой полосы на раковине у *F. fruticum* контролируется рецессивным аллелем П+, поэтому «полосатые» особи являются гомозиготами по этому рецессивному аллелю [Хохуткин, 1979]. Желтый цвет раковины (Ц3) также является гомозиготным фенотипом по аллелю желтой окраски [Снегин, 1999].

В настоящее время получены важные данные фенетики и морфометрии для *Fr. fruticum* [Макеева, 2008].

При сравнении групп нескольких популяций, которые находятся в различных физико-географических районах было выявлено, что на их фенетику существенно влияют определённые условия, которые выступают в качестве факторов естественного отбора и сложились при участии антропогенного фактора. По мере увеличения континентальности климата (при движении на восток) происходит увеличение частот гомозиготных фенотипов П+, Ц3. Чаще всего для популяций характерна низкая концентрация улиток с желтой окраской раковины и особей с продольной полосой на раковине. Доминирующие фены в популяциях – это красно-коричневая окраска (Ц1) и светло-коричневая окраска раковины (Ц2), а также отсутствие полосы (П–) [Снегин, 1999].

При анализе средних значений промеров раковин моллюсков на территории юга Среднерусской возвышенности *Fr. fruticum* было замечено, что моллюски, обитающие во влажных биотопах, имеют большую раковину, чем в сухих [Снегин, 1996]. Наиболее прижатые раковины с узким устьем были найдены на открытых скальных обнажениях известняков с узкими трещинами, где в дневные часы обычно укрываются улитки от перегрева (заповедник «Галичья гора», участок «Воргольское»). Однако данные формы раковин так же встречаются, далеко за пределами Среднерусской возвышенности, в предгорьях Альп Трансильвании [Снегин, 2006, 2009, 2010б]

Иногда картина распределения частот особей с продольной полосой на раковине в популяциях *Fr. fruticum* противоположно распределению фена Ц3. Чаще всего это наблюдается в промышленных зонах, где отмечаются

низкие частоты встречаемости фенотипа, по сравнению с удаленными от ГОКов участков. Такое явление, прежде всего, возможно при деградации растительности и, следовательно, осветлении биотопов в зоне антропогенного воздействия, т. к. известно, что полосатые морфы чаще всего обитают в тенистых биотопах [Матекин, Макеева, 1979; Макеева, 2008].

Однако при детальном изучении данного явления можно сказать что:

- 1) некоторые группы особей сочетают в себе процессы увеличения частот аллелей, которые отвечают за желтый цвет с присутствием полосы на раковине [Снегин, Иванова, 2008];
- 2) сходные по затенению биотопы характеризуются достоверно разными значениями частот данных аллелей;
- 3) были выявлены достоверные колебания в популяциях частот аллелей этих фенов в различные годы без резких нарушений в биотопах. Более того увеличение частоты фена ЦЗ может говорить о том, что на данных территориях может быть повышен радиационный фон [Снегин, 2010а].

В итоге можно говорить о том, что в популяциях *Fr. fruticum* изменение характера опоясанности раковины и частот фенов окраски имеют полифакторный характер, а использовать их в роли биоиндикаторных признаков представляется возможным лишь на основании продолжительного мониторинга [Снегин, 2012].

## **Глава 2. Физико-географическое описание района исследования**

### **2.1. Геологическое строение**

Белгородская область расположена на территории Восточно-Европейской платформы. Белгородская область – это возвышенная равнина с пологоволнистыми пространствами, расчленёнными долинно-балочной и овражной сетью, которая занимает часть южного склона Среднерусской возвышенности.

В процессе длительного развития земной коры сформировался современный рельеф данной территории. Однако со времени массового заселения территории области начали происходить существенные изменения в рельефе. Белгородскую область пересекает густая сеть речных долин, отличительной чертой которых является различное направление. Такие реки как Сев. Донец, Ворскла и Короча текут с северо-востока на юго-запад: Калитва и Тихая Сосна – широтно, а Оскол – меридионально.

Ландшафт территории области в основном формируют балки. На территории можно встретить два типа балок: долинообразные и цирковидные. Балки и овраги области занимают 370 тыс. гектаров.

Белгородская область находится на юге Курской магнитной аномалии. За счёт этого здесь выявлены крупные запасы бокситов, железных руд, апатитов, минеральных вод, месторождения таких строительных материалов как мел, глина, песок и др.

Геологическое строение Белгородской области включают в себя слагающие территорию области породы, которые формировались долгое время. Территория же исследуемой области располагается на Русской равнине, которая является древнейшей и находится на геологической структуре – Восточно-Европейской платформе, которая имеет чехол и фундамент. Фундамент слагается из прочных горных пород (гранит, базальт, диабаз), образовавшиеся во время застывания магматического расплава. В фундаменте платформы также присутствуют гнейсы, кварциты и мигматиты. Эти породы

называются метаморфическими, так как образовались при высоких температурах и давлениях в присутствии водных растворов. Сверху фундамента залегают чехол из осадочных пород (образовались из частиц минералов), мела (образовались из ракушек микроорганизмов), песка, мергеля, глины и суглинков [Ахтырцев, Соловиченко, 1984].

## 2.2. Особенности рельефа

Поверхность Белгородской области – это волнистая равнина, которая приподнята почти на 200 метров над уровнем моря и наклонена с севера на юг. В основном, течение главных рек указывает на понижение в этом направлении, а кристаллический фундамент Русской платформы приподнят и формирует наиболее возвышенную часть территории. Это район истоков Сейма и Верхнего Поосколья. Самая высокая точка области составляет 276 метров над уровнем моря и находится в Губкинском районе, между селами Ольховатка и Истобное. Долины Оскола и Северского Донца считаются наиболее пониженными местами области. Однако на границе с Украиной эти речные долины опускаются значительно низко, и их абсолютный уровень для Оскола составляет 79 метров, а для Северского Донца – 102 метра.

Рельеф области был выработан деятельностью поверхностных текучих вод, т.е. произошёл от эрозии. Этому также способствовали хищническое уничтожение лесов и неправильная обработка полей, которые привели к интенсивному развитию оврагов. Белгородская область является одной из наиболее густо изрезанных балками, оврагами и речными долинами районов Русской равнины. Эти образования считаются главными формами местного рельефа. На данной территории встречаются формы пезрозионного происхождения такие как блюдцеобразные понижения (поды), карстовые провалы и воронки, сторожевые курганы, оползни и валы.

Территория области расчленена речными долинами, которые образуют водораздельные комплексы, являющиеся ведущей чертой рельефа. Это самые

ровные и сухие возвышенные пространства, которые простираются в направлении главных рек постепенно понижаясь к западу. Данные комплексы за пределами области переходят в Приднепровскую террасовую низменность, а к востоку – в Окско-Донскую.

Три водораздельных комплекса пересекают область. В западной части главный водораздел располагается между короткими верховьями притоков Днепра и Дона, в восточной – между Осколом и Доном и в средней – между долинами Северского Донца и Оскола. Отдельные многочисленные вторичные водораздельные возвышенности, расчленяются системой притоков главных рек, балок и оврагов. Равнинные пространства – это важнейшие пахотные угодья, однако значительные площади заняты склонами речных долин, возвышенностей и балок.

Речные долины – это характерные формы рельефа, которые сформировались еще в доледниковое время, но позже, в четвертичном периоде, испытали ряд последовательных преобразований. Доказательством этому служит наличие нескольких террас на их склонах, наиболее молодыми из которых являются пойменные террасы. В широких долинах поверхность равнинная, а террасы широкие. Ширина самых низких, пойменных террас находится в пределах – от 100 метров до 2–3 километров. Практически во всех речных долинах находятся двусторонние поймы. На них выделяют несколько зон: вдоль русла реки находится прирусловая, возвышенная зона, далее от реки – центральная заиленная пониженная зона, а еще далее – возвышенная прикоренная часть поймы. В поймах выделяются повышенные (затопляемые изредка) и пониженные (затопляемые ежегодно) уровни. На пойменных террасах накопился органический и минеральный ил, который был смыт с поверхности речных бассейнов и образовал пойменно-луговые почвы, которые обладают высоким плодородием. Почти на всех речных долинах по левому склону прослеживаются по три надпойменные террасы, которые пролегают узкими либо широкими полосами и в виде уступов спадают в сторону рек. Счет их ведут снизу-вверх. Особенно хорошо выражается первая терраса.

Над уровнем реки она может поднимается на высоту 5–15 метров. Данная терраса обычно состоит из песка и лессовидных отложений. Вторая и третья террасы располагаются на высоте 40–70 метров, а ширина их колеблется от 3 до 7 километров.

