



Д.В. Зейферт, И.М. Хохуткин. Экология кустарниковой улитки *Fruticicola fruticum*. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 91 с.

В работе суммированы и обсуждаются литературные и оригинальные данные по экологии кустарниковой улитки *Fruticicola fruticum* в различных типах местообитаний в Зауралье (Талицкий район Свердловской области), в Предуралье (в окрестностях г. Сарапула) и в Башкирском степном Предуралье (в окрестностях г. Стерлитамака), где охарактеризовано пространственно-временное биотопическое распределение улиток, характер их размножения, рост, развитие и жизненный цикл в разных частях видового ареала. Впервые охарактеризована пространственно-временная изменчивость соотношения полосатых и бесполосых улиток в разных частях ареала вида, выявлены погодные факторы, являющиеся механизмом данных процессов. Оценена перспективность использования вида как биоиндикатора качества окружающей среды. Библ. 149 назв.

Для зоологов, экологов; может служить учебным пособием.



ЭКОЛОГИЯ КУСТАРНИКОВОЙ УЛИТКИ *FRUTICICOLA FRUTICUM*

Д.В. Зейферт, И.М. Хохуткин

ЭКОЛОГИЯ КУСТАРНИКОВОЙ УЛИТКИ *FRUTICICOLA FRUTICUM*

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское отделение
Институт экологии растений и животных

Д.В. Зейферт, И.М. Хохуткин

ЭКОЛОГИЯ КУСТАРНИКОВОЙ УЛИТКИ
FRUTICICOLA FRUTICUM

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2009

УДК 591.5:594.382

ББК 20.08

3 47

Д.В. Зейферт, И.М. Хохуткин. Экология кустарниковой улитки *Fruticicola fruticum*. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2009. 92 с.

В работе суммированы и обсуждаются литературные и оригинальные данные по экологии кустарниковой улитки *Fruticicola fruticum* в различных типах местообитаний в Зауралье (Талицкий район Свердловской области), в Предуралье (в окрестностях г. Сарапула) и в Башкирском степном Предуралье (в окрестностях г. Стерлитамака), где охарактеризовано пространственно-временное биотопическое распределение улиток, характер их размножения, рост, развитие и жизненный цикл в разных частях видового ареала. Впервые охарактеризована пространственно-временная изменчивость соотношения полосатых и бесполосых улиток в разных частях ареала вида, выявлены погодные факторы, являющиеся механизмом данных процессов. Оценена перспективность использования вида как биоиндикатора качества окружающей среды. Библ. 149 назв.

Для зоологов, экологов; может служить учебным пособием.

D.V. Seifert, I.M. Khokhutkin. Ecology of land snail *Fruticicola fruticum*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2009. 92 p.

This paper presents a collection and analyze of both of the published and original data for ecology of land snail *Fruticicola fruticum* in different habitat types in Transurals (Talitsk region in Sverdlovsk area), in Preurals (in the neighborhood of Sarapul), in Bashkir steppe zone of Preurals (in the neighborhood of Sterlitamak), where the spatiotemporal biotopical distribution of snails, also as their breeding type, growth, progress and life cycle in different parts of species areal are characterized. For the first time a spatiotemporal variability of banded and unbanded snails in different parts of species areal was described, whether factors acting as mechanisms for these processes are revealed. The perspectives of this species as bioindicators for environment quality assessment were observed.

Ответственный редактор

доктор биологических наук, проф. Н.Г. Курамшина

Рецензенты

доктор биологических наук, доц. Г.В. Беньковская

доктор биологических наук, доц. О.А. Князева

Издание осуществляется при частичной финансовой поддержке

Президиума РАН (программа «Биологическое разнообразие»), программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279)

© Д.В. Зейферт, И.М. Хохуткин, 2009

© ИЭРиЖ УрО РАН, 2009

© Т-во научных изданий КМК, издание, 2009

ISBN 978-5-87317-373-0

ОТ РЕДАКТОРА

Анализ, оценка и прогноз экологических проблем тесно связаны с изучением популяций широко распространенных видов животных из разных систематических групп. При этом в сферу изучения попадают адаптации популяций к местным условиям существования и воздействия абиотических и биотических факторов. Авторы этой книги, являющиеся специалистами по экологии наземных моллюсков, пошли традиционным путем и в качестве объекта исследований выбрали кустарниковую улитку *Fruticicola fruticum* (Müll.), населяющую пойменные луга с высоким травостоем и влажные леса на большей части Европы и Урала. Интерес к этой улитке вызван двумя причинами. С одной стороны, антропогенное воздействие приводит к инсуляризации части природных местообитаний данного вида. В этих условиях резко меняется пространственная и генетическая структура популяций, в ряде местообитаний улитки уже не встречаются или близки к исчезновению. В данной ситуации детальные знания по экологии вида позволяют использовать его как биоиндикатор качества окружающей среды. С другой стороны авторы продолжают традиционные исследования полиморфизма раковины у наземных моллюсков, продолжающиеся уже около ста лет. Однако до сих пор не выяснено его адаптивное значение. Авторы рассматривают простейший случай полиморфизма (наличие и отсутствие спиральной полосы на раковине) и в ходе многолетних исследований выявили причины пространственной и временной динамики данного показателя в географически удаленных местообитаниях. В связи с крайне малым количеством приводимых в литературе подобных данных, этот материал представляется уникальным.

В целом книга интересна и своим фактическим материалом, который будет полезен исследователям аналогичных объектов в других районах, и методическим подходом и общим ходом теоретической мысли авторов. В небольшой по объему книге охарактеризованы далеко не все аспекты экологии кустарниковой улитки, однако приведенные данные несомненно будут способствовать возрастанию интереса к изучению данного вида, как у специалистов по экологии животных, так и у студентов.

Н.Г. Курамшина,

Заслуженный деятель науки Республики Башкортостан

ПРЕДИСЛОВИЕ

Широкое использование наземных улиток для изучения экологических процессов обусловлено рядом факторов (Clarke et al., 1978). Это, прежде всего, различия особей в пределах популяции и между популяциями; медленное передвижение, обеспечивающее возможность легкого отлова и наблюдений в природных условиях; легкость мечения и хорошая переносимость лабораторных условий. В Российской Федерации объектом подобных исследований стала кустарниковая улитка *Fruticicola fruticum* (Müll.). Данный вид широко распространен в Европе; восточной границей видового ареала, по-видимому, является Зауралье (Хохуткин, 1997). Это дает возможность сравнения факторов, влияющих на популяционную динамику вида в разных частях ареала. Подобные исследования кустарниковой улитки проводятся уже в течение 30 лет (Матекин, Макеева, 1977; Иванькова, 1985; Зейферт, 1985а,б, 1987а,б, 1990, 1991 и др.; Staikou, Lazaridou-Dimitriadou, Pana, 1990; Баталь, 1996; Хохуткин, 1970, 1997; Снегин, 1999, 2005, 2006; Макеева, 2000; Бедова, Матекин, 2002; Макеева, Белоконов, Малюченко, 2005 и мн. др.), что вызвало появление обширной литературы, требующей осмысления. Данная работа является первой сводкой, обобщающей итоги исследования *Fr. fruticum*. Необходимость подобного анализа связана с большим преимуществом легочных улиток как объекта экспериментальных исследований и природных наблюдений. В то же время легкость сбора материала порождает большой риск случайностей и ошибок, самой важной из которых является трудность адекватного пробоотбора в природных популяциях и, соответственно, интерпретации полученных результатов.

И.М. Хохуткин (1997) в своей работе дает обзор изучения изменчивости наземных моллюсков. Кратко рассмотрим основные виды изменчивости. Наличие изменчивости на популяционном уровне подразумевает, что особи различаются по некоторым измеряемым характеристикам. Эти различия могут быть непрерывными, т.е. особи могут показывать любые значения в диапазоне измерений (например, изменчивость размера раковины и веса тела). В другом случае эти различия могут быть прерывистыми, т.е. каждая особь может показывать только одно из заданного набора дискретных значений

(например, некоторые виды цвета и опоясанности раковины или электрофоретическая мобильность белков и полиморфизм ДНК) (Динамика популяционных генофондов..., 2004). При статистической обработке результатов наблюдений состав популяции с учетом непрерывно изменяющихся параметров может быть сведен к среднему значению и дисперсии измерения. С другой стороны, что касается прерывистой изменчивости, то она описывается по частотам типов изменчивости. Хотя эти две категории изменчивости не являются строго взаимоисключающими (Clarke et al., 1978), принято рассматривать их как таковые, поскольку к каждой применяются различные методы анализа.

Прерывистая изменчивость в популяциях наземных улиток проявляется в форме полиморфизма. Сюда относятся в основном характер окраски и характер опоясанности раковины и исчерченности тела (Хохуткин, 1997), однако наблюдается полиморфизм по характеру закрученности раковины, электрофоретической подвижности белков, количеству хромосом и др. показателям (Кларке, 1977).

Наблюдаются региональные различия в распространении полиморфизма. 30% видов британских наземных улиток являются полиморфными по окраске и по рисунку (Clarke et al., 1978). Среди североамериканской фауны эта пропорция значительно ниже (менее чем 10%). Некоторые тропические островные фауны, например Полинезии и островов Карибского моря, представляются наиболее богатыми полиморфными видами; а такие, как фауна Галапагосских островов, в этом отношении бедны.

Критический анализ изменчивости улиток на основе литературного и музейного материала (Clarke et al., 1978) послужил основой для формулировки ряда закономерностей, которые при более детальном рассмотрении будут уточняться:

- 1) водные виды менее полиморфны по цвету и окраске, чем наземные;
- 2) наземные моллюски, живущие в холодных и сухих условиях, менее полиморфны по цвету и окраске, чем живущие в теплых и сырых условиях;
- 3) виды, постоянно живущие на почве, менее полиморфны, чем виды периодически или перманентно поднимающиеся над поверхностью;

4) виды, обитающие в лесах, менее полиморфны по цвету и окраске, чем обитающие на более открытой местности;

5) виды, обитающие на континентах, менее полиморфны, чем виды, обитающие на архипелагах;

6) виды, чей главный хищник охотится, ориентируясь на запах, менее полиморфны по цвету и окраске, чем виды, чей главный хищник, охотится, ориентируясь на зрение;

7) очень мелкие и очень крупные виды менее полиморфны, чем виды средних размеров;

8) виды с относительно низкой средней плотностью менее полиморфны, чем виды с относительно высокой средней плотностью;

9) виды, размножающиеся путем инбридинга, менее полиморфны, чем виды, размножающиеся путем аутбридинга.

Виды полиморфизма по цвету и окраске у многих наземных улиток могут быть представлены тремя общими типами:

1) полиморфизм цвета и окраски мантии или тела;

2) полиморфизм цвета раковины в виде различных оттенков (тип *Cepaea*); либо в виде наличия и отсутствия отдельных пигментов (тип *Arianta*);

3) полиморфизм в виде лент или полос на раковине.

Видимый полиморфизм наземных улиток дает великолепную возможность изучать взаимодействия между экологией и генетикой (Jones et al., 1977).

В полуприродных условиях содержания (в садках на открытом воздухе) у наземных улиток *C. nemoralis* показано негативное влияние возрастания популяционной плотности на размер раковины у следующего поколения, однако остается открытым вопрос о перенесении данных закономерностей на природные популяции данного вида. Хотя существование непрерывной внутривидовой изменчивости в популяциях наземных улиток бесспорно, следует отметить, что соотношение генетического фактора и фактора окружающей среды в различных условиях существования исследовалось крайне редко (Clarke et al., 1978).

Вот уже более 30 лет из учебника в учебник (Шепард, 1970; Кларке, 1977; Солбриг, Солбриг, 1982; Кейлоу, 1986; Грант, 1991, и др.) кочуют примеры, демонстрирующие криптический характер полиморфизма, наиболее обстоятельно изученный у наземной улит-

ки *Cepaea nemoralis* (L.). Для объяснений характера полиморфизма *C. nemoralis* также используется понятие эффекта ареала: полиморфная структура соседних популяций одинакова и граничит с резко отличающейся по структуре другой группой особей. Этот эффект может проявляться на участках размером от нескольких сот метров до сотен километров (Jones et al., 1977). Вопрос о соотношении биотической и географической изменчивости полиморфизма наземных улиток остается открытым. На фоне обширного материала о пространственной изменчивости полиморфизма, данные о временной динамике показателей полиморфизма крайне скудны (Cameron, 1992; Backeljau et al., 2001).

Заслуживает внимания и роль полиморфизма в популяционной динамике наземных моллюсков. Эти параметры до настоящего времени анализируются без сопоставления.

На основании исследования экспериментальных колоний улитки *C. nemoralis* на открытом воздухе показано влияние факторов среды на анализируемые популяционные характеристики (см. рис. 1).

Как видно из рис. 1, показатели полиморфизма в данную схему не включены. В то же время, при разработке таких проблем как динамика численности популяций и географическая изменчивость организмов, чрезвычайно важным является характеристика факторов, определяющих динамику генетической структуры популяций в пространстве и во времени.

Авторы признательны всем рецензентам, чьи замечания в значительной степени способствовали последовательному изложению материала. Студенты кафедры «Экология и рациональное природопользование» ГОУ ВПО филиала УГНТУ в г. Стерлитамаке В.А. Антипов, О.В. Бибакова и В.А. Васильева оказали существенное содействие в организации фотографирования местообитаний кустарниковой улитки и подготовке рукописи.

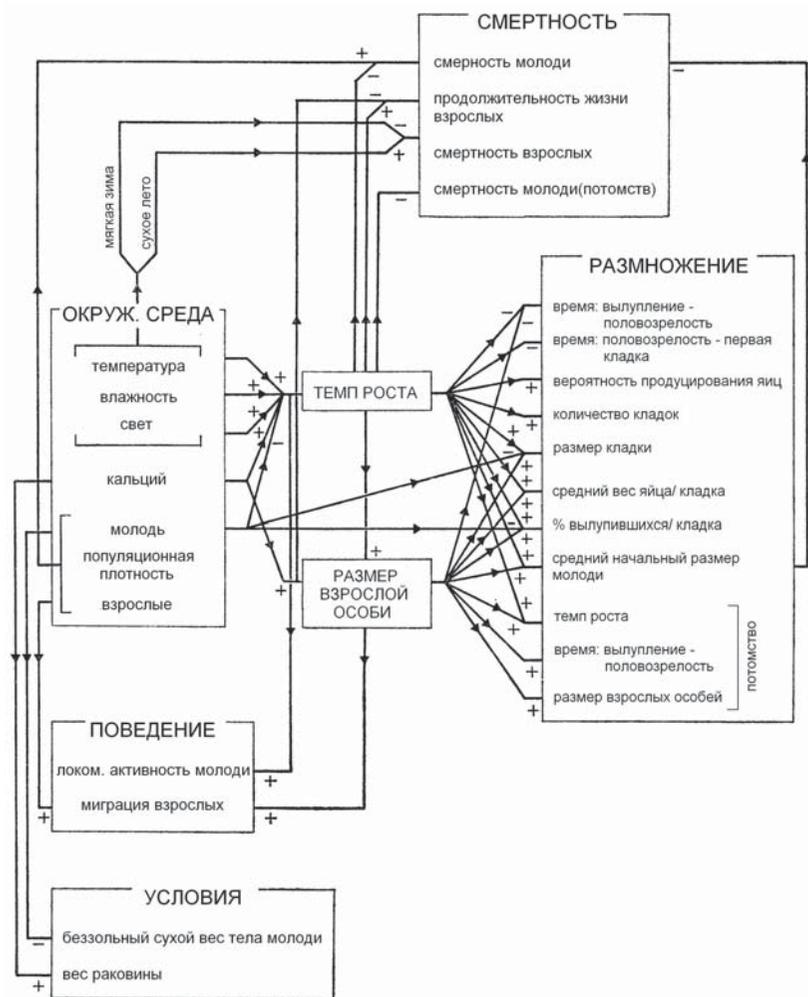


Рисунок 1. Схема, описывающая эффект влияния темпа роста и размера взрослых особей на активность, размножение и смертность *Cerata neohibernica* и влияние факторов окружающей среды на темп роста и другие характеристики улитки (по: Oosterhoff, 1977).

Глава I. Принципы и методы сбора и обработки материала

Определение популяционной плотности кустарниковой улитки проводилось в местообитаниях «Поляна» и «Прибрежный» в Зауралье методом мечения и повторного отлова в 1977–1978 гг. и методом Джолли-Зебера (Коли, 1979) в 1979–1980 гг. Метились особи с диаметром раковины более 14 мм первоначально одинаковой меткой, а в последующем на раковину черной тушью наносился в трехкратной повторности индивидуальный номер, который покрывался слоем медицинского клея БФ-2. Полагали, что реальное соотношение различных размерно-возрастных групп соответствует их распределению в выборке, собранной в соответствующий момент времени. Поэтому процент животных с диаметром раковины более 14 мм в исследованных местообитаниях определялся по размерно-возрастной структуре.

Отлов и мечение животных производились не менее, чем в пятикратной повторности в течение каждого года исследований. Можно обнаружить больше улиток, если повысить усилия поиска, но при этом растительность повреждается сильнее, а активность улиток повышается (Cameron, Williamson, 1977).

Дополнительно популяционная плотность определялась в мае 1979 и 1980 гг. методом пробных квадратов (по 10 площадок 1 м² в каждой популяции). Одновременно собирались и все пустые раковины в пределах каждого участка. Отметим, что величины плотности наземных улиток, определенные методом пробных квадратов бывают, как правило, заниженными (Baur, 1984).

Методика определения популяционной плотности *Fr. fruticum* в окрестностях г. Сарапула описана ранее (Хохуткин, 1997; Хохуткин, Лазарева, 1979).

Размерно-возрастная структура была изучена во всех исследованных популяциях на протяжении периода активности моллюсков. Измерялись высота и ширина раковины. Всего было сделано 57 выборок. Все они сравнивались между собой по критериям Вилкоксона (при $n < 100$) и Колмогорова-Смирнова (при $n > 100$) (Урбах, 1964). Степень возможных различий в структуре популяций за счет несовершенства методики контролировалась сбором улиток в разное время суток с одной территории и сравнением этих выборок.

В 1979–1980 гг. исследовалась ежегодная смертность взрослых улиток, в первом случае, соотношением живых и мертвых улиток, меченных в 1978 г., а во втором (1980 г.) — обходом исследуемых контрольных участков два раза в месяц и регистрацией в каждый момент времени всех живых и мертвых улиток на участке.

Полиморфизм

Во всех выборках *Fr. fruticum* определялся процент особей с полосатой раковиной (см. рис. 2).

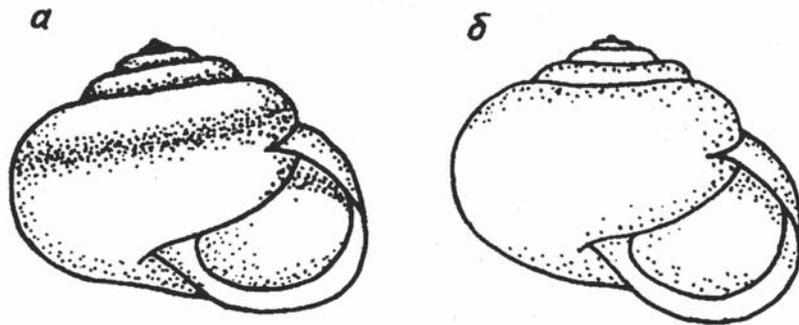


Рисунок 2. Полиморфизм окраски раковин *Fruticicola fruticum*: а — раковина опоясана одной цветной спиральной полосой, полосатая морфа (+); б — раковина, не имеющая спиральной полосы, бесполосая морфа (–) (по: Хохуткин, 1997).

Анализ распределения частот встречаемости морф проводили в разных популяциях в разные годы и в течение одного года. Сравнивалось внутрипопуляционное распределение полосатых и бесполосых особей по критерию Вилкоксона (при $n < 100$) и Колмогорова-Смирнова (при $n > 100$).

Для учета воздействия климатических факторов использованы материалы гидрометеорологических станций пос. Бутка, г. Сарапула и г. Стерлитамака. Для оценки действия всей совокупности климатических параметров делали последовательные срезы цилиндра коэффициентов корреляций (Терентьев, 1959). В группе тесно коррелировавших между собой показателей выделяли фактор, который в наи-

большей степени коррелировал с долей особой полосатой морфы. Дальнейший расчет производили методом множественного регрессионного анализа. Данный подход был апробирован нами ранее (Зейферт, 1987, 1991).

Суточная активность улиток

Круглосуточные наблюдения проводились на участке щучкового луга, т.к. высокая густая растительность затрудняла наблюдения. В течение 1979 г. было произведено 4 наблюдения за отдельными особями. Использовались улитки, взятые непосредственно с опытного участка. Наблюдение начиналось с 18 ч. В ночное время использовался карманный фонарик с красным стеклом.

Величиной активности служило расстояние, на которое улитка переместилась за 30-минутный интервал (в см). Эти расстояния откладывались на графике в виде гистограммы. Также измерялся общий путь, пройденный животным, и расстояние, на которое оно переместилось за сутки (Зейферт, 1988). В остальное время характер суточной активности исследовался в природных популяциях в разное время суток.

Улитки из природных популяций индивидуально метились, и при последующем обследовании участков отмечалось их удаление от места выпуска. Ряд животных специально выпускался на определенные расстояния (2–15 м) от мест первичной поимки, и анализировалась их способность возвращаться на прежнее место (хоминг).

Изучение состава пищи *Fr. fruticum* проводилось методом прямого наблюдения за питанием и анализом состава экскрементов в течение всего периода активности животных. Исходя из характера суточной активности животных, определяли периодичность дефекации.

Количественные закономерности питания

Улитки, собранные в природной популяции, помещались индивидуально в чашки Коха на 48 ч. Определялось количество выделенных экскрементов, содержание в них сухого вещества и отношение количества выделенных экскрементов в течение одного акта дефекации к общему количеству выделенных экскрементов за сутки. Далее определялось количество выделенных экскрементов за сутки у особей разного размера (высота раковины 4,8–12,6 мм, ширина — 6,2–

18,3 мм) в течение 1978–1979 гг. Определялась зависимость между \ln этих показателей (Seifert, Shutov, 1981; Зейферт, 1990).

Изучение темпа роста *Fr. fruticum* в природных популяциях

Разноразмерные особи с диаметром раковины 4,3–14,0 мм метились индивидуальным номером перед уходом в спячку или после выхода из спячки. Затем эти улитки повторно измерялись в конце периода активного существования, когда рост прекращается. Рассчитывалась зависимость между диаметром раковины в год отлова (T) и через год ($T+1$). В 1979 и 1980 гг. исследовался также характер роста на протяжении периода активности.

Определение биоэнергетических параметров

Ряд кормов и экскременты улиток сжигали в калориметрической бомбе для определения их калорийности в 2–3 повторностях из каждого варианта опыта. Использовались образцы, высушенные до воздушно-сухого веса при температуре 65°C (Зейферт, 1995).

Определение величины суточных колебаний веса моллюсков в зависимости от размера раковины.

Улитки разных размеров с высотой раковины (H) 3,1–14,1 мм, шириной (диаметром) раковины (L) 4,3–17,2 мм в количестве 13 экз. собирались в августе 1978 г. в природной популяции в период максимальных суточных температур воздуха, взвешивались и помещались индивидуально в чашки Коха, где относительная влажность воздуха была 100%, на период 6 ч. После этого животные взвешивались повторно. Высота и ширина раковины измерялись штангенциркулем с точностью до 0,1 мм.

Рассчитывался процент изменения веса по отношению к исходному, и рассчитывалась зависимость между натуральным логарифмом величины суточного колебания веса ($\ln m$), $\ln l$ и $\ln L$.

Статистическую обработку данных проводили с использованием стандартных методов по программе «Statistica-5.0 for Windows». Оценку значимости различий среднеарифметических значений проводили с использованием t -критерия Стьюдента при надежности измерений ($\sigma = 0,95$).

Глава II. Биологические особенности кустарниковой улитки как база при исследованиях изменчивости

II.1. Характеристика местообитаний; распределение животных по ареалу популяции

Видовой ареал кустарниковой улитки приведен в работе И.М. Хохуткина (1997). Многолетние исследования природных популяций *Fruticola fruticum* проведены в Прикамском лесном массиве подзоны широколиственно-хвойных лесов (близ г. Сарапула Удмуртской АССР) в 1968–1982 гг., в Припышминском лесном массиве подзоны предлесостепных сосново-березовых лесов (Талицкий район Свердловской области, близ поселка Бельский) в период 1976–1980 гг. и на участке широколиственных лесов смешанного характера в окрестностях г. Стерлитамака в 1976–2004 гг.

Проводилось изучение экологических особенностей популяций *Fr. fruticum* в исследованных местообитаниях.

Зауралье

Местообитание, представляющее гигрофитно-разнотравно-вейниковый луг, окруженный ельником-зеленомошником, условно именуемое «Поляна». Находится на ранней стадии лесной сукцессии. Общая площадь около 3000 м². В древесном ярусе имеется несколько берез, подрост ели (*Picea abies* (Karst.)), возраста не более 10 лет. Кустарниковый ярус не выражен. В травянистом ярусе доминируют по биомассе лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria* (Maxim.)), бодяк огородный (*Cirsium oleraceum* L. (Scop.) и бодяк разнолистный (*C. heterophyllum* (L.) Hill.). Зеленые мхи встречаются отдельными пятнами. Общий список травянистых растений приведен в табл. 1.

Корневища осок и злаков образуют многочисленные кочки. Средняя высота растительности 0,8 м. Почва торфяно-болотная избыточно увлажненная. Слой листового опада отсутствует. Рельеф ровный, микрорельеф кочковатый. Проводились исследования экологических особенностей популяций *Fr. fruticum* в этом местообитании.

Таблица 1. Видовой состав травянистого покрова в исследованных биотопах.

Вид	Биотоп			
	Поляна	Прибрежный	Луг	Ретин
<i>Sphagnum</i> sp.	+	—	—	—
<i>Bryum</i> sp.	+	—	—	—
<i>Milium</i> sp.	+	—	—	—
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.)	+	—	—	—
<i>Driopteris austriaca</i> Woynar	+	+	—	—
<i>Equisetum arvense</i> L.	—	—	—	+
<i>E. sylvaticum</i>	+	+	+	-
<i>E. pratense</i> Ehrh.	+	+	+	-
<i>Phragmites communis</i> Trin.	—	—	+	-
<i>Glyceria</i> sp.	—	—	—	+
<i>Poa palustris</i> L.	+	+	+	—
<i>P. pratensis</i> L.	—	—	—	+
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+	+	+	+
<i>Melica nutans</i> L.	+	+	+	+
<i>Brachipodium</i> sp.	+	—	—	—
<i>Agropiron repens</i> Beauv.	—	—	—	+
<i>Calamagrostis epigeios</i> Roth.	+	—	—	—
<i>C. langsiorfii</i> Trin.	—	—	—	+
<i>Agrostis gigantea</i> Roth.	+	+	+	+
<i>Milium effusum</i> L.	+	—	—	—
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	+	—	—	+
<i>Carex vesicaria</i> L.	+	+	+	—
<i>C. nigra</i> Reichard.	+	+	+	—
<i>Calla palustris</i> L.	-	+	—	—
<i>Majanthemum bifolium</i> L.	+	—	—	—
<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	—	—	-
<i>Humulus lupulus</i> L.	—	—	—	+
<i>Urtica angustifolia</i> Maxim.	—	+	+	+
<i>Rumex acetosella</i> L.	—	—	—	+
<i>R. acetosa</i> L.	+	+	+	+
<i>Polygonum bistorta</i> L.	+	+	+	-
<i>P. hydropiper</i> L.	—	—	—	+

+ — наличие вида, — — отсутствие вида.

Вид	Биотоп			
	Поляна	Прибрежный	Луг	Ретин
<i>Stellaria nemorum</i> L.	+	+	—	—
<i>S. graminea</i> L.	—	—	—	+
<i>Moeringia lateriflora</i> Fenzl.	—	+	—	-
<i>Melandrium album</i> Garcke	—	—	—	+
<i>Dianthus deltoids</i> L.	+	+	—	—
<i>Caltha palustris</i> L.	—	—	+	—
<i>Trollius europaeus</i> L.	+	+	—	—
<i>Pulsatilla patens</i> Mill.	+	+	—	—
<i>Ranunculus repens</i> L.	—	—	+	+
<i>R. monophyllus</i> Ovcz.	—	—	—	+
<i>R. acris</i> L.	+	+	+	+
<i>Cardamine</i> sp.	+	—	—	—
<i>Turritis glabra</i> L.	—	+	—	—
<i>Erysimum strictum</i> Gaerth.	—	—	—	+
<i>Berteroa incana</i> D.C.	—	—	—	+
<i>Rubus arcticus</i> L.	—	+	—	—
<i>R. saxatilis</i> L.	+	+	—	—
<i>Fragaria vesca</i> L.	—	+	—	—
<i>Potentilla anserina</i> L.	—	—	—	+
<i>Geum rivale</i> L.	+	+	+	+
<i>Filipendula ulmaria</i> Maxim.	+	+	+	+
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	—	+	—	—
<i>Trifolium medium</i> L.	—	—	—	+
<i>Vicia cracca</i> L.	+	—	—	—
<i>V. tenuifolia</i> Roth.	—	—	—	+
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	+	—	—	—
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	+	+	+	+
<i>Oxalis acetosella</i> L.	+	+	—	—
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	—	+	+	—
<i>Viola epipsula</i> Lebed.	+	—	—	—
<i>Epilobium montanum</i> L.	—	—	+	—
<i>Chamanerion angustifolium</i> L.	—	—	-	+
<i>Carum carvi</i> L.	+	—	-	+
<i>Cenolophium fischeri</i> Koch.	—	—	+	—
<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+	—	—
<i>Pastinaca sativa</i> L.	—	+	—	—

Таблица 1 (продолжение).

Вид	Биотоп			
	Поляна	Прибреж- ный	Луг	Ретин
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	+	-	-	-
<i>Pyrola</i> sp.	+	-	-	-
<i>Lisimachia vulgaris</i> L.	-	-	+	-
<i>Convulvulus arvensis</i> L.	-	-	-	+
<i>Cuscuta europaea</i> L.	-	+	+	+
<i>Polemonium coeruleum</i> L.	-	+	+	+
<i>Pulmonaria mollissima</i> Kern.	+	+	-	-
<i>Myosotis scorpioides</i> L.	-	-	-	+
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	-	-	+	+
<i>Prunella vulgaris</i> L.	+	+	-	-
<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.	-	-	-	+
<i>G. tetrahit</i> L.	-	-	-	+
<i>Veronica chamaedris</i> L.	-	-	-	+
<i>Plantago media</i> L.	-	-	-	+
<i>Galium</i> sp.	+	-	-	-
<i>G. erectum</i> L.	-	-	-	+
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	+	+	-	+
<i>Bidens tripartita</i> L.	-	-	-	+
<i>Anthemis tinctoria</i> L.	-	-	-	+
<i>Achillea millefolium</i> L.	-	-	-	+
<i>Matricaria inodora</i> L.	-	-	-	+
<i>M. matricaroides</i> Porter	-	-	-	+
<i>Leucanthemum vulgare</i> L.	-	-	-	+
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	-	-	-	+
<i>Tussilago farfara</i> L.	-	-	-	+
<i>Petasites spurius</i> Rchb.	+	-	-	-
<i>Senecio nemorensis</i> L.	-	-	-	+
<i>Cirsium oleraceum</i> L. (Scop.)	+	+	+	+
<i>C. arvense</i> Scop.	-	-	-	+
<i>C. heterophyllum</i> (L.) Hill.	+	+	+	+
<i>C. vulgare</i> (Savi.) Ten.	-	+	-	+
<i>Sonchus arvensis</i> L.	-	-	-	+
<i>Crepis sibirica</i> L.	+	-	-	-
<i>C. tectorum</i> L.	-	-	-	+
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	+	-	-	-



Рисунок 3. Местообитание «Прибрежный».

Местообитание «Прибрежный» (см. рис. 3). Нитрофильное антропогенное сообщество в разреженном березняке с фрагментами первичного елового леса. Расположено вдоль берега небольшой речки, ширина участка не превышает 60 м. Границей участка являются сенокосы. В древесном ярусе доминируют береза (*Betula pubescens* Ehrh.), черемуха (*Padus racemosa* Gilib.), ивы (*Salix cinerea* (L.), *S. myrsinifolia* (Salisb.), *S. dasyclados* (Wimm.)), в кустарниковом ярусе доминирует смородина (*Ribes nigrum* L.). В травянистом ярусе по биомассе доминирует крапива (*U. angustifolia* Maxim.). Средняя высота травостоя 1,5 м. Почва торфяно-болотная, избыточно увлажненная.

Кочки, образованные корневищами осок и злаков, встречаются в значительно меньшем количестве, чем на участке «Поляна». Слой листового опада имеется только на небольшой части участка. Часть территории весной заливается и вода держится до середины июня.

Местообитание «Луг» представляет участок суходольного луга, который перестали выкашивать с 1978 г. По биомассе доминирует лабазник вязолистный. Средняя высота растительности 1,2 м. Почва торфяно-болотная избыточно увлажненная. Участок луга, граничащий с популяцией «Прибрежный», обозначен как «Луг-1». Они разделены речкой. Участок луга, примыкающего к еловому лесу — «Луг-2». Расстояние между популяциями, населяющими эти два луговых местообитания, составляет 80 м. Между луговыми популяциями естественных преград нет, но на разделяющем их участке луга отсутствует крапива.

Местообитание «Ретин» — ольшанник приручьевой с доминированием в древесном ярусе ольхи серой (*Alnus incana* Moench.), ивы (*Salix triandra* L.), черемухи располагается в районе моста через р. Ретин в 2600 м от пос. Бельский. В кустарниковом ярусе представлены малина (*Rubus idaeus* L.) и смородина. В травянистом ярусе доминирует крапива. Средняя высота травостоя 1,5 м. Территория разделена на изолированные участки рекой Ретин и насыпной грунтовой дорогой, по обочине которой образовалась кромка вейниковых зарослей. Почва супесчаная, хорошо дренирована. Имеется выраженный слой листового опада.

Схема расположения исследованных местообитаний *Fr. fruticum*, за исключением местообитаний «Ретин», приведена на рис. 4. Химический состав верхнего слоя почвы исследованных биотопов приведен в таблице 2.

В исследованных биотопах обнаружены следующие виды наземных моллюсков: *Succinea putris* (L.), *Cionella lubrica* (Müll.),

Рисунок 4. Схема расположения исследованных местообитаний *Fruticicola fruticum* в окрестностях поселка Бельский. Номера участков: 1 — «Поляна», 2 — «Прибрежный», 3 — «Луг-1», 4 — «Луг-2», 5 — «Луг», 6 — «Болото», 7 — «Покос», 8 — «Опушка»; а — сенокосы; б — заболоченный луг в пойме р. Белой, в — еловый лес, г — тростниковое болото, д — насыпная грунтовая дорога.

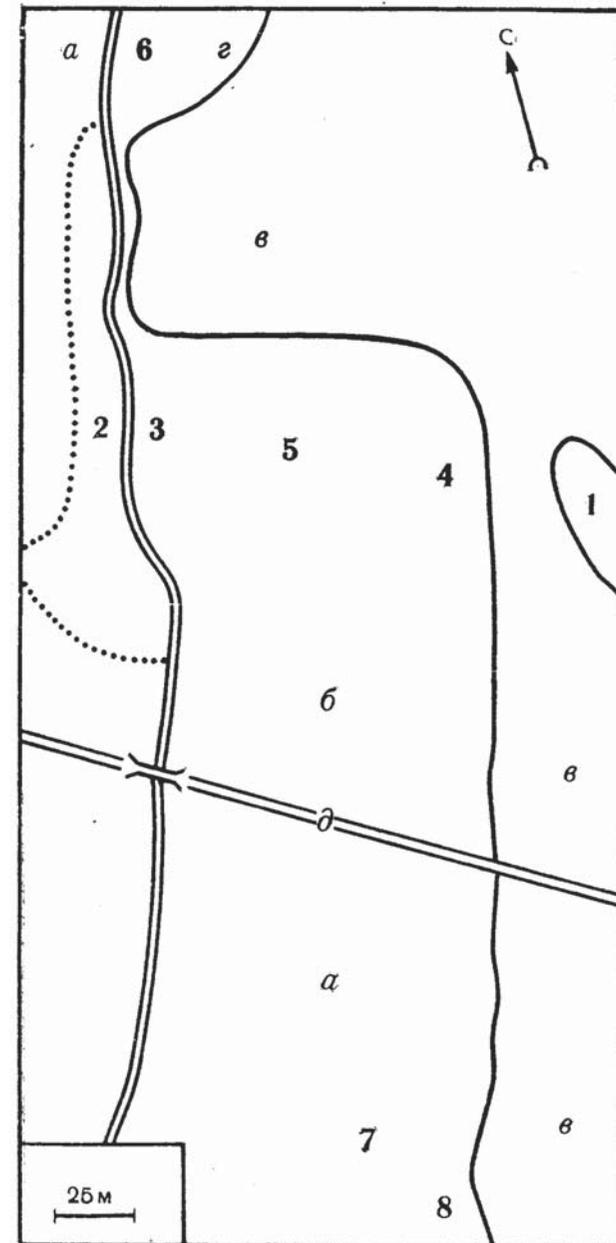


Таблица 2. Данные анализа 10-сантиметрового слоя почвы в некоторых исследованных местообитаниях.

Биотоп	рН солевой вытяжки	Количе- ство СО ₂ (об.%)	К ₂ O	P ₂ O ₅	Fe ₂ O ₃	Ca	Mg
			мг/100 г почвы			мг-экв./ 100 г почвы	
Прибреж- ный*	5,9	—	14,5	47,5	6726,5	36,0	8,0
Прибреж- ный**	5,6	—	13,4	следы	9041,8	24,8	8,0
Поляна	6,0	—	115,5	4,1	127,7	52,0	12,0
Луг	5,4	10,7	36,6	9,5	6762,4	56,0	0,8
Ретин I	5,6	1,3	40,0	11,9	1077,8	24,0	5,2
Ретин 2	5,5	2,3	15,8	14,7	1157,6	23,2	0,8
Опушка	6,0	1,3	12,5	34,0	918,1	17,2	1,2

Примечание: * — проба взята в куртине крапивы; ** — проба взята на участке, где крапива отсутствует.

Columella aspera Walden, *Vertigo angustior* (Jeffr.), *Vallonia costata* (Müll.), *Discus ruderratus* (Fig.), *Arion subfuscus* (Drap.), *Vitrina pellucida* (Müll.), *Nesovitrea petronella* (Pfr.), *Zonitoides nitidus* (Müll.), *Deroceras agreste* (L.), *Euconulus fulvus* (Müll.), *Pseudotrachia rubiginosa* (A. Schm.) из которых только *S. putris* и *D. agreste* сравнимы по численности и биомассе с *Fr. fruticum*.

Дополнительно фрагментарно исследовались популяция *Fr. fruticum* в тростниковом болоте — «Болото» и популяции, населяющие изолированные участки «Покос» и «Опушка», представляющие собой заросли крапивы на опушке елового леса.

Предуралье (окрестности г. Сарапула)

На левобережье р. Камы в пойме р. Ершовки *Fr. fruticum* обитает в липовом лесу с примесью березы, осины, дуба, сосны, с подлеском из черемухи (*Padus racemosa*), ольхи (*Alnus incana*), малины (*Rubus idaeus*), ежевики (*Rubus caesius*). Травяно-кустарничковый ярус состоял из крапивы (*Urtica dioica*) и лабазника или таволги вязолистной (*Filipendula ulmaria*), которые большей частью образуют заросли. Кроме того, она обитает на следующих растениях, произрастаю-

щих в основном по краю крапивных зарослей: хвоще (*Equisetum* sp.), папоротнике-орляке (*Pteridium aquilinum*), борце высокоом (*Aconitum excelsum*), воронце колосистом (*Actaea spicata*), иван-чае (*Chamaenerium angustifolium*), гравилате речном (*Geum rivale*), манжетке (*Alchimilla* sp.), лопухе большом (*Arctium lappa*), дуднике лесном (*Angelica sylvestris*), хмеле обыкновенном (*Humulus lupulus*), бодяке (*Cirsium setosum*), какалии копьелистной (*Cacalia hastata*), медунице неясной (*Pulmonaria obscura*), наперстянке пурпуровой (*Digitalis purpurea*), веронике (*Veronica officinalis*), зюзнике (*Lycopus europeus*), пустырнике (*Leonorus tataricus*), тростнике обыкновенном (*Phragmites communis*), пырее ползучем (*Agropirum repens*), щучке (*Deschampsia caespitosa*). На листьях невысоких деревьев, кустарников и кустарничков моллюски попадают также довольно часто.

Пойма разработана; выражены две поверхности. На надпойменной террасе и на останцах в пределах поймы развиты дерново-подзолистые почвы. Почвы центральной поймы аллювиальные дерново-подзолистые, в прирусловой пойме — дерново-слоистые. В понижениях притеррасной поймы преобладают болотные почвы. Поймы равнинных рек характеризуются ясно выраженным весенне-летним половодьем. В период половодья происходит отложение наилок и иловатых фракций. Схема исследованных местообитаний *Fr. fruticum* приведена на рис. 5. Многолетнее изучение популяций проведено в местообитаниях I–IV.

Совместно с *Fr. fruticum* встречается не более девяти следующих видов наземных моллюсков: *S. purtis*, *C. lubrica*, *V. pulchella*, *Chondrula tridens* (Müll.), *N. petronella*, *D. agreste*, *A. subfuscus*, *Z. nitidus*, *Euomphalia strigella* (Drap.).

Башкирское степное Предуралье (окрестности г. Стерлитамака)

Проводилось изучение популяционной структуры *Fr. fruticum* в районе полигона захоронения промотходов АО «Каустик», АО «Каучук» и Кожевенного завода «БАКО» г. Стерлитамака («Цветаявка»), расположенным в Урнякском лесном массиве в 14 км северо-восточнее г. Стерлитамака на левом склоне долины ручья Цветаявский, впадающего в старицу реки Белой в 15 км ниже города. Абсолютные отметки поверхности находятся в пределах 225–262 м, уклон на се-

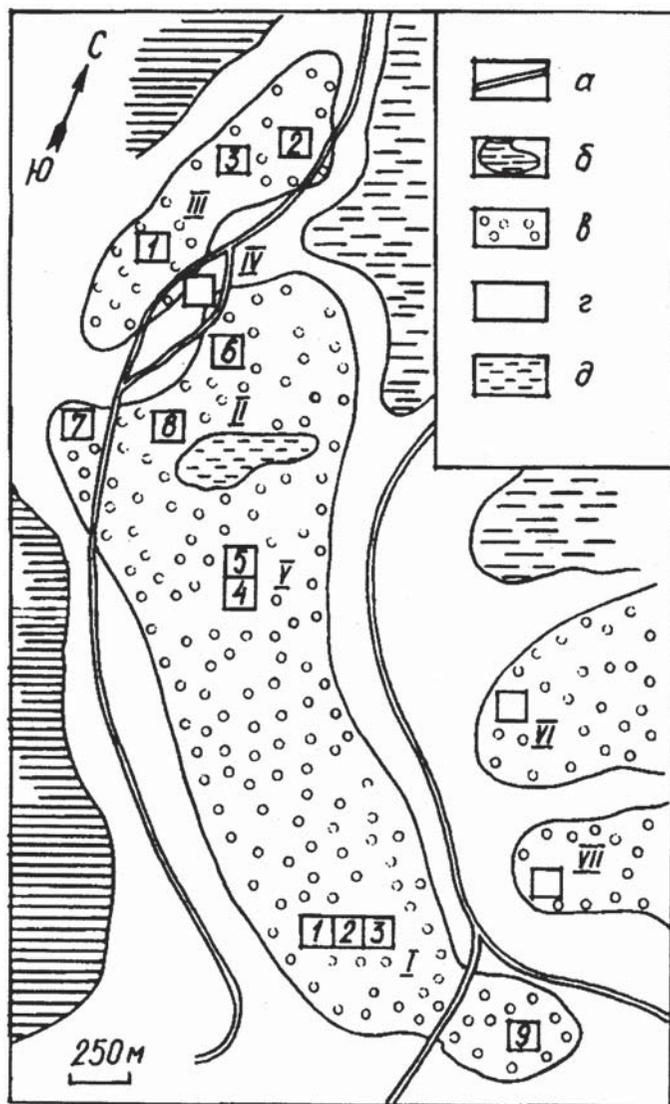


Рисунок 5. Схема расположения местообитаний *Fruticicola fruticum* в окрестностях г. Сарапула: 1–9 — номера участков, где проводилось определение популяционной плотности; I–VII — номера местообитаний; а — дороги; б — пруды; в — леса; г — луга; д — болота.

веро-восток в сторону ручья Цветаевский. Исследованные сообщества обеднены лесными видами и рудерализованы. В целом представляют экотон. Поэтому их нельзя отнести к какой-либо ассоциации, но в то же время можно синтаксономически интерпретировать. По составу древесного (*Ulmus laevis*, *Acer platanoides*, *Padus racemosa*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*) и травяно-кустарникового яруса их можно отнести к классу *Quercus-Fagetea*, объединяющему растительность мезоксерофильных широколиственных листопадных лесов на богатых почвах. В сообществах встречаются виды порядка *Quercetalia pubescentis*, объединяющему сообщества мезоксерофильных богатых светлых дубовых лесов, но больше сходства с пор. *Fagetalia Sylvaticae*, объединяющего мезофильные широколиственные леса (Миркин и др., 1989). Участок «Урняк-1» находится на обочине лесной дороги, выходящей с левой стороны (если смотреть по направлению к «Цветаевке») на асфальтированную дорогу к «Цветаевке» и являющуюся ближайшей к «Цветаевке» (см. рис. 6). Участок «Урняк-2» находится за следующей лесной дорогой, выходящей с левой стороны на асфальтированную дорогу к «Цветаевке».

Рудерализация повышается на осветленном участке (Урняк-1). На территории Башкортостана кустарниковая улитка обнаружена во влажных лиственных лесах и пойменных лесах (Боев, 1984). Однако сходный состав растительности не является определяющим фактором в наличии скоплений кустарниковой улитки.

Вместе с *Fr. fruticum* (мезогигрофил), но в значительно меньшем количестве в исследованных местообитаниях встречается *E. strigella* (мезо-ксерофил). На данной территории встречаются и другие виды улиток: *Cochlicopa lubrica* (Müll.), *Chondrula tridens* (Müll.), *Cochlodina laminata* (Mon.), *Discus ruderratus* (Fig.). В аналогичных местообитаниях В.Г. Боев (1984) зарегистрировал 12 видов наземных моллюсков.

Кроме местообитаний «Урняк-1» и «Урняк-2» (см. рис. 7) динамику популяционной структуры кустарниковой улитки изучали в заповеднике «Шульган-Таш» и в местообитании «Подлесное» (см. таб. 14). В заповеднике «Шульган-Таш» исследовали популяцию кустарниковой улитки в мелкоствольном липняке на высоте 500 м и на 150 м ниже в осиновом лесу. Показано, что на исследованной территории заповедника Шульган-Таш в ниже расположенных участках наблю-



Рисунок 6. Участок леса между полигоном захоронения промотходов «Цветаевка» и местообитанием «Урняк-1».

дается более ранняя откладка яиц и, соответственно, большие размеры сеголетков к моменту первой зимовки, при одинаковом соотношении полосатых и бесполосых особей.

Местообитание «Подлесное» представляет собой участок широколиственного листопадного леса в окрестностях деревни Подлесное, окруженный коллективными садами. На самом участке деревья спилены и бурно разрослась травянистая растительность (Зейферт, 1996). В этом местообитании на площади размером 200 м² в апреле 1994 г. изучали пространственное распределение улиток в период зимовки. В местах с гниющей древесиной обнаружены скопления пустых раковин *Fr. fruticum* и *Euomphalia strigella* (Drap.), но для живых улиток такая зависимость недостоверна из-за малой популяционной плотности (~0,1 экз./м²). В местообитании рядом с пионерским лагерем «Огонек» в пойме реки Белой в зарослях крапивы обнаружены наиболее крупные особи кустарниковой улитки. По срав-



Рисунок 7. Местообитание «Урняк-2».

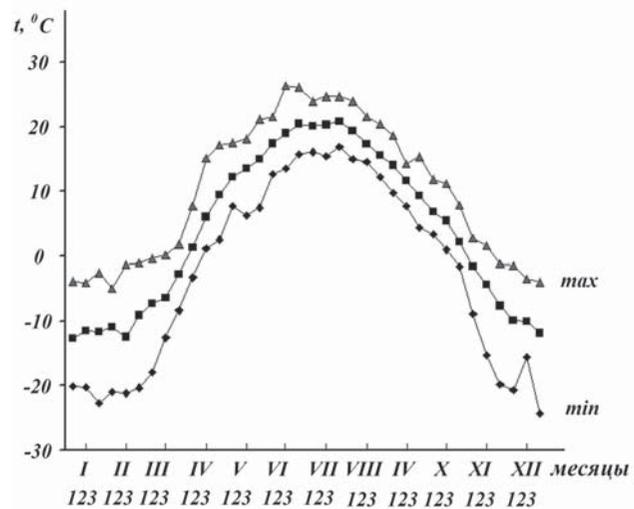


Рисунок 8. Годовой ход температуры воздуха в Башкирском степном Предуралье (Стерлитамак): приведены среднедекадные и экстремальные значения.

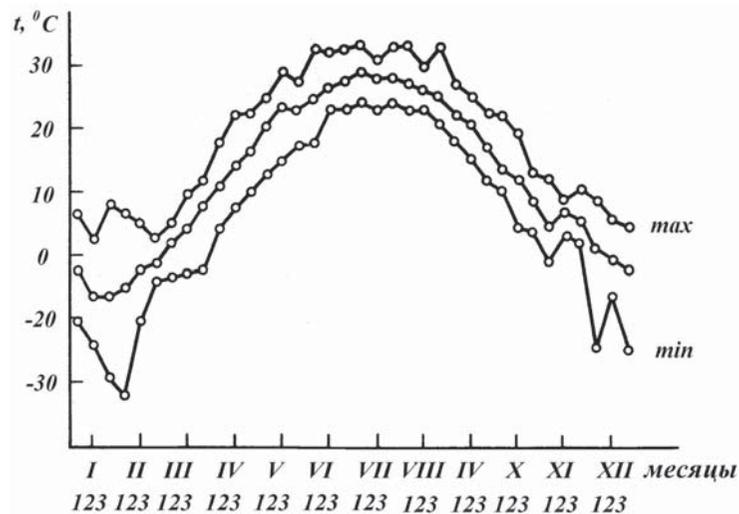


Рисунок 9. Годовой ход температуры воздуха в Предуралье (Сарапул): приведены среднедекадные и экстремальные значения (по: Зейферт, 1991).

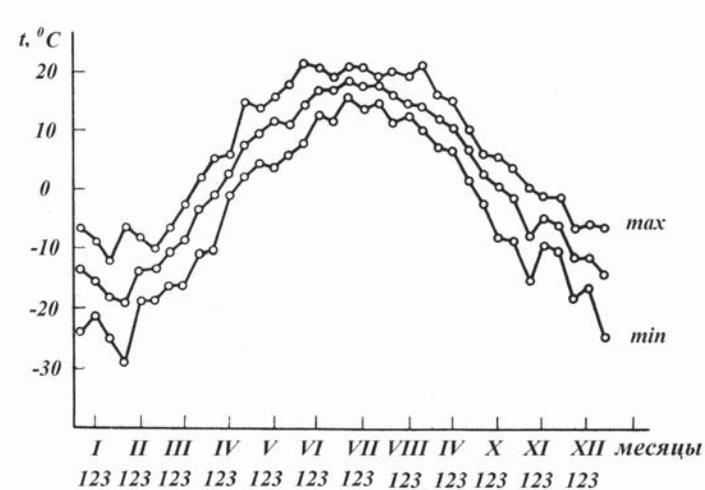


Рисунок 10. Годовой ход температуры воздуха в Зауралье (Бутка): приведены среднедекадные и экстремальные значения (по: Зейферт, 1991).

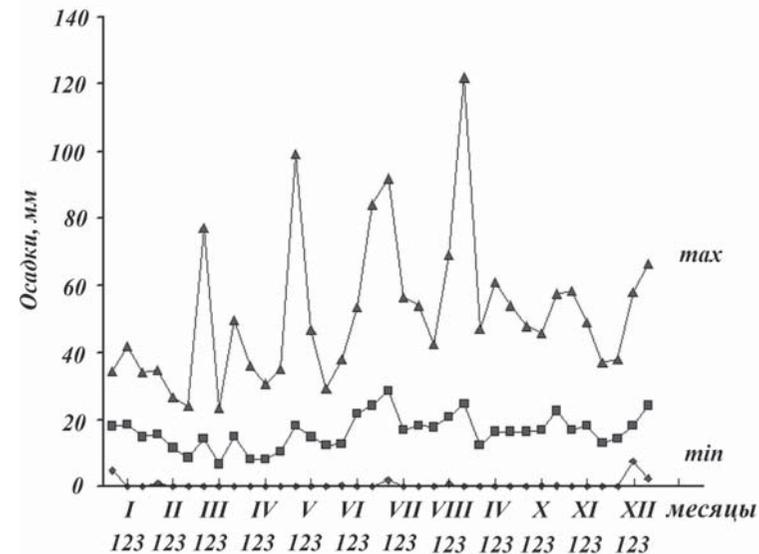


Рисунок 11. Годовой ход выпадения осадков (в мм) в Башкирском степном Предуралье (Стерлитамак) приведены среднедекадные и экстремальные значения.

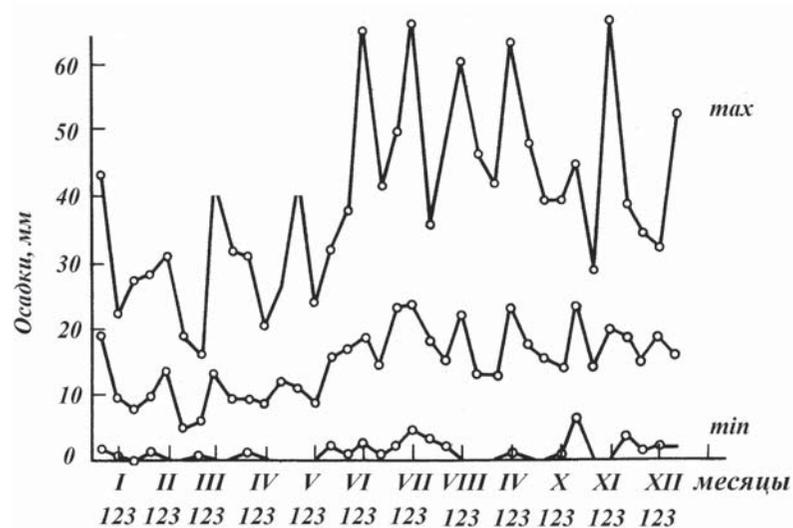


Рисунок 12. Годовой ход выпадения осадков (в мм) в Предуралье (Сарапул): приведены среднедекадные и экстремальные значения (по: Зейферт, 1991).

нению с местообитаниями «Урняк-1» и «Урняк-2» данное местообитание кустарниковой улитки можно обозначить как «равнинное», а упомянуты выше местообитания как «горные».

Для учета воздействия колебания погодных условий использованы материалы гидрометеорологических станций г. Сарапула, пос. Бутка, г. Стерлитамака (см. рис. 8–13).

II.2. Пространственно-временное биотопическое распределение

При рассмотрении пространственно-временного распределения особей постулируется, что оно носит адаптивный характер. Еще Н.И. Калабухов (1946) отметил, что любая адаптация направлена на поддержание оптимального энергетического баланса. Иными словами, улитки должны все делать как нужно, в нужном месте и в нужное время (Cook, 2001). Поэтому любое увеличение трат на обмен сни-

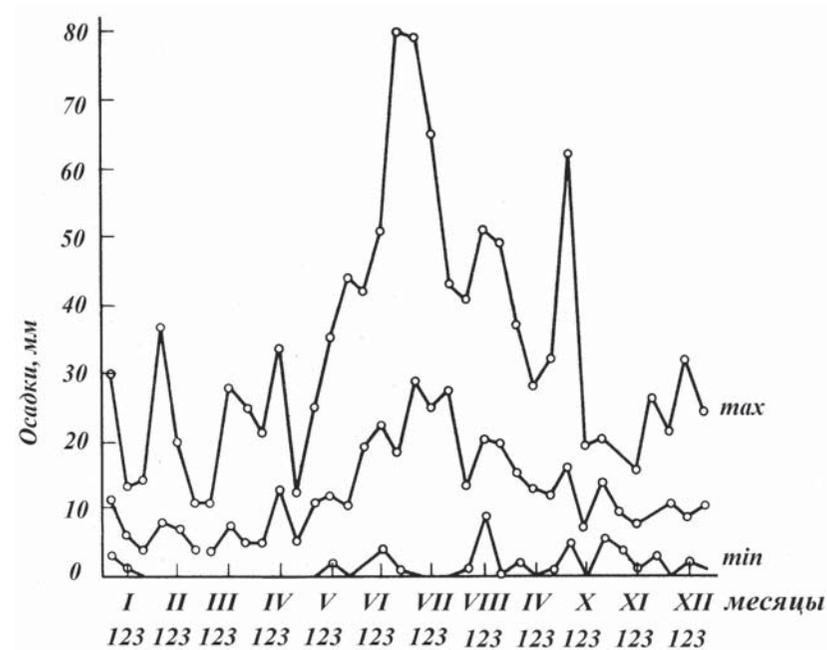


Рисунок 13. Годовой ход выпадения осадков (в мм) в Зауралье (Бутка): приведены среднедекадные и экстремальные значения (по: Зейферт, 1991).

жает продукцию особей как за счет снижения интенсивности роста, так и путем уменьшения плодовитости. Энергозатраты на перемещение у наземных моллюсков очень высоки (Зейферт, 1985б) и повышение двигательной активности существенно влияет на энергетический баланс *Fr. fruticum*. Возможно, что между интенсивностью прироста биомассы и интенсивностью перемещений существует обратная зависимость. Ритм локомоторной активности улиток носит суточный характер и проявляется в вечернее и ночное время с двумя четко выраженными вечерним и утренним пиками активности, а также в дождливую погоду в течение всего дня (Зейферт, 1988). Для взрослых улиток максимальное суточное перемещение за двое суток составляет 5,0 м.

Перемещения наземных моллюсков согласно классификации Г. Коли (1979) можно разделить на три типа: 1) локальное перемещение по индивидуальному участку, 2) миграция (при размножении, уходе на зимовку или возвращение на территории существования в сезон активности), 3) расселение. Четкое разделение этих типов перемещения позволяет избежать терминологической путаницы при описании перемещений улиток. Перемещения 2-го и 3-го типов более выражены у взрослых особей.

Зауралье

Традиционно принято считать кустарниковую улитку видом, обитающим преимущественно на пойменных лугах с высоким травостоем и влажных лесах на большей части Европы (Шилейко, 1978). Однако луга в пойме и на плакоре возникли там, где сведен лес. Показано, что распределение улитки определяется стадией вторичной сукцессии восстановления леса (Зейферт, 1987, 1991). Результаты исследований пространственно-временного биотопического распределения *Fr. fruticum*, показывают, что вид является опушечным с миграцией на период зимовки на лесные участки и возвращением на луговые участки в период активности (расстояние индивидуальной активности определяется размером улитки). На лесных участках, где *Fr. fruticum* обитает в слое листового опада, в период активности популяционная плотность ее крайне мала (Яворницкий, Здун, 1985), в то время как численность вида на участках с разнотравьем может превышать 14 и более экз./м² (Хохуткин, 1997), поскольку в данных условиях вид становится не подстилочным, а скапливается в травяном покрове.

В местообитаниях, где обитает *Fr. fruticum*, отмечены скопления улиток на травянистой растительности. Среди таких растений обычно доминирует крапива, но в местообитании «Поляна» крапива отсутствовала. Существует тенденция связывать наличие кустарниковой улитки с типом растительного покрова (Vaba, 2002). Однако скопления улиток наблюдаются не во всех местообитаниях с одинаковых типом растительности. Тип растительности является для *Fr. fruticum* только потенциальной экологической нишей. Предполагается, что наличие подобных скоплений связано с различной концентрацией микроэлементов в кормовых растениях (Chevalier et al., 2003)

и варьированием микроэлементного состава наиболее предпочитаемого кормового вида растений (листьев крапивы) (Жулидов, 1980). Наши данные свидетельствуют о существенной значимости в распределении улиток состояния слоя подстилки и путей перемещения с мест зимовки к местам активности.

Пространственное распределение у молодежи и взрослых особей *Fr. fruticum* наиболее четко различается в изолированных местообитаниях «Покос» и «Опушка». Молодь встречается на низких растениях, на высоте до 0,4 м, а взрослые — на крапиве, на высоте 0,5–1,5 м. В других исследованных местообитаниях наблюдается та же тенденция пространственного распределения молодежи и взрослых особей, но здесь улитки различных возрастов могут встречаться и на одном растении, но на разной высоте. В период активности максимальные перемещения меченых улиток не превышали 10 м. При повторных наблюдениях некоторые улитки обнаруживались даже ближе к месту выпуска, чем в предыдущий учет.

Проникновение *Fr. fruticum* в травянистый ярус существенно увеличивает экологическую емкость среды, при использовании растений как объекта питания и убежища (Зейферт, 1988, 1990). В исследованных местообитаниях молодежь *Fr. fruticum* поедается в основном журами (*Carabus violaceus* L., *Pterostichus niger* Schaller) и остромордой лягушкой (*Rana arvalis* Nilss.). Взрослые улитки в период активности поедались в основном дроздами (*Turdus musicus* L.). Однако массовое выедание зарегистрировано только в августе 1979 г. в популяции «Поляна». Подобные явления отмечаются и для других видов улиток, но очень редко (Schnetter, 1951), когда у дроздов сокращается количество других кормовых объектов.

Другим фактором, влияющим на подобное распределение улиток могут быть паразиты. Например, паразитический клещ *Riccardoella limacum*, сосущий кровь из легкого своего хозяина — наземной улитки *A. arbustorum* (Baur, Baur, 2005).

Е. Фреминг отмечал, что кустарниковая улитка довольно светлюбива и обитает в области освещенности около 3000 люкс (Frömming, 1954). Таким образом, *Fr. fruticum* должна решать две противоположные задачи – выбрать место с приемлемым световым режимом и избежать теплового шока при варьирующих в течение суток погодных параметрах (Гейгер, 1960). Расположение на нижней по-

верхности листьев молодки *Fr. fruticum* в неактивный период также помогает избежать воздействия теплового шока. Избежать перегрева возможно двумя способами: закопаться в подстилку (верхний слой почвы) или заползти на растения. Для местообитаний кустарниковой улитки в центре Русской равнины отмечено, что чем более открытый, сухой ландшафт населяет вид, тем более он связан с горизонтами почвы под подстилкой (Шиков, 1980).

Необходимо принимать во внимание и особенности питания улиток. Например, коэффициенты ассимиляции *Fr. fruticum* листьев крапивы, расположенных снизу вверх, следующие 43,76; 57,19; 64,64; 71,32; 65,36; 78,37 (Зейферт, 1990). Доли разнотравья в исследованном местообитании и в пищевом рационе обитающей там улитки *S. nemoralis* достоверно коррелируют в течение периода активности, но максимальное количество зеленой массы в рационе этой улитки не превышает 20% (Williamson, Cameron, 1976). Анализ пищевого рациона *Fr. fruticum* (Hatzioannou et al., 1994) показывает, что подобную зависимость можно экстраполировать и на этот вид.

Предполагается, что экскременты и слизь улиток увеличивают гетерогенность почвенной системы, поддерживая разнородность почвенной микрофлоры и фауны (Schaefer, 1991). Поскольку в экскрементах улиток активизируется развитие бактерий *Bacillus megaterium* De Bary (Козловская, 1976) и улитки выделяют их не только в почву, но также на листья и корни, то они могут влиять на состав микробиоценозов ризосферы и филлосферы растений. Исследование состава микроорганизмов из пищеварительного тракта улиток *Helix pomatia* и *Cornu aspersum* показало, что эти микроорганизмы являются компонентом филлосферы (Charrier et al., 2006). Стимулирующее влияние этих бактерий на растения связывается с их способностью синтезировать витамины и гетероауксин (Наумова и др., 1962). *B. megaterium* может влиять на развитие растений как компонент филлосферных ценозов (Делова, 1973а). Отмечено также явление природного антагонизма (Делова, 1973б), когда за счёт развития этого и близкого вида *B. mesentericus* Trevisan подавляется развитие некоторых фитопатогенных грибов. Такое явление становится возможным в силу того, что доминирующие в пищевом рационе моллюсков растения не обладают фитонцидными свойствами (Макаренко, 1973), и состав их филлосферных микробиоценозов формирует-

ся за счёт действия внешних факторов. Перемещаясь по растениям в течение всего периода активной жизнедеятельности (Беклемишев, 1934; Мельниченко, 1936 и мн. др.), улитки выделяют экскременты, которые являются субстратом для развития *B. megaterium* и поддерживают определенный состав филлосферных микробиоценозов. Вероятно, таким образом они могут влиять на продуктивность растений.

В летний период на активность улиток *A. arbustorum* влияет в основном минимальная температура и количество осадков в предыдущие 24 ч, а расстояния перемещения вверх по склону были больше, чем вниз по склону (Baur, 1986). Особи *A. arbustorum*, живущие вдоль канавы или в полоске крапивы (ленточные биотопы) имели более низкую скорость перемещения, чем особи, живущие на альпийском лугу и распределения молодки и больших по размерам неполовозрелых улиток были всегда значимо агрегированными, тогда как взрослые особи образовывали скопления только в мае-июне. Взрослые особи уходят осенью в зимнюю спячку раньше, чем неполовозрелые, а выходят из гибернации позже. Таким образом, неполовозрелые особи имеют более продолжительный период активности. Активность улиток резко возрастает в момент подготовки к зимовке или к откладке яиц (Pollard, 1975; Cameron, Williamson, 1977). При миграциях перемещения могут достигать 30 и более метров (Edelstam, Palmer, 1950, Turček 1970; Tischler, 1973; Pollard, 1975; Selander, Kaufman; 1976; Шиков, 1977; Johnson, 1981 и др.), в то время как суточные перемещения не превышают четырех метров (Зейферт, 1988). Тем не менее, вывод Е.В. Шикова (1977) о широкой связи между популяциями за счёт переноса улиток при половодье и объединение на этом основании всех пойменных популяций определенной территории в одну не соответствуют существующим представлениям о границах популяций и о связях между ними (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Динамика соотношения улиток разных возрастных групп в местообитаниях «Поляна» и «Прибрежный» приведена в табл. 3. Численность улиток определяли методами пробных квадратов (см. табл. 4) и мечения и повторного отлова взрослых особей с учетом их доли в популяции (Коли, 1979).

В местообитании «Прибрежный» численность взрослых улиток в 1977 г. составила 276±390 особей, а в 1978 г. 3926±3464 особи

Таблица 3. Соотношение улиток разных возрастных групп в местообитаниях «Поляна» и «Прибрежный», %.

Возрастная группа	Поляна				Прибрежный			
	1977	1978	1979	1980	1977	1978	1979	1980
juv. 1	32,2	40,7	16,4	77,5	23,4	11,3	3,3	23,6
juv. 2	20,1	33,2	22,4	13,6	28,8	33,2	13,1	45,0
juv. 3	38,6	9,6	22,4	6,0	27,8	34,1	27,0	13,8
sad., ad.	9,1	16,5	38,8	2,9	20,0	21,4	56,6	17,6

Примечание: juv. 1 — особи с диаметром раковины до 6 мм; juv. 2 — диаметр раковины 6–10 мм; juv. 3 — диаметр раковины 10–14 мм; sad., ad. — диаметр раковины 14 мм и более.

Таблица 4. Популяционная плотность *Fruticicola fruticum* в исследованных местообитаниях, определенная методом пробных квадратов (экз/м²).

«Прибрежный»		
Возрастная группа/ Год	1979	1980
Яйца	2,4	10,6
juv. 1	0,1	0,5
juv. 2	0,6	0,1
Juv. 3	0,7	0,4
sad., ad.	1,7	0,9
Всего улиток	3,1	1,9
«Поляна»		
Яйца	38,6	77,7
juv. 1	2,5	3,1
juv. 2	1,7	0,4
juv. 3	0,8	0,4
sad., ad.	1,1	0,2
Всего улиток	6,1	4,1

на территории площадью 198 м². Такое снижение точности результатов обусловлено выкашиванием части участка и вследствие этого, как значительным увеличением перемещений улиток, так и изменением направления обычных маршрутов движения.

На участке «Поляна», численность взрослых улиток на территории площадью 79 м² составила в 1977 и 1978 гг. соответственно 263±969 и 1081±590 особей.

В 1979–1980 гг. произведено сравнение результатов определения численности методами пробных квадратов (табл. 4) и многократного мечения и повторного отлова.

Получены следующие результаты: «Прибрежный», 1979 г. Численность взрослых улиток на 15.06 составила 352±231 особи, на 17.06 и 26.06 соответственно 99±56 и 1308±1158 особей. Остальные определения недостоверны (Коли, 1979). Средний результат 586 особей или 2,96 экз./м². Численность улиток, определенная методом пробных квадратов, составляет 1,7 экз./м².

«Прибрежный», 1980 г. Численность взрослых улиток на 11.06 составила 176±84 особи, на 27.06 и 16.07 соответственно 589±436 и 385±115 особей. Различия между расчетами недостоверны и средняя численность улиток равна 383 особям или 1,93 экз./м². В августе численность улиток достоверно ниже, за счет миграций к местам откладки яиц и зимовки, и составляет 57±48 особей или 0,29 экз./м². В аналогичный период у *C. nemoralis* также повышается частота перемещений (Cameron, Williamson, 1977), что влияет на точность результатов. Численность улиток, определенная методом пробных квадратов, составляет 0,9 экз./м².

«Поляна», 1979 г. Численность взрослых улиток составила на 17.06 408±102 особи на территории площадью 316 м² или 1,29 экз./м², однако на всем участке популяции численность в июне составила 1854±119 особи или 0,62 экз./м². Численность улиток, определенная методом пробных квадратов, равна 1,1 экз./м².

«Поляна», 1980 г. Численность взрослых улиток на 18.07 составила 36±25 особей или 0,46 экз./м². Численность улиток, определенная методом пробных квадратов, равна 0,2 экз./м².

Популяционная плотность взрослых улиток за период исследования колебалась в местообитании «Прибрежный» в диапазоне от 0,9 до 3,0 экз./м², а в местообитании «Поляна» — от 0,2 до 1,1 экз.

За период с мая 1978 г. по май 1979 г. смертность взрослых улиток в местообитаниях «Поляна» и «Прибрежный» составила 51,9±1,39%, причем в период активности погибло 21,5% особей.

В 1980 г. за период активности погибло 13,1% взрослых улиток в местообитании «Поляна» и 15,6% в местообитании «Прибрежный».

Уровень смертности взрослых улиток относительно стабилен и его величина определяется, в основном, степенью выедания дроздами, в то время как уровень смертности у молоди определяется, в основном, погодными факторами.

«Луг-1». Общая численность групп (sad., ad.) и (juv. 3) составила в 1979 г. 163 ± 48 особи на территории площадью 25 м^2 или $6,5 \text{ экз./м}^2$. В 1980 г. численность составила 27.06 и 17.07 соответственно 27 ± 16 и 65 ± 39 особи. Различия недостоверны. Средняя численность равна 48 особям или $1,8 \text{ экз./м}^2$. Причина снижения численности в 1980 г. — прекращение выкашивания луга, за счет чего улитки скопились на участке из-за отсутствия пригодной для обитания территории. После отмирания старых особей, численность улиток на участке стабилизировалась.

По характеру изменения размерно-возрастной структуры моллюсков в различные периоды сезона активности и в разные годы возможно определить темп роста в природных популяциях и степень влияния различных биотических и абиотических факторов (Williamson, 1976; Brown, 1979; Hughes, Roberts, 1981), Их действие может распространяться как на отдельные популяции, так и на надпопуляционные группировки. Все эти изменения осуществляются за счет дифференциальной рождаемости и избирательной смертности в разных возрастных группах, а также за счет миграций.

Параллельное изучение степени сходства размерно-возрастной структуры в течение всего времени исследования, осуществляемое одновременно в нескольких местообитаниях и их последующее сопоставление с изменением климата, позволило выявить факторы, наиболее интенсивно влияющие на численность и характер популяционной структуры. Результаты исследования размерно-возрастной структуры *Fr. fruticum* приведены на рисунках 14–18.

Выявлено сходство размерно-возрастной структуры у улиток из разных местообитаний. Это свидетельствует о том, что хотя на протяжении периода исследований характер изменения размерно-возрастной структуры индивидуален для каждой конкретной популяции, существует определенный набор типов популяционной структуры. Последовательность их временной трансформации зависит от темпа роста и дифференциальной смертности и миграционного потенциала улиток разных возрастных групп.

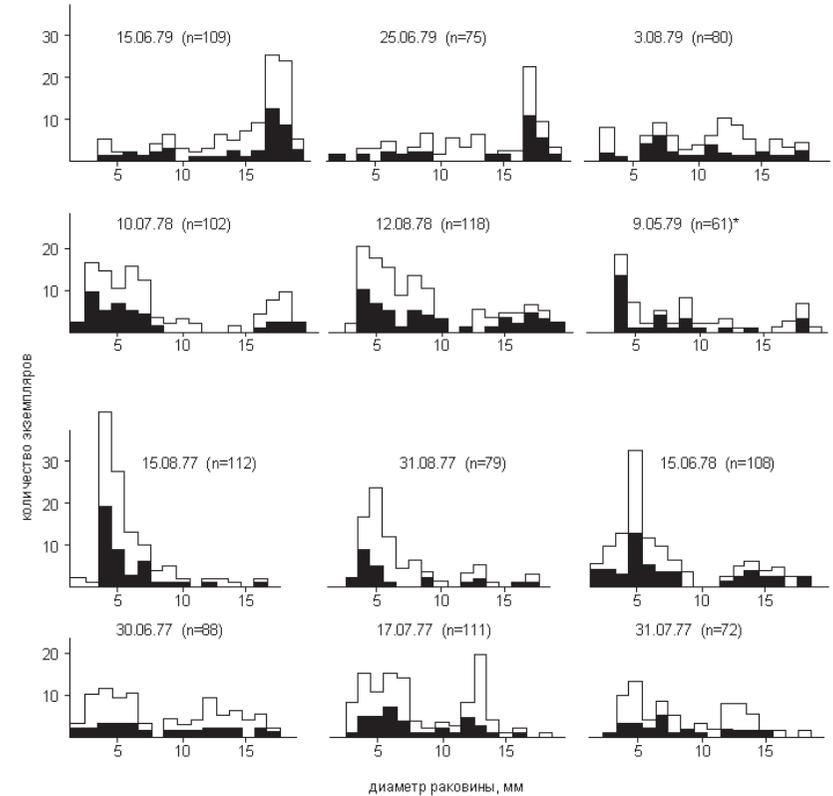


Рисунок 14. Размерно-возрастная структура *Fruticicola fruticum* в местообитании «Поляна» (1977–1979 гг.): Сплошная заливка — улитки половатой морфы; показаны только зимовавшие особи.

В местообитаниях «Прибрежный» и «Поляна» постоянно наблюдались различия в популяционной структуре, за исключением 31.08.1977 г., в период подготовки улиток к предстоящей зимовке и в течение 1979 г., когда в обеих популяциях наблюдалась гибель родившейся весной молоди и повышенная смертность неполовозрелых особей других генераций. Вследствие этого, в популяции доминировали особи старших возрастов. Такое сокращение численности улиток объясняется действием неблагоприятных погодных факторов. В то же время на участке «Ретин» (см. рис. 18) не установлено столь

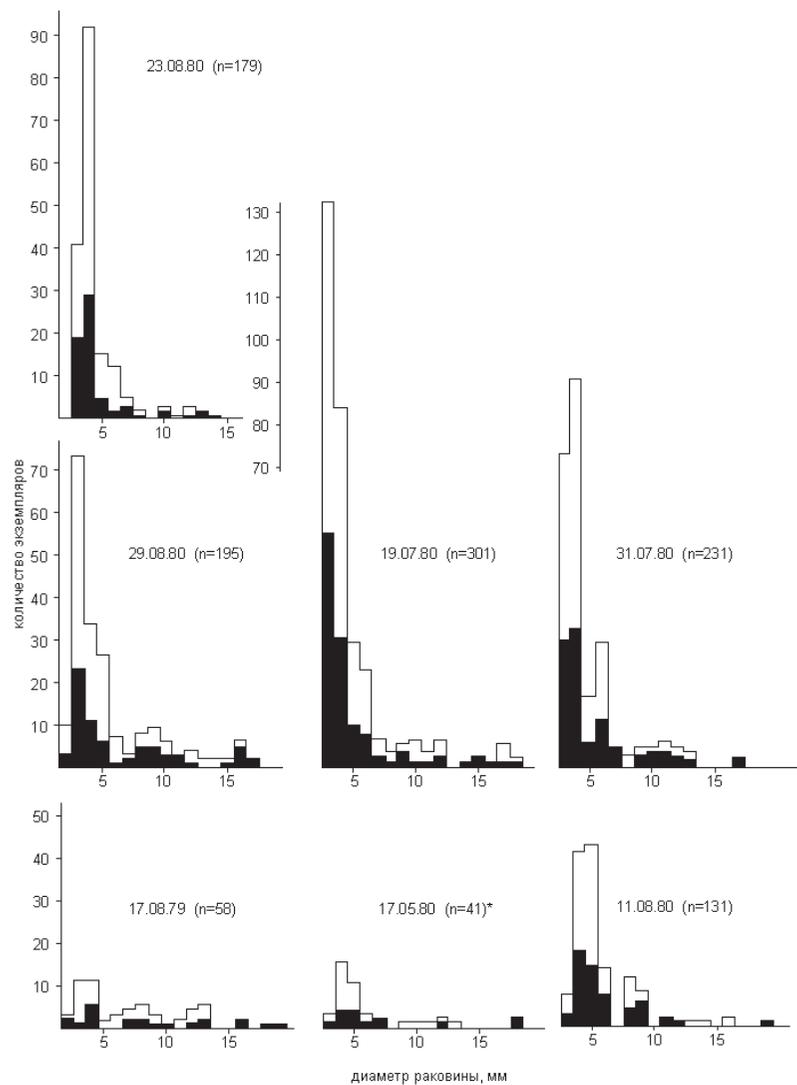


Рисунок 15. Размерно-возрастная структура *Fruticicola fruticum* в местообитании «Поляна» (1979–1980 гг.). Условные обозначения как на рис. 14.

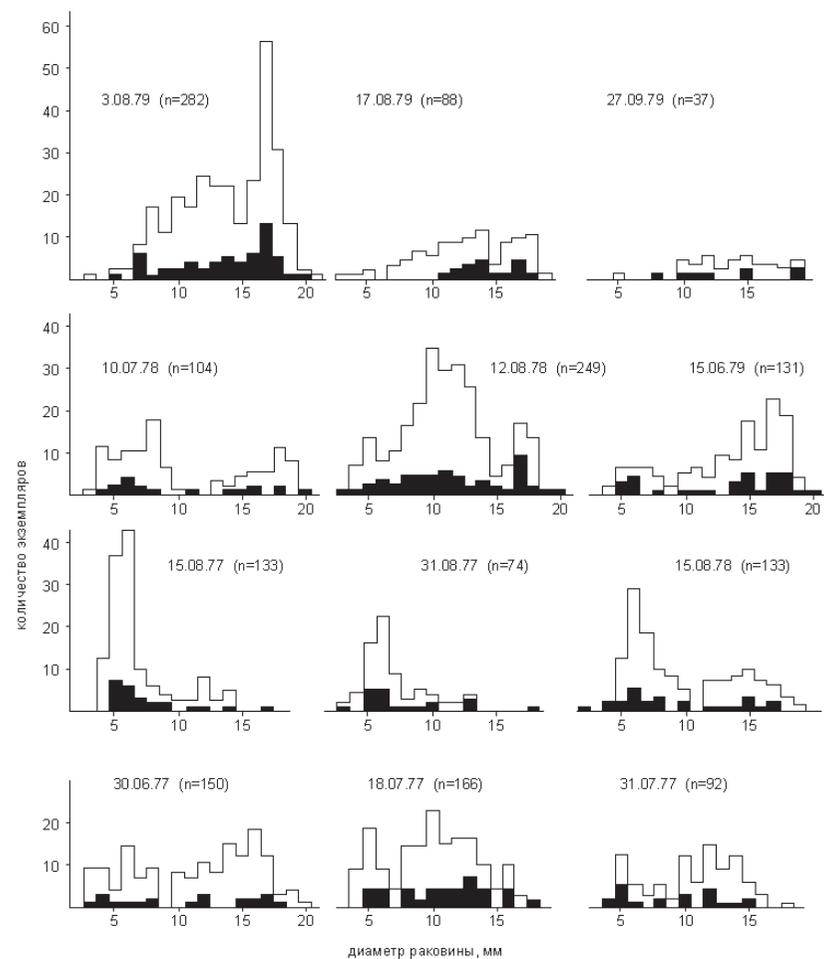


Рисунок 16. Размерно-возрастная структура *Fruticicola fruticum* в местообитании «Прибрежный» (1977–1979 гг.). Условные обозначения как на рис. 14.

радикального изменения структуры. Это объясняется наличием в местообитании слоя листового опада, что смягчало действие неблагоприятных факторов. В местообитаниях «Поляна» и «Ретин» 15.06.1978 г. популяционная структура одинакова.

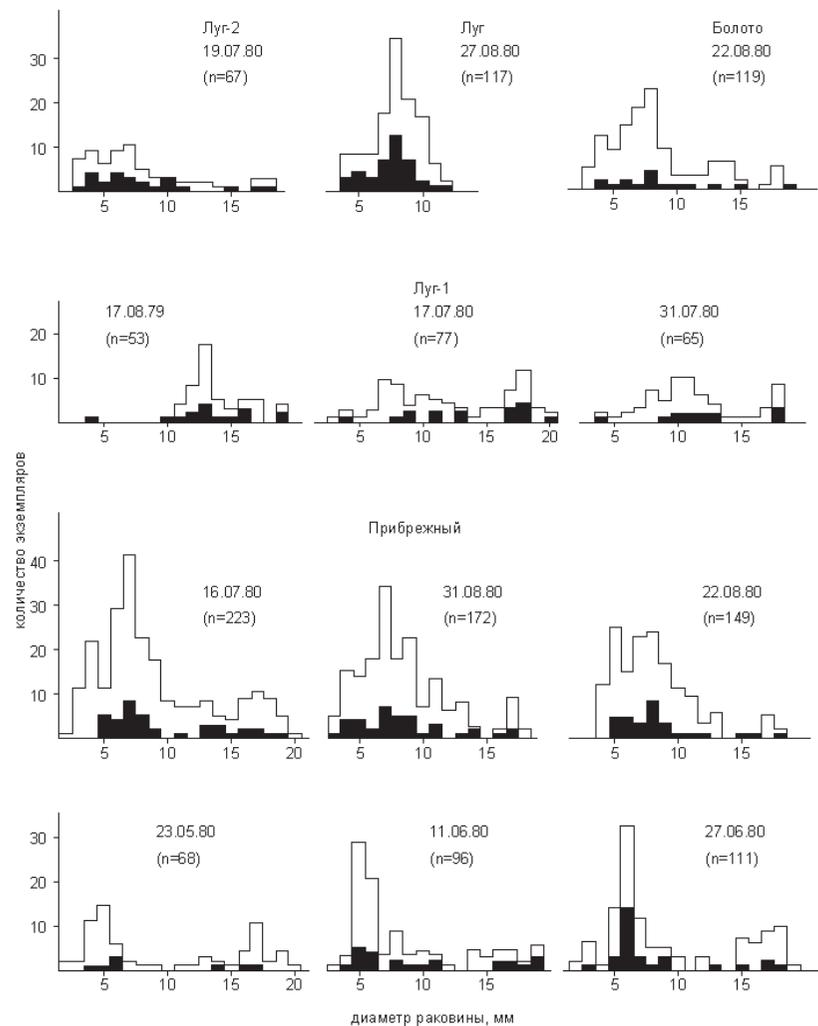


Рисунок 17. Размерно-возрастная структура *Fruticicola fruticum* в местообитании «Прибрежный» (1980 г.) и в соседних местообитаниях. Условные обозначения как на рис. 14.

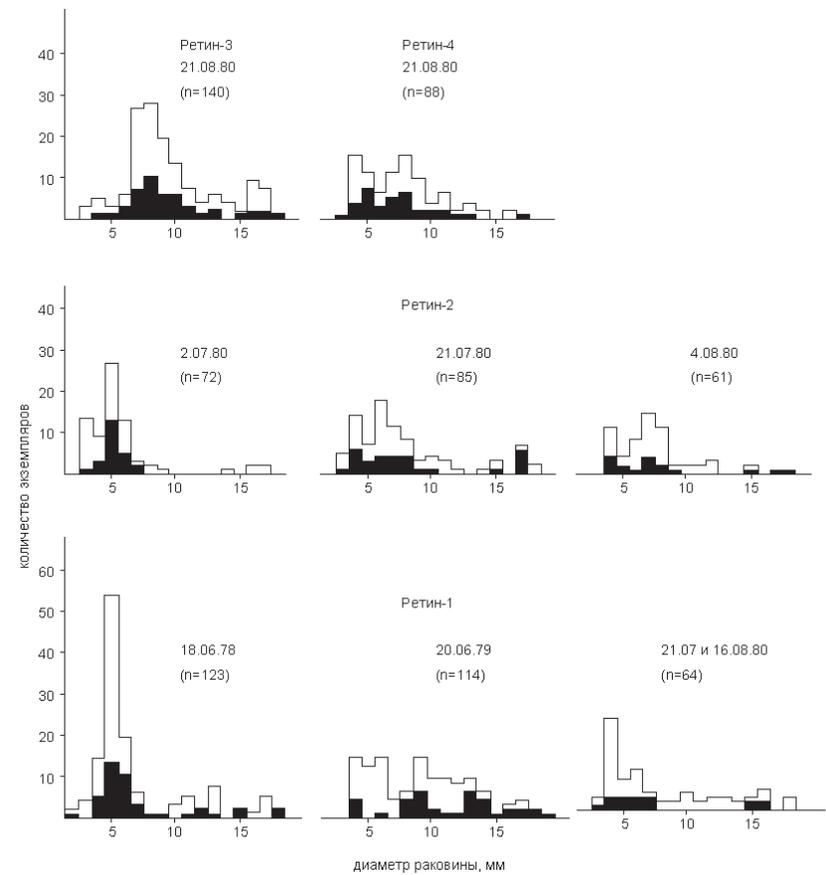


Рисунок 18. Размерно-возрастная структура *Fruticicola fruticum* в местообитании «Ретин». Условные обозначения как на рис. 14.

Стабильный состав сохраняется с 15. по 31.08 в 1977 г., с 15.06 по 27.09 в 1979 г., с 11.06 по 31.07 в 1980 г. в местообитании «Прибрежный», а в местообитании «Поляна» с 16. по 31.07 в 1977 г. и с 31.07 по 15.06 в 1978 г., в период 1979 г. с 15. по 25.06 и в 1980 г. с 12.06 по 23.08.

7 мая 1979 г. повсеместно наблюдалось массовое вылупление молоди. Минимальная продолжительность инкубационного перио-

да для яиц этого вида составляет 13–14 дней, однако в природных условиях кладки не могли быть отложены ранее 29 апреля, т.к. на всей территории еще лежал снег. Вероятно, значительный подъём максимальной температуры воздуха и нагревание поверхности почвы до 35°C в этот период ускорили выход молоди из яиц. Отмечено, например, что развитие яиц прудовика *Lymnaea peregra*, при одинаковой сумме температур, идёт быстрее при циклически меняющейся, чем при постоянной температуре (Al-Habbib, Grainger, 1981).

Затем температура резко снизилась, и последний мороз отмечен 23 мая (см. табл. 5). Молодь осенней генерации менее пострадала от неблагоприятных условий, т.к. в этот же период находится в состоянии спячки. Таких особей можно отличить от близких к ним по размерам сеголеток по наличию трех эпифрагм.

Численность популяций долгоживущих улиток зависит от пополнения их молодью (Wolda, Kreulen, 1973; Williamson, Cameron, 1977). В районе наблюдений основная масса улиток вылупляется

Таблица 5. Некоторые климатические характеристики района исследований (по данным метеостанции пос. Бутка).

Показатели / Годы	1976	1977	1978	1979	1980	
Последний мороз (дата)	26.05	10.05	18.05	23.05	09.05	
Первый мороз (дата)	20.09	21.09	11.09	01.10	–	
Переход весной через	0° (дата)	06.04	03.04	17.03	20.04	11.04
	5° (дата)	19.04	19.04	28.04	29.04	20.04
	10° (дата)	26.04	21.04	20.05	30.04	23.05
Установление снежного покрова (дата)	10.10	20.10	05.11	28.10	–	
Устойчивый снежный покров (дни)	170	178	162	178	174	
Глубина промерзания (см)	150	135	101	150	–	
Сумма отрицательных температур, °С	2728	2148	1569	1904	1421	
Сумма положительных температур, °С	2281	2469	2039	1743	–	
Сумма эффективных температур, °С	1516	1699	1284	–	–	

весной во второй декаде мая, менее многочисленная осенняя генерация (вторая декада августа) отмечается не каждый год. Аналогичный характер размножения зарегистрирован у улитки *H. pomatia* (Андрейкевич, 1969; Tischler, 1973).

Раннее появление молоди весной объясняется тем, что улитки после выхода из зимовки не спариваются, а сразу приступают к откладке яиц. В этих популяциях отмечалось спаривание улиток в сентябре. Поскольку число спариваний перед уходом на зимовку в популяциях наземных моллюсков довольно мало (Лившиц, Шилейко, 1978), подобное явление следует рассматривать как адаптацию *Fr. fruticum* к условиям существования с малой продолжительностью активного сезона.

При сборе улиток в разное время суток размерно-возрастная структура остается стабильной.

При исследовании кустарниковой улитки в Зауралье показано, что различия в популяционном составе могут быть зафиксированы даже в соседних местообитаниях (см. табл. 6 и 7).

Основной период появления молоди в этих климатических условиях приходится на вторую декаду мая; срок откладки яиц связан с конкретными погодными условиями. В годы, когда сумма положительных средних суточных температур воздуха за период с температурой выше 10°C составляла не менее 2015°, наблюдается дополнительное появление молоди во второй декаде августа.

Из таблицы 6 видно, что состав популяции кустарниковой улитки в Зауралье на протяжении вегетационного сезона меняется за счет частичной гибели сеголеток и пополнения молодью при втором периоде размножения. Показано, что изменения популяционного состава обусловлены влиянием погодных условий.

В местообитании «Поляна» таким фактором является X_1 — разница между количеством осадков в первой декаде мая и в третьей декаде апреля, которая в период исследований варьировала от –12 до 20 мм. Зависимость соотношения сеголеток (C , %) от этого показателя описывается выражением

$$C, \% = 42,388 + (2,216 \pm 0,352) X_1, S_e = 10,0, r = 0,922.$$

В местообитании «Прибрежный» таким фактором является X_2 — продолжительность периода перехода от среднесуточной температуры 10°C к среднесуточной температуре 5°C осенью, которая варьи-

Таблица 6. Сезонные изменения популяционного состава *Fruticicola fruticum* в исследованных местообитаниях в Зауралье (по: Зейферт, 1987).

Год	Период	Количество сеголеток, %	
		*Поляна	Прибрежный
1977	Июнь середина	37,5	–
	конец	–	14,7
	Июль середина	31,7	16,2
	конец	–	15,3
	Август середина	58,6	36,1
	конец	–	29,7
1978	Июнь	52,7	11,3
	Июль	41,2	19,3
	Август	33,0	8,4
1979	Июнь	7,6	–
	Август	26,1	–

* В местообитании «Поляна» улитки зимуют на той же самой территории, где находятся в период активности. В местообитании «Прибрежный» улитки мигрируют на зимовку на территорию с более благоприятным микроклиматом.

ровала от 2 до 40 суток. Данная зависимость описывается выражением:

$$C, \% = 11,234 + (0,840 \pm 0,294) X_2, S_e = 12,6, r = 0,734.$$

Отметим, что для обоих местообитаний выявлены достоверно значимые зависимости между соотношением сеголеток и обилием улиток в предыдущий год (Зейферт, 1987а); коэффициенты корреляции равны соответственно $-0,748$ и $-0,638$.

Полученные результаты свидетельствуют, что в местообитаниях с более экстремальными экологическими условиями, где улитки лишены возможности в критические периоды существования свободно мигрировать на территорию с более благоприятным микроклиматом, возможность пополнения молодью детерминирована погодными условиями (в период наиболее массового размножения) в более значительной степени, чем в местообитаниях с благоприятными

Таблица 7. Среднегодовое процентное соотношение сеголеток в популяции *Fruticicola fruticum* в период исследований (по: Зейферт, 1987а).

Год	«Поляна»	«Прибрежный»
1977	44,0	21,1
1978	42,0	11,5
1979	15,5	3,0
1980	77,5	23,8
1981	21,6	12,3
1982	44,0	49,8
1983	77,1	19,0
1984	81,1	24,0
1985	60,7	55,1

ми экологическими условиями, где основным фактором являются погодные условия в период подготовки улиток к зимовке.

Стабильность популяций кустарниковой улитки связана с антропогенной деятельностью и сукцессионными процессами. В условиях естественно протекающей вторичной сукцессии при зарастании участка гигрофитно-разнотравно-вейникового луга подростом ели (*Picea abies*) («Поляна») отмечено резкое снижение численности кустарниковой улитки с одновременным резким возрастанием численности улитки *Euconulus fulvus*.

Предуралье (окрестности г. Сарапула)

Э.А. Снегин (2005) отмечает, что в настоящее время общая площадь участков, пригодных для обитания кустарниковой улитки, составляет на территории юга лесостепной зоны Среднерусской возвышенности ориентировочно 9% от общей площади поверхности, что несоизмеримо меньше, чем в северных областях (Подмосковье — 40%, Архангельск — 51%, Предуралье — 44%). Эти данные можно рассматривать как размер потенциальной экологической ниши кустарниковой улитки в данных географических регионах. В условиях юга лесостепной зоны улитки все больше концентрируется в наиболее увлажненных участках: в поймах рек, на дне балок и оврагов, что свидетельствует о сужении их условий обитания в лесостепной зоне по сравнению с северо-восточной частью ареала, где улит-

ки могут выходить на водоразделы. В Кировской области, на территории Удмуртии и в хвойных лесах Валдайской возвышенности и сопредельных территорий *Fr. fruticum* обитает в значительно более широком наборе местообитаний (Рощиненко, Мамыкина, 1984; Шиков, 1981; Шихова, 2004), что, по-видимому, можно связать и с разной степенью антропоизации ландшафта на территории исследованных регионов.

В дневное время, а при засушливой погоде всегда, улитки прикрепляются к листьям посредством высохшей слизи. В исследованной популяции *Fr. fruticum* чаще всего встречается с янтарками, иногда с *E. strigella*. Совместное обитание кустарниковой улитки с янтарками отмечено в местообитаниях, примыкающих к устью р. Зиг в и на особо охраняемой территории «Райтбрух» в Германии (Schröder, 1977; Spiekerman, 1976).

Отметим, что в окрестностях Стерлитамака кустарниковая улитка встречается совместно с янтарками только в пойменных (равнинных) популяциях. В Зауралье в местообитании «Поляна» в 1980 г. обнаружены две особи *S. putris*, которые в течение четырех предыдущих лет там не отмечались. Вероятно, отдельные янтарки проникали туда неоднократно, однако микроклимат местообитания неблагоприятен для их существования. Та же картина отмечена и в местообитании «Урняк-1».

В разные периоды сезона активности взрослые улитки скапливались на верхушках стеблей травянистых растений (в основном крапивы) и вблизи трухлявых пней и лежащих стволов (предполагаемых мест откладки яиц и зимовки). Если взрослые улитки размещаются, как правило, поодиночке, то для сеголетков могут быть характерны скопления улиток на одном растении. Зафиксированы «ядро» биотопа, где численность *Fr. fruticum* максимальна, и «периферия», где численность резко снижается. Эти изменения в численности *Fr. fruticum* отрицательно коррелируют с численностью совместно обитающих видов наземных моллюсков.

Средняя многолетняя численность *Fr. fruticum* в период активности составляет 15,8 экз./м², наблюдается тенденция повышения численности от мая к июню–июлю, а затем к августу (Хохуткин, 1997). Показано, что численность популяций в данный год наблюдения определяется в значительной степени долей животных репродуктив-

ной группы предшествующего сезона. Выявлен следующий тип популяционной динамики. В последней четверти августа в колониях появилось значительное число сеголеток второй сезонной когорты. В мае сеголетки в массе отсутствовали. Первая когорта сеголеток появилась в колониях в июне. В 9 случаях из 15 июньские и майские выборки достоверно различались по своей структуре. В июле количество молодежи в колониях было снижено по сравнению с июньскими и особенно августовскими выборками. Тем не менее, размерно-возрастная структура выборок июня и июля во всех случаях не различалась, в то время как июльские выборки часто достоверно отличались от августовских. В июне, так же как и в июле, не говоря уже о мае, в популяции особи старших возрастов присутствовали в большой доле, чем в августе (элиминация, темп роста, миграции). Колония I отличалась от II и III структурой во все месяцы, за исключением мая, но колонии II и III не отличимы одна от другой в любой из месяцев. Полученная картина хорошо увязывается с процессами размножения и периодичностью вылупления молодежи.

В Северной Греции средняя плотность улиток составляет 6,4 экз./м² (Staikou et al., 1990).

Башкирское степное Предуралье (окрестности г. Стерлитамака)

Исследования обилия почвенной мезофауны, к которой относятся и наземные моллюски в Урнякском лесном массиве показали, что численность наземных моллюсков, среди которых преобладает *Fr. fruticum*, в существенной степени зависит от времени сбора (см. табл. 8). На примере наземных моллюсков показано, что в июле животные направленно скапливаются на опушке леса. Подобная направленность перемещений также характерна для косянок и личинок щелкунов.

В данных условиях у улиток наблюдаются регулярные вертикальные миграции по стеблям растений. Причем взрослые особи располагаются на верхушках высоких растений (крапива (*Urtica angustifolia* и *U. dioica*), бодяк огородный, бодяк разнолистный (*Cirsium oleraceum*, *C. heterophyllum* и др.) на высоте около 1 м и более, в то время как молодежь располагается, как правило, на нижней

Таблица 8. Анализ влияния сбора животных у комля и в отдалении от дерева (А) и срока сбора материала (В) на численность массовых групп почвенной мезофауны (по: Зейферт, 1997).

Группы беспозвоночных	Доля дисперсии			Встречаемости, %		Численности (экз./пробу и дисперсия)		
	А	В	АВ	июнѳ	июлѳ	общая	июнѳ	июлѳ
Lumbricidae	15,0	2,0	3,0	100	100	8,7	7,1±28,0	9,7±7,4
Enchytreidae	0	11,0	2,0	90	90	5,1	7,2±69,7	3,0±3,5
Aranei	13,0	0	1,0	100	90	4,0	4,0±3,3	4,0±4,0
Geophilidae	0	1,0	0	100	90	4,75	5,0±7,8	4,5±3,7
Lithobiidae	0	25,0*	1,0	80	90	5,1	3,1±9,2	7,1±4,0
Gastropoda	0	42,0*	0	90	20	1,65	3,0±5,1	0,3±0,6
Elateridae	1,0	28,0*	0	90	50	1,4	2,1±2,1	0,7±0,8
Остальные	0	5,0	0	100	100	4,8	4,9±11,0	4,7±3,1
Coleoptera								
Formicidae	0	3,0	0	90	90	3,4	2,9±9,9	3,9±3,0

* значения достоверны при 95% уровне значимости; размер пробы 25×25 см.

стороне листьев менее высоких травянистых растений на высоте 30–40 см, т.е. пространственная экология *Fr. fruticum* включает не только пространственное распределение в почве (Покаржевский и др., 2007), но и учет распределения вида в травяном ярусе. Освоение нового пространства трактуется как освоение нового ресурса (Бигон и др., 1979). Улитки, погибшие от теплового шока, встречаются в основном на верхней стороне листьев (см. рис. 19).

При обследовании территории отмечено, что улитка не встречается на всех участках с пригодной для существования травянистой растительностью, что, по-видимому, обусловлено состоянием слоя растительного опада. Эти данные в совокупности с миграционными особенностями *Fr. fruticum* (см. табл. 8) позволяют считать кустар-

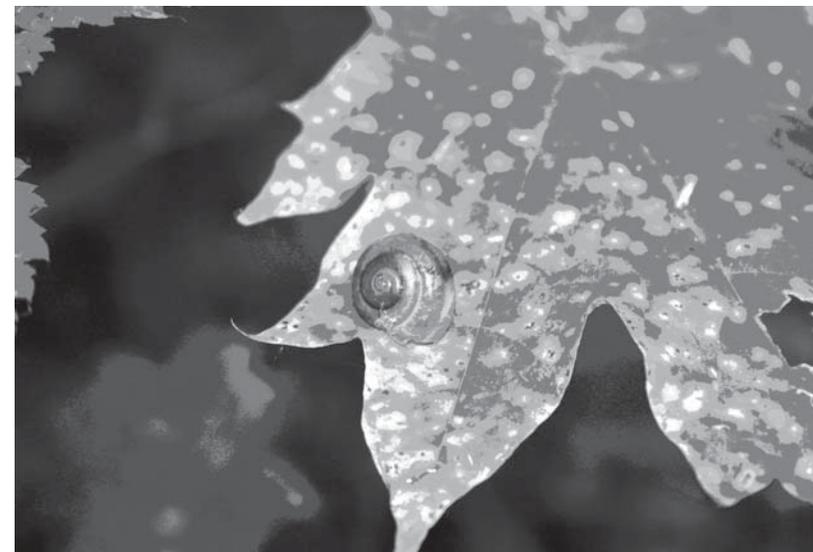


Рисунок 19. Единственный случай обнаружения улитки *Euomphalia striggella*, погибшей от теплового шока в местообитании «Урняк-1» в 2009 г. (диаметр раковины 14,2 мм).

никовую улитку подстилочным видом, проникающим в травянистый ярус при особо благоприятных условиях существования. Ю.В. Сачкова (2006) рассматривает *Fr. fruticum* как обитателя растений и поверхности листового опада (эпифитостратобионта). Наши исследования показывают, что проникновение улитки внутрь подстилки в период активности характеристика не видовая, а биотопическая.

Местообитания, нарушенные в результате антропогенной деятельности восстанавливаются крайне медленно. Например, территория участка «Урняк-2» в 1995 г. была использована для размещения гусеничной техники, вследствие чего растительный покров и слой растительного опада были уничтожены и в остальной период наблюдений шло их восстановление. Растительный покров восстановился в 1997 г. (визуально), однако уничтоженная популяция кустарниковой улитки до сих пор не восстановилась. Улитки встречаются там в крайне незначительном количестве и, по-видимому, вследствие проникновения с других участков в процессе расселения.

Человек в процессе рубки леса может стимулировать возрастание численности кустарниковой улитки (Шиков, 1979). В частности, таким фактором являются лесные дороги. В тоже время строительство насыпных грунтовых и асфальтовых дорог, создание садовых участков приводит к расчленению единого популяционного ареала (Baur, Baur, 1990), о чем свидетельствуют находки на таких дорогах погибших улиток, включая и улиток *Euomphalia strigella*.

Поскольку наблюдаемые популяции кустарниковой улитки в окрестностях г. Стерлитамака расположены рядом с полигоном захоронения промтоходов «Цветаявка» и стабильно существуют в период наблюдений с 1987 г. по настоящее время, то можно сделать заключение, что стабильность популяций кустарниковой улитки в большей степени определяется не загрязнением окружающей среды, а непосредственным разрушением занимаемых улиткой биотопов в процессе хозяйственной деятельности. Эти данные подтверждают перспективность использования кустарниковой улитки в качестве биоиндикатора окружающей среды (Зейферт, Хохуткин, 1995; Dallinger et al., 2001). Первый этап использования кустарниковой улитки как биоиндикатора включает определение химического состава раковины в разных частях ареала. Уже на этом этапе возможно выделение зон загрязнения путем сравнения данных по химическому составу животных с фоновыми показателями. Только такой подход делает возможным использование полученных данных в практических целях. Подобная информация получена при оценке влияния горно-обогатительных комбинатов, расположенных на юге Среднерусской возвышенности (Снегин, 2009). Раковины моллюсков, являясь депо Са, могут содержать и другие элементы. Концентрация элементов в раковинах в порядке убывания выглядит следующим образом:

$Fe > Zn > Al > Cu > Mn > Pb > Co > Ni > Cr > Se > Sb > Cd > Mo > As > Be$

По пятнадцати элементам почвенные образцы превзошли образцы раковин, из них по десяти — достоверно. Только по цинку был получен обратный результат, связанный, по-видимому, с избирательным поглощением цинка растительностью (Зейферт и др., 2000). Отмечено, что речь идет о накоплении в раковинах подвижных форм элементов (Снегин, 2009). Выделены четыре точки повышенного загрязнения, связанные с работой ГОКа и применением неочищенных минеральных удобрений и пестицидов.

Подход, основанный на анализе влияние загрязнений на популяционную структуру и численность наземных моллюсков, пока не представляется целесообразным, поскольку даже исследования по влиянию естественных природных факторов на динамику популяций наземных моллюсков являются единичными. При возрастании количества подобных результатов, по-видимому, появится возможность оценки влияния загрязнений на данном уровне. Создание карт распределения вида на территории России и сопредельных стран сделает возможным и анализ влияния загрязнения по изменению состава малакофауны. Мелкомасштабное картирование встречаемости кустарниковой улитки осуществлено при импактном экологическом мониторинге (Воробейчик и др., 2007).

III.3. Размножение, рост, развитие и жизненный цикл

Зауралье

Собранные в природных популяциях улитки откладывали яйца двух весовых категорий: весом 12–13 мг и мелкие — весом 8,5 мг. Яйца последнего типа встречаются реже, но они неоднократно откладывались при размножении. Средняя продолжительность эмбрионального развития и у *Fr. fruticum* и у совместно обитающей *S. putris* одинакова и составляет 14 суток. Сравнение с литературными данными (Хохуткин, 1997) показывает, что продолжительность эмбрионального развития этого вида в основном определяется температурными факторами и в меньшей степени видовыми особенностями моллюсков. Данные по количеству откладываемых яиц на м² в исследованных местообитаниях приведены в табл. 4.

Улитки весенней генерации (вылупление приходится на май) в природных условиях становятся половозрелыми на четвертый год жизни, осенней (вылупление приходится на август) — на пятый. Половозрелые улитки живут год, зимуют и после откладки яиц весной погибают. Подобная массовая смертность отмечена и для *Theba pisana* (Cheng et al., 1980). Средняя продолжительность жизни *Fr. fruticum* в Зауралье, таким образом, составляет пять лет. Небольшая часть улиток живет во взрослом состоянии два года, отдельные особи могут

иметь и большую продолжительность жизни. Они, вероятно, являются резервом популяции на случай экстремальных воздействий (Лившиц, Шилейко, 1978). Темп роста раковина линейный и зависимость между диаметром раковины в год (Т) и (Т+1) описывается уравнением:

$$L_{(T+1)} = 2,224 + 1,212L_{(T)}, (r = 0,977).$$

Диаметр раковины в момент вылупления равен 2,31 мм (Хохуткин, Лазарева, 1979). Начало роста зависит от фенологии отдельных популяций, но, в целом, рост прекращается, начиная с августа; незначительно вырастают только сеголетки. В августе у улиток происходит утолщение раковины. В течение сезона интенсивность роста снижается, т.е. рост не равномерный.

Аналогичное увеличение периода полового созревания в градиенте высот 1220–2600 м над уровнем моря показано для улитки *A. arbustorum* (Baur, Raboud, 1988). Однако, для объяснения межпопуляционных различий в жизненном цикле необходимо принимать во внимание не только происхождение улиток, но также размер раковины, тип почвы (бедная или богатая кальцием), качество пищи, локальный климат и воздействие паразитов (Schüpbach, Baur, 2008; Baur, Minoretti, Baur, 2009).

Максимальное количество молодежи отмечено в популяциях *Fr. fruticum* в 1980 г. Однако различия в количестве отложенных яиц (табл. 4) свидетельствуют, что интенсивность размножения связана обратной зависимостью с уровнем популяционной плотности. Наличие факторов, ведущих к самоизрежению популяций наземных моллюсков при возрастании плотности, показано сравнительно давно (Baker, 1968; Pomerou, 1969; Yom-Tov, 1971; Butler, 1976; Williamson et al., 1976; Tattersfield, 1981), однако неизвестно, от каких конкретных факторов зависит предельная популяционная плотность разных видов моллюсков (Peake, 1979). Предполагается ухудшение качества пищи и увеличение числа контактов между особями. Наиболее детальная схема влияния на популяцию факторов, зависящих от плотности, приведенная в работе Л. Оостерхофф (Oosterhoff, 1977) приведена на рис. 1, однако автор игнорирует влияние качества пищи. Для улиток рода *Bradybaena* увеличение уровня популяционной плотности связывается с климатическими факторами (Хохуткин, 1997).

Предуралье (окрестности г. Сарапула)

Анализ собственных и литературных данных по размножению *Fr. fruticum* (Хохуткин, 1997) выявил следующие различия в сроках размножения. В условиях Германии спячка *Fr. fruticum* заканчивается обычно в марте – начале апреля, в Северной Греции — в середине марта. В окрестностях г. Сарапула обычно в середине мая (самый ранний выход отмечен в конце апреля), реже в начале июня. Копуляция фиксируется до конца мая, самая ранняя отмечена 12 мая. В Зауралье копуляция осуществляется в конце активного сезона, когда поздняя находка копулирующей пары была зафиксирована 1 сентября. Взятые из природной популяции и помещенные в террариумы улитки приступают к кладке яиц через 3–5 суток после пересаживания. Однако отдельные особи затягивают откладку яиц после копуляции до двух месяцев. Откладка яиц фиксировалась до августа включительно.

Улитки весенней генерации становятся половозрелыми на четвертый год жизни, в Северной Греции этот период составляет 21 месяц.

Башкирское степное Предуралье (окрестности г. Стерлитамака)

В исследованных местообитаниях сроки размножения соответствуют таковым в окрестностях г. Сарапула. В августе увеличения размеров улиток не происходит. Зафиксировано уменьшение средних размеров сеголетков с увеличением высоты местообитания.

II.4. Обсуждение полученных результатов

Полученные результаты показывают четкие различия в сроках завершения выхода из зимней спячки. В Северной Греции этот период завершается к середине марта, в Германии с конца марта до начала апреля. В восточной части ареала вида этот период растянут с конца апреля до конца мая; в Предуралье пик выхода из спячки приходится на середину мая. В Зауралье улитки спариваются перед уходом в спячку и после зимовки сразу приступают к откладке яиц. В остальных исследованных местообитаниях улитки спариваются после

выхода из зимовки, т.е. характер размножения определяется климатическими условиями местообитания. Аналогичными факторами определяется и характер роста улиток. Отметим, что замедленный темп роста в локальных популяциях пойкилотермных животных является более выгодным и экономичным приспособлением при постоянно низких температурах (Чернов, 1975).

В лесных местообитаниях на территории Венгрии численность *Fr. fruticum* возрастает с увеличением влажности почвы и гидрологического типа территории (Vaba, 1985). Темп весового роста был наивысшим до достижения размеров диаметра раковины 4–5 мм и затем снижался. В другой генерации максимальный темп роста наблюдался при диаметре раковины 12–14 мм до взрослого состояния. В лабораторных опытах снижение температуры вызывало замедление и даже прекращение питания улиток.

Глава III. Пространственно-временная изменчивость полиморфной структуры вида

У *Fruticicola fruticum* полосатая морфа гомозиготна по рецессивному аллелю (Хохуткин, 1979). Этот вид полиморфизма кустарниковой улитки следует рассматривать как наиболее изученный.

III.1. Опоясанность раковины

Зауралье

Данные по соотношению полосатых и бесполосых фенотипов *Fruticicola fruticum* в исследованных популяциях приведены в таблицах 9 и 10.

Наблюдаются стабильные различия по частоте полосатых улиток в местообитаниях «Поляна» и «Прибрежный». Минимальное количество полосатых особей отмечено в местообитании «Болото». В местообитаниях «Луг-1» и «Луг-2» также зарегистрированы достоверные различия по частоте полосатых форм. С 1978 г. какой-либо территориальной изоляции между участками нет.

Результаты мечения улиток показали, что они не зимуют на территории местообитания «Луг-1» и снова появляются там уже в период активности. Наличие направленной сезонной миграции отмечено и при изучении других популяций данного вида (Зейферт, 1997). Интерпретация этих наблюдений следующая. Заросли крапивы — наиболее благоприятный биотоп для существования взрослых улиток в период активности, но не для их зимовки. Поэтому улитки совершают регулярные ежегодные миграции. Поскольку территория, занятая крапивой, ограничена, участок регулярно пополняется вновь вырастающими улитками. Не случайно максимальная популяционная плотность *Sepaea nemoralis* отмечается на участках заросших крапивой (Greenwood, 1975). В те же время популяционная плотность вида в 1980 г. снизилась по сравнению с 1979 г. в 3,6 раза, что свидетельствует о концентрации улиток и за счёт усиления антропогенного воздействия (выкашивания луга). Об этом также свидетельствует

Таблица 9. Соотношение частот фенотипов *Fruticicola fruticum* в исследованных местообитаниях (выражено в процентном соотношении полосатых улиток, в скобках — *n*).

Год	Местообитание			
	Прибрежный	Луг-1	Луг-2	Поляна
1976	18,6 (363)			29,2 (48)
1977	20,6 (615)	–	–	32,7 (462)
1978	19,4 (504)	–	–	40,2 (366)
1979	22,7 (608)	27,2 (92)	50,0 (28)	37,9 (391)
1980	21,8 (871)	20,1 (164)	35,3 (102)	38,4 (1087)
1981	22,4 (187)	–	–	32,7 (107)
1982	24,2 (241)	20,4 (69)	28,0 (25)	28,6 (91)
1983	25,5 (310)	27,7 (98)	33,3 (15)	40,0 (35)
1984	28,9 (270)	31,8 (201)	36,0 (203)	45,9 (74)

Таблица 10. Соотношение частот фенотипов *Fruticicola fruticum* в исследованных местообитаниях, где наблюдения производились разово (выражено в процентном соотношении полосатых улиток, в скобках — *n*).

Ретин -1		Луг	
1977	30,8 (26)	1980	34,2 (117)
1978	36,6 (123)	Болото	
1979	27,4 (114)	1980	13,4 (119)
1980	38,4 (77)	Опушка	
Ретин-2		1980	33,1 (254)
1980	32,1 (218)	Покос	
Ретин-3		1980	34,5 (119)
1980	32,9 (140)		
Ретин-4			
1980	39,8 (88)		

и концентрация *Fr. fruticum* в изолированных местообитаниях «Покос» и «Опушка», территория вокруг которых постоянно выкашивается.

На участке «Луг-2» у улиток имеются места, пригодные для зимовки, поэтому интенсивность миграции снижена.

Поскольку соотношение улиток полосатой морфы на участке «Луг-1» достоверно ниже, возможно предположить, что бесполосые улитки более склонны к миграции. Аналогичное предположение сделано и в отношении бесполосых особей *C. nemoralis* (Schnetter, 1951).

Показано, что хронографические изменения соотношения морф обусловлены краткопериодными колебаниями погодных условий. В местообитании «Поляна» такими факторами являются: X_1 — количество осадков в третьей декаде августа предыдущего года, которое в период исследования варьировало от 0 до 49 мм; X_2 — число дней с оттепелями в декабре, которое в период исследования варьировало от 0 до 8. Действием этих факторов объясняется 87% дисперсии соотношения морф. Зависимость частоты встречаемости полосатых улиток (B , %) от климатических факторов описывается выражением:

$$B, \% = 27,155 + (0,278 \pm 0,048) X_1 + (0,979 \pm 0,297) X_2, S_e = 2,391.$$

В местообитании «Прибрежный» такими факторами являются: X_1 — количество осадков в первой и второй декадах сентября предыдущего года, которое варьировало от 8 до 65 мм; X_2 — величина отклонения даты установления устойчивого снежного покрова от средней за анализируемый период, который приходится на 2 ноября (10 октября – 29 ноября). Действием этих факторов объясняется 95,2% дисперсии соотношения морф. Зависимость частоты встречаемости полосатых улиток от действия климатических факторов описывается выражением

$$B, \% = 18,796 + (0,136 \pm 0,021) X_1 + (0,098 \pm 0,020) X_2, S_e = 0,808.$$

Коэффициент корреляции между числом дней с оттепелями в декабре и величиной отклонения даты установления устойчивого снежного покрова равен 0,596, но оба эти фактора тесно коррелируют с суммой эффективных температур выше 5° за вторую и третью декады октября (коэффициенты корреляции равны 0,832 и 0,827).

Различия в действии микроклиматических факторов в местообитаниях «Поляна» и «Прибрежный» достаточно существенны (рис. 20, 21), хотя расстояние между ними не превышает 150 м. Это связа-

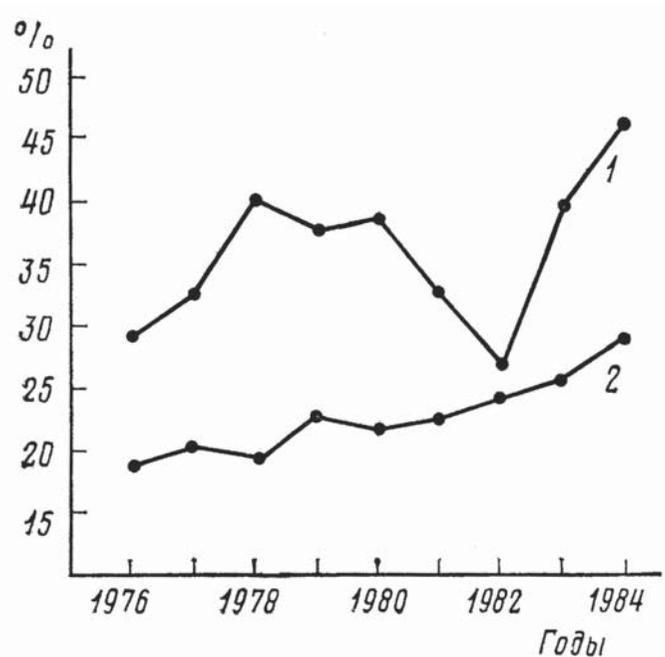


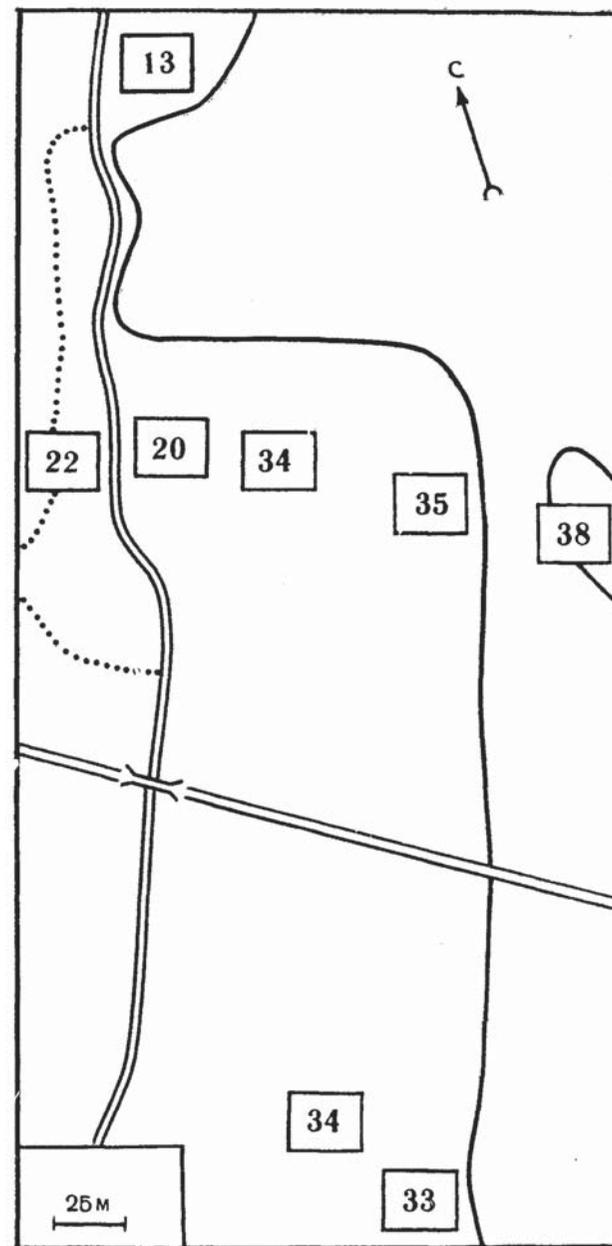
Рисунок 20. Хронографические изменения встречаемости полосатых улиток в местообитаниях «Поляна» (1) и «Прибрежный» (2). По оси абсцисс — время (годы), по оси ординат — доля полосатых улиток (%).

но с адаптацией улиток к конкретным экологическим условиям. В местообитании «Поляна» улитки зимуют на той же самой территории, где находятся в период активности.

Пространственная структура популяции *Fr. fruticum* наиболее детально исследована в 1980 г. (рис. 21).

Процент полосатых улиток возрастает при удалении от реки к лесу. В разные годы степень выраженности микроклины была различной (табл. 9, 10; рис. 20); максимальный перепад частот фенотипов наблюдали в 1978 г., минимальный — в 1982 г. Высокий процент

Рисунок 21. Пространственная структура местообитаний *Fruticicola fruticum* в 1980 г. В квадратах показана частота встречаемости (%) полосатых улиток. Схема местообитаний приведена на рис. 4.



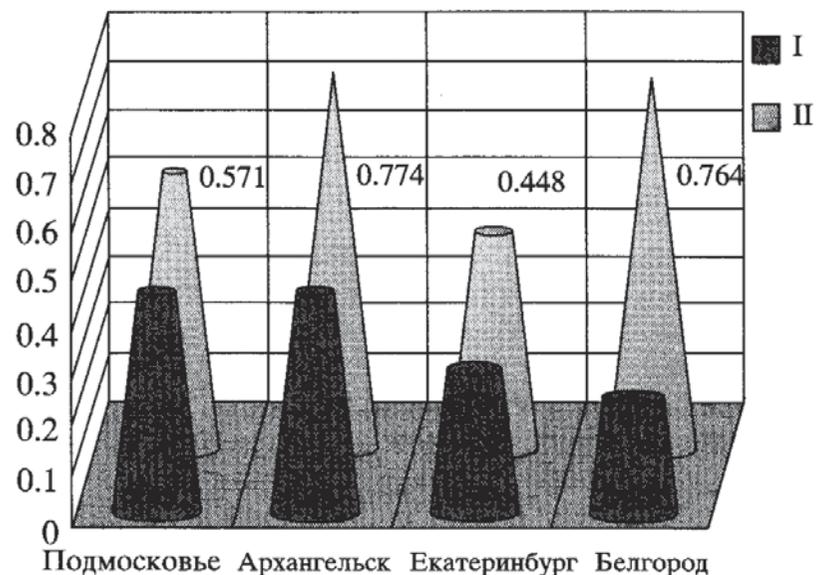


Рисунок 22. Степень гомозиготности популяций кустарниковой улитки в различных частях ареала (I — по раковинным фенотипам, II — по эстеразам) (по: Снегин, 2005).

полосатых улиток на участке 4 в 1979 г.— следствие проводившегося в 1977 г. выкашивания растительности. В последующие годы выкашивание растительности не проводилось и соотношение морф на этом участке соответствовало выявленной тенденции.

Существование выявленной микроклины есть следствие микроклиматических различий и разного характера перемещений улиток на исследованных участках, а также дифференциальной селективной ценности генотипов исследуемых морф.

Мы не можем подтвердить наличие географической изменчивости по отношению признака полосатости (Снегин, 2005), поскольку улиток, которые были предоставлены нами для электрофоретического анализа и обозначенные в работе как «Екатеринбург», собирали в местообитаниях с наибольшей частотой полосатых улиток «Опушка» и «Покос» (см. рис. 4 и 21). Более корректно сопоставлять

степень гомозиготности популяций кустарниковой улитки в различных частях ареала, не по раковинным фенотипам, а по эстеразам (см. рис. 22).

Отмечается, что в трех районах повышение гомозиготности популяций есть следствие доминирования в них частоты аллеля эстеразы *b* (в Екатеринбурге — аллеля *c*).

Показано (Williamson et al., 1977), что уровень популяционной плотности улитки *C. nemoralis* не влияет на соотношение различных морф. В нашем случае обилие *Fr. fruticum* с необходимой для данного анализа точностью можно определить по количеству особей, обнаруженных за час поиска (табл. 11). Характерно, что при величинах обилия улиток на участке 1 в 1978 и 1983 гг., различающихся на порядок, процентное соотношение полосатых особей было одинаковым (табл. 9). Таким образом, наши данные подтверждают полученный на *C. nemoralis* вывод о независимости соотношения частот фенотипов от уровня популяционной плотности.

Сбор улиток в местообитании «Прибрежный» 15.07.1980 г. в момент начала активности улиток (вечер) и в момент прекращения активности (утро) и днем (сбор улиток, находящихся на растениях), показал, что при сходстве размерно-возрастной структуры процент полосатых улиток в выборке изменился от 15,1 до 34,0% $t=2,06$, $P>0,95$, т.е. у полосатых улиток замедлено заползание на растения вечером, они менее быстро реагируют на изменение условий и в большом количестве остаются днем на растениях (Зейферт, 1985а). Полученные результаты согласуются с приведенными литературными

Таблица 11. Обилие *Fruticola fruticum* на исследованных участках (число обнаруживаемых улиток/ч).

Год	Участок				Год	Участок			
	2	3	4	1		2	3	4	1
1976	121			48	1981	93	—	—	53
1977	123	—	—	92	1982	80	35	25	23
1978	126	—	—	122	1983	103	46	15	9
1979	101	46	28	78	1984	90	50	50	18
1980	145	52	51	217					

данными. Поведенческие различия улиток этих морф возможно связаны с выявленными различиями в эндогенной активности оксидаз и их реакции на тироксин (Рункова и др., 1974).

Аналогичная микроклимальная изменчивость в соотношении морф в пределах небольшой территории выявлена и в других популяциях *Fr. fruticum* (Матекин, Макеева, 1977; Хохуткин, 1983), а также у *Cepaea hortensis* (Müll.), *C. nemoralis*, *Theba pisana* (Müll.) и *Brephulopsis bidens* (Kryn.) (Wolda, 1969; Arnanson, Grant, 1976; Алтухов, Лившиц, 1978; Johnson, 1980; Сергиевский, 1982, 1987, 1988). Эти различия связываются с микроклиматическими факторами. Таким образом, основными факторами формирования ступенчатого микроклима по частоте морф в популяциях наземных моллюсков являются микроклиматические факторы, в то время как степень выраженности этих микроклимов в различные годы обусловлена погодными колебаниями.

Таблица 12. Хронографические изменения доли (в %) полосатых улиток в исследованных местообитаниях *Fruticicola fruticum* в окрестностях г. Сарапула (по: Хохуткин, 1987). Расположение местообитаний показано на рис. 5).

Год	Местообитание			
	I	II	III	IV
1968	22,9	20,0	9,8	—
1969	12,3	11,3	4,7	8,7
1972	26,4	21,0	11,6	10,1
1973	22,5	18,4	10,7	8,6
1974	22,4	19,8	13,7	8,3
1975	25,2	15,1	14,9	9,6
1976	21,3	14,5	10,8	8,0
1977	21,7	16,3	18,4	7,0
1978	22,2	15,2	10,2	10,6
1979	25,0	16,7	13,8	18,1
1980	26,4	18,0	12,6	10,6
1981	21,0	20,7	11,8	0,0
1982	9,7	12,6	—	23,7
Среднее, %	22,8	18,0	12,4	9,9
n	3280	6449	3322	1380

Предуралье (окрестности г. Сарапула)

Данные по динамике полиморфной структуры популяций *Fr. fruticum* в Предуралье приведены в табл. 12.

В местообитании I (см. рис. 5) погодными факторами, влияющими на процентное соотношение полосатых и бесполосых улиток, являются X_1 — средняя температура воздуха во второй и третьей декадах ноября предыдущего года (от $-7,0$ до $-0,4^\circ\text{C}$); X_2 — средняя температура воздуха в мае (от $7,1$ до $15,2^\circ\text{C}$). Их действием объясняется 88,4% дисперсии соотношения морф. Зависимость процента полосатых улиток (B , %) от этих факторов описывается выражением $B_p \% = 15,006 + (1,109 \pm 0,208) X_1 + (0,921 \pm 0,186) X_2$, $S_e = 1,409$.

В местообитании II такими факторами являются: X_1 — средняя температура воздуха в первой и второй декадах февраля (от $-23,4$ до $-7,6^\circ\text{C}$); X_2 — средняя температура воздуха в первой и второй декадах декабря (от $-17,6$ до $-4,6^\circ\text{C}$). Действием этих факторов объясняется 71,6% дисперсии соотношения морф. Зависимость процента полосатых улиток от действия данных факторов описывается выражением

$$B_{II} \% = 25,838 + (0,384 \pm 0,124) X_2 + (0,351 \pm 0,129) X_2, S_e = 1,733.$$

В местообитании III таким фактором является средняя температура воздуха в мае (X_1). Ее действием объясняется 77,1% дисперсии соотношения морф. Зависимость процента полосатых улиток от действия данного фактора описывается выражением

$$B_{III} \% = -3,069 + (1,220 \pm 0,228) X_1, S_e = 1,764.$$

В местообитании IV такими факторами являются: X_1 — средняя температура воздуха в третьей декаде декабря и первой декаде января (от $-22,4$ до $-4,5^\circ\text{C}$); X_2 — средняя температура воздуха во второй декаде ноября (от $-6,5$ до $-0,7^\circ\text{C}$). Действием этих факторов объясняется 90,4% соотношения морф. Зависимость процента полосатых улиток от действия этих факторов описывается выражением

$$B_{IV} \% = 5,056 - (0,606 \pm 0,093) X_1 + (1,125 \pm 0,200) X_2, S_e = 1,446.$$

Расстояние между местообитаниями II, III и IV составляет несколько метров (расстояние между площадками 1 и 2 местообитания III — около 1 км), а между местообитаниями I и II — 3 км. Кроме того, участки значительно различаются по своей площади (Хохуткин, 1997). Поэтому фактически изучены две крупные группировки *Fr. fruticum*; первая населяет территорию участка I, а вторая — тер-

Таблица 13. Матрица коэффициентов парной корреляции между хронографическими изменениями процентного соотношения полосатых особей из различных местообитаний в Предуралье.

№ участка	I	II	III	IV	Данные для II–IV (единая группа)
I	–	0,593	0,617	0,329	0,817
II		–	0,301	–0,251	0,857
III			–	0,052	0,669
IV				–	0,047
Данные для II–IV (единая группа)					–

риторию, занимаемую участками II, III и IV. Коэффициенты парной корреляции между хронографическими изменениями процентного соотношения полосатых улиток в этих группировках приведены в таблице 13. Как видно из таблицы, изменения изученного параметра в обеих группировках однонаправлены ($r = 0,817$), что свидетельствует о влиянии на соотношение морф одинаковых факторов.

Башкирское степное Предуралье (окрестности г. Стерлитамака)

Как видно из табл. 14, в исследованных популяциях кустарниковой улитки в Башкирском Приуралье доля полосатых улиток существенно варьирует.

Таблица 14. Динамика соотношения полосатых особей, % *Fruticicola fruticum* в исследованных местообитаниях (в скобках — n).

Год сбора	Шулйган-Таш	За оградой пионерского лагеря «Огонек»	Подлесное
1988	22,1 (298)		
1989	15,7 (108)		
1993			23,5 (17)
1994			28,2 (103)
1997		2,6 (78)	

Данные по временной динамике полимофной структуры популяций *Fr. fruticum* в Предуралье приведены в табл. 15. Количество обнаруживаемых за час улиток также как и в Зауралье не влияет на соотношение полосатых и бесполосых особей.

В отношении количества осадков в Стерлитамаке наблюдается только один пик минимального количества осадков, приходящийся на первую декаду июля (см. рис. 11). В целом климат в окрестностях г. Стерлитамака более ксерофилен (гидротермический коэффициент равен 0,8).

Таблица 15. Динамика соотношения полосатых особей, % *Fruticicola fruticum* в окрестностях г. Стерлитамака (в скобках — n).

Год сбора	Урняк-1		Урняк-2	
	Количество обнаруженных улиток за час поиска	% полосатых особей	Количество обнаруженных улиток за час поиска	% полосатых особей
1988	186	39,4 (155)	–	–
1989	–	29,7 (158)	–	–
1990	69	33,0 (103)	–	–
1991	114	33,6 (152)	–	–
1992	237	37,4 (174)	112	32,7 (101)
1993	124	27,2 (103)	50	27,6 (58)
1994	96	32,7 (96)	76	34,5 (76)
1995	35	40,0 (64)	1	отс.*
1996	49	39,6 (101)	27	31,2 (16)
1997	40	37,0 (100)	12	отс.
1998	73	33,9 (109)	72	16,6 (6)
1999	64	39,2 (107)	42	14,3 (7)
2000	249	38,0 (166)	153	17,64 (51)
2001	162	35,8 (162)	60	33,3 (45)
2002	91	33,0 (106)	58	28,2 (39)
2004	126	31,2 (109)	–	отс.

* территория местообитания Урняк-2 в 1995 г. была использована для размещения гусеничной техники, вследствие чего растительный покров и слой листового опада были уничтожены и в остальной период исследований шло их восстановление. Растительный покров восстановился в 1997 г. (визуально). В настоящее время территория данного участка периодически подвергается антропогенному воздействию.

В местообитании «Урняк-1» климатическими факторами, влияющими на процентное соотношение полосатых и бесполосых улиток, являются: X_1 — средняя температура воздуха в третьей декаде марта (от $-7,4^{\circ}\text{C}$ до $1,8^{\circ}$); X_2 — количество осадков в первой декаде июля (от 2 до 92 мм). Их действием объясняется 57,8% дисперсии соотношения морф. Зависимость процента полосатых улиток (B , %) от этих факторов описывается выражением

$$B, \% = 35,504 - (0,723 \pm 0,248)X_1 - (0,074 \pm 0,027)X_2, S_e = 2,502.$$

III. 2. Обсуждение полученных результатов

Fr. fruticum является лесным подстилочным видом, но достигает высокой численности в разнообразных растительных сообществах начальных стадий лесовосстановительных сукцессий (на месте вырубок, пожаров и др.), скапливаясь на растительности вдоль лесных дорог, на лесных опушках, вторичных послелесных лугах, пойменных лугах (данные растительные сообщества являются переходными звеньями в пойменном сукцессионном процессе лесовосстановления на плакорах), пойменных лесах и влажных лиственных лесах. Эти сообщества активно используются человеком при различных видах хозяйственной деятельности, поэтому при подобных условиях существования характерны ситуации, когда отдельные внутрипопуляционные группировки существуют сравнительно небольшой отрезок времени, а общая устойчивость популяций обеспечивается постоянно идущими процессами заселения местообитаний, становящимися пригодными для существования. В случае Зауралья это территории заброшенных деревень. Происходит непрерывная подгонка популяционной структуры *Fr. fruticum* к меняющимся условиям среды, что отражается в изменении популяционной структуры под воздействием климатических факторов, пресса хищников и паразитов. Помимо физико-географической приуроченности местообитаний кустарниковой улитки необходимо учитывать виды и масштабы антропогенного воздействия (Снегин, 1999).

Антропогенная деятельность по вырубке лесов до определенной степени способствует поддержанию стабильности популяций *Fr. fruticum*, обеспечивая пригодные для заселения биотопы, однако строительство асфальтированных и железных дорог приводит к фрагмен-

тации ландшафта и сказывается на уменьшении разнообразия генофонда (Макеева, 1988; Baur, Baur, 1990). Эти особенности антропогенного воздействия позволили использовать *Fr. fruticum* как модельный объект в системе эколого-генетического мониторинга г. Москвы с использованием методики изоферментного анализа (Матеекин, Макеева, 1977; Макеева и др., 2005). Полученные результаты свидетельствуют о резком сокращении генетического разнообразия в мелких изолятах урбанизированных местообитаний — снижен уровень средней гетерозиготности на локус (до 0,08 по сравнению с природными 0,15–0,20); сокращение среднего числа аллелей на локус с 2,7 до 1,9; сокращение полиморфных локусов с девяти до четырех. Качество генофонда 80% городских популяций оценено как неудовлетворительное, причем для половины из них — как критическое. На основе данных по мониторингу природных популяций *Fr. fruticum* отслеживается и долговременное антропогенное изменение ландшафта (Макеева и др., 1995). Доля гомозигот по аллелю полосатости раковин в разных поколениях несколько выше доли гетерозигот (от 0,51 до 0,66) и остается стабильной как в течение жизни поколения, так и между поколениями. Нет ни одного случая различия в соотношении гомо- и гетерозигот по признаку полосатости раковины, т.е. соотношение полосатых и бесполосых улиток в исследованных популяциях в Подмоскovie остается постоянным в течение 16 лет (Макеева, Пахорукова, 2000). Отметим, что ежегодная регистрация полосатых и бесполосых улиток в данном местообитании не проводилась.

Факторы, определяющие динамику полиморфизма по признаку опоясанности

Среднегодовая температура воздуха за исследованные периоды в Предуралье (окрестности г. Сарапула) составляет $2,59^{\circ}\text{C}$, в Башкирском степном Предуралье (окрестности г. Стерлитамака) $4,09^{\circ}\text{C}$, в Зауралье $1,45^{\circ}\text{C}$. Существенны и различия в сезонном распределении осадков (табл. 9–11). Ежегодное количество осадков составляет в Предуралье (окрестности г. Сарапула) 531,8 мм, в Башкирском степном Предуралье (окрестности г. Стерлитамака) 576,6 мм, в Зауралье 441,8 мм. Установлено, что количество осадков в Зауралье в большей степени влияет на соотношение морф, чем температура (Зейферт, 1987).

Исследованные местообитания *Fr. fruticum* можно условно подразделить на равнинные (Зауралье, Предуралье (окрестности г. Сарпула) и горные (Предуралье (окрестности г. Стерлитамака)). Имеются достоверные различия в экологии горных популяций. Например, в заповеднике «Шульган-Таш» в местообитаниях *Fr. fruticum* в мелкоствольном липняке на высоте 500 м и на 150 м ниже в осиновом лесу. В ниже расположенном местообитании наблюдается более ранняя откладка яиц и, соответственно большие размеры сеголетков к моменту первой зимовки, при одинаковом соотношении полосатых и бесполосых особей. Размеры взрослых улиток зависят от скорости роста (см. табл. 1). Следовательно, можно полагать, что в равнинных популяциях *Fr. fruticum* улитки имеют большие дефинитивные размеры, чем в горных. Это допущение подтверждается при анализе местообитания «Огонек», где зарегистрированы самые крупные особи *Fr. fruticum*.

Полученные результаты показывают, что выявленное влияние климатических факторов на соотношение полосатых и бесполосых улиток в географически различных местообитаниях является дифференцированным.

Все действующие климатические факторы проанализированы исходя из физиологического состояния (активности) улиток (активны — находятся в состоянии зимней спячки):

I. Температура воздуха в мае определяет начало расплозания популяции кустарниковой улитки в пределах популяционного ареала;

II. Количество осадков в третьей декаде августа, в первой и второй декадах сентября предыдущего года, определяет степень подготовки улитки к зимовке (возможности поиска подходящего убежища).

Все остальные климатические факторы действуют на улиток, находящихся в неактивном состоянии.

Различия в действии погодных факторов проявляются как на уровне отдельных местообитаний, так и на региональном уровне.

Полученные результаты показывают, что выявленное влияние на соотношение полосатых и бесполосых улиток (Зауралье, Предуралье (Сарпул) и степная зона Башкирского Предуралья) колебаний разногодичных погодных условий является дифференцированным — данная зависимость проявляется в уменьшении амплитуды колебания соотношения полосатых и бесполосых улиток в окрестностях г.

Стерлитамака в сравнении с более северными территориями и более значимого влияния климатических факторов на динамику соотношения полосатых и бесполосых улиток на данных территориях (Зейферт, 1987, 1991; Хохуткин, 1997). Таким образом, данные зависимости четче выражены в более экстремальных местообитаниях (см. табл. 9, 12 и 15). Подобные зависимости везде проявляются в критические периоды существования популяций (в период спаривания и откладки яиц; миграции из места зимовки на участки обитания в вегетационный период и обратно на зимовку), за исключением осадков в первой декаде июля в Башкирском степном Предуралье (окрестности г. Стерлитамака (см. рис. 10), где этот показатель может быть связан с сезонным распределением осадков в данной местности, которое определяет перемещения улиток в пределах биотопа.

Сезонная динамика зависимости между процентом особей полосатой морфы и среднедекадной температурой воздуха в степном Предуралье (окрестности г. Стерлитамака) приведена на рис. 23.

Как видно из рисунков 23 и 24, сезонная динамика зависимости между процентом особей полосатой морфы и среднедекадной температурой воздуха индивидуальна для каждого местообитания.

Сезонная динамика зависимости между процентом особей полосатой морфы и среднедекадным количеством выпавших осадков в окрестностях г. Стерлитамака приведена на рис. 25.

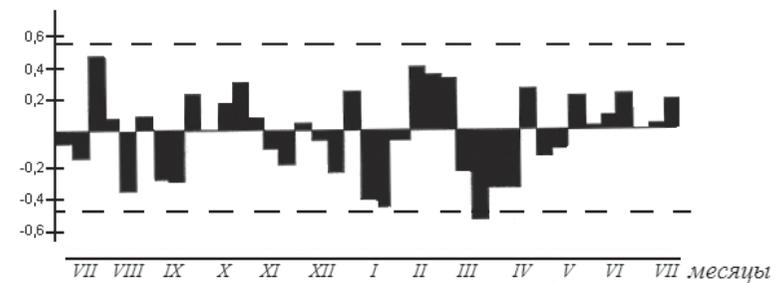


Рисунок 23. Сезонная динамика зависимости между процентом особей полосатой морфы и среднедекадной температурой воздуха в окрестностях г. Стерлитамака. Пунктиром обозначен 95%-ный уровень достоверности величины коэффициента парной корреляции.

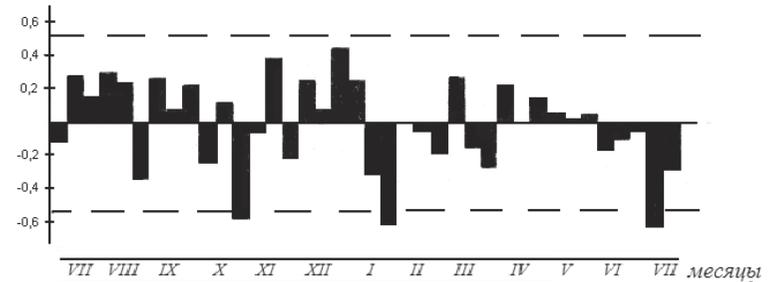
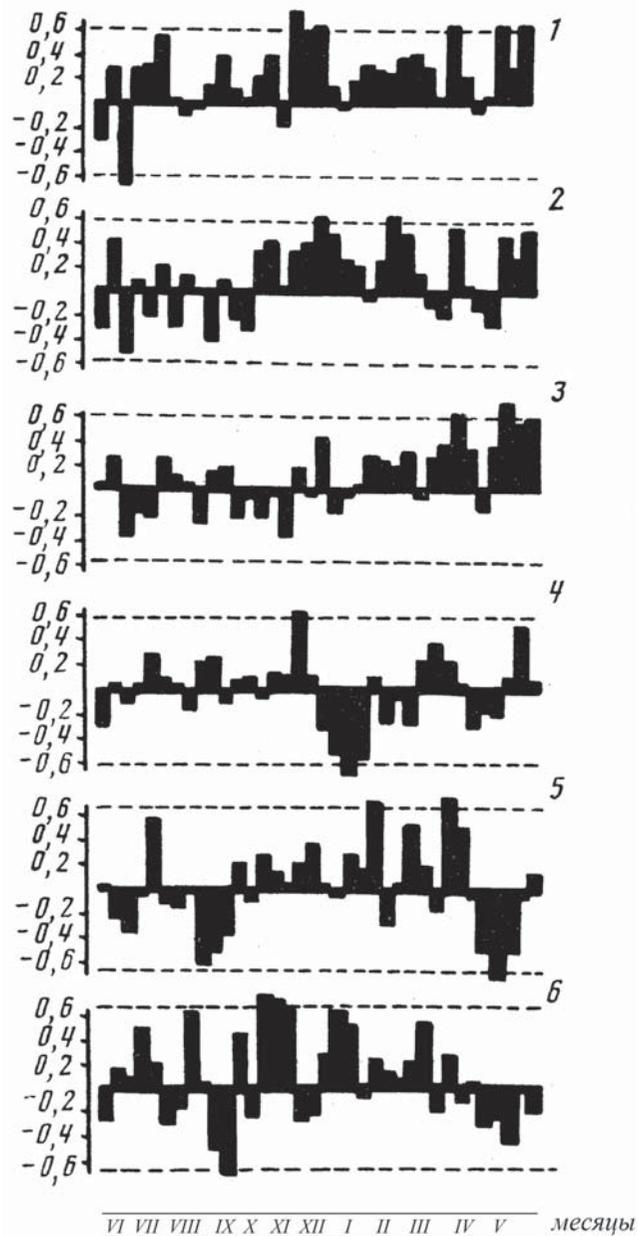


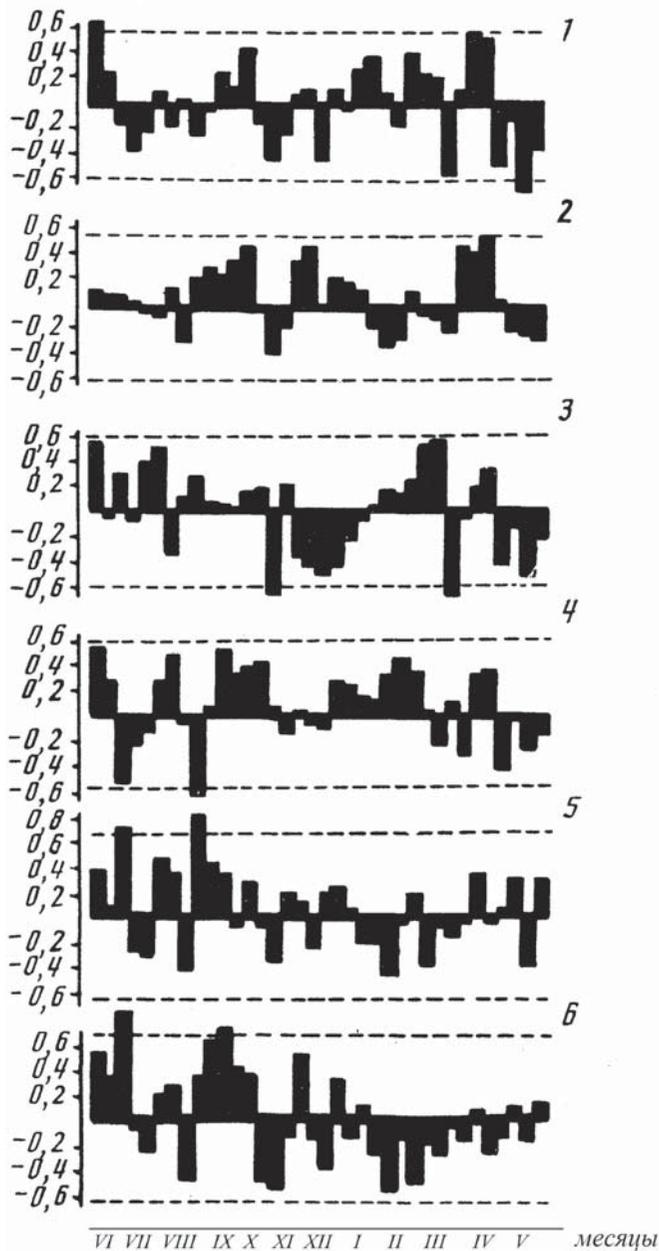
Рисунок 25. Сезонная динамика зависимости между процентом особей полосатой морфы и среднедекадным количеством выпавших осадков в окрестностях г. Стерлитамака. Пунктиром обозначен 95%-ный уровень достоверности величины коэффициента парной корреляции.

Как видно из рисунков 25–26, сезонная динамика зависимости между процентом особей полосатой морфы и среднедекадным количеством выпавших осадков также индивидуальна для каждого конкретного местообитания.

Изменения условий среды в разные сезоны года или в разные годы приводит к закономерному сдвигу полиморфной структуры популяции, средняя норма ее не остается постоянной. Гомеостатическое преобразование генетического состава популяций животных — обычное и широко распространенное явление. Оно обеспечивает существование отдельных популяций вида в условиях постоянно меняющихся (колеблющихся) условий внешней среды (Шварц, 1980).

Зафиксировано повышение доли полосатых улиток в затененных местообитаниях, выделяемых по сомкнутости крон (Макеева 1988, 1989), степень выраженности данной тенденции связывается с интенсивностью антропогенного влияния. Выявлены также возрастные различия в соотношении полосатых и бесполосых улиток (Макеева, 1988; Снегин, 1999; Бедова, Матёкин, 2002), что свидетельствует о дифференциальном воздействии факторов окружающей сре-

Рисунок 24. Сезонная динамика зависимости между процентом особей полосатой морфы *Fruticicola fruticum* и среднедекадной температурой воздуха Предуралья: 1–4 — местообитания I–IV; в Зауралье: 5–6 — «Поляна» и «Прибрежный» (по: Зейферт, 1991).



ды на различные генерации *Fr. fruticum*. Отметим, что указанный эффект проявлялся в популяциях, исследованных в местообитаниях с интенсивным антропогенным воздействием.

Различия в уровне газообмене разных морф *Fr. fruticum* (Хохуткин, Добринский, 1973) можно объяснить влиянием эффекта группы на газообмен наземных моллюсков (Бызова, 2007), поэтому обоснование данных различий, требует дополнительных исследований. Исследование газообмена моллюды (диаметр раковины 3,4–10,2 мм) с наличием и отсутствием полосы у улитки *C. hortensis* при температурах 5, 10, 15, 20 и 25°C показало, что различия в уровне газообмена достоверны при 5 и 20°C (Steigen, 1979). Максимальный Q_{10} равный 6,55 у бесполосой морфы зафиксирован в диапазоне температур 5–10°, у полосатой морфы максимальный Q_{10} равный 3,75 зафиксирован в диапазоне температур 10–15°. Также достоверны различия в уровне газообмена при резких температурных изменениях с 5 до 20° и с 25 до 10°C. Достоверное возрастание газообмена при резком повышении температуры было зафиксировано только у бесполосых улиток, в то время как резкое падение температуры снижало уровень газообмена у обеих морф. Эти данные свидетельствуют о различиях в адаптационной стратегии полосатых и бесполосых улиток.

Действие повышенных температур на скорость потери влаги и выживаемость у разных морф *Fr. fruticum* показывает, что бесполосые улитки имеют селективное преимущество над полосатыми (Макеева, Матекин, 1994). Однако этот эффект не проявляется у взрослых особей (см. рис. 27).

Полученные нами данные об интенсивности колебания веса *Fr. fruticum* в зависимости от размера особей показали, что амплитуда суточных колебаний веса максимальна у моллюды (60,0%) и уменьшается до 5% у взрослых особей. Зависимость величины суточного колебания веса (m) от размера раковины достоверна и описывается уравнением:

$$lmm = 7,272 + 2,935 \ln l - 4,629 \ln L, R = 0,751, \text{ стандартная ошибка } lmm = 0,798.$$

Рисунок 26. Сезонная динамика зависимости между процентом особей полосатой морфы *Fruticicola fruticum* и среднедекадным количеством выпавших осадков: в Предуралье: 1–4 — местообитания I–IV; в Зауралье: 5–6 — «Поляна» и «Прибрежный» (по: Зейферт, 1991).

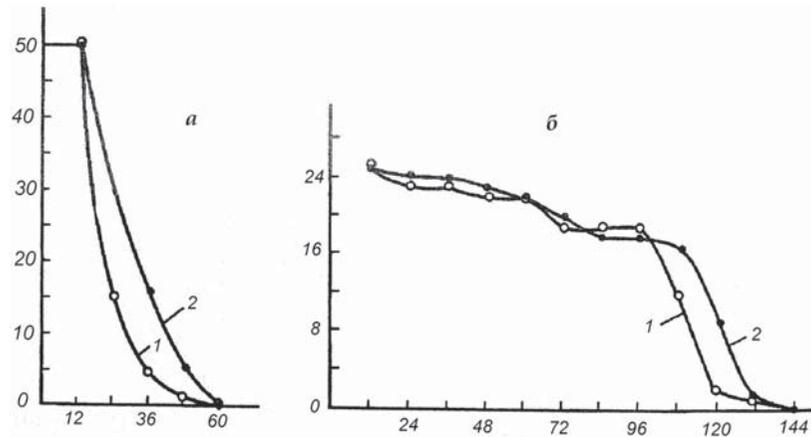


Рисунок 27. Скорость вымирания полосатых (1) и бесполосых (2) морф *Fruticicola fruticum* в результате прогрессирующей потери в весе, вызванной нагреванием: а — 1-я возрастная группа (диаметр раковины < 9 мм; б — 3-я возрастная группа (половозрелые улитки с оформленным устьем). По оси ординат — живые улитки, количество; по оси абсцисс — длительность опыта, ч (по: Макеева, Матекин, 1994).

Аналогичное изменение колебания веса у особей разного возраста отмечено и для других видов наземных моллюсков (Lazaridou-Dimitriadou, Daguzan, 1978). Эти данные свидетельствуют о меньшей способности молоди *Fr. fruticum* регулировать водный баланс (Machin, 1975). Таким образом, дифференциальная выживаемость улиток разных морф в природных популяциях будет характерна именно для молоди. Это подтверждается регулярными сборами улиток в природных местообитаниях, когда на верхней стороне листьев растений обнаруