

# МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *CEPAEA VINDOBONENSIS* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) В ПАМЯТНИКЕ ПРИРОДЫ «БЕКАРЮКОВСКИЙ БОР» (РОССИЯ)

Э. А. Снегин<sup>ID</sup>, А. Ю. Тищенко<sup>ID</sup>

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Россия  
e-mail: [snegin@bsu.edu.ru](mailto:snegin@bsu.edu.ru), [tishchenko\\_ayu@bsu.edu.ru](mailto:tishchenko_ayu@bsu.edu.ru)

Поступила: 15.03.2021. Исправлена: 08.06.2021. Принята к опубликованию: 16.06.2021.

В памятнике природы «Бекарюковский бор» обитает одна из самых многочисленных в северо-восточной части ареала периферических популяций охраняемого наземного моллюска *Cepaea vindobonensis*. За последние 20 лет были проанализированы изменения в морфогенетической структуре его популяции и ее связь с микроклиматическими факторами среды. Результаты проведенного теста Краскела-Уоллиса конхиометрических признаков показали достоверную ( $p < 0.05$ ) дифференциацию по всем промерам между исследуемыми годами. Наряду с этим была выявлена достоверная корреляция между параметрами раковины адултных особей и некоторыми климатическими характеристиками как средними, вычисленными за четыре года, так и данными по климату в период формирования раковин на ювенильной стадии. Подобная зависимость, вероятно, указывает на эпигенетическую природу адаптации популяции к среде обитания. Расчет среднего числа фенотипов (по Животовскому) показал наименьший уровень в 2020 г. ( $\mu = 1.44 \pm 0.20$ ), а наибольший – в 2002 г. ( $\mu = 2.19 \pm 0.21$ ). Для выяснения степени жизнеспособности популяции нами также был проведен анализ ее генетической структуры на основе локусов изоферментов эстераз. Согласно полученным результатам, наибольшие изменения частот аллелей наблюдались в локусе EST8, где отмечено достоверное снижение частоты аллеля EST8-2 в период с 2006 г. по 2011 г. ( $p < 0.05$ ) и его отсутствие в популяции в 2012–2020 гг. При этом исследуемая популяция в 2020 г. стала мономорфной по аллелю EST8-3. Предполагается, что переход в гомозиготное состояние по указанному локусу помимо генетико-автоматических процессов, вероятно, вызван и биотопическими изменениями. Кроме того, в 2020 г. был также отмечен существенный дефицит гетерозигот (коэффициент инбридинга  $F = 0.517 \pm 0.395$ ). Оценка эффективной численности, рассчитанная на основе темпорального метода, оказалась равной  $N_e = 13.52$ . Проведенный прогноз длительности существования популяции на основе генетических данных показал значение около 100 лет. Полученные результаты говорят о низкой степени жизнеспособности исследуемой краевой популяции *C. vindobonensis*, что может привести к ее вымиранию, особенно в случае изменений условий среды. Вместе с тем сохранение природоохранных мероприятий в районе исследования позволит избежать подобного сценария развития событий.

**Ключевые слова:** генетическая структура, конхиометрические признаки, периферическая популяция, популяционная динамика, уязвимый вид, эффективная численность

## Введение

Известно, что живые организмы чутко реагируют на различные изменения, происходящие в среде их обитания, поэтому часто используются в качестве индикаторов состояния окружающей среды (Parma et al., 2016). Хорошими маркерами состояния природных популяций являются полиморфные признаки различной природы, наличие которых обеспечивает материал для эволюционной адаптации к изменяющимся условиям существования (Thomas et al., 2001; Barrett & Schluter, 2008; Harmon et al., 2009). На практике наиболее удобными объектами для изучения эволюционных явлений являются организмы с коротким жизненным циклом, частой сменой поколений и тесно связанные с микроклиматическими и микробиотопическими характеристиками (Hoffmann & Sgrò, 2011). В этом отношении

перспективными объектами являются наземные моллюски. Относительно малоподвижный образ жизни, легкость индивидуальной маркировки, высокая локальная плотность, полиморфизм биохимических и ДНК-маркеров, а также конхиологических признаков у некоторых видов позволяет получить достоверную информацию о структуре и состоянии их популяций (Kramarenko, 2016). Наземный легочный моллюск *Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821) является одним из таких видов. Ареал этого вида простирается от Балканского полуострова, Крыма и Северного Кавказа на юго-востоке, до Австрии, Польши и Чехии на западе. Локальные и относительно изолированные популяции (островные группы) достигают западной Померании (Pokryszko et al., 2004; Kajtoch et al., 2017). Территория Среднерусской возвышенности и ее южная часть (Белгородская об-

ласть, Россия), где проводились исследования, является северо-восточным краем естественного ареала.

Известно, что по вариациям количественных признаков, наблюдаемых в природных популяциях, можно судить о векторах естественного отбора, которые могут значительно меняться с течением времени. Наряду с этим, наиболее существенными факторами, лежащим в основе временных изменений популяционной структуры, являются климатические флуктуации (Sierpielski et al., 2009; Johnson, 2011). При этом популяции, находящиеся на границе ареала вида, обладают пониженным генетическим разнообразием и, соответственно, будут более чутко реагировать на такие изменения (Arnaud-Haond et al., 2006; Provan & Maggs, 2011).

Стоит отметить, что рядом авторов были проведены долгосрочные исследования темпов изменений и интенсивности отбора у моллюсков, в частности у рода *Serpea* (Murray & Clarke, 1978; Wall et al., 1980; Cain & Cook, 1989; Cameron, 1992; Cameron & Pokryszko, 2008; Ożgo & Schilthuizen, 2012). Однако в большинстве исследований период наблюдений не превышал 10 лет. При этом если охватывался больший промежуток времени, то сравнивались данные между конечными точками временного периода, а не между последовательными годами или поколениями. Исключение составляют немногочисленные работы, например, многолетние исследования популяций *Theba pisana* (Müller, 1774) (Johnson, 2011).

Целью настоящей работы явилось провести анализ динамики морфогенетической структуры популяций *C. vindobonensis* в памятнике природы «Бекарюковский бор» (Белгородская область, Россия) с учетом микроклиматических и биотопических особенностей для понимания микроэволюционных изменений, происходящих на границе естественного ареала. Актуальность исследований состояния популяций данного вида на указанной территории диктуется также тем, что вид занесен в Красную книгу Белгородской области (2019) как уязвимый.

### Материал и методы

Для исследования использовались выборки из популяции, обитающей на особо охраняемой природной территории (ООПТ) «Бекарюковский бор». Исследуемый памятник природы расположен недалеко от населенного пункта Маломихайловка Шебекинского района

Белгородской области (Европейская Россия), на правом берегу р. Нежеголь (50.254393° N, 37.041207° E). Он является самым большим из восьми сохранившихся естественных фрагментов сосновых лесов на меловых склонах, сформированных *Pinus sylvestris* L. var. *cretacea*, внесенной в Красную книгу Российской Федерации (2008). Подлесок преимущественно представлен *Caragana frutex* L., *Euonymus verrucosus* Scop., *Genista tinctoria* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wol.) Klásk., *Crataegus sanguinea* Pall. В окрестностях находятся низкоствольные дубравы, посадки *Acer negundo* L. и *Malus sylvestris* (L.) Mill. Стоит отметить, что в указанном пункте обитает одна из самых больших популяций *C. vindobonensis* на юге Среднерусской возвышенности.

Сбор моллюсков осуществляли в летний период в 2002, 2006, 2011, 2016 и 2020 гг. В пределах исследуемой территории обыскивали почву, растительность, стволы и ветки деревьев. Видовую принадлежность определяли по конхиологическим признакам и по половой системе (Шилейко, 1978). По наблюдениям Э.А. Снегина (неопубликованные данные), способность к размножению у *C. vindobonensis* на территории юга Среднерусской возвышенности наступает к 3–4 году жизни, и онтогенез заканчивается к пятому году. Таким образом, можно говорить о том, что выборка осуществлялась из последовательных поколений.

Для проведения морфометрического анализа отбирали половозрелых особей, у которых образовался отворот краев устья. Измерения проводили при помощи штангенциркуля. Промеры осуществляли по стандартной схеме (Шилейко, 1978) (рис. 1).

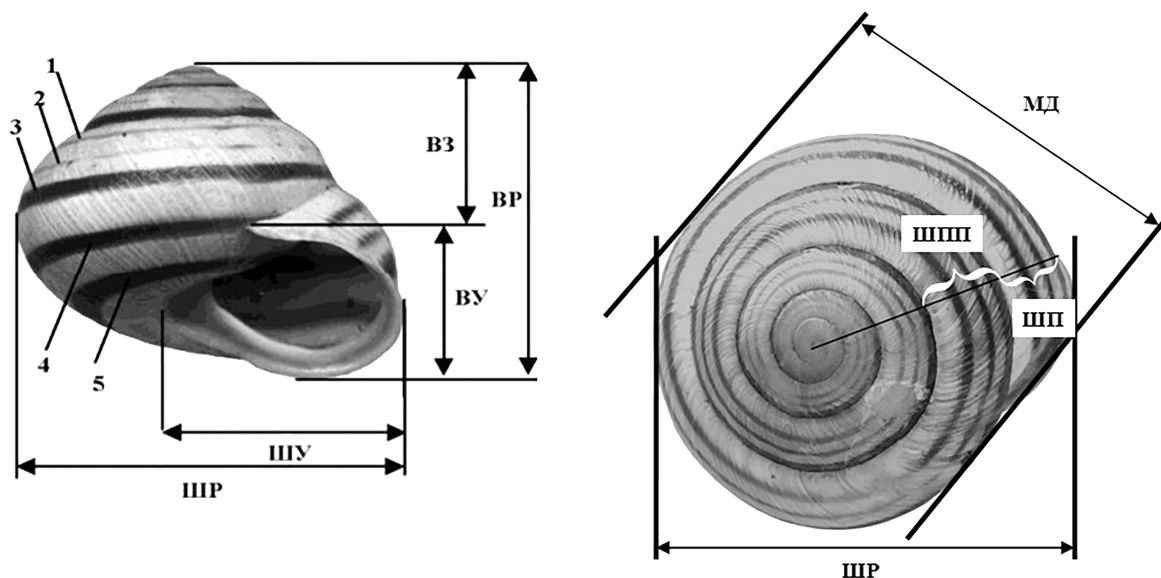
Количество оборотов (КО) высчитали согласно методу, описанному Хлус (2004) с точностью до 1/8 оборота. Мы рассчитывали отношение ширины раковины к ее высоте (ШР/ВР), условный объем раковины (V), условную площадь устья (S), и отношение последних двух параметров (V/S). Условный объем раковины (V) и условную площадь устья (S) рассчитывали по следующим формулам:

$$V = \frac{ШР^2 \times ВР}{2},$$

где ШР – ширина раковины, ВР – высота раковины;

$$S = \frac{3.145 \times ВУ \times ШУ}{4},$$

где ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья.



**Рис. 1.** Схема промеров раковины *Cepaea vindobonensis*. Обозначения: 1–5 – номера лент, ВЗ – высота завитка, ВР – высота раковины, ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья, ШР – ширина раковины (большой диаметр), МД – малый диаметр, ШПП – ширина предпоследнего оборота, ШП – ширина последнего оборота.

**Fig. 1.** The scheme of measurements on the *Cepaea vindobonensis* shell. Designations: 1–5 – numbers of bands, ВЗ – the spira height, ВР – the shell height, ВУ – the aperture height, ШУ – the aperture width, ШР – the shell width (large diameter), МД – small diameter, ШПП – the penultimate spira width, ШП – the ultimate spira width.

Для каждого измерения и индекса были рассчитаны средние величины (М) и их ошибки (SE). Ввиду того, что характер распределения конхиологических признаков достоверно отклонялся от нормального (установлено с использованием критерия  $\chi^2$ ), оценку степени дифференциации проводили с помощью аналога однофакторного дисперсионного анализа – критерия Краскела-Уоллиса. Для расчетов использовали надстройку к MS Excel программу AtteStat.

Мы учитывали композиции продольных коричневатых лент на раковине. Каждой ленте присваивали номер от 1 до 5 (всего для данного вида характерно пять спиральных лент). При написании формулы присутствие ленты обозначалось цифрами от 1 до 5, отсутствие – 0, слияние лент обозначали круглыми скобками (например, (12)) (Гураль-Сверлова, Мартынов, 2007; Крамаренко et al., 2007). На основе полученных данных, рассчитывали частоты встречаемости тех или иных морф, а также показатели структуры популяционного разнообразия – среднее число фенотипов ( $\mu$ ) и долю редких морф ( $h$ ) (Животовский, 1991). Оценку различий между частотами проводили с помощью критерия  $\chi^2$ .

С помощью коэффициента корреляции Спирмена для непараметрических данных оценивали уровень корреляции между метрическими показателями раковин и погодными характеристиками среды обитания в теплые месяцы года. Значения климатических показателей были

предоставлены Белгородским центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Учитывались средняя температура и количество осадков с апреля по октябрь (период активности моллюсков). Ввиду того, что погодные условия оказывают наибольшее влияние на характер формирования раковины моллюсков в первые годы их жизни, корреляционный анализ был выполнен между конхиометрическими признаками взрослых животных и данными погодных условий за четыре года до каждого времени сбора материала. Кроме того, для корреляционного анализа использовали усредненные значения погодных условий, наблюдаемых в течение четырех лет до каждого из сборов.

Анализ проводили с использованием встроенных функций программы Statistica 13.3. Критическое значение коэффициента корреляции рассчитывали по формуле, приведенной в работе (Лакин, 1990).

Анализ генетической структуры популяции проводился с помощью аллозимов. В качестве молекулярных маркеров использовали три локуса неспецифических эстераз: EST1 – димер с двумя аллелями, EST2 – димер с двумя аллелями и EST8 – мономер с тремя аллелями) (Snegin, 2012). Экстракцию ферментов проводили в 0.05 М буфере трис-HCl (pH 6.7) из тканей моллюсков, предварительно замороженных при  $-80^{\circ}\text{C}$ , путем измельчения тefлоновым пестиком. Диск-электрофорез и окрашивание неспец-

ифических эстераз проводили по методике, описанной в работах Gaal et al. (1980), Richardson et al. (2012). Электрофорез ферментов проводили в 10% ПААГ геле, на основе трис-НСl буфера, в камере VE-3 («Helicon»). Для улучшения качества разделения молекул использовали верхний (концентрирующий) гель (рН 6.7) и нижний (разделяющий) гель (рН 8.9). В качестве электродного буфера был задействован трис-глициновый буфер (рН 8.3). Блоки геля окрашивали в смеси субстратов: трис-НСl (рН 7.4), α-нафтилацетат, прочный красный TR.

Обработку данных аллозимного анализа проводили с использованием программы GenAlEx (Peakall & Smouse, 2006). Прогноз оставшегося времени существования популяции (t) рассчитывали по формуле, предложенной Soulé (1980):

$$t = 1.5N_e,$$

где t – количество поколений,  $N_e$  – эффективная численность популяций. Расчет эффективной численности популяции ( $N_e$ ) был проведен с помощью так называемого «темпорального» метода (Krimbas & Tsakas, 1971; Nei & Tajima, 1981) по формулам:

$$N_e = \frac{t}{2 \left[ F_k - \frac{1}{2N_0} - \frac{1}{2N_t} \right]},$$

где t – время между моментами сбора (в генерациях),  $N_0$ ,  $N_t$  – объемы выборок в моменты времени 0 и t,  $F_k$  – стандартизированная варианта изменения частот аллелей:

$$F_k = \frac{1}{A} \sum \left[ \frac{(p_i^0 - p_i^t)^2}{\frac{p_i^0 + p_i^t}{2} - (p_i^0 \times p_i^t)} \right],$$

где A – число аллелей в данном локусе,  $p_i^0$ ,  $p_i^t$  – частоты i-й аллели в момент времени 0 и t.

Расчет стандартизированной варианты для нескольких локусов был проведен по формуле:

$$F_k(ML) = \frac{\sum (A_j - 1) \times F_k(j)}{\sum (A_j - 1)},$$

где  $F_k(ML)$  – оценка стандартизированной варианты, полученная для нескольких локусов,  $F_k(j)$  – оценка стандартизированной варианты, полученная для j-го локуса,  $A_j$  – число аллелей по j-му локусу.

Это наиболее часто используемый генетический метод оценки эффективной численности. Он позволяет оценивать дисперсию эффективной численности популяции на основе изменения частоты аллелей между выборками, взятыми в два или более моментов времени, и предполагает, что наблюдаемые изменения в частоте аллелей являются результатом только случайного генетического дрейфа и ошибки выборки. Для расчета нами использовались данные за 2006 и 2020 гг.

Процесс убыли гетерозиготности ( $H_t$ ) за t поколений рассчитывали согласно Crow & Kimura (1970) по следующей формуле:

$$H_t = \left( 1 - \frac{1}{2N_e} \right)^t \times H_0,$$

где  $H_0$  – уровень гетерозиготности в начальной точке,  $N_e$  – эффективная численность популяции.

### Результаты

Результаты проведенного морфометрического анализа раковин *C. vindobonensis* с 2002 по 2020 г. представлены в табл. 1. Согласно полученным данным наибольшие размеры раковин в ООПТ «Бекарюковский бор» были отмечены в 2016 и 2020 гг., наименьшие – в 2011 г. Для 2011 г. также были характерны наименьшие показатели соотношения V/S.

**Таблица 1.** Оценки промеров и индексов раковины *Cerpea vindobonensis* на ООПТ «Бекарюковский бор» в различные года (M ± SE)

**Table 1.** Measurements and indices of *Cerpea vindobonensis* shells in the Bekaryukovsky Bor Natural Monument during studied years (M ± SE)

Год	КО	ВР, мм	МД, мм	ШР, мм	ВУ, мм	ШУ, мм	ВЗ, мм	ШПП, мм	ШП, мм	ШР/ВР, мм	V, мм <sup>3</sup>	S, мм <sup>2</sup>	V/S
2002 (N = 63)	5.12 ± 0.02	18.69 ± 0.10	18.41 ± 0.12	21.39 ± 0.11	12.40 ± 0.07	11.74 ± 0.07	11.11 ± 0.15	2.87 ± 0.03	7.27 ± 0.13	1.15 ± 0.01	4291.28 ± 56.93	114.59 ± 1.21	37.45 ± 0.33
2006 (N = 71)	5.16 ± 0.02	19.00 ± 0.10	18.42 ± 0.21	21.7 ± 0.11	12.20 ± 0.06	11.88 ± 0.1	11.33 ± 0.17	3.04 ± 0.03	7.65 ± 0.1	1.14 ± 0.01	4489.80 ± 61.74	114.09 ± 1.28	39.45 ± 0.43
2011 (N = 87)	5.05 ± 0.02	18.20 ± 0.09	18.08 ± 0.14	20.89 ± 0.09	11.69 ± 0.07	12.27 ± 0.07	10.54 ± 0.12	2.71 ± 0.03	7.35 ± 0.13	1.15 ± 0.01	3982.02 ± 45.78	112.82 ± 1.09	35.34 ± 0.33
2016 (N = 31)	5.14 ± 0.02	19.72 ± 0.25	18.76 ± 0.28	21.91 ± 0.12	12.72 ± 0.08	12.13 ± 0.09	11.43 ± 0.11	2.9 ± 0.02	6.79 ± 0.13	1.12 ± 0.01	4747.18 ± 88.35	121.49 ± 1.52	39.07 ± 0.52
2020 (N = 58)	5.19 ± 0.04	19.86 ± 0.13	19.05 ± 0.10	22.1 ± 0.12	12.98 ± 0.08	12.89 ± 0.19	11.56 ± 0.13	2.67 ± 0.03	6.43 ± 0.08	1.11 ± 0.01	4865.85 ± 70.66	130.55 ± 1.48	37.28 ± 0.33

*Примечание:* КО – количество оборотов, ВР – высота раковины, МД – малый диаметр, ШР – ширина раковины (большой диаметр), ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья, ВЗ – высота завитка, ШПП – ширина предпоследнего оборота, ШП – ширина последнего оборота, ШР/ВР – отношение ширины раковины к ее высоте, V – условный объем раковины, S – условная площадь устья, V/S – отношение условного объема раковины к условной площади устья.

Проведенный тест Краскела-Уоллиса морфометрических признаков показал достоверную дифференциацию ( $p < 0.05$ ) по всем промерам между исследуемыми годами (табл. 2). Вероятно, это может быть следствием влияния микроклиматических факторов в исследуемом пункте в различные временные отрезки.

Для подтверждения данного предположения нами был проведен корреляционный анализ между исследуемыми промерами раковины и погодными условиями (табл. 3, табл. 4).

Исходя из полученных данных видно, что результат влияния погодных условий на ювенильные стадии отличался от усредненных данных, полученных за все годы роста раковины. Наибольшее влияние на параметры раковины за четыре года до сбора оказала средняя температура в октябре, а из усредненных значений за весь период роста раковины – среднее количество осадков в мае.

Следующим этапом работы был анализ фенетической структуры *C. vindobonensis*. Результаты анализа динамики фенетического разнообразия представлены в табл. 5. В ходе камеральной обработки на исследуемом участке было выделено три морфы по характеру опоясанности раковины. Однако морфа 12045 была отмечена только в 2002 г. и позднее не встречалась. Морфа *pallescens* (раковины зеленоватого цвета со слабо пигментированными лентами) в изученной популяции *C. vindobonensis* не отмечена. Во все годы наблюдений в популяции значительно преобладала морфа со всеми пятью лентами (12345), за исключением 2011 г., когда частота этой морфы оказалась фактически равной частоте морфы 10345 (0.51 и 0.49 соответ-

ственно). Указанное соотношение частот достоверно ( $p < 0.05$ ) отличалось от остальных лет. В целом, соотношение частот отдельных морф достоверно отличалось в разные моменты сбора материала (критерий  $\chi^2$  Пирсона:  $\chi^2 = 57.21$ ;  $df = 8$ ;  $p < 0.001$ ).

Количественный анализ фенетического разнообразия, выраженный средним числом фенотипов и долей редких морф (по Животовскому, 1991), показал, что самый высокий уровень разнообразия отмечался в 2002 г. ( $\mu = 2.19 \pm 0.21$ ), а самый низкий уровень был зарегистрирован в 2020 г. ( $\mu = 1.44 \pm 0.20$ ). Доля редких морф изменялась обратно пропорционально уровню разнообразия.

Для более подробного изучения генетических процессов, происходящих в популяции *Cepaea vindobonensis*, был проведен анализ изоферментов. Частоты аллелей и показатели генетической изменчивости по используемым локусам представлены на рис. 2 и в табл. 6.

Согласно полученным результатам, наибольшее изменение частот аллелей наблюдалось в локусе EST8 ( $p < 0.05$ ). Здесь было отмечено снижение частоты аллеля EST8-2 за период с 2006 г. по 2011 г. и его отсутствие в популяции в 2012–2020 гг. Частота аллеля EST8-1 со временем постепенно увеличивалась, однако в 2020 г. резко снизилась до нуля. Одновременно в 2020 г. популяция оказалась мономорфной по аллелю EST8-3. Что касается локуса EST2, то здесь также наблюдалось достоверное ( $p < 0.05$ ) увеличение частоты аллеля EST2-2 близкое к фиксации в период с 2011 по 2016 гг., а затем его снижение к 2020 г. В локусе EST3 достоверных изменений частот аллелей нами не выявлено.

**Таблица 2.** Результаты теста Краскела-Уоллиса конхиометрических параметров *Cepaea vindobonensis* на ООПТ «Бекарюковский бор» (Европейская Россия)

**Table 2.** Results of Kruskal-Wallis test for conchiometric parameters of *Cepaea vindobonensis* in the Bekaryukovsky Bor Natural Monument (European Russia)

Конхиометрические признаки	Значение критерия Краскела-Уоллиса, H	Уровень значимости, p
КО	31.02	< 0.001
ВР	82.92	< 0.001
МД	49.64	< 0.001
ШР	20.55	< 0.001
ВУ	105.59	< 0.001
ШУ	78.00	< 0.001
ВЗ	37.51	< 0.001
ШПП	73.27	< 0.001
ШП	54.82	< 0.001
ШР/ВР	9.56	0.048
V	91.29	< 0.001
S	71.88	< 0.001
V/S	68.75	< 0.001

*Примечание:* КО – количество оборотов, ВР – высота раковины, МД – малый диаметр, ШР – ширина раковины (большой диаметр), ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья, ВЗ – высота завитка, ШПП – ширина предпоследнего оборота, ШП – ширина последнего оборота, ШР/ВР – отношение ширины раковины к ее высоте, V – условный объем раковины, S – условная площадь устья, V/S – отношение условного объема раковины к условной площади устья.

**Таблица 3.** Значения парного рангового коэффициента корреляции Спирмена, полученные для усредненных значений погодных условий за четырехлетний период, предшествующий сбору (показаны только достоверные значения:  $p \leq 0.05$ )

**Table 3.** The Spearman paired rank correlation coefficient values obtained for the averaged weather conditions in the four-year period preceding the sampling (only statistically significant ( $p \leq 0.05$ ) values are shown)

Пары сравнения	R
КО – сумма осадков за все теплые месяцы	0.9
КО – количество осадков в июле	0.9
ВР – количество осадков в мае	0.9
МД – количество осадков в мае	0.9
ШПР – количество осадков в мае	0.9
ШУ – количество осадков в июне	-0.9
ВЗ – количество осадков в мае	0.9
ШПП – средняя температура в июне	-0.9
V – количество осадков в мае	0.9
V/S – количество осадков в августе	0.9

*Примечание:* R – коэффициент корреляции Спирмена, КО – количество оборотов, ВР – высота раковины, МД – малый диаметр, ШПР – ширина раковины, ШУ – ширина устья, ВЗ – высота завитка, ШПП – ширина предпоследнего оборота, V – условный объем раковины, V/S – отношение условного объема раковины к условной площади устья.

**Таблица 4.** Значения парного рангового коэффициента корреляции Спирмена, полученные для значений погодных условий за четыре года до времени сбора (показаны только достоверные значения, при  $p \leq 0.05$ )

**Table 4.** The Spearman paired rank correlation coefficient values obtained for the values of weather conditions in the four-year period before data sampling (only statistically significant ( $p \leq 0.05$ ) values are shown)

Пары сравнения	R
ВР – средняя температура в октябре	-0.9
МД – средняя температура в октябре	-0.9
ШПР – средняя температура в октябре	-0.9
ВУ – количество осадков в апреле	0.9
ВЗ – средняя температура в октябре	-0.9
V – средняя температура в октябре	-0.9
S – количество осадков в апреле	0.9
V/S – средняя температура в июле	0.9
V/S – количество осадков в мае	-0.9

*Примечание:* R – коэффициент корреляции Спирмена, ВР – высота раковины, МД – малый диаметр, ШПР – ширина раковины, ВУ – высота устья, ВЗ – высота завитка, V – условный объем раковины, S – условная площадь устья, V/S – отношение условного объема раковины к условной площади устья.

**Таблица 5.** Динамика фенотипического разнообразия *Cepaea vindobonensis* на ООПТ «Бекарюковский бор» (Россия)

**Table 5.** Dynamics of the *Cepaea vindobonensis* phenotypic diversity in the Bekaryukovsky Bor Natural Monument (Russia)

Год	Частоты фенотипов			$\mu \pm S_\mu$	$h \pm S_h$
	12345	10345	12045		
2002 (N = 63)	0.81	0.16	0.03	$2.19 \pm 0.21$	$0.27 \pm 0.05$
2006 (N = 71)	0.86	0.14	0.00	$1.70 \pm 0.16$	$0.43 \pm 0.05$
2011 (N = 87)	0.51	0.49	0.00	$2.00 \pm 0.15$	$0.33 \pm 0.05$
2016 (N = 31)	0.81	0.19	0.00	$1.79 \pm 0.26$	$0.40 \pm 0.09$
2020 (N = 58)	0.95	0.05	0.00	$1.44 \pm 0.20$	$0.52 \pm 0.07$

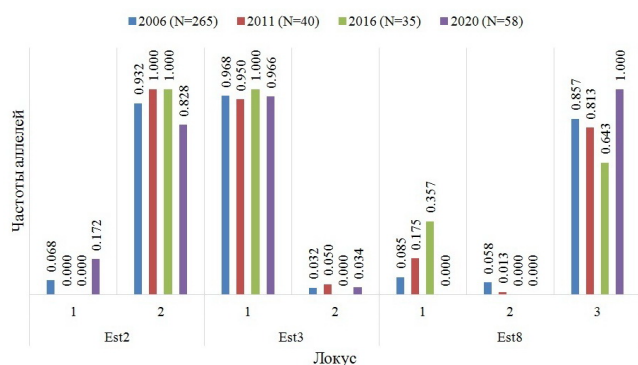
*Примечание:* N – объем выборки,  $\mu$  – среднее число фенотипов,  $h$  – доля редких морф,  $S_\mu$ ,  $S_h$  – стандартные ошибки.

**Таблица 6.** Показатели генетической изменчивости в популяции *Cepaea vindobonensis* на ООПТ «Бекарюковский бор» (Европейская Россия)

**Table 6.** Indicators of genetic variability in the population of *Cepaea vindobonensis* in the Bekaryukovsky Bor Natural Monument (European Russia)

Год	Локус	Число аллелей	$A_e$	$H'$	$H_0$	$H_e$	F
2006 (N = 265)	Est2	2.000	1.145	0.248	0.113	0.127	0.106
	Est3	2.000	1.066	0.142	0.064	0.062	-0.033
	Est8	3.000	1.343	0.508	0.185	0.256	0.277
	среднее	$2.333 \pm 0.333$	$1.185 \pm 0.082$	$0.299 \pm 0.109$	$0.121 \pm 0.035$	$0.148 \pm 0.057$	$0.016 \pm 0.090$
2011 (N = 40)	Est2	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	-
	Est3	2.000	1.105	0.199	0.100	0.095	-0.053
	Est8	3.000	1.447	0.529	0.375	0.309	-0.213
	среднее	$2.000 \pm 0.577$	$1.184 \pm 0.135$	$0.242 \pm 0.154$	$0.158 \pm 0.112$	$0.135 \pm 0.091$	$-0.133 \pm 0.066$
2016 (N = 35)	Est2	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	-
	Est3	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	-
	Est8	2.000	1.849	0.652	0.543	0.459	-0.182
	среднее	$1.333 \pm 0.333$	$1.283 \pm 0.283$	$0.217 \pm 0.217$	$0.181 \pm 0.181$	$0.153 \pm 0.153$	$-0.182 \pm 0.155$
2020 (N = 58)	Est 2	2.000	1.399	0.460	0.276	0.285	0.033
	Est 3	2.000	1.071	0.150	0.000	0.067	1.000
	Est 8	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	-
	среднее	$1.667 \pm 0.333$	$1.157 \pm 0.123$	$0.203 \pm 0.135$	$0.092 \pm 0.092$	$0.117 \pm 0.086$	$0.517 \pm 0.395$
Среднее за все годы		$1.833 \pm 0.207$	$1.202 \pm 0.075$	$0.241 \pm 0.069$	$0.138 \pm 0.051$	$0.138 \pm 0.044$	$0.117 \pm 0.112$

*Примечание:*  $A_e$  – эффективное число аллелей,  $H'$  – индекс Шеннона,  $H_0$  – наблюдаемая гетерозиготность,  $H_e$  – ожидаемая гетерозиготность, F – коэффициент инбридинга.



**Рис. 2.** Частоты аллелей в популяции *Cepaea vindobonensis* в различные годы на ООПТ «Бекарыковский бор» (Европейская Россия).

**Fig. 2.** Allele frequencies in the *Cepaea vindobonensis* population in the studied years in the Bekaryukovsky Bor Natural Monument (European Russia).

Наибольший показатель индекса Шеннона ( $H'$ ), отражающий генетическое разнообразие, был отмечен в 2006 г. ( $0.299 \pm 0.109$ ). Среднее значение коэффициента инбридинга в исследуемые годы близко к нулю. Исключением стала выборка 2020 г. ( $F = 0.517 \pm 0.395$ ). В этот период наблюдался существенный дефицит гетерозигот. При этом основной вклад в повышение степени гомозиготности вносил локус EST3.

Также был проведен расчет эффективной численности популяции ( $N_e$ ), отражающий минимальный размер популяции, необходимый для ее длительного сохранения и поддержания жизнеспособности. Она оказалась равной  $N_e = 13.52$ . Учитывая, что продолжительность жизни одного поколения на юге Среднерусской возвышенности в среднем составляет пять лет, на основе полученного значения  $N_e$  был сделан прогноз длительности существования популяции *C. vindobonensis* на исследуемой территории в годах, что является важным моментом для природоохранных мероприятий. Время дальнейшего существования 20 поколений составило 100 лет (табл. 7). При этом уровень гетерозиготности снизится по сравнению с оценкой для 2020 г. почти в два раза.

**Таблица 7.** Прогноз времени существования популяции *Cepaea vindobonensis* в ООПТ «Бекарыковский бор» (Европейская Россия)

**Table 7.** The forecast of the lifetime of the *Cepaea vindobonensis* population in the Bekaryukovsky Bor Natural Monument (European Russia)

Показатель	Значение
Эффективная численность популяции ( $N_e$ )	13.52
Время существования популяции в поколениях (t)	20
Время существования популяции (годы)	100
Уровень гетерозиготности популяции в конце срока существования	0.043

## Обсуждение

В ходе наших исследований было установлено, что морфометрические признаки раковины *C. vindobonensis*, могут меняться в зависимости от погодных факторов в определенные месяцы жизненного цикла моллюска. В апреле – мае наблюдается активный рост *C. vindobonensis* (Staikou, 1998). Вероятно, в связи с этим именно в эти месяцы погодные условия играют наиболее важную роль в становлении раковин. В остальные месяцы, особенно в июле и августе, в лесостепном ландшафте территории исследования наступает период засухи (Мильков, 1950) и рост моллюсков замедляется.

Представляется интересным, что температура в октябре за четыре года до сбора оказывала значительное влияние на характер формирования раковины. Предположительно, это связано тем, что именно в этот период заканчивается рост молодых особей, вылупившихся в апреле – мае (Staikou, 1998), и особи переходят в зимнюю спячку. Отрицательные значения коэффициента корреляции, вероятно, свидетельствует о том, что повышение температуры в этот переходный период ведет к отбору особей с наследственно-закрепленным замедленным ростом, что в дальнейшем ведет к формированию более мелких раковин.

Многие авторы рассматривали влияние климатических факторов на параметры раковин, в том числе и в хронологическом варианте. Однако результаты зависели от исследуемого вида. Например, для популяции *Discula turricula* (Lowe, 1831), обитающего в Порту-Санту (Португалия), Pettitt (1977) показано постепенное уменьшение высоты завитка с 1900 г. до нового стабильного состояния. Причем это изменение сопровождалось временным увеличением дисперсии формы раковины. Согласно предположению Pettitt (1977), подобное изменение было вызвано микроклиматическими изменениями, связанными с антропогенной деятельностью.

Cain & Cook (1989) при изучении популяции *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) отмечали колебания среднегодового значения большого диаметра раковины около общей средней. При этом за период восемнадцатилетнего исследования Cain & Cook (1989) отмечали как клинальное повышение, так и клинальное снижение размеров раковины. Одной из возможных причин было названо влияние характера погоды.

Полевые исследования variability морфологической структуры наземных моллюсков были проведены Johnson (2011) на примере

*Theba pisana* (O.F. Müller, 1774). Была показана положительная связь частоты морфы EUB (полосы отсутствуют в верхней половине каждого завитка) в течение 34 лет исследования с жарким солнечным летом в течение двух лет, предшествовавших выборке.

Вычлалковской (2012) был оценен характер распределения частот размерно-возрастных классов *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) из трех популяций в зависимости от погодных условий предыдущего года. Выявлены значительные различия этого показателя в одни и те же месяцы разных лет.

У вида *Cepaea nemoralis* размеры раковин с повышением количества осадков увеличивались (Rensch, 1932). В то же время, у видов из родов *Diplommatina* и *Palaina* повышение количества осадков вызывает уменьшение раковин (Berry, 1963; Tillier, 1981). При повышении температуры для *Cepaea nemoralis* и *C. hortensis* (O.F. Müller, 1774) характерно увеличение размеров раковин (Rensch, 1932; Bengtson et al., 1979), а для *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1858) и видов рода *Diplommatina* отмечена обратная тенденция (Peake, 1973; Buria & Stahel, 1983). Следует также учитывать, что изменения одних конхиологических признаков может компенсироваться развитием других, особенно в неблагоприятных условиях. Например, за счет определенной формы и размера раковины моллюск может избежать перегрева при слишком темно окрашенной раковине (Гураль-Сверлова, 2013).

Проведенный нами анализ фенетического разнообразия выявил три морфы по характеру опоясанности раковины. Однако следует отметить, что редкая морфа 12045 зафиксированная нами в 2002 г. могла являться модификацией от морфы 12345, в наследовании которой у улиток *C. nemoralis* и *C. hortensis* сомневался ряд ученых (Lang, 1906; Diver, 1939; Wolda, 1969). Есть мнение (Gural-Sverlova & Gural, 2021), что фенотипическое проявление этой морфы может зависеть от неблагоприятного воздействия окружающей среды. Весьма интересным является факт резкого изменения соотношения двух морф 12345 и 10345, отмеченный в 2011 г. О причинах такого изменения судить довольно сложно. В качестве рабочей гипотезы можно предположить, что косвенной причиной этого могло быть аномально жаркое лето, которое было отмечено на Среднерусской возвышенности в 2010 г. Высокая инсоляция могла спровоцировать изменение вектора отбора в сторону сохранения моллюсков

с более светло окрашенными раковинами с меньшим количеством полос.

Известно, что в большинстве случаев центром генетического разнообразия является зона оптимума вида (Ivanter, 2017). По мере удаления от центра ареала набор оптимальных условий значительно уменьшается, и такие популяции становятся более подверженными колебаниям численности. На границе ареала может увеличиваться количество редких для вида фенотипов и генетических факторов по сравнению с центральными популяциями. При этом каждая местная краевая популяция, вероятно, будет обладать гораздо меньшей изменчивостью, чем любая локальная, находящаяся в центре видового ареала. Это позволяет говорить об уникальности краевых популяций и важности их сохранения.

Полученные нами значения  $\mu$  и  $h$  указывают на обедненный фенетический состав. Вероятно, это связано с тем, что указанная популяция находится на границе видового ареала и является более чувствительной к действию факторов внешней среды, в связи с небольшим запасом генетической прочности. В то же время, дифференциальным поведением брюхоногие моллюски могут компенсировать свои морфологические и физиологические ограничения в адаптации к среде обитания. Например, исследования, проведенные на *Cepaea nemoralis*, показали, что разные морфы существенно отличались поведенческими реакциями в ответ на изменения окружающей среды (Rosin et al., 2018). Розовые улитки с одной центральной лентой и желтые с пятью лентами при низкой температуре и отсутствии пищи поднимались на деревья реже и прятались в укрытии чаще, чем желтые и розовые бесполосные особи.

Зависимость фенетической структуры популяции от условий среды была подробно рассмотрена рядом ученых. Так, Staikou (1999) было показано, что особи *C. vindobonensis* со слабо полосатыми раковинами (форма *pallescens*) лучше переносят засушливые периоды. Ożgo & Komorowska (2009) наблюдали повышенную встречаемость слабо окрашенного фенотипа в открытых и полуоткрытых местообитаниях по сравнению с затененными участками.

Согласно Гураль-Сверловой и Мартынову (2007), редкая встречаемость фенотипов со слившимися лентами считается характерной для популяций *C. vindobonensis*, приуроченных к степной зоне. Это является следствием «климатической селекции», так как более темная окраска раковины способствует ее большему прогреву. Кроме



того, в некоторых работах отмечено, что светлая окраска раковин связана с меньшей чувствительностью моллюска к воздействию высокой температуры и ее колебаний во внешней среде в целом, что, возможно, дает таким особям преимущество в более континентальных условиях (Sverlova, 2004; Сверлова, 2007). Kramarenko et al. (2007) при изучении фенетической структуры природных и урбанизированных популяций *C. vindobonensis* отмечали, что для моллюсков, населяющих местообитания искусственного происхождения, характерен более высокий уровень внутривидового разнообразия в отношении характера опоясанности раковин. Напротив, природные популяции характеризуются более выровненной частотной фенетической структурой.

Согласно Снегину (2012), популяция, изучаемая на ООПТ «Бекарюковский бор», по уровню фенетического разнообразия уступает группам, обитающим, например, в западных районах Украины, где среднее число фенотипов  $\mu$  варьировало от 2.52 до 3.59.

Таким образом, наземный легочный моллюск *Sepaea vindobonensis* может чутко реагировать на изменения среды обитания. Это позволяет предположить эпигенетическую природу приспособленности популяции к условиям биотопа. Однако подобное предположение требует для своего подтверждения проведения дальнейших исследований на большем количестве популяций, в том числе с проведением лабораторных экспериментов. Однако нельзя отрицать, что на состояние популяции могут оказывать влияние и другие факторы, например, давление хищников, плотность популяции и другие (Goodfriend, 1986).

Обычно центр разнообразия генов строго соответствует зоне оптимума вида (Ivanter, 2017), что для моллюсков было подтверждено исследованиями Синявской (2009) на *Sepaea nemoralis*. Как правило, периферическим популяциям в силу «эффекта основателя» или «эффекта бутылочного горлышка», а также изоляции характерен более низкий поток генов и уменьшенное генетическое разнообразие (Maug, 1965; Eckert et al., 2008). В связи с этим возникает опасность их деградации при изменении условий среды обитания. Это подтверждается нашими исследованиями. В изученной нами популяции *C. vindobonensis* во все годы исследования отмечались весьма низкие показатели фактической и ожидаемой гетерозиготности на фоне перехода ряда локусов в гомозиготное состояние. Для сравнения, в популяциях *C. vindobonensis* из западных

районов Украины (г. Житомир) средние значения гетерозиготности составили:  $Ho = 0.342 \pm 0.092$ ,  $He = 0.358 \pm 0.072$  (Snegin & Snegina, 2018). Кроме того, значительное смещение частот аллелей по локусу EST8, помимо генетико-автоматических процессов, вероятно, связано с биотопическими изменениями. К 2020 г. было отмечено сильное зарастание поймы р. Нежеголь инвазивным видом *Acer negundo* L., не отмечавшимся здесь ранее. Вероятно, это спровоцировало изменения условий обитания *C. vindobonensis* и способствовало появлению иных источников пищи. Известно, что эстеразы отвечают за расщепление сложных эфиров в клетке (Carr & Ollis, 2009). Поэтому изменение их аллельного состава, вероятно, связано с изменением химического состава пищевых объектов. Фиксация аллеля EST8-3 в 2020 г. косвенно указывает на то, что в описанных условиях он поддерживается отбором и обладает селективным преимуществом перед EST8-1 и EST8-2.

Необходимо отметить, что переход популяции в гомозиготное состояние может являться физиологически оптимальным при обитании в узком диапазоне колебаний условий внешней среды. Однако опасность такого явления заключается в возможном низком уровне приспособленности при изменении этих условий, в частности, при антропогенном воздействии (Snegin, 2011). Так, проведенный нами прогноз длительности существования популяции на основе генетических данных показал значение около 100 лет. Если сравнивать эти результаты с аналогичными данными, полученными для наземной улитки *Fruticicola fruticum* (O.F. Müller, 1774), то такой срок жизни популяции вызывает определенную обеспокоенность, т.к. диапазон времени существования популяций 25–100 лет характерен для промышленных и урбанизированных территорий (Makeeva et al., 2005; Snegin, 2011). В отношении результатов, полученных в настоящем исследовании, низкие показатели генетического разнообразия и увеличение инбридинга в 2020 г. указывают на снижение жизнеспособности и эволюционного потенциала популяции. В случае изменения условий внешней среды это может привести к ее вымиранию. В то же время следует учесть, что подобный сценарий может наблюдаться в случае дальнейшего освоения территории района исследования и повышения степени изоляции исследуемой группы улиток. Вероятно, что избежать такой ситуации позволит соблюдение строгих природоохранных меропр-

ятий, в частности сокращение негативного влияния со стороны человека (контроль выпаса скота, недопущение палов сухой травы и т.д.), а также сохранение биокоридоров.

### Заключение

Периферические популяции, обитающие на границе распространения вида, характеризуются значительной экологической и эволюционной ценностью. Однако при различных сценариях изменения климата они подвергаются наибольшей угрозе. Учитывая полученные данные по морфометрии и фенетике и их связи с микроклиматическими условиями, закономерно предположить, что основной вклад в приспособленность популяции к среде обитания вносят эпигенетические факторы. В то же время, по данным аллозимного анализа, в популяции *C. vindobonensis* на исследованной территории наблюдается тенденция к снижению генетического разнообразия. В связи с этим, считаем необходимым продолжение систематического исследования состояния популяции *C. vindobonensis* в памятнике природы «Бекарюковский бор», в том числе с использованием иных генетических маркеров (например, SSR или SNP). Полученные результаты могут быть использованы в качестве исходной информации для будущих программ генетического мониторинга популяций на ООПТ.

### Литература

Вычалковская Н.В. 2012. Некоторые особенности распределения частот размерно-возрастных классов в популяциях *Brephulopsis cylindrica* // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. Вып. 2(51). С. 52–53.

Гураль-Сверлова Н.В. 2013. Зависимость размеров, формы и окраски раковин в популяциях австрийской цепеи *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) из разных регионов Украины // Природничий альманах (біологічні науки). Вып. 19. С. 75–82.

Гураль-Сверлова Н.В., Мартынов В.В. 2007. Конхологические особенности популяций *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на территории Донецкой области // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. Т. 7. С. 85–91.

Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 271 с.

Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, лишайники, грибы и животные. Белгород: ИД «БелГУ», 2019. 668 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 350 с.

Мильков Ф.Н. 1950. Лесостепь Русской равнины: опыт ландшафтной характеристики. М.: Изд-во АН СССР. 292 с.

Сверлова Н.В. 2007. Особенности фенетической структуры интродуцированных популяций *Cepaea nemoralis* // Фальцфейнівські читання. Херсон: ПП Вишемирський. С. 287–292.

Синявская А.С. 2009. Фенетическая структура *Cepaea nemoralis* в формирующемся ареале // Конференция «Научно-исследовательская работа студентов». Брест: БрГУ. С. 24–26.

Снегин Э.А. 2012. Пространственные и временные аспекты эколого-генетической структуры популяций беспозвоночных животных (на примере наземных моллюсков и насекомых юга Среднерусской возвышенности). Дисс. ... докт. биол. наук. Белгород. 394 с.

Хлус Л.М. 2004. Морфометрична структура природних популяцій *Cepaea vindobonensis* Fer. на теренах України // Науковий вісник Чернівецького університету. Вып. 223. С. 83–88.

Шилейко А.А. 1978. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Т. 3(6). Л.: Наука. 384 с.

Arnaud-Haond S., Teixeira S., Massa S.I., Billot C., Saenger P., Coupland G., Serrão E.A. 2006. Genetic structure at range edge: low diversity and high inbreeding in Southeast Asian mangrove (*Avicennia marina*) populations // Molecular Ecology. Vol. 15(12). P. 3515–3525. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02997.x

Barrett R.D., Schluter D. 2008. Adaptation from standing genetic variation // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 23(1). P. 38–44. DOI: 10.1016/j.tree.2007.09.008

Bengtson S.A., Nilsson A., Nordström S., Rundgren S. 1979. Selection for adult shell size in natural populations of the landsnail *Cepaea hortensis* (Müll.) // Annales Zoologici Fennici. Vol. 16(3). P. 187–194.

Berry A.J. 1963. Growth and variation of the shell in certain Malayan limestone hill snails // Journal of Molluscan Studies. Vol. 35(5). P. 203–206. DOI: 10.1093/oxfordjournals.mollus.a064919

Buria H., Stahel W. 1983. Altitudinal variation in *Arianta arbustorum* (Mollusca, Pulmonata) in the Swiss Alps // Genetica. Vol. 62(2). P. 95–108. DOI: 10.1007/BF00116631

Cain A.J., Cook L.M. 1989. Persistence and extinction in some *Cepaea* populations // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 38(2). P. 183–190. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1989.tb01573.x

Cameron R.A.D. 1992. Change and stability in *Cepaea* populations over 25 years: a case of climatic selection // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 248(1322). P. 181–187. DOI: 10.1098/rspb.1992.0060

- Cameron R.A.D., Pokryszko B.M. 2008. Variation in *Cepaea* populations over 42 years: climate fluctuations destroy a topographical relationship of morph-frequencies // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 95(1). P. 53–61. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2008.01042.x
- Carr P.D., Ollis D.L. 2009. Alpha/beta hydrolase fold: an update // Protein and Peptide Letters. Vol. 16(10). P. 1137–1148. DOI: 10.2174/092986609789071298
- Crow J.F., Kimura M. 1970. An introduction to population genetics theory. New York: Harpers and Row. 591 p.
- Diver C. 1939. Aspects of the study of variation in snails // Journal of Conchology. Vol. 21(4–5). P. 91–141.
- Eckert C.G., Samis K.E., Loughheed S.C. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond // Molecular Ecology. Vol. 17(5). P. 1170–1188. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x
- Gaal Ö., Medgyesi G.A., Vereczkey L. 1980. Electrophoresis in the separation of biological macromolecules. Chichester, UK: John Wiley & Sons; Budapest: Akademiai Kiado. 422 p.
- Goodfriend G.A. 1986. Variation in Land-snail Shell form and Size and its Causes: a Review // Systematic Biology. Vol. 35(2). P. 204–223. DOI: 10.1093/sysbio/35.2.204
- Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. 2021. Shell banding and colour polymorphism of introduced snail *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from some parts of Eastern Europe // Ruthenica. Vol. 31(2). P. 59–76.
- Harmon J.P., Moran N.A., Ives A.R. 2009. Species response to environmental change: impacts of food web interactions and evolution // Science. Vol. 323(5919). P. 1347–1350. DOI: 10.1126/science.1167396
- Hoffmann A.A., Sgrò C.M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation // Nature. Vol. 470(7335). P. 479–485. DOI: 10.1038/nature09670
- Ivanter E.V. 2017. Revising the ecological concept of peripheral populations // Russian Journal of Ecology. Vol. 48(1). P. 81–85. DOI: 10.1134/S1067413617010076
- Johnson M.S. 2011. Thirty-four years of climatic selection in the land snail *Theba pisana* // Heredity. Vol. 106(5). P. 741–748. DOI: 10.1038/hdy.2010.114
- Kajtoch Ł., Davison A., Grindon A., Deli T., Sramkó G., Gwardjan M., Kramarenko S., Mierzwa-Szymkowiak D., Ruta R., Ścibior R., Tóth J.P., Wade C., Kolasa M., Egorov R.V., Fehér Z. 2017. Reconstructed historical distribution and phylogeography unravels non-steppic origin of *Caucasotachea vindobonensis* (Gastropoda: Helicidae) // Organisms Diversity and Evolution. Vol. 17(3). P. 679–692. DOI: 10.1007/s13127-017-0337-3
- Kramarenko S.S. 2016. Patterns of spatio-temporal variation in land snails: a multi-scale approach // Folia Malacologica. Vol. 24(3). P. 112–177. DOI: 10.12657/folmal.024.008
- Kramarenko S.S., Khokhutkin I.M., Grebennikov M.E. 2007. Specific features of phenetic structure of the terrestrial snail *Cepaea vindobonensis* (Pulmonata; Helicidae) in urbanized and natural populations // Russian Journal of Ecology. Vol. 38(1). P. 39–45. DOI: 10.1134/S1067413607010079
- Krimbas C.B., Tsakas S. 1971. The genetics of *Dacus oleae*. V. Changes of esterase polymorphism in a natural population following insecticide control-selection or drift? // Evolution. Vol. 25(3). P. 454–460. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1971.tb01904.x
- Lang A. 1906. Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unsern Hain- und Garettschnecken // Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft in Luzern. Luzern. P. 209–254.
- Makeeva V.M., Belokon M.M., Malyuchenko O.P. 2005. Estimating the gene pool condition in natural populations of invertebrates in the fragmented landscape of Moscow and Moscow region with special reference to bush snail *Bradybaena fruticum* Müll. // Russian Journal of Genetics. Vol. 41(11). P. 1230–1244. DOI: 10.1007/s11177-005-0224-4
- Mayr E. 1965. Animal Species and Evolution. London: Oxford University Press. 797 p.
- Murray J., Clarke B. 1978. Change of gene frequency in *Cepaea nemoralis* over fifty years // Malacologia. Vol. 17. P. 317–330.
- Nei M., Tajima F. 1981. Genetic drift and estimation of effective population size // Genetics. Vol. 98(3). P. 625–640.
- Ozgo M., Komorowska A. 2009. Shell banding polymorphism in *Cepaea vindobonensis* in relation to habitat in southeastern Poland // Malacologia. Vol. 51(1). P. 81–88. DOI: 10.4002/040.051.0105
- Ozgo M., Schilthuisen M. 2012. Evolutionary change in *Cepaea nemoralis* shell colour over 43 years // Global Change Biology. Vol. 18(1). P. 74–81. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02514.x
- Parmar T.K., Rawtani D., Agrawal Y.K. 2016. Bioindicators: the natural indicator of environmental pollution // Frontiers in Life Science. Vol. 9(2). P. 110–118. DOI: 10.1080/21553769.2016.1162753
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. Vol. 6(1). P. 288–295. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- Peake J.F. 1973. Species isolation in sympatric populations of the genus *Diplommatina* (Gastropoda, Prosobranchia, Cyclophoridae, Diplommatininae) // Malacologia. Vol. 14. P. 303–312.
- Pettitt C. 1977. An investigation of variation in shell form in *Discula* (*Hystricella*) *turricula* (Love, 1831) (Pulmonata; Helicacea) // Journal of Conchology. Vol. 29. P. 147–150.
- Pokryszko B.M., Maltz T.K., Cameron R.A. 2004. *Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821) in the Pieniny Mts // Folia Malacologica. Vol. 12(3). P. 153–156. DOI: 10.12657/folmal.012.013
- Provan J., Maggs C.A. 2011. Unique genetic variation at a species' rear edge is under threat from global climate

- change // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 279(1726). P. 39–47. DOI: 10.1098/rspb.2011.0536
- Rensch B. 1932. Über die Abhängigkeit der Grosse, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschnecken- und Mollusken- von Umwelts-faktoren (Ökologische Molluskenstudien I.) // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. Vol. 25. P. 757–807.
- Richardson B.J., Baverstock P.R., Adams M. 2012. Allozyme electrophoresis: a handbook for animal systematics and population studies. Sydney and London: Academic Press. 410 p.
- Rosin Z.M., Kwiecieński Z., Lesicki A., Skórka P., Kobak J., Szymańska A., Osiejuk T.S., Kałuski T., Jaskulska M., Tryjanowski P. 2018. Shell colour, temperature, (micro)habitat structure and predator pressure affect the behaviour of *Cepaea nemoralis* // Science of Nature. Vol. 105(5–6). Article: 35. DOI: 10.1007/s00114-018-1560-2
- Siepielski A.M., DiBattista J.D., Carlson S.M. 2009. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild // Ecology Letters. Vol. 12(11) P. 1261–1276. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01381.x
- Snegin E.A. 2011. Assessment of the state of population gene pools of terrestrial mollusks in conditions of influence of ore dressing combines from the example *Bradybaena fruticum* Müll. (Gastropoda, Pulmonata) // Russian Journal of Genetics: Applied Research. Vol. 1(5). P. 379–389. DOI: 10.1134/s2079059711050133
- Snegin E.A. 2012. The genetic structure of model species populations of terrestrial mollusks in conditions of urbanized landscape using the example of *Chondrula tridens* Müll (Gastropoda, Pulmonata) // Russian Journal of Genetics: Applied Research. Vol. 2(2). P. 160–170. DOI: 10.1134/S2079059712020128
- Snegin E.A., Snegina E.A. 2018. Genetic Structure of Populations of Specially Protected Mollusk *Cepaea vindobonensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) in the Northeastern Part of the Modern-Day Range // Russian Journal of Genetics: Applied Research. Vol. 8(2). P. 159–171. DOI: 10.1134/S2079059718020090
- Soulé M.E. 1980. Thresholds for Survival: Maintaining Fitness and Evolutionary Potential // Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective / M.E. Soulé, B.M. Wilcox (Eds.). Sunderland: Sinauer. P. 151–170.
- Staikou A.E. 1998. Aspects of life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the pulmonate snail *Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821) in northern Greece // Journal of Molluscan Studies. Vol. 64(3). P. 297–308. DOI: 10.1093/mollus/64.3.297
- Staikou A.E. 1999. Shell temperature, activity and resistance to desiccation in the polymorphic land snail *Cepaea vindobonensis* // Journal of Molluscan Studies. Vol. 65(2). P. 171–184. DOI: 10.1093/mollus/65.2.171
- Sverlova N. 2004. Landschnecken-Farbpoly-morphismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylomatophora) // Malakologische Abhandlungen Museum für Tierkunde Dresden. Vol. 22. P. 131–145.
- Thomas C.D., Bodsworth E.J., Wilson R.J., Simmons A.D., Davies Z.G., Musche M., Conradt L. 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins // Nature. Vol. 411(6837). P. 577–581. DOI: 10.1038/35079066
- Tillier S. 1981. Clines, convergence and character displacement in New Caledonian diplommatinids (land prosobranchs) // Malacologia. Vol. 21(1–2). P. 177–208.
- Wall S., Carter M.A., Clarke B. 1980. Temporal changes of gene frequencies in *Cepaea hortensis* // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 14(3–4). P. 303–317. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1980.tb00111.x
- Wolda H. 1969. Genetics of polymorphism in the land snail, *Cepaea nemoralis* // Genetica. Vol. 40(1). P. 475–502. DOI: 10.1007/BF01787373

## References

- Arnaud-Haond S., Teixeira S., Massa S.I., Billot C., Saenger P., Coupland G., Serrão E.A. 2006. Genetic structure at range edge: low diversity and high inbreeding in Southeast Asian mangrove (*Avicennia marina*) populations. *Molecular Ecology* 15(12): 3515–3525. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02997.x
- Barrett R.D., Schluter D. 2008. Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution* 23(1): 38–44. DOI: 10.1016/j.tree.2007.09.008
- Bengtson S.A., Nilsson A., Nordström S., Rundgren S. 1979. Selection for adult shell size in natural populations of the landsnail *Cepaea hortensis* (Müll.). *Annales Zoologici Fennici* 16(3): 187–194.
- Berry A.J. 1963. Growth and variation of the shell in certain Malayan limestone hill snails. *Journal of Molluscan Studies* 35(5): 203–206. DOI: 10.1093/oxfordjournals.mollus.a064919
- Buria H., Stahel W. 1983. Altitudinal variation in *Arianta arbustorum* (Mollusca, Pulmonata) in the Swiss Alps. *Genetica* 62(2): 95–108. DOI: 10.1007/BF00116631
- Cain A.J., Cook L.M. 1989. Persistence and extinction in some *Cepaea* populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 38(2): 183–190. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1989.tb01573.x
- Cameron R.A.D. 1992. Change and stability in *Cepaea* populations over 25 years: a case of climatic selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 248(1322): 181–187. DOI: 10.1098/rspb.1992.0060
- Cameron R.A.D., Pokryszko B.M. 2008. Variation in *Cepaea* populations over 42 years: climate fluctuations destroy a topographical relationship of morph-frequencies. *Biological Journal of the Linnean Society* 95(1): 53–61. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2008.01042.x
- Carr P.D., Ollis D.L. 2009. Alpha/beta hydrolase fold: an update. *Protein and Peptide Letters* 16(10): 1137–1148. DOI: 10.2174/092986609789071298

- Crow J.F., Kimura M. 1970. *An introduction to population genetics theory*. New York: Harpers and Row. 591 p.
- Diver C. 1939. Aspects of the study of variation in snails. *Journal of Conchology* 21(4–5): 91–141.
- Eckert C.G., Samis K.E., Loughheed S.C. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology* 17(5): 1170–1188. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x
- Gaal Ö., Medgyesi G.A., Vereczkey L. 1980. *Electrophoresis in the separation of biological macromolecules*. Chichester, UK: John Wiley & Sons; Budapest: Akademiai Kiado. 422 p.
- Goodfriend G.A. 1986. Variation in Land-snail Shell form and Size and its Causes: a Review. *Systematic Biology* 35(2): 204–223. DOI: 10.1093/sysbio/35.2.204.
- Gural-Sverlova N.V. 2013. Dependence of size, form and color of shells in populations of *Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from various regions of Ukraine. *Scientific Bulletin of Natural Sciences* 19: 75–82. [In Russian]
- Gural-Sverlova N.V., Martynov V.V. 2007. Conchological peculiarities of *Cepaea vindobonensis* populations on the territory of the Donetsk region. *Problems of Ecology and Nature Protection of Technogenic Region* 7: 85–91. [In Russian]
- Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. 2021. Shell banding and colour polymorphism of introduced snail *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from some parts of Eastern Europe. *Ruthenica* 31(2): 59–76.
- Harmon J.P., Moran N.A., Ives A.R. 2009. Species response to environmental change: impacts of food web interactions and evolution. *Science* 323(5919): 1347–1350. DOI: 10.1126/science.1167396
- Hoffmann A.A., Sgrò C.M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470(7335): 479–485. DOI: 10.1038/nature09670
- Ivanter E.V. 2017. Revising the ecological concept of peripheral populations. *Russian Journal of Ecology* 48(1): 81–85. DOI: 10.1134/S1067413617010076
- Johnson M.S. 2011. Thirty-four years of climatic selection in the land snail *Theba pisana*. *Heredity* 106(5): 741–748. DOI: 10.1038/hdy.2010.114
- Kajtoch Ł., Davison A., Grindon A., Deli T., Sramkó G., Gwardjan M., Kramarenko S., Mierzwa-Szymkowiak D., Ruta R., Ścibior R., Tóth J.P., Wade C., Kolasa M., Egorov R.V., Fehér Z. 2017. Reconstructed historical distribution and phylogeography unravels non-steppic origin of *Caucasotachea vindobonensis* (Gastropoda: Helicidae). *Organisms Diversity and Evolution* 17(3): 679–692. DOI: 10.1007/s13127-017-0337-3
- Khlus L.M. 2004. Morphometric structure of natural populations of *Cepaea vindobonensis* Fer. on the territory of Ukraine. *Scientific Herald of Chernivtsi University* 223: 83–88. [In Ukrainian]
- Kramarenko S.S. 2016. Patterns of spatio-temporal variation in land snails: a multi-scale approach. *Folia Malacologica* 24(3): 112–177. DOI: 10.12657/folmal.024.008
- Kramarenko S.S., Khokhutkin I.M., Grebennikov M.E. 2007. Specific features of phenetic structure of the terrestrial snail *Cepaea vindobonensis* (Pulmonata; Helicidae) in urbanized and natural populations. *Russian Journal of Ecology* 38(1): 39–45. DOI: 10.1134/S1067413607010079
- Krimbas C.B., Tsakas S. 1971. The genetics of *Dacus oleae*. V. Changes of esterase polymorphism in a natural population following insecticide control-selection or drift? *Evolution* 25(3): 454–460. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1971.tb01904.x
- Lakin G.F. 1990. *Biometry*. Moscow: Vysshaya Shkola. 350 p. [In Russian]
- Lang A. 1906. Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unsern Hain- und Gartenschnecken. In: *Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft in Luzern*. Luzern. P. 209–254.
- Makeeva V.M., Belokon M.M., Malyuchenko O.P. 2005. Estimating the gene pool condition in natural populations of invertebrates in the fragmented landscape of Moscow and Moscow region with special reference to bush snail *Bradybaena fruticum* Müll. *Russian Journal of Genetics* 41(11): 1230–1244. DOI: 10.1007/s11177-005-0224-4
- Mayr E. 1965. *Animal Species and Evolution*. London: Oxford University Press. 797 p.
- Milkov F.N. 1950. Forest-steppe of the Russian plain: experience of landscape characteristics. Moscow: AS USSR. 292 p. [In Russian]
- Murray J., Clarke B. 1978. Change of gene frequency in *Cepaea nemoralis* over fifty years. *Malacologia* 17: 317–330.
- Nei M., Tajima F. 1981. Genetic drift and estimation of effective population size. *Genetics* 98(3): 625–640.
- Ożgo M., Komorowska A. 2009. Shell banding polymorphism in *Cepaea vindobonensis* in relation to habitat in Southeastern Poland. *Malacologia* 51(1): 81–88. DOI: 10.4002/040.051.0105
- Ożgo M., Schilthuizen M. 2012. Evolutionary change in *Cepaea nemoralis* shell colour over 43 years. *Global Change Biology* 18(1): 74–81. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02514.x
- Parmar T.K., Rawtani D., Agrawal Y.K. 2016. Bioindicators: the natural indicator of environmental pollution. *Frontiers in Life Science* 9(2): 110–118. DOI: 10.1080/21553769.2016.1162753
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6(1): 288–295. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- Peake J.F. 1973. Species isolation in sympatric populations of the genus *Diplommatina* (Gastropoda, Prosobran-

- chia, Cyclophoridae, Diplommatininae). *Malacologia* 14: 303–312.
- Pettitt C. 1977. An investigation of variation in shell form in *Discula* (*Hystericella*) *turricula* (Love, 1831) (Pulmonata; Helicacea). *Journal of Conchology* 29: 147–150.
- Pokryszko B.M., Maltz T.K., Cameron R.A. 2004. *Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821) in the Pieniny Mts. *Folia Malacologica* 12(3): 153–156. DOI: 10.12657/folmal.012.013
- Provan J., Maggs C.A. 2011. Unique genetic variation at a species' rear edge is under threat from global climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1726): 39–47. DOI: 10.1098/rspb.2011.0536
- Red Data Book of Russian Federation (plants and fungi). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Belgorod Region. Rare and endangered plants, fungi, lichens and animals. Belgorod: Belgorod State University, 2019. 668 p. [In Russian]
- Rensch B. 1932. Über die Abhängigkeit der Grosse, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschnecken schalen von Umwelts-faktoren (Ökologische Molluskenstudien I.) *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 25: 757–807.
- Richardson B.J., Baverstock P.R., Adams M. 2012. *Allozyme electrophoresis: a handbook for animal systematics and population studies*. Sydney and London: Academic Press. 410 p.
- Rosin Z.M., Kwieciński Z., Lesicki A., Skórka P., Kobak J., Szymańska A., Osiejuk T.S., Kałuski T., Jaskulska M., Tryjanowski P. 2018. Shell colour, temperature, (micro) habitat structure and predator pressure affect the behaviour of *Cepaea nemoralis*. *Science of Nature* 105 (5–6): 35. DOI: 10.1007/s00114-018-1560-2
- Shileyko A.A. 1978 *Terrestrial mollusks of the superfamily Helicoidea. Fauna of the USSR*. Vol. 3(6). Leningrad: Nauka. 384 p. [In Russian]
- Siepielski A.M., DiBattista J.D., Carlson S.M. 2009. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecology Letters* 12(11): 1261–1276. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01381.x
- Sinyavskaya A.S. 2009. The phenetic structure of *Cepaea nemoralis* in the evolving range. In: *Conference «Research Work of Students»*. Brest: Brest State University. P. 24–26. [In Russian]
- Snegin E.A. 2011. Assessment of the state of population gene pools of terrestrial mollusks in conditions of influence of ore dressing combines from the example *Bradybaena fruticum* Müll. (Gastropoda, Pulmonata). *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 1(5): 379–389. DOI: 10.1134/s2079059711050133
- Snegin E.A. 2012. The genetic structure of model species populations of terrestrial mollusks in conditions of urbanized landscape using the example of *Chondrula tridens* Müll (Gastropoda, Pulmonata). *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 2(2): 160–170. DOI: 10.1134/S2079059712020128
- Snegin E.A. 2012. *Spatial and temporal aspects of the ecological and genetic structure of invertebrate populations (on the example of terrestrial mollusks and insects in the south of the Central Russian Upland)*. Dr.Sc. Thesis. Belgorod. 394 p. [In Russian]
- Snegin E.A., Sneginina E.A. 2018. Genetic Structure of Populations of Specially Protected Mollusk *Cepaea vindobonensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) in the Northeastern Part of the Modern-Day Range. *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 8(2): 159–171. DOI: 10.1134/S2079059718020090
- Soulé M.E. 1980. Thresholds for Survival: Maintaining Fitness and Evolutionary Potential. In: M.E. Soulé, B.M. Wilcox (Eds.): *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*. Sunderland: Sinauer. P. 151–170.
- Staikou A.E. 1998. Aspects of life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the pulmonate snail *Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821) in northern Greece. *Journal of Molluscan Studies* 64(3): 297–308. DOI: 10.1093/mollus/64.3.297
- Staikou A.E. 1999. Shell temperature, activity and resistance to desiccation in the polymorphic land snail *Cepaea vindobonensis*. *Journal of Molluscan Studies* 65(2): 171–184. DOI: 10.1093/mollus/65.2.171
- Sverlova N. 2004. Landschnecken-Farbpolymorphismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylomatophora). *Malakologische Abhandlungen Museum für Tierkunde Dresden* 22: 131–145.
- Sverlova N.V. 2007. Peculiarities of polymorphism structure of introduced populations of *Cepaea nemoralis*. In: *Falzein Readings*. Kherson: PP Vyshemirsky. P. 287–292. [In Russian]
- Thomas C.D., Bodsworth E.J., Wilson R.J., Simmons A.D., Davies Z.G., Musche M., Conradt L. 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 411(6837): 577–581. DOI: 10.1038/35079066
- Tillier S. 1981. Clines, convergence and character displacement in New Caledonian diplommatinids (land prosobranchs). *Malacologia* 21(1–2): 177–208.
- Vychalkovskaya N.V. 2012. Some distribution peculiarities of the dimensional and age related classes frequencies in *Brephulopsis cylindrica* populations. *Scientific Issues of Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Series: Biology* 2(51): 52–53. [In Russian]
- Wall S., Carter M.A., Clarke B. 1980. Temporal changes of gene frequencies in *Cepaea hortensis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 14(3–4): 303–317. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1980.tb00111.x
- Wolda H. 1969. Genetics of polymorphism in the land snail, *Cepaea nemoralis*. *Genetica* 40(1): 475–502. DOI: 10.1007/BF01787373
- Zhivotovskii L.A. 1991. Population biometry. Moscow: Nauka. 271 p. [In Russian]

**LONG-TERM DYNAMICS OF MORPHOGENETIC INDICATORS  
OF THE TERRESTRIAL MOLLUSK *CEPAEA VINDOBONENSIS*  
(GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE)  
IN THE BEKARYUKOVSKY BOR NATURAL MONUMENT, RUSSIA**

**Eduard A. Snegin , Aleksandra Yu. Tishchenko **

*Belgorod State National Research University, Russia*  
*e-mail: snegin@bsu.edu.ru, tishchenko\_ayu@bsu.edu.ru*

*Cepaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) is a terrestrial mollusk, protected in the Belgorod Region (European Russia). In the Bekaryukovsky Bor Natural Monument, its peripheral population is known considering to be one of the most abundant in the north-eastern part of its range. In this paper, changes in the morphogenetic structure of *C. vindobonensis* population and its relationships with microclimatic environmental factors were analysed for the last 20 years. The results of the Kruskal-Wallis test of conchiometric features showed statistically significant ( $p < 0.05$ ) differences between the studied years for all measurements. We found a statistically significant correlation between the parameters of the adult shell and some climatic characteristics, including both the average values for a four-year period and values recorded during the shell formation at the juvenile life cycle stage. This correlation apparently indicates the epigenetic nature of this population adaptation to the environment. The calculation of the average number of phenotypes (identified according to Zhivotovsky) showed the lowest level in 2020 ( $\mu = 1.44 \pm 0.20$ ), and the highest level in 2002 ( $\mu = 2.19 \pm 0.21$ ). To determine the population vitality degree, we analysed the genetic structure of the *C. vindobonensis* population on the basis of esterase isozyme loci. The highest changes in allele frequencies were observed in EST8 locus, where there was a statistically significant ( $p < 0.05$ ) decrease in the EST8-2 allele frequency in 2006–2011, while being absent in the population in 2012–2020. At the same time, in 2020 the studied population became monomorphic for the EST8-3 allele. It is assumed that the transition to the homozygous state in this locus was caused not only by the genetically automatic process, but also by changes in habitats. In addition, there was a considerable lack of heterozygotes (inbreeding coefficient  $F = 0.517 \pm 0.395$ ) in 2020. The effective population size ( $N_e$ ), calculated using the temporal method, was equal to 13.52. The forecast of the lifetime of the *C. vindobonensis* population based on genetic data demonstrated the value of about 100 years. The obtained results show a low vitality degree of the studied peripheral *C. vindobonensis* population. This may lead to its further extinction, especially in the case of changes in environmental parameters. However, the maintaining of nature conservation measures in the study area may allow avoiding this event.

**Key words:** conchiometric features, effective population size, genetic structure, peripheral population, population dynamics