Второй важный элемент областного рельефа – балки, которые пролегают на километры в длину и сотни метров в ширину при значительной глубине. Современные балки образовались недавно, за счёт чего сохраняют вид оврагов. Густота балочной сети в разных районах различна, а ее общая длина достигает более 20 тысяч километров.

Динамичными формами рельефа области – это овраги, которые являются глубокими понижениями с крутыми обнаженными склонами и узким дном. Развитие оврагов происходит быстро: в год они удлиняются на 1–2, а реже на 5 и более метров. На территории села Гостищево находится большой овраг, которые за последние 50 лет увеличился в длину на 500 метров. В восточной части области склоны Средне-Русской возвышенности образуют крутые уступы в сторону Окско-Донской низменности, где и сосредоточено большое количество оврагов. Данные формы рельефа наносят огромный вред хозяйству области. Они подступают к постройкам и дорогам, создавая угрозу строениям и транспорту, способствуют эрозии почвы и уменьшают площадь пахотных земель. Приблизительно 60 процентов всех угодий сельского хозяйства области подвержено эрозии. Поэтому на территории Белгородской области применяется комплекс противозерозионных мероприятий.

В общем поверхность области пригодна для развития всех отраслей промышленности, экономики, сельского хозяйства, развития сети транспортных путей и для создания населенных пунктов [Лисецкий и др., 2006].

Территорию области, по характеру поверхности можно разделить на шесть геоморфологических районов: 1 – пониженное Заосколье, 2 – приподнятое Заосколье, 3 – возвышенное Предосколье, 4 – платообразное Загорсклье, 5 – высокое Центральное междуречье, 6 – возвышенное Предгорсклье.

Пониженное Заосколье располагается на части левобережного Поосколья, которое является южной частью Красногвардейского, Волоконовского и Алексеевского районов, а также таких районов как Вейделевский, Ровеньский и восточной частью Валуйского. Это, в основном, является пониженным пространством.

Приподнятое Заосколье находится на северном левобережье Поосколья. Оно располагается на развилке притоков Дона – Потудани и Тихой Сосны. На данной территории располагаются Чернянский, Старооскольский, Новооскольский, частично Волоконовский, Алексеевский и Красногвардейский районы. С запада на восток на широте Чернянка – Острогожск простирается вытянутое, узкое, оконтуренное междуречье с абсолютной высотой, которая достигает 240 метров. Немного южнее расположено другое междуречье в виде равнобедренного треугольника (Чернянка – Красногвардейское – Волоконовка). Здесь речная сеть развита слабо, однако большое количество балок и оврагов разрезают поверхность и обнажают коренные породы осадочной толщи, а часть района занята широкими межводораздельными понижениями.

Возвышенное Предосколье занимает правобережное Поосколье. Поверхность района здесь сильно изрезана верховьями притоков Северского Донца (Волчья, Нежеголь) и системой небольших притоков Оскола (Холок, Осколец, Дубенка, Чуфичка, Халань, Орлик, и др.). На территории Предосколья образовался комплекс коротких широтных, узких междуречных гряд, которые на западе соединяются в единое целое.

Платообразное Заворсклье располагается на западных районах области между реками Пслон и Ворсклой (Ивнянский, Ракитянский районы, а также западная часть Белгородского района). Здесь находятся широкие, округлые и плоские водоразделы, которые имеют вид высоких плато с абсолютными отметками, превышающими 240 метров. По мере сближения долин Ворсклы и Ворсклицы, к югу, платообразные междуречья входят в приречную пониженную равнину.

Высокое Центральное междуречье находится между реками Корочей и Северским Донцом в пределах южной части Прохоровского, восточной – Белгородского, западной – Корочанского и северо-западной части Шебекинского районов. Три узкие водораздельные гряды, вытянуты в меридиональном направлении и соединяются в единое целое в северной части области. Поднятие рельефа здесь достигает 276 метров. Эти гряды выклиниваются постепенно, понижаясь к югу.

Возвышенное Предворсклье расположилось между такими реками, как Северский Донец и Ворскла. Водораздельная возвышенность разделена короткими правыми притоками Северского Донца и верховьями уходящих на юг рек Уды, Лопани и Харькова и вытянута почти в меридиональном направлении [География ..., 1996].

### **2.3. Характеристика климата**

Климат – это совокупность метеорологических условий, характерных для определённой местности. Климат характеризуется средним состоянием температуры воздуха, ветров, осадков и барометрическим давлением.

Зима в Белгородской области характеризуется преобладанием восточных ветров, а лето – преобладанием континентального воздуха умеренных широт и поступлением континентальных тропических воздушных масс из южных и юго-восточных районов. В весеннее время наблюдается сохранение господства ветров восточного происхождения, а осенью – западного. Самым холодным месяцем года считается январь, а самым теплым – июль. Температура воздуха, в среднем, на севере области составляет 19,4, а на юго-востоке увеличивается до 20,6 (г. Валуйки). Среднегодовое количество осадков на территории Белгородской области изменяется от 536 мм на юго-востоке и до 553 мм в северных и центральных районах. Иногда на территории Белгородской области можно наблюдать засуху, суховей, сильный ветер, ливень, град, заморозки (в тёплый период года).

Климат Белгородской области определяется многолетним режимом погоды, который формируется под воздействием солнечной радиации, подстилающей поверхности и циркуляции атмосферы.

Чаще всего изменение погоды в большей степени зависит от ветров. Ветры могут возникать при непрерывном изменении барометрического давления. Над Белгородской областью в юго-восточной части проходит ось Воейкова, или линия повышенного давления, являющаяся климато- и ветрораздельной границей. Данная ось на территории области проходит от Харькова через Валуйки, Алексеевку, а затем в сторону Саратова и разделяет область на две неравные части: юго-восточную с доминированием ветров восточных направлений, приносящих сухой воздух и западную циклоническую, в которой преобладают западные ветра, приносящие осадки. Воздух Атлантики, зимой вызывает повышение температуры, таким образом можно наблюдать мягкую, пасмурную погоду со снегопадами, временами оттепелей, а весной тот же воздух даёт осадки, похолодание и облачность. Арктический воздух зимой – сильные морозы, а осенью – ранние, а весной – поздние заморозки.

В теплое время года ось Воейкова ослабевает и область попадает под влияние азиатского материка. Этот период времени можно наблюдать юго-восточные ветры и суховеи, которые могут высушивать почву и наносить огромный вред сельскохозяйственным культурам.

Рассматривая элементы климата важно помнить, что огромное значение имеет температура воздуха. В среднем, годовая температура воздуха в Белгородской области находится в пределах от  $+5,9^{\circ}$  до  $+6,6^{\circ}$ . Увеличение температуры воздуха начинается с севера и заканчивается на юге области. Наибольшее значение ее может достигать  $41^{\circ}$ , а абсолютный минимум до  $-38^{\circ}$ . Годовая амплитуда температуры воздуха, в среднем, составляет  $79^{\circ}$ .

Характерная особенность температурного режима – сумма температур, в среднем за сутки, когда она превышает  $10^{\circ}$ . Для Белгородской области температурный режим приблизительно равен  $2450^{\circ}$  на севере и  $2700^{\circ}$  на юге. Солнечное сияние примерно продолжается около 1800 часов. Благодаря этим

тепловым ресурсам возможно выращивание сельскохозяйственных культур в регионе. Весной теплая погода благоприятствует росту растений, однако в этот период холод может вернуться, что наиболее заметно в начале мая, что вызвано арктическим воздухом и последующим вымерзанием земли.

Сельскохозяйственные культуры особенно продуктивны при необходимом количестве тепла, которое определяется удовлетворенностью их влагой. Средней показатель количества осадков в год составляет от 420 до 590 мм, однако в пределах территории области происходит их неравномерное распределение, которое связано с разнообразием рельефа и присутствием лесных массивов. Самая увлажненная часть области – западная, так как именно на западных склонах возвышенностей и в долинах выпадает наибольшее количество осадков.

Переход средней суточной температуры воздуха через 0° происходит осенью в ноябре, и это время происходит промерзание почвы. Зима вначале неустойчива, однако с наступлением морозов в декабре образуется снежный покров, который предохраняет озимые культуры от низких температур.

Наступление весны происходит в марте, но в южные и западные районы она приходит на 3–5 дней раньше, чем на северо-восток области. Лето продолжительное и жаркое с преобладанием солнечных дней над пасмурными. Осень непродолжительна, также, как и весна.

Территорию Белгородской области, по агроклиматическим признакам, делят на два района – юго-восточный и северо-западный.

Северо-западный – это наиболее холодный район. Снежный покров здесь наблюдается до 105 дней, а безморозный период держится 155–160 дней. Осадки распределяются равномерно, поэтому данный район считается влагообеспеченным и располагается в благоприятных климатических условиях.

Юго-восточный район более теплый относительно северо-западного. Снежный покров обычно держится не более ста дней, а безморозный период

продолжается в течение 155–165 дней. Этот район характеризуется меньшей влагообеспеченностью, чем северо-западный [Ахтырцев, 1984].

#### **2.4. Характеристика водных ресурсов**

На территории Белгородской области небольшое количество водных ресурсов, из которых поверхностные воды составляют 0,45 процентов (реки, озера, пруды, искусственные водоемы) от всей территории. Многие реки, которые берут начало на территории области, впадают в бассейны Черного и Азовского морей. Данные реки имеют меридиональное направление и текут с севера на юг, отдавая свои воды Днепру и Дону.

Реки Оскол и Северский Донец имеют выработанные русла и отчетливые долины с асимметричными склонами, а более мелкие реки со слабо выработанными руслами, пологими берегами и медленным течением. Данные характеристики рек связаны с физико-географическими условиями, которые характерны южным склонам Средне-Русской возвышенности.

Период летне-осеннего понижения воды наблюдается в конце апреля–начале мая, а наибольшее снижение уровня воды приходится на август–сентябрь. Практически каждый год низкий уровень воды нарушается дождевыми паводками. Однако чаще всего их можно наблюдать в июне – августе.

В области находятся в большей части небольшие реки, достигающие в длину чуть более 25 км. Однако некоторые имеют длину свыше 100 километров: Ворскла, Оскол и Северский Донец. Средняя плотность речной сети области составляет 0,12 километров на один квадратный километр, а общая протяженность – 5000 километров.

Главная река области – Северский Донец. Его родники начинаются близ села Подольха Прохоровского района. Река пересекает область с севера на юг только верхним течением, а южнее Белгорода и вниз по течению русло расширяется, и Северский Донец становится в полноводную реку, длина ко-

торой составляет 1053 километра. Протекает также по территории Украины и Ростовской области, а затем недалеко от станицы Раздорской впадает в Дон.

На территории области в Северский Донец впадают несколько рек, которые являются его притоками и увеличивают его систему. К правым притокам относятся Липовый Донец, Саженьский Донец, Топлинка, Везелка (Болховец), а левые – Нежеголь и Разумная.

Река Оскол является второй по величине рекой, после Северского Донца, берёт начало близ села Погожего в Тимском районе Курской области. Река пересекает восточную часть области и имеет большое количество притоков, образуя, таким образом, сложную речную систему. Правобережные притоки: Чуфичка, Осколец, Халань, Орлик. Олынанка, Козинка, Холок, а левобережные – Котел, Убля, Беленькая, Грязная, Валуй и Сазан. Более широким и мощным река Оскол становится ниже по течению. В Харьковской области, южнее города Изюма, он вливается в Северский Донец.

Белгородская область бедна на озера. Некоторые из имеющихся озёр располагаются на пойменных террасах и представляют собой старицы, которые заполнены водой только во время половодья. Летом их уровень снижается, а осенью дожди их снова наполняют водой.

Болот в области так же немногочисленны. Они располагаются на пониженных участках пойм, у подножий склонов, в местах выхода ключей. Многие из этих болот являются торфяными, а также путем мелиорации можно преобразовывать их в сельскохозяйственные угодья.

Для контроля поверхностного водного стока, в пределах области, созданы водохранилища – Белгородское недалеко от областного центра, Морквинское – в Чернянском районе, Солдатское – в Ракитянском районе и Старооскольское – в северном Поосколье. В перспективе создание новых водохранилищ на Ворскле и Северском Донце.

На территории балок и оврагов строятся пруды. В настоящее время, в области, их насчитывается уже около 450. Больше всего прудов насчитывается в Белгородском, Ракитянском, Борисовском и Яковлевском районах.

Огромное хозяйственное значение имеют подземные воды, которые залегают на различных глубинах несколькими горизонтами и используются в народном хозяйстве [Петин и др., 2008].

## 2.5 Характеристика почв

На протяжении долгого времени, в условиях лесостепи, происходило формирование почв Белгородщины. Среди большого количества факторов почвообразования, особое воздействие на развитие почв оказывает лесная и степная растительность. Благодаря этому возникли черноземы и серые лесные почвы.

Черноземные почвы преобладают на территории области и являются наиболее плодородными. В их состав входит большой запас гумуса и мощные перегной, по данным признакам чернозем делят на мощные, сверхмощные и тучные. Мощные черноземы имеют перегнойный горизонт, который в толщину достигает 75–90 сантиметров, сверхмощные – свыше 1 метра. Гумус в мощных черноземах занимает 8–12 процентов, в тучных – 15–18 процентов. Типичные черноземы занимают более 30 процентов от почв области.

Обыкновенные черноземы, занимающие 14 процентов площади, распространены на окраине лесостепной зоны, южнее реки Тихой Сосны. Перегнойный горизонт этих почв по мощности составляет 50–70 сантиметров, а количество гумуса – около 10 процентов.

Остальную большую часть области занимают типичные черноземы с перемежающимися с ними выщелоченными и оподзоленными. Таким образом черноземы занимают более 75 процентов площади области.

Серые лесные почвы располагаются в северной части правобережного Поосколья, на юге Центрального междуречья, а отдельные островки этих почв можно встретить на левобережье Тихой Сосны, в бассейне Валуя и в Предворсклье. В зависимости от степени оподзоленности и содержания гумуса различают светло-серые и темно-серые подтипы, которые в своём со-

ставе имеют от 3 до 10 процентов гумуса. По плодородию уступают черноземам.

На территории области находятся пятна солодей, солонцов и солончаков. Такое засоление почв связано с близким залеганием к поверхности соленосных пород, грунтовых вод, богатых минеральными солями. Однако эти почвы используются в хозяйстве, так как промывка и гипсование засоленных почв, внесение органических и минеральных удобрений делают их пригодными.

Пойменные террасы речных долин богаты на пойменные (аллювиально-луговые) почвы, сформированные благодаря переработке речных отложений, которые накапливаются на днищах долин во время половодий. Данные отложения залегают слоисто, поэтому в них наблюдается чередование мелко- и крупнозернистых частиц. Далее при условии повышенного увлажнения и развития травянистой растительности на этих отложениях сформировались почвы, которые богаты органическими веществами. Такие почвы тянутся узкими полосами вдоль пойменных террас.

Пойменные почвы плодородны, а площади, которые они занимают являются ценными сенокосными угодьями и пастбищами. Такие почвы служат хорошей базой для выращивания огородных, а иногда – садовых культур.

Притеррасная части поймы, а именно в отдельных понижениях рельефа на аллювиальных суглинках при условии хорошего увлажнения и близком расположении грунтовых вод образуются лугово-болотные и подобные им почвы [Лисецкий и др., 2006].

### Глава 3. Материалы и методы исследования

Сбор улиток производился в окрестностях города Белгород, в зарослях травянистых растений, таких как: крапива, хмель, борщевик и лопуха влажных лугах, полях и на опушках леса по берегу водоёмов. Местоположение выборок определялось при помощи навигатора Статус GPS 7.5.162, а затем наносилось на карту. Площадь и размер биотопов, занимаемые популяциями кустарниковой улиткой, так же определялись по карте.

Для изучения популяций *F. fruticum* при ручном сборе улиток применялся метод пробных квадратов (по 10 площадок площадью 1 м<sup>2</sup> в каждой популяции). Камеральную обработку улиток, включающую исследование фенетики и морфометрии, проводили на месте сбора.

Собранные особи были объединены в четыре группы, которые охватывают территорию города Белгород и его окрестностей по берегам реки Северский Донец (рис. 5).

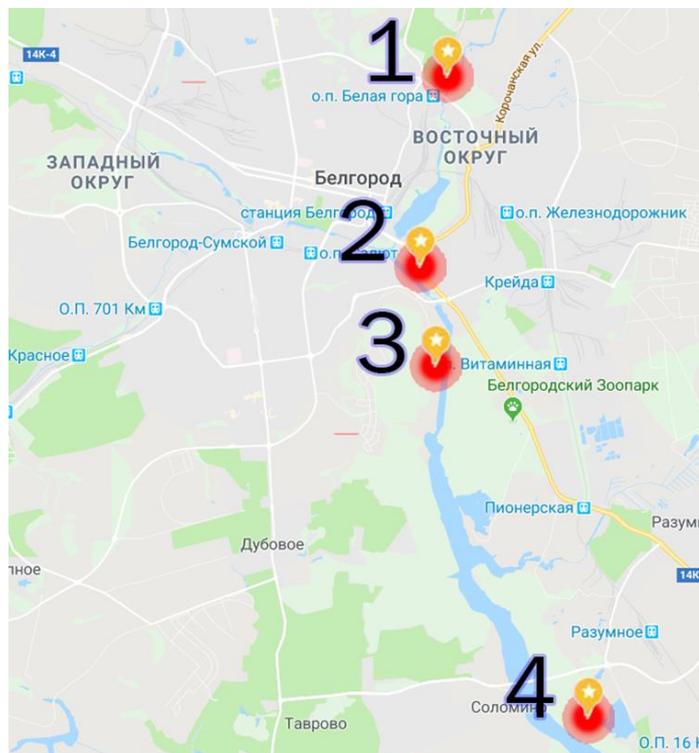


Рис. 5. Карта-схема города Белгород и его окрестностей с обозначенными пунктами сбора *Fruticicola fruticum*

Первая группа объединяет популяции, исследованные в городе Белгород по улице Студенческая, вторая – по улице Волчанская, третья – по улице Донецкой, а четвёртая – в окрестностях города Белгород вблизи села Соломино.

### 3.1. Методика морфометрического анализа

Для оценки состояния природных популяций использовался морфометрический метод. Он основан на измерении наиболее значимой для исследователя части тела улитки – раковине. Для анализа морфометрии были использованы раковины взрослых особей, которые достигли третьего возраста и закончили рост, о чем свидетельствует отворот устья. Схема промеров раковины представлена на рисунке 6. Все параметры измерялись с помощью штангенциркуля в миллиметрах с точностью до десятых долей. Так же изучалась и оценивалась частота встречаемости дискретных фенотипов, таких как желтый цвет раковины (ЦЗ – гомозигота по аллелю желтой окраски) и наличие продольной полосы на раковине (П+ – гомозигота по рецессивному аллелю).

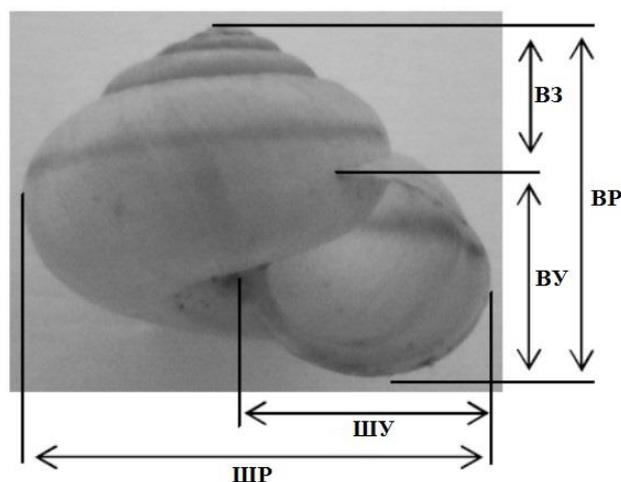


Рис. 6. Раковина *Fruticicola fruticum* (промеры: ВР - высота раковины, ШР – ширина раковины, ВЗ – высота завитка, ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья)

Во всех выборках *Fr. fniticum* определялся процент особей с полосатой раковиной.

Кроме того, из взятых абсолютных значений были вычислены индексы, т. е. отношение параметров друг к другу: высота раковины к ширине раковины и высота завитка к высоте раковины, а также рассчитаны площадь и объем раковины, из которых получили отношение объема раковины к площади устья.

### 3.2. Методы статистической обработки

После получения необходимых данных по морфометрии нами была проведена их статистическая обработка.

Средняя арифметическая – величина, вычисление которой проводится посредством сложения всех чисел и деления на их количество:

$$M = \frac{\sum V}{n}, \quad (3.2.1)$$

где  $M$  – средняя арифметическая;

$\sum$  – знак суммирования;

$V$  – дата, или результат измерения признака у каждого объекта в исследуемой группе;

$n$  – число объектов в группе.

Среднее квадратическое отклонение – это показатель, который показывает степень разнообразия изучаемого признака:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (V-M)^2}{n-1}}, \quad (3.2.2)$$

где  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение;

$V$  – дата;

$M$  – средняя арифметическая;  
 $n-1$  – число степеней свободы, равное числу объектов в группе без одного.  
 ного.

Вычисление ошибки средней арифметической проводится по формуле:

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}, \quad (3.2.3)$$

где  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение;  
 $n$  – объём выборки.

С помощью доверительного интервала определялась возможная погрешность средней арифметической ( $\pm\Delta$ ):

$$\Delta = t_{st} \times m, \quad (3.2.4)$$

где  $m$  – ошибка средней арифметической,  
 $t_{st}$  – стандартное значение критерия Стьюдента при определенной степени свободы ( $n-1$ ) и пороге вероятности безошибочных прогнозов (0,95; 0,99; 0,999), которая определяется по таблице [Peakall, Smouse, 2006].

Зависимость между признаками оценивали с помощью коэффициента корреляции:

$$r = \frac{\sum a_x \times a_y}{\sqrt{\sum a_x^2 \times \sum a_y^2}}, \quad (3.2.5)$$

где  $a_x = V_x - M_x$  и  $a_y = V_y - M_y$ .

Ошибка коэффициента корреляции:

$$m_r = \sqrt{\frac{1-r^2}{n-2}}, \quad (3.2.6)$$

где  $r^2$  – коэффициент корреляции в квадрате;

$n$  – число пар значений для вычисления коэффициента корреляции.

Достоверность полученных данных оценивалось с помощью критерия Фишера для малочисленных выборок:

$$F = \frac{(M_1 - M_2)^2 \times (n_1 + n_2 - 2)}{C_1 + C_2} \times \frac{n_1 \times n_2}{n_1 + n_2}, \quad (3.2.7)$$

где  $F$  – критерий достоверности по Фишеру;

$M_1 - M_2$  – разность средних арифметических;

$n_1$  и  $n_2$  – объемы выборок;

$C_1$  и  $C_2$  – дисперсия центральных отклонений первой и второй выборок.

Далее с помощью статистических методов были обработаны данные по фенетике. Частоты встречаемости аллелей, желтой окраски раковины и наличия продольной полосы на раковине, рассчитывали с помощью уравнения Харди-Вайнберга (биномиальное распределение), которое является частным случаем бинома Ньютона:

$$(p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2, \quad (3.2.8)$$

где  $p$  и  $q$  – частоты альтернативных аллелей.

Для определения уровня ожидаемой гетерозиготности и генетических дистанций между популяциями по Неи и Ли использовали программу GenAIExv.6.5. С помощью программы MEGA6 был проведен кластерный анализ между популяциями по исследуемым признакам и построены дендро-

граммы для исследования меры генетического различия (дивергенции) между популяциями *F. fruticum* [Nei, Li, 1979].

Для определения доверительных интервалов и установления разности средних арифметических качественных признаков применяли критерий Фишера (метод  $\varphi$  (фи)):

$$F_d = (\varphi_1 - \varphi_2)^2 \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} \geq F_{st}, \{v_1=1; v_2= n_1 + n_2 - 2\}, \quad (3.2.9)$$

где  $\varphi$  – это частота аллеля, переведенная в радианы.

Для быстрого перевода частоты признака в радианы можно использовать стандартную таблицу значений  $\varphi$  [Снегин, 2016].

Ошибку репрезентативности угла  $\varphi$  рассчитывают по формуле:

$$m_\varphi = \frac{1}{\sqrt{n}}, \quad (3.2.10)$$

где  $n$  – число объектов в группе.

В ходе работы были использованы методы ручного сбора, на территории города Белгород, измерение промеров раковины с помощью штангенциркуля, а также статистические методы при обработке полученных данных.

#### Глава 4. Полученные результаты и их обсуждение

Результаты проведения измерений раковин и их последующая статистическая обработка приведены в таблицах 1–6 и графиках (рис. 7–14).

При анализе полученных результатов, наименьший размер раковины среди всех исследованных групп отмечены у особей второй группы. Меньший размер раковины может говорить о том, что на данной территории находится более плотная почва, что затрудняет уход улиток в почву на время спячки в зимнее время.

В остальных же группах полученные данные сходны между собой. Схожие показатели в 1, 3 и 4 пунктах могут говорить о том, что особи данных популяций обитают примерно в сходных условиях.

Таблица 1

Значения промеров раковин и вычисляемых индексов *F. fruticum*

Параметры	Пункты			
	1	2	3	4
N	37	26	39	38
ВР	17,776 ±0,272	11,915 ±0,284	17,992 ±0,441	16,013 ±0,248
ШР	19,508 ±0,366	14,754 ±0,505	19,359 ±0,378	19,171 ±0,311
ВУ	10,154 ±0,172	7,388 ±0,405	9,259 ±0,250	11,053 ±0,263
ШУ	9,692 ±0,396	8,819 ±0,450	9,231 ±0,287	10,021 ±0,314
ВЗ	6,559 ±0,197	4,442 ±0,254	6,49 ±0,217	5,882 ±0,378
ВР/ШР	0,913 ±0,019	0,81 ±0,017	0,931 ±0,024	0,836 ±0,007
ВЗ/ВР	0,369 ±0,011	0,373 ±0,019	0,361 ±0,011	0,367 ±0,022
S устья (мм) <sup>2</sup>	77,575 ±3,825	52,052 ±5,380	67,473 ±3,370	87,413 ±4,310
V раковины (мм) <sup>3</sup>	3397,865 ±149,097	1315,682 ±114,991	3396,060 ±180,591	2961,090 ±138,131
V/S	44,16 ±1,545	25,725 ±1,365	50,694 ±2,121	33,996±0,805

Ниже представлены таблицы 2–5 и графики с данными по конхиометрическим признакам всех исследованных популяций.

В данном случае показатели, которые расположены ниже пустых клеток указывают на коэффициенты корреляции, которые в свою очередь отражают зависимость признаков друг от друга.

При расчёте коэффициента корреляции были получены данные о том, что во всех популяциях наблюдается прямая корреляция, так как значения находятся в пределах от 0 до 1. Независимые друг от друга признаки, у которых коэффициент корреляции равен 0, не были обнаружены. При подробном описании полученных данных можно говорить о том, что значение коэффициента до 0,3 говорит о низкой корреляции, значения от 0,31 до 0,5 – умеренная корреляция, от 0,51 до 0,7 – значительная корреляция, от 0,71 до 0,9 – высокая корреляция, а значения больше 0,91 указывают на очень высокую корреляцию.

Ряд, который находится выше пустых клеток указывает на ошибку корреляции.

Таблица 2

#### Корреляционный анализ конхиометрических признаков (1 пункт)

r	Р	ВР (мм)	ШР (мм)	ВУ (мм)	ШУ (мм)	ВЗ (мм)
	ВР (мм)		$6,9 \times 10^{-2}$	$5,8 \times 10^{-3}$	$4,7 \times 10^{-6}$	$2,05 \times 10^{-1}$
	ШР (мм)	0,303		$2,7 \times 10^{-2}$	$6,8 \times 10^{-5}$	$1,8 \times 10^{-9}$
	ВУ (мм)	0,445	0,364		$8,7 \times 10^{-3}$	$2 \times 10^{-3}$
	ШУ (мм)	0,674	0,607	0,425		$9,9 \times 10^{-3}$
	ВЗ (мм)	0,213	0,806	0,491	0,419	

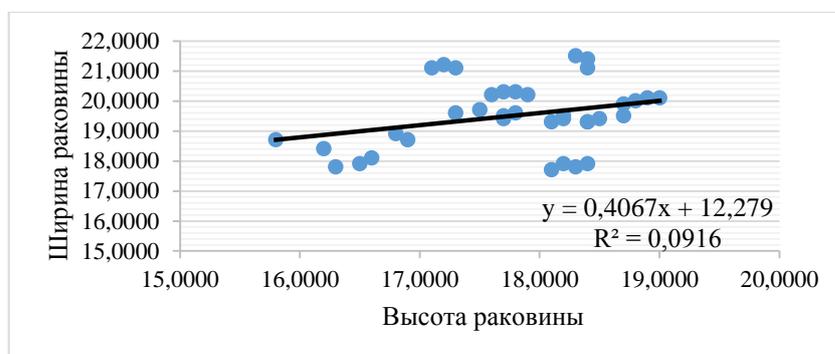


Рис. 7. Корреляция высоты и ширины раковины в 1 группе (мм)

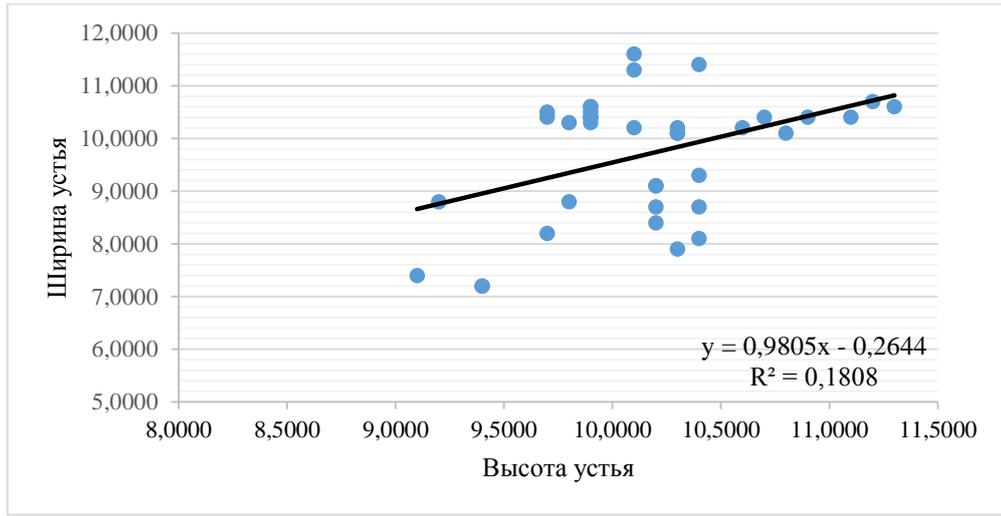


Рис. 8. Корреляция высоты и ширины устья в 1 группе (мм)

Таблица 3

Корреляционный анализ конхиометрических признаков (2 пункт)

Р \ r	ВР (мм)	ШР (мм)	ВУ (мм)	ШУ (мм)	ВЗ (мм)
ВР (мм)		$1,1 \times 10^{-6}$	$2,5 \times 10^{-5}$	$7,04 \times 10^{-5}$	$2,06 \times 10^{-2}$
ШР (мм)	0,796		$1,4 \times 10^{-9}$	$5,5 \times 10^{-9}$	$9,5 \times 10^{-4}$
ВУ (мм)	0,728	0,888		$4,7 \times 10^{-16}$	$4,15 \times 10^{-5}$
ШУ (мм)	0,699	0,874	0,969		$6,7 \times 10^{-5}$
ВЗ (мм)	0,451	0,609	0,714	0,700	

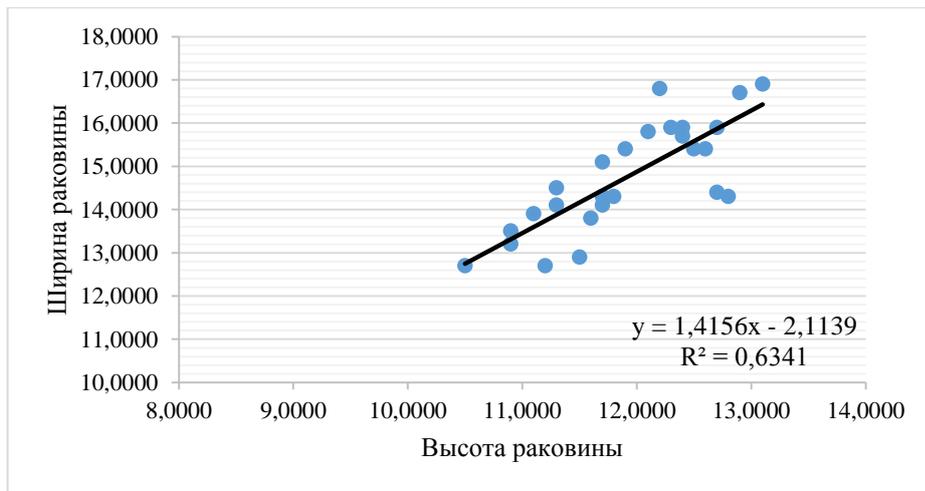


Рис. 9. Корреляция высоты и ширины раковины во 2 группе (мм)

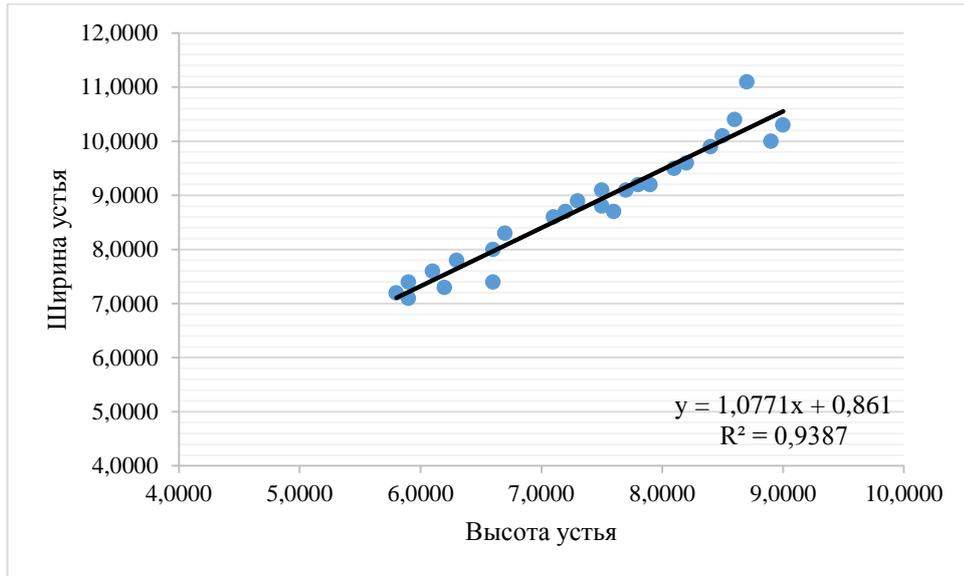


Рис. 10. Корреляция высоты и ширины устья во 2 группе (мм)

Таблица 4

Корреляционный анализ конхиометрических признаков (3 пункт)

Р \ r	ВР (мм)	ШР (мм)	ВУ (мм)	ШУ (мм)	ВЗ (мм)
ВР (мм)		$7,8 \times 10^{-3}$	$2,9 \times 10^{-4}$	$1,8 \times 10^{-7}$	$8,2 \times 10^{-4}$
ШР (мм)	0,420		$1 \times 10^{-2}$	$1,8 \times 10^{-2}$	$9,37 \times 10^{-6}$
ВУ (мм)	0,549	0,407		$6,1 \times 10^{-4}$	$8,7 \times 10^{-3}$
ШУ (мм)	0,724	0,376	0,524		$8,1 \times 10^{-4}$
ВЗ (мм)	0,514	0,645	0,414	0,513	

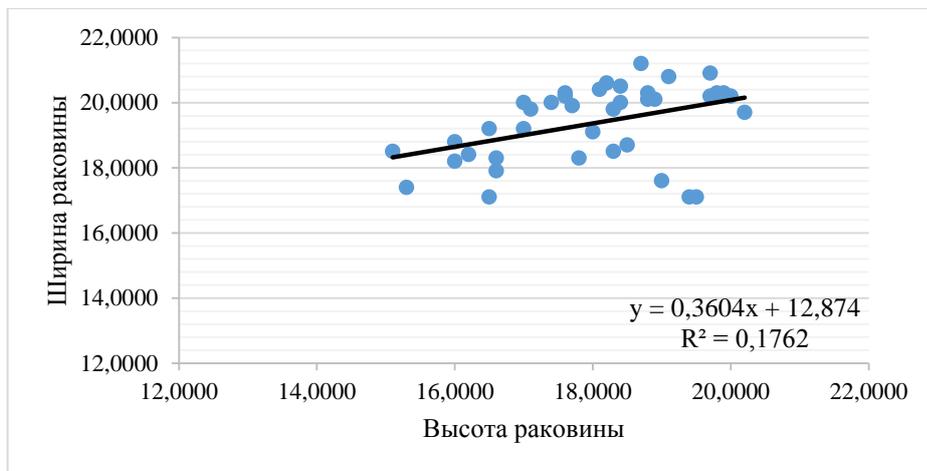


Рис. 11. Корреляция высоты и ширины раковины в 3 группе (мм)

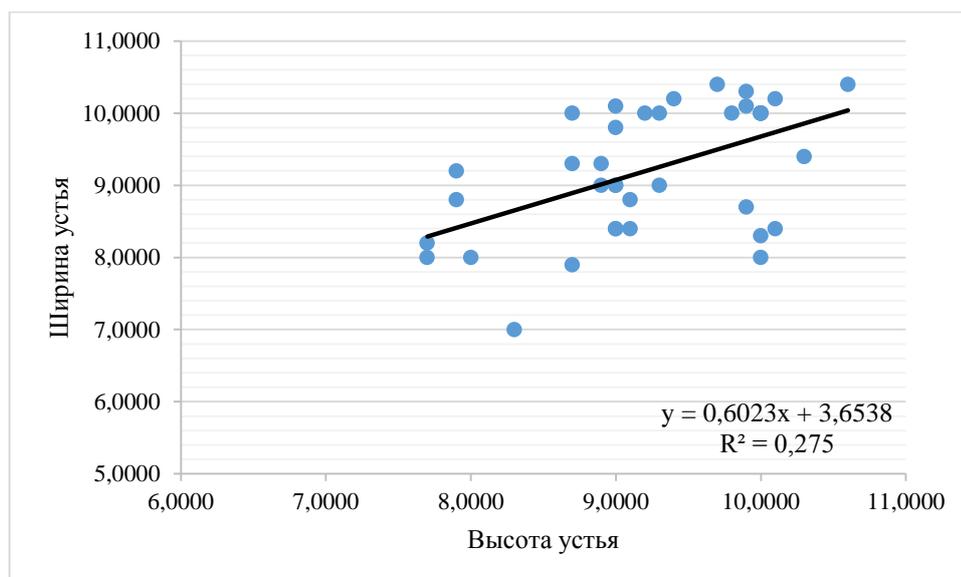


Рис. 12. Корреляция высоты и ширины устья в 3 группе (мм)

Таблица 5

## Корреляционный анализ конхиометрических признаков (4 пункт)

Р \ r	ВР (мм)	ШР (мм)	ВУ (мм)	ШУ (мм)	ВЗ (мм)
ВР (мм)		$8,75 \times 10^{-12}$	$4,99 \times 10^{-9}$	$5,17 \times 10^{-7}$	$1,02 \times 10^{-2}$
ШР (мм)	0,855		$5,13 \times 10^{-7}$	$7,68 \times 10^{-10}$	$1,7 \times 10^{-5}$
ВУ (мм)	0,786	0,713		$2,48 \times 10^{-4}$	$5,27 \times 10^{-2}$
ШУ (мм)	0,713	0,809	0,561		$2,6 \times 10^{-5}$
ВЗ (мм)	0,411	0,637	0,317	0,626	

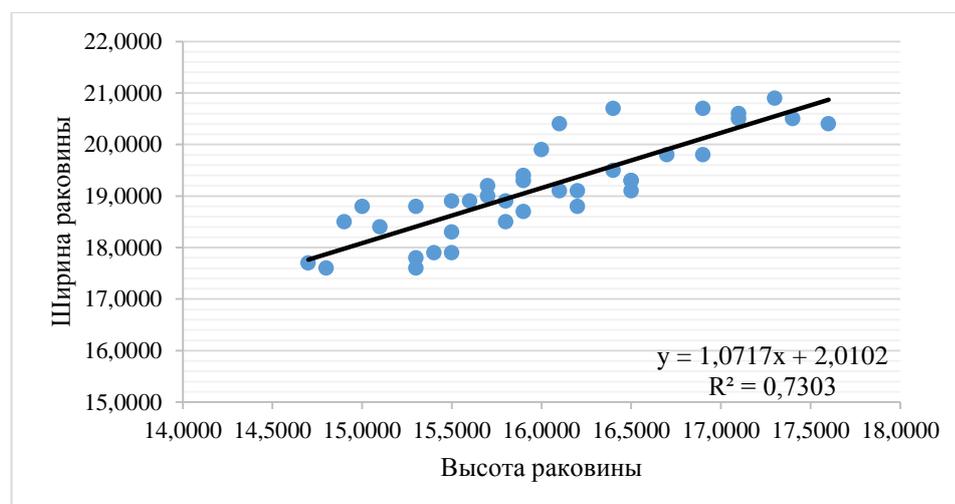


Рис. 13. Корреляция высоты и ширины раковины в 4 группе (мм)

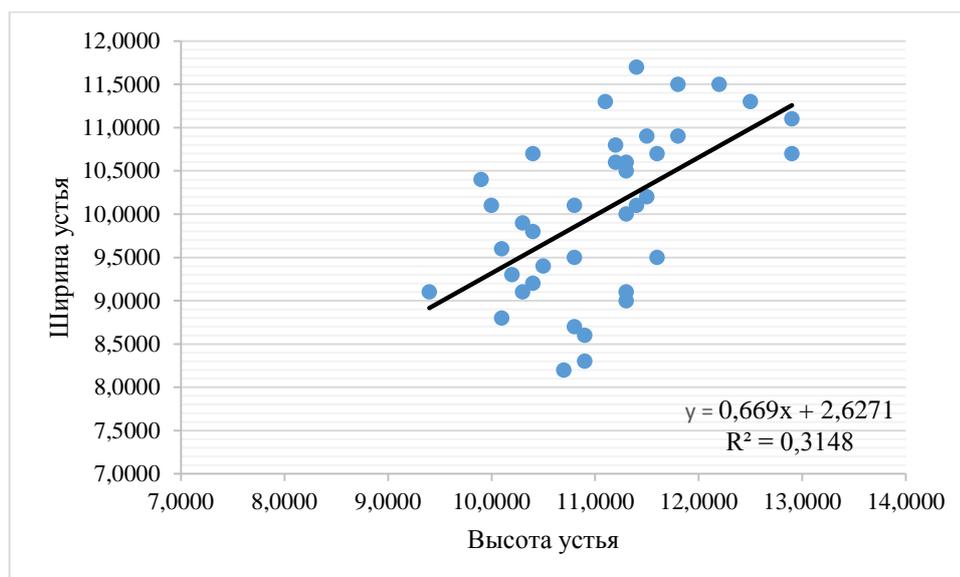


Рис. 14. Корреляция высоты и ширины устья в 4 группе (мм)

При анализе корреляции высоты и ширины раковины, в исследуемых группах, была выявлена низкая корреляция в 1 группе, умеренная в 3, а высокая во 2 и 4 группах. Таким образом во 2 и 4 группах раковины особей кустарниковой улитки наиболее пропорциональны.

Корреляция высоты и ширины устья показала, что умеренная корреляция наблюдается в 1 группе, в 3 и 4 – значительная, а во 2 очень высокая.

Выявленное нами нарушение пропорциональности раковин особенно в 1 и 3 группах по ряду параметров (ШР/ВР, ВЗ/ВР, ШУ/ШР), говорит о возможном дисбалансе в развитии особей в процессе онтогенеза. Можно предположить, что это является следствием нарушения мест обитания и другими негативными факторами со стороны человека.

Следующим этапом исследования популяций был анализ частоты фенотипов и уровень ожидаемой гетерозиготности (табл. 6).

За основу были взяты два характерных рецессивных аллеля, один из которых отвечает за наличие полосы, а второй за светлую окраску особей вида кустарниковой улитки.

Ожидаемая гетерозиготность ( $H_o$ ) была рассчитана с помощью формулы Харди-Вайнберга и отражена в таблице 6.

Таблица 6

Частоты фенотипов и уровень ожидаемой гетерозиготности ( $H_o$ ) в популяциях *F. fruticum* города Белгород и его окрестностей

Популяция	N (объем выборки)	Условия	П–	П+	П ( $H_o$ )	Ц1,Ц2	Ц3	Ц ( $H_o$ )
1	88	Все особи	0,646	0,350	0,457	0,523	0,477	0,499
	51	Без отворота	0,687	0,313	0,430	0,557	0,443	0,493
	37	С отворотом	0,597	0,403	0,481	0,480	0,520	0,499
2	71	Все особи	0,735	0,265	0,390	0,469	0,531	0,498
	45	Без отворота	0,742	0,258	0,383	0,506	0,494	0,500
	26	С отворотом	0,723	0,277	0,401	0,412	0,588	0,484
3	81	Все особи	0,728	0,272	0,396	0,584	0,416	0,486
	42	Без отворота	0,846	0,154	0,261	0,691	0,309	0,427
	39	С отворотом	0,642	0,358	0,460	0,494	0,506	0,500
4	78	Все особи	0,747	0,253	0,378	0,624	0,376	0,469
	40	Без отворота	0,840	0,160	0,269	0,646	0,354	0,457
	38	С отворотом	0,719	0,281	0,404	0,603	0,397	0,479

Полученные результаты демонстрируют довольно высокие значения частот генотипов по рецессивным аллелям желтой окраски и наличия продольной полосы, особенно в группе № 2. Данный факт показывает снижение уровня гетерозиготности в изучаемых группах по сравнению с данными прошлых лет [Снегин, 1999, 2005], согласно которым 20 лет назад в г. Белгород частота полосатых улиток не превышала 13 %, а особей с желтой окраской раковины – 11 %. По нашим данным частота полосатых особей колеблется в диапазоне 25–35 %, а особей с желтой окраской – 47–50 %. Такое резкое увеличение частот гомозиготных фенотипов в популяциях вероятно вызвано их чрезмерной раздробленностью, изоляцией и инбридингом.

Последний этап нашей работы состоял в проведении кластерного анализа морфометрических признаков исследуемых популяций *F. fruticum* (рис. 15).

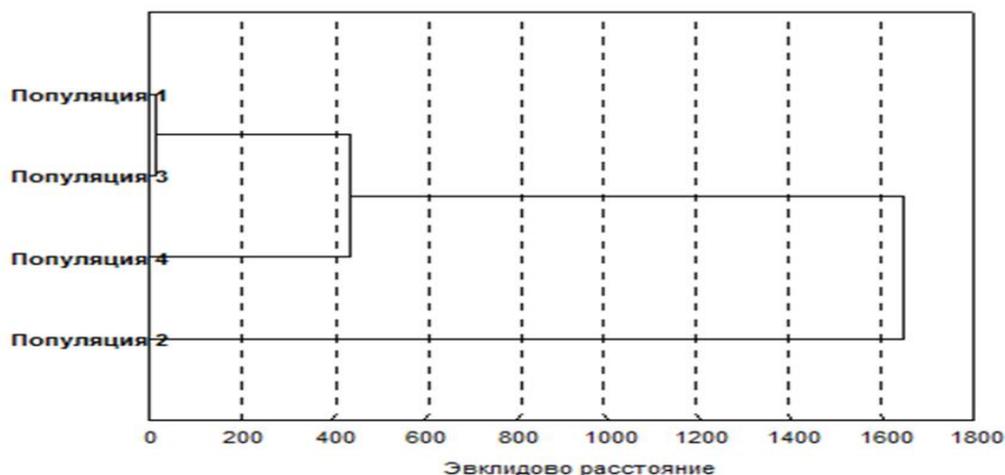


Рис. 15. Кладограмма морфометрических признаков исследуемых популяций кустарниковой улитки

Исходя из полученных данных по кластерному анализу, можно сделать вывод, что в 1 и 3 популяциях наблюдается большое сходство морфометрических признаков, в 4 популяции так же наблюдаются сходства с этими двумя популяциями, однако менее сильно. 2 популяция кластеризуется отдельно от других исследуемых популяций. Так как кластерный анализ был проведён на основе морфометрических признаков, которые отличаются от трёх других исследуемых групп, то это может говорить о том, что 2 исследуемая популяция кустарниковой улитки обитает в резко отличающихся условиях.

## Выводы

1. На основе сопоставления полученных данных о расселении кустарниковой улитки в районе исследования с аналогичными данными прошлых лет можно утверждать, что территория обитания *F. fruticum* значительно сократилась.

2. Популяция № 2 достоверно отличается от остальных групп по конхиологическим признакам, что является следствием ее обитания на территории с более плотной почвой и засушливыми условиями.

3. Данные корреляционного анализа выявили нарушение пропорциональности раковин в 1 и 3 группах, что говорит о возможном дисбалансе в развитии особей в процессе онтогенеза.

4. Генетический анализ полиморфных признаков раковины показал снижение уровня гетерозиготности изучаемых популяций по сравнению с предыдущими исследованиями, что вероятно вызвано их чрезмерной раздробленностью, изоляцией и инбридингом. Пониженная генетическая изменчивость особей в популяциях говорит о том, что состояние окружающей среды изменилось, и дальнейшее проживание вида-индикатора на данной территории может находиться под угрозой.

### Список использованных источников

1. Ахтырцев, Б. П., Соловиченко В. Д. Почвенный покров Белгородской области: структура, районирование и рациональное использование. Воронеж: Изд-во Воронеж гос. ун-та, 1984. 268 с.
2. География Белгородской области / под ред. Г. Н. Григорьева. Белгород: Изд-во БелГУ, 1996. 144 с.
3. География Белгородской области. Часть 1. Природа / Ф. Н. Лисецкий [и др.]. Москва: МГУ, 2006. 72 с.
4. Гураль-Сверлова Н. В., Гураль Р. І. Визначник наземних молюсків України. Львів: Роко, 2012. 216 с.
5. Догель В. А. Зоология беспозвоночных // под ред. Ю. И. Полянского. М.: Высш. школа, 1981.
6. Ермаков А.М., Снегин Э. А. К вопросу о видоспецифичности конхиологических и биохимических признаков наземных моллюсков // Биология – наука XXI века: 8-я Пущинская школа конференция молодых ученых. Сборник тезисов. Пущино: Изд-во Пущинского научного центра, 2004. С. 198.
7. Зейферт Д. В. Характер полиморфизма наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müller) на восточной границе ареала // Фенетика популяций. М.: АН СССР, 1985а. С. 103–105.
8. Зейферт Д. В. Некоторые аспекты биоэнергетики наземных моллюсков // Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985б. С. 76–88.
9. Зейферт Д. В. Действие естественного отбора на генетическую структуру популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Mull.) // Журн. общей биологии. 1987. Т. 48, № 4. С. 549–554.
10. Зейферт Д. В. Суточная активность и характер перемещений наземного моллюска *Eobania vermiculata* (Müller) // Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 125–134.
11. Зейферт Д. В. Количественные аспекты питания наземных моллюсков

ков // Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 105–130.

12. Зейферт Д. В. Географические различия в действии естественного отбора на генетическую структуру популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müller) // Журн. общей биологии. 1991. Т. 52, №5. С. 738–745.

13. Зейферт Д. В., Хохуткин И. М. Экология кустарниковой улитки *Fruticicola fruticum*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 92 с.

14. Иванова Е. В., Снегин Э. А. Особенности использования наземных моллюсков в качестве индикаторов воздействия горно-промышленных предприятий // Урбоэкосистемы: Проблемы и перспективы развития: материалы II международной научно-практической конференции // отв. ред. Н.Н. Никитина. Ишим: Из-во Ишимского гос. пед. ин-та им. Ершова, Типография Богоявленского собора, 2007. С. 177–180.

15. Иванова Е. В., Снегин Э. А. Анализ популяционных генофондов модельных видов моллюсков, обитающих в пределах антропогенно измененных экосистем Белгородской области // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: Материалы V Международной научной конференции. Днепропетровск: Из-во Лира, 2009а. С. 152–153.

16. Иванова Е. В., Снегин Э. А. Анализ морфогенетических параметров организмов в популяциях модельных видов моллюсков, обитающих на территории ООПТ Белгородской области // Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых «Биология – наука XXI века». Пущино, 2009б. С. 229–230.

17. Иванова Е. В., Снегин Э. А. Анализ популяционных генофондов модельных видов моллюсков ООПТ Белгородской области // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Материалы XI международной научно-практической конференции (Белгород, 20–25 сентября 2010 г.). Белгород: ИПЦ Политерра, 2010. С. 205.

18. Лихарёв И. М., Раммельмейер Е. С. Наземные моллюски фауны СССР. М., Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. 421 с.
19. Маглыш С.С. Общая экология: Учеб. пособие. Гродно: ГрГУ, 2001. 111 с.
20. Макеева В. М. Эколого-генетические основы охраны животных антропогенных экосистем (на примере Москвы и Подмосковья): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2008. 48 с.
21. Макеева В. М., Белоконь М. М., Малюченко О. П. Оценка состояния генофонда природных популяций беспозвоночных животных в условиях фрагментарного ландшафта Москвы и Подмосковья (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll)) // Генетика. 2005. № 11. С. 1495–1510.
22. Матекин П. В., Макеева В. М. Полиморфная система эстераз и пространственная структура вида у кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Mull.) // Журн. общей биологии. 1979. Т. 38, № 6. С. 908–913.
23. Матекин П. В., Макеева В. М., Снегин Э. А. Пространственные различия популяций *Bradybaena fruticum* по комбинационным фенотипам в пределах Русской равнины // Моллюски. Проблемы систематики, экологии и филогении. С-Пб.: ЗИН, 2000. С. 86–87.
24. Остерман Л.А. Методы исследования белков и нуклеиновых кислот. Электрофорез и ультрацентрифугирование. Москва: Наука. 2002. 286 с.
25. Петин А. Н., Чугунова Н. В., Гаврилов О. В. География Белгородской области. М.: Издательство МГУ, 2008. 4 с.
26. Снегин Э. А. Некоторые аспекты расселения кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum*) в пределах юга лесостепной зоны России // 4-я открытая региональная конференция: Тезисы докладов. Белгород, 1996. С. 37–39.
27. Снегин Э. А. Особенности расселения кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Mull) в условиях антропогенной инсультации // 5-я международная открытая межвузовская научно-практическая конференция. Белгород, 1998. С. 148–149.
28. Снегин, Э.А. Структура расселенности *Bradybaena fruticum* (Mollus-

са, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга лесостепной зоны Русской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М, 1999. 22 с.

29. Снегин Э. А. Особенности генотипической структуры популяций кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* в условиях антропогенного влияния на ландшафты юга лесостепной зоны Русской равнины // Биосфера и человечество: мат. науч. конф. Посвященной памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. Екатеринбург, 2000а. С. 242–249.

30. Снегин Э. А. Генетическая структура популяций *Bradybaena fruticum* в условиях антропогенного влияния на ландшафты лесостепной зоны юга России // Моллюски. Проблемы систематики, экологии и филогении. СПб.: ЗИН, 2000б. С. 140–141.

31. Снегин Э. А. Реликтовая малакофауна – как аргумент в пользу организации особо охраняемых территорий // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: XI Международный симпозиум по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 176.

32. Снегин Э.А. Использование видов наземных моллюсков в качестве индикаторов реликтовых ценозов // Вестник Житомирского педагогического университета. 2002. Вып. 10. С. 128–129.

33. Снегин Э. А. Эколого-генетические аспекты расселения *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в элементах лесостепного ландшафта // Экология. 2005. № 1. С. 39–47.

34. Снегин Э. А. Особенности генотипической структуры популяций кустарниковой улитки Трансильвании // Еколого-Функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навоклишнього середовища: Збірник наукових праць. 2006. 2-й вып. С. 304–307.

35. Снегин Э.А. Анализ популяционных генофондов особо охраняемых природных территорий в условиях лесостепного ландшафта (на примере наземного моллюска *Bradybaena fruticum* Müll (Gastropoda, Pulmonata) // Вестник КрасГАУ. 2009. № 12. С. 123–129.

36. Снегин Э. А. Оценка состояния популяционных генофондов наземных моллюсков в условиях влияния горно-обогатительных комбинатов на примере *Bradybaena fruticum* Müll (Gastropoda, Pulmonata) // Экологическая генетика. 2010а. Т. VIII, № 2. С. 45–55.

37. Снегин Э. А. Морфогенетические параметры популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* Müll в заповеднике «Галичья гора» // Научные ведомости БелГУ. 2010б. № 3. Сер. «Естественные науки». Вып. 10. С. 28–33.

38. Снегин Э. А. Пространственные и временные аспекты эколого-генетической структуры популяций беспозвоночных животных (на примере наземных моллюсков и насекомых юга Среднерусской возвышенности). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Белгород, 2012. 42 с.

39. Снегин Э. А. Оценка цитогенетической стабильности в природных популяциях наземных моллюсков (на основе метода ДНК-комет) // Онтогенез. 2014. Т. 45, № 3. С. 180–186.

40. Снегин Э. А. Временная динамика генетической структуры и эффективная численность популяций *Bradybaena fruticum* Müll. (Mollusca, Gastropoda, Pullmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Экология. 2015. № 3. С. 198–205.

41. Снегин Э.А. Практикум по биометрии: учебное пособие. Белгород: ИД «Белгород» НИУ «БелГУ», 2016. 56 с.

42. Снегин Э. А., Иванова Е. В. Наземная малакофауна г. Белгорода и его окрестностей // Урбозкосистемы: проблемы и перспективы развития: III-я международная научно-практическая конференция. Ишим, 2008. Вып. 3. С. 205–206.

43. Хохуткин И. М. О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Генетика. 1979. Т. 15, № 5. С. 868–871.

44. Хохуткин И. М. Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков. Екатеринбург, 1997. 176 с.

45. Чернова Н. М., Былова А.М. Общая экология. М.: Дрофа. 2004.

416 с.

46. Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Т. 3, Вып. 6. Моллюски. Л.: Наука, 1978. 384 с.

47. Щукин Е.Д., Перцов А.В., Амелина Е.А. Коллоидная химия. Москва: ВШ, 2006. С. 162–194.

48. Bouchet P., Rocroi J.-P. Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia*. Sonlita, 2009. 451 p.

49. Chrambach A. Rodbard D. Polyacrylamide gel electrophoresis. *Science*. 1997. Vol. 172. 451 p.

50. Gurrieri S., Smith S. B., Bustamante C. Trapping of megabase DNA molecules during agarose gel electrophoresis. *Acad*, 1999. Vol.11. Pp. 453–458.

51. Nei M., Li W. H. Mathematical model for studying genetic variation in terms restriction endonucleases. *Proceedings the National Academy Sciences. USA*, 1979. Vol.76. Pp. 5269–5273.

52. Peacock A. C., Dingman C. W. Molecular Weight Estimation and Separation of Ribonucleic Acid by Electrophoresis in Agarose-Acrylamide Composite Gels. *Biochemistry*. 1968. Vol. 7. Pp. 668–674.

53. Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Mol. Ecol. Notes*. 2006. Vol. 6. Pp. 288–295.

54. Rodbard D., Chrambach A. Unified theory for gel electrophoresis and gel filtration // *Proc Natl Acad Sci USA*. 1970. Vol.6. Pp. 970–977.

55. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 / Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. // *Mol. Phyl. and Evol.* 2013. Vol. 30. Pp. 2725–2729.