



УДК 594.382.4, 574.3, 575.22

ПЛОДОВИТОСТЬ И ЭФФЕКТИВНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ *HELICOPSIS STRIATA* MÜLLER (GASTROPODA, PULMONATA, HELICOIDEA) НА ТЕРРИТОРИИ ЮГА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

А.А. Сычев, Э.А. Снегин

Белгородский национальный
государственный исследовательский
университет, Россия,
308015, Белгород, ул. Победы 85
E-mail: sychov@bsu.edu.ru

Проведен анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости индивидуальной плодовитости особей, размера яиц, плотности населения и морфогенетических параметров особо охраняемого наземного моллюска *Helicopsis striata* (Müller 1774) на территории юга Среднерусской возвышенности. Выявлены внутривидовые механизмы регуляции плотности населения моллюсков, рассчитана репродуктивная и генетическая эффективная численность популяций. На основе анализа репродуктивной способности особей установлено, что в биотопах с нестабильными условиями существования присутствуют популяции с высокой изменчивостью морфогенетических признаков и внутривидовой пространственной дифференциацией.

Ключевые слова: Среднерусская возвышенность, наземные моллюски, плодовитость, эффективная численность, популяционный генотип.

Введение

Увеличение антропогенного давления на природные экосистемы приводит к снижению жизнеспособности популяций биологических видов и их исчезновению. Наиболее уязвимыми и требующими всесторонней охраны являются малоподвижные, узколокальные, стенобионтные виды живых организмов, к которым относятся степные виды моллюсков. При этом в условиях мозаичности естественных степей и их значительной нарушенности на территории Среднерусской возвышенности угроза исчезновения стенобионтных видов моллюсков стоит особенно остро.

В природных сообществах юга Среднерусской возвышенности характерным представителем ксерофильной группы реликтовых моллюсков является *H. striata*. Вид занесен в Красную книгу Белгородской области и списки МСОП [1, 2]. Поэтому необходима программа по сохранению и восстановлению популяций *H. striata*, что невозможно сделать без знания его биологии и экологии. В этом отношении особую важность имеют данные по биологии размножения и плодовитости вида, их связях с внутривидовыми параметрами и факторами окружающей среды, поскольку позволяют не только выявить механизмы регуляции численности особей, но и провести расчет эффективной численности особей в популяции и оценить ее жизнеспособность [3].

Цель работы: определить вариацию индивидуальной плодовитости особей в природных популяциях *H. striata* и выявить ее связь с плотностью населения особей, изменчивостью генетических и морфологических параметров, а также рассчитать эффективную численность в природных популяциях данного вида и дать оценку их жизнеспособности.

Материалы и методы

Для оценки вариации индивидуальной плодовитости особей *H. striata* в периоды массового размножения 2010–2013 гг. нами были сделаны двенадцать репрезентативных выборок пар спаривающихся моллюсков из четырех природных популяций на территории юга Среднерусской возвышенности (рис. 1). В пределах каждой популяции выделяли относительно обособленные думы, где проводили сбор особей на участках площадью 25 м². Улитки собирались в центре и на периферии думов, а также на участках с разной степенью почвенной эрозии (табл. 1).

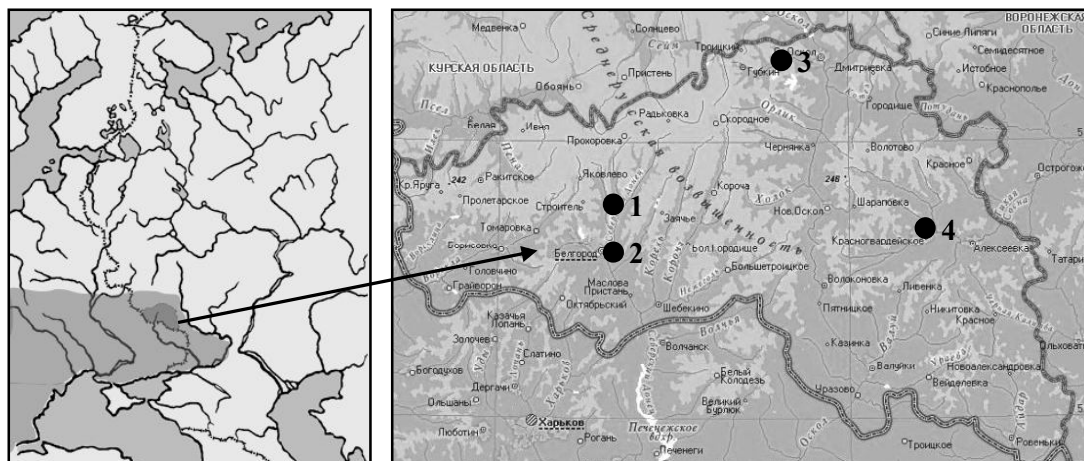


Рис. 1. Восточная часть ареала *H. striata* [1] и пункты сбора моллюсков на территории юга Среднерусской возвышенности: 1 – «Терновка», 2 – «Белая гора», 3 – «Губкин», 4 – «Бирюч»

Таблица 1

Описание пунктов сбора

Популяции / долина реки / годы сбора	Демы	Описание биотопов	Координаты
1. «Терновка», р. Северский Донец, 2010 г.	1-1	Низкотравно-осочковые мезофильные луга на суглинках, южная экспозиция склона балки. Пространственный «центр» популяции.	50°44'00.72"C 36°35'47.50"B
	1-2	Нарушенный участок биотопа с высокой эрозией суглинистых почв и преобладанием сорной растительности, южная экспозиция склона. Пространственная «периферия» популяции.	50°43'59.41"C 36°35'47.21"B
2. «Белая гора», р. Северский Донец, 2011 г.	2-1	Разнотравные луга на плотных меловых почвах, юго-восточная экспозиция склона. Пространственная «периферия» популяции.	50°37'29.65"C 36°37'09.64"B
	2-2	Кальцефитная разреженная растительность на легких меловых почвах, юго-западная экспозиция склона.	50°37'28.84"C 36°37'15.95"B
	2-3	Разнотравные луга на меловых почвах и высокой эрозией, юго-восточная экспозиция склона.	50°37'30.64"C 36°37'20.06"B
	2-4	Кальцефитная островная растительность на меловых осыпях, юго-восточная экспозиция.	50°37'32.65"C 36°37'22.94"B
	2-5	Разнотравные луга на плотных меловых почвах, юго-восточная экспозиция склона. Пространственная «периферия» популяции.	50°37'35.77"C 36°37'31.50"B
3. «Губкин», верховья р. Оскол, 2013 г.	3-1	Плакорная ковыльная степь, юго-западная экспозиция склона балки. Пространственная «периферия» популяции.	51°17'40.59"C 37°32'24.21"B
	3-2	Островная кустарничковая растительность на обнажениях мела, западная экспозиция склона.	51°17'47.34"C 37°32'17.11"B
	3-3	Астрагало-ковыльная растительность на меловых почвах, юго-западная экспозиция склона.	51°17'49.31"C 37°32'13.12"B
4. «Бирюч», р. Тихая Сосна, 2013 г.	4-1	Разнотравно-ковыльная степь на меловых почвах, северная экспозиция склона.	50°37'46.26"C 36°25'10.00"B
	4-2	Разнотравно-ковыльная островная растительность на эродированных меловых почвах, северная экспозиция склона.	50°37'46.52"C 36°25'20.01"B

После спаривания каждая особь была перенесена в отдельный климат-бокс с благоприятными условиями для откладки яиц: комнатная температура, высокая влажность, обязательно наличие на дне бокса слоя почвы и перегнивающих остатков растений [4]. В полученных кладках подсчитывали число яиц (рис. 2), а на бинокулярном микроскопе МБС-10 с окуляр-

микрометром измеряли их диаметр ($d_{я}$). Поскольку яйца *H. striata* имеют форму шара, то объем одного яйца ($V_{я}$) рассчитывали по формуле $V_{я} = 4 \cdot 3.142 \cdot (d_{я}/2)^3 / 3$.

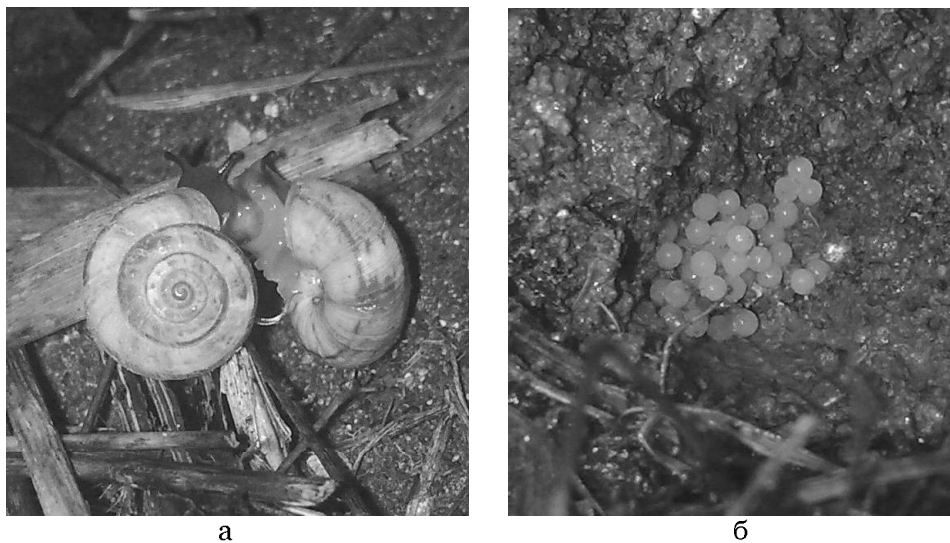


Рис. 2. Спаривание (а) и вскрытая кладка яиц (б) *H. striata*

Далее проводили промеры ширины и высоты, подсчитывали количество оборотов раковин у моллюсков, отложивших кладки яиц (рис. 3). Объем раковины (V_p) рассчитывали по формуле $V_p = \text{ШР}^2 \cdot \text{ВР} / 2$. Всего проанализированы 206 кладок моллюсков и их раковин.

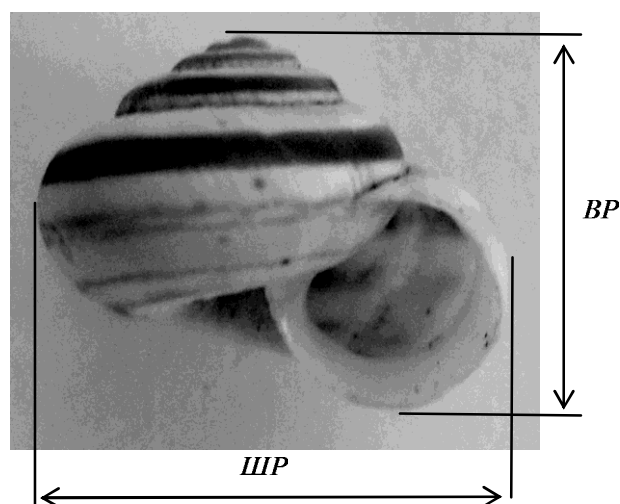


Рис. 3. Схема промеров раковины *H. striata*: ВР – высота раковины, ШР – ширина раковины

В каждой субпопуляции (деме) плотность населения особей определяли путем сбора моллюсков вручную с трех повторных площадок по 1 м². Половозрелыми считались особи с числом оборотов ≥ 4.25 .

Репродуктивную эффективную численность особей (Ne_r) рассчитывали на основании значений дисперсии индивидуальной плодовитости гермафродитных организмов (V)

по формуле [5]:

$$Ne_r = \frac{4N - 2}{V + 2}, \quad V = \frac{\sum (k_i - k)^2}{N},$$

где N – число половозрелых особей в популяции, k_i – размер кладки яиц i – особи, k – средний размер кладки яиц в популяции.

В качестве генетических маркеров использовали полиморфные локусы неспецифических эстераз (*Est*) и супероксиддисмутазы (*Sod*), полученные методом электрофореза в 10% ПААГ. Описание используемого метода и основные результаты опубликованы нами ранее [3,

6]. На основе этих данных рассчитывали генетическую эффективную численность особей (Ne_g) по формуле, учитывающей уровень инбридинга (F) [7]:

$$Ne_g = \frac{N}{1 + F}.$$

Статистическая обработка полученных данных была проведена в программах Microsoft Office Excel и GenAlEx [8].

Результаты и их обсуждение

Спаривание у *H. striata* начинается в конце лета – начале осени и совпадает со сменой теплой и сухой антициклональной погоды циклональной, сопровождающейся похолоданием, выпадением осадков и снижением атмосферного давления. Первоначально к размножению приступают единичные пары, постепенно в него вовлекается большинство половозрелых особей, и процесс спаривания приобретает массовый характер. Продолжительность периода размножения в популяциях различна и в зависимости от погодных условий колеблется от нескольких суток до нескольких недель. Причем отдельные спаривающиеся пары могут встречаться вплоть до появления заморозков.

На примере популяции «Терновка» выявлена тенденция к увеличению разности в возрасте у спаривающихся особей на «периферии» популяции по сравнению с ее «центром». Подобное вовлечение в процесс размножения особей разных поколений, именуемое «возрастным кроссом» [9], предположительно, способствует поддержанию генетического разнообразия и снижению эффекта генетического дрейфа в условиях частичной изоляции генофонда на «периферии» популяции.

Несмотря на то, что наземные моллюски являются гермафродитами, самооплодотворение у них встречается редко и более распространено перекрестное оплодотворение особей [10]. По результатам наших исследований у *H. striata* наблюдается реципрокный тип копуляции, при котором особи попеременно выступают и в качестве самцов, и в качестве самок [11]. При этом во время спаривания особи могут выступать или в роли «самец+самка», или в роли «только самец» / «только самка». А поскольку количество отложенных кладок яиц в популяции определяется числом особей с «женской» ролью, то конечное число кладок варьирует от 50% до 100% от численности спарившихся моллюсков. Так, при анализе кладок яиц, полученных в климат-боксах, показано, что доля отложивших яйца особей в выборке из «центральной» части популяции «Терновка» составила 57%, в то время как в «периферийной» группе этой популяции – 83% от общего числа спарившихся особей. В популяции «Губкин», характеризующейся низкой плотностью населения моллюсков, доля особей с кладками яиц во всех выборках из исследованных демотов была близкой по значению и составила 85–95%. При этом в популяции «Бирюч», также имеющей низкую плотность населения, для выборки из биотопа со слабо эродированной почвой и сплошным растительным покровом доля отложивших яйца особей была равна 61%, а в выборке из биотопа с сильной эрозией почвы и островной растительностью – 81%. Таким образом, увеличение числа особей, участвующих в откладке яиц может быть связано со снижением плотности населения, ухудшением условий обитания и является механизмом внутривидовой регуляции численности особей по принципу обратной связи.

В ходе эксперимента нами установлено, что *H. striata* откладывает яйца не ранее чем через 65 часов после спаривания в предварительно сделанное углубление в почве. Диаметр яиц варьирует от 1.0 мм до 2.5 мм и подвержен высокой межпопуляционной изменчивости (табл. 2). Размер кладки составляет от 5 до 67 яиц.

Таблица 2

Изменчивость индивидуальной плодовитости и морфометрических параметров раковины в популяциях *H. striata*

Популяции	Выборки	Число кладок	Число яиц в кладках	Вариансы плодовитости	Объем яиц ($V_{я}$), мм ³	Объем кладок яиц ($V_{кл}$), мм ³	Объем раковин (V_p), мм ³	$V_{кл}/V_p$
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	1-1	17	11.8±2.3	21.9±14.7	1.02±0.03	12.2±2.5	161.7±17.1	0.08
	1-2	16	26.2±4.9	93.6±64.9	1.00±0.02	26.4±5.0	321.3±49.3	0.08
	Общее	33	19.0±3.6	109.7±52.9	1.01±0.03	19.2±3.7	241.5±37.5	0.08
2	2-1	10	31.6±11.6	348.9±305.8	1.52±0.04	28.4±17.6	724.2±80.2	0.04
	2-2	16	12.9±1.4	8.6±5.6	1.91±0.03	24.7±12.1	226.0±33.7	0.11



Окончание табл. 2

	2-3	19	12.4±3.1	47.0±29.9	1.80±0.04	22.3±10.0	329.7±68.4	0.07
	2-4	14	9.9±1.2	4.9±3.6	1.90±0.06	18.7±9.8	203.5±19.9	0.09
	2-5	24	19.0±2.8	47.9±27.1	1.66±0.03	31.5±12.6	359.7±52.2	0.09
	Общее	83	16.2±2.3	109.0±33.2	1.77±0.02	28.1±3.4	344.6±41.2	0.08
3	3-1	18	19.2±3.6	59.7±40.1	2.92±0.04	56.0±11.2	451.3±59.9	0.12
	3-2	18	16.0±2.9	40.3±26.4	3.38±0.05	57.1±10.4	420.7±45.6	0.14
	3-3	19	19.1±3.4	55.8±35.5	3.37±0.08	64.3±12.6	395.8±59.2	0.16
	Общее	54	18.4±1.9	50.1±18.8	3.23±0.04	59.3±6.6	421.6±32.2	0.14
4	4-1	19	11.2±1.0	5.3±3.4	1.65±0.03	18.3±1.9	96.9±9.3	0.19
	4-2	17	12.6±2.1	20.4±13.7	1.71±0.04	21.2±4.0	101.7±11.0	0.21
	Общее	36	11.9±1.2	12.2±5.6	1.67±0.03	19.7±2.2	99.2±7.1	0.20

Примечание: указаны средние значения признаков и их доверительные интервалы ($M \pm \Delta$). Здесь и далее номера популяций и их демов указаны в соответствии с нумерацией в таблице 1.

Дальнейший анализ плодовитости особей *H. striata* проводили на внутривидовом и межвидовом уровнях изменчивости.

При анализе внутривидовой изменчивости сравнивали данные по демам в пределах локальных популяций. Так, для популяции «Белая гора» выявлено, что с увеличением размеров особей увеличивается кладка ($r=0.73 \pm 0.05$, $P<0.05$) и уменьшается размер яиц ($r=-0.93 \pm 0.21$, $P<0.05$). Это, вероятно, обусловлено тем, что увеличение плодовитости у крупных особей сопровождается уменьшением среднего размера откладываемых яиц, и соответственно, запасенных в них питательных веществ, что снижает вероятность успешного завершения эмбрионального периода развития. Увеличение количества яиц за счет снижения их качества можно рассматривать как характерный признак для популяций с г-стратегией и является показателем адаптации к менее стабильным условиям обитания [12]. Стоит отметить, что ранее нами была показана значительная степень внутривидовой структурированности популяции «Белая гора» по морфогенетическим параметрам и выявлена обратная зависимость между увеличением размера половозрелых особей и плотностью их населения ($r=-0.91 \pm 0.24$, $P<0.05$), что свидетельствует в пользу биотопической неоднородности данного популяционного ареала [6]. При сравнении средних значений объема раковины в популяции «Терновка» также выявляется высокая степень оригинальности демов (таблица 2). В то же время в популяциях «Губкин» и «Бирюч» не выявлено столь резких различий между субпопуляциями как по размеру, так и плотности особей.

На межвидовом уровне изменчивости сравнивались средние значения признаков между популяциями *H. striata*. Выявлена значительная степень дифференциации популяций по размеру яиц. При этом достоверной связи между объемом яйца и раковины нами не обнаружено. Так, для популяции «Губкин» характерны наибольшие средние размеры как особей, так и их яиц, в то же время в популяции «Бирюч» с самыми мелкими особями яйца имеют средние размеры. Кроме того, на межвидовом уровне при одинаковой плотности населения отмечаются значительные различия в среднем размере раковины.

Формирование богатых питательными веществами яиц является энергетически затратным процессом. Поэтому снижение стабильности условий обитания и повышение энергозатрат на обеспечение индивидуальной жизнедеятельности должно отражаться на снижении репродуктивного потенциала особей. Относительным показателем энергообеспеченности особей может служить отношение объема кладки яиц к объему их раковины. Сравнение индекса $V_{кл}/V_p$ между популяциями показывает, что в группах «Бирюч» и «Губкин», по-видимому, существуют более благоприятные условия для жизнедеятельности моллюсков. При этом стоит отметить, что популяции «Белая гора» и «Терновка» с высокой внутривидовой дифференциацией отличаются самыми низкими значениями индекса $V_{кл}/V_p$. Кроме этого, в этих популяциях зафиксированы и наиболее высокие средние значения дисперсии индивидуальной плодовитости. Данное явление, вероятно, вызвано высокодифференцированной внутривидовой структурой популяций бассейна р. Северский Донец, что является следствием неоднородных и нестабильных условий существования.

На внутривидовом уровне изменчивости связи средней плодовитости особей с частотами аллелей изоферментов и генотипов, а также показателями генетической изменчивости между демами нами не обнаружено. Однако при сравнении популяций *H. striata* на юге Среднерусской возвышенности ранее была выявлена прямая зависимость между уровнем гене-

тического разнообразия и коэффициентом вариации V_p у половозрелых особей ($r=0.84 \pm 0.20$, $P < 0.05$) [3]. При этом наибольший уровень генетического разнообразия отмечается в популяциях бассейна р. Северский Донец с наименее стабильными условиями обитания. Это подтверждает ранее высказанное предположение, согласно которому увеличение спектра генетического разнообразия является следствием нестабильных условий существования и вызванных ими стрессовых реакций, что позволяет популяциям успешнее адаптироваться к этим изменениям [13]. Стоит отметить, что только в популяциях бассейна р. Северский Донец нами обнаружены единичные мутантные особи с левозакрученной раковиной, тогда как в норме у данного вида она является правозакрученной.

Как указывают некоторые исследователи, даже незначительное увеличение гомозиготности в популяциях приводит к существенному снижению общей репродуктивной способности [14, 15]. Однако, по нашим данным, для природных популяций *H. striata* это правило не подтверждается. Так, в популяции «Губкин», исследуемые локусы изоферментов полностью мноморфны, при этом наблюдается относительно высокая средняя плодовитость особей. А в «периферийных» демах из популяций «Белая гора» и «Терновка» по сравнению с «центральной» субпопуляциями наблюдается снижение генетического разнообразия с фиксацией аллелей по ряду локусов, в то же время именно эти дефы характеризуются максимальной плодовитостью. Возможно, в природных популяциях наземных моллюсков существуют механизмы, поддерживающие высокий репродуктивный потенциал особей в условиях близкородственного скрещивания. Кроме того, необходимо отметить, что любая природная популяция является результатом длительной эволюции, оптимизированной по многим параметрам для максимально эффективного функционирования в конкретных условиях окружающей среды и для каждой популяции характерен специфичный уровень как генетического разнообразия, так и репродуктивного потенциала.

Данные по эффективной численности популяций и их внутривидовых групп, полученные на основании расчета дисперсии индивидуальной плодовитости и индекса инбридинга представлены в таблице 3. Согласно данным литературы, для большинства организмов доля N_e/N составляет в среднем 0.75, а для многих популяций человека, как наиболее процветающего вида, лежит в диапазоне 0.69–0.95 [5, 16]. В исследованных популяциях *H. striata* значения N_e/N ниже указанного диапазона, что может быть связано с относительно неблагоприятными условиями обитания на границе видовой ареала (см. рис. 1). Наименьшие значения N_e/N отмечаются в популяциях с низкой плотностью населения и большими размерами особей. Прежде всего, это характерно для популяции «Губкин», а также «периферийных» дефов из популяций «Белая гора» и «Терновка». При этом в отношении групп «Губкин», характеризующейся относительно высоким значением показателя энергообеспеченности особей, следует говорить скорее о специфичности значения N_e для оптимального функционирования популяции в экосистеме.

Таблица 3

Эффективная численность особей в популяциях *H. striata*

Популяции	Выборки	Среднее число особей на 1 м ²	$S, \text{м}^2$	N	N_e	N_e/N	N_g	N_g/N
1	1-1	18.0	25	450	75.2	0.17	371.9	0.83
	1-2	12.0	25	300	12.5	0.04	250.0	0.83
	Общее	15.0	50	750	26.8	0.04	625.0	0.83
2	2-1	19.0	25	475	5.4	0.01	435.8	0.92
	2-2	248.0	25	6200	2339.4	0.38	6200.0	1.00
	2-3	109.0	25	2725	222.4	0.08	3244.0	1.00
	2-4	276.0	25	6900	3999.7	0.58	7263.2	1.00
	2-5	151.0	25	3775	302.6	0.08	3595.2	0.95
	Общее	160.6	125	20075	723.4	0.04	20484.7	0.99
3	3-1	1.2	25	30	1.9	0.06	15.0	0.50
	3-2	2.4	25	60	5.6	0.09	30.0	0.50
	3-3	3.7	25	93	6.4	0.07	46.3	0.50
	Общее	2.4	75	183	13.8	0.08	90.0	0.50
4	4-1	4.0	25	100	54.5	0.55	85.5	0.85
	4-2	3.0	25	75	13.3	0.18	72.1	0.96
	Общее	3.5	50	175	49.2	0.28	162.0	0.93

Примечание: S – площадь анализируемых участков; N – численность половозрелых особей.

Эффективная численность популяций, полученная по дисперсии плодовитости особей, имеет высокую корреляцию с плотностью населения особей и их средним размером. Связь



между N_e и степенью состояния биотопа не выявляется. Так, в биотопах с высокой эрозией может быть как высокие, так и низкие значения N_e .

Генетическая эффективная численность в сравнении с N_e имеет более высокие значения. При этом даже в высокодифференцированных популяциях не удастся выявить достоверных отличий значений N_e/N между демами. Это можно объяснить, как относительно высоким уровнем потока генов между демами в пределах популяций, снижающим вероятность близкородственного скрещивания, так и способностью малоподвижных видов противостоять инбридинговой депрессии с помощью генов-модификаторов [17] и компенсаторного комплекса генов [18]. Установлено, что N_e/N в популяциях и демах не коррелирует с плотностью населения, плодовитостью и размером особей, а также с отношением N_e/N . Таким образом, показатель N_e/N , рассчитанный по уровню инбридинга, позволяет проводить общую оценку состояния популяции *H. striata* без учета внутривидовой структуры.

Как указывает М.Э. Сулей, для устойчивого функционирования эффективная численность природной популяции должна быть ≥ 50 [15]. Поскольку в рассмотренных группах *H. striata* плотность населения сильно варьирует, то для обеспечения минимально допустимого значения N_e необходима разная площадь популяционного ареала. Так, для стабильного существования популяции «Губкин», характеризующейся наименьшими значениями генетической и репродуктивной эффективной численности, необходимо наличие ареала большей площади. В условиях высокой урбанизированности и хозяйственной освоенности ландшафтов в г. Губкине, в территориальных границах которого расположена исследуемая популяция, снижается вероятность сохранения протяженных ненарушенных степных биотопов, что угрожает популяции «Губкин» падением численности и вымиранием.

Популяция «Терновка» характеризуется низкой долей N_e в связи с высокой вариабельностью индивидуальной плодовитости и пониженной численностью особей. Если в этой группе произойдет увеличение численности особей с последующей пространственной дифференциацией, то это позволит повысить жизнеспособность как отдельных демонов, так и всей популяции. Как это наблюдается, например, в популяции «Белая гора», где при аналогичном среднем значении вариабельности плодовитости, но более высокой плотностью населения и пространственной дифференциацией, отмечается присутствие отдельных демонов с высокими значениями N_e/N , что существенно повышает жизнеспособность этой популяции как целого.

Заключение

Рассмотренные популяции ксерофильного моллюска *H. striata* характеризуются высоким уровнем межпопуляционной изменчивости и разным уровнем внутривидовой дифференциации по плодовитости, диаметру яиц, размеру и численности половозрелых особей.

Наиболее уязвимыми являются популяции *H. striata* с маленьким ареалом, низкой плотностью населения, большим размером и низкой изменчивостью раковины у половозрелых особей. При планировании мероприятий по охране моллюска на территории юга Среднерусской возвышенности наиболее пристальное внимание необходимо уделять оценке жизнеспособности таких малочисленных популяций, как «Терновка» и «Губкин».

Список литературы

1. Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Официальное издание / Общ. науч. ред. А.В. Присный. – Белгород: Белгородская областная типография, 2005. – 532 с.
2. Красная книга МСОП [Эл. ресурс]. – Режим доступа: <http://www.iucnredlist.org/details/157067/0> (дата обращения 20.11.2014).
3. Снегин Э.А., Сычев А.А. Оценка жизнеспособности популяций особо охраняемого вида *Helicopsis striata* Müller (Mollusca, Gastropoda: Pulmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Теоретическая и прикладная экология. – 2011. – №2. – С. 83–92.
4. Сычев А.А., Снегин Э.А. Изменчивость индивидуальной плодовитости и эффективная численность *Helicopsis striata* (Gastropoda, Pulmonata, Helicoidea) в условиях Среднерусской возвышенности // «Тобольск научный – 2011»: Материалы VIII Всероссийской научно-практической конференции (Тобольск, Россия, 11–12 ноября 2011 г.). – Тобольск: Полиграфист, 2011. – С. 72–74.
5. Crow J.F., Kimura M. An introduction to population genetics theory. – N.Y.: Harpers and Row, 1970. – 591 p.
6. Сычев А.А., Снегин Э.А. Внутривидовая структура *Helicopsis striata* (Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae) в условиях лесостепного ландшафта юга Среднерусской возвышенности // Вестник КрайГМУ. – 2013. – №9. – С. 126–132.
7. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. – 1978. – Vol. 89. – P. 583–590.

8. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Australian National University. Canberra, Australia, 2001 [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx/> (дата обращения 20.11.2014).
9. Чельцов-Бебутов А.М. Биологическое значение тетеревинных токов в свете теории полового отбора // Орнитология. – 1965. – Вып. 7. – С. 389–397.
10. Duncan C.J. Reproduction. in: Pulmonates, 1. Functional anatomy and physiology (V Fretter & J. Peak, eds). – New York: Academic press, 1975. – Pp. 309–365.
11. Маматкулов А.Л. Особенности размножения наземных моллюсков семейства Clausiliidae: репродуктивные циклы и функциональная морфология полового аппарата: Автореф... канд. биол. наук. – М., 2007. – 26 с.
12. MacArthur R.N., Wilson E.D. The theory of Island biogeography. – Princeton, N.Y.: Princeton Univ. Press, 1967. – 203 p.
13. Чересиз С.В., Юрченко Н.Н., Иванников А.В., Захаров И.К. Мобильные элементы и стресс // Вестник ВОГиС. – 2008. – Т. 12; № 1/2. – С. 216–241.
14. Abplanalp H.A. Inbreeding as a tool for poultry improvement // First World Congress on Genetics applied to live-stock production, gravitas. Orbe, Madrid, Spain. – 1974. – Pp. 897–908.
15. Frankel O.H., Soule M.E. Conservation and Evolution. – London and New York: Cambridge University Press. – 1981. – 327 p.
16. Crow J.F., Morton N.E. Measurement of gene frequency drift in small population // Evolution. – 1955. – Vol. 9. – Pp. 202–214.
17. Ланде Р., Бэрроуклаф Дж. Эффективная численность популяции, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями // В книге: Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты / Под. ред. М.Сулея. – М.: Мир, 1989. – С. 117–157.
18. Струнников В.А. Возникновение компенсационного комплекса генов одна из причин гетерозиса // Журн. общ. биологии. – 1974. – Т. 35; №5. – С. 666–677.

THE FERTILITY AND EFFECTIVE NUMBER OF POPULATIONS *HELICOPSIS STRIATA*MÜLLER (GASTROPODA, PULMONATA, HELICOIDEA) ON THE TERRITORY OF SOUTH THE MIDD-RUSSIAN UPLAND

A.A. Sychev, E.A. Snegin

Belgorod State National Research
University, Pobeda St. 85, Belgorod,
308015, Russia
E-mail: sychov@bsu.edu.ru

We conducted an analysis of intra - and interpopulation variability of individual fecundity, egg size, population density and morphogenetic parameters in the specially protected land snails *Helicopsis striata* (Müller 1774) on south of the Midd-Russian upland. Revealed intraspecific mechanisms regulation of the population density, calculated reproductive and genetic effective number of individuals. It is shown that the reproductive ability of individuals to the least stable conditions for the existence of marked populations with the highest variability morphogenetic characteristics and spatial differentiation on demos.

Key words: the Midd-Russian Upland, land snails, fertility, effective population size, population gene pool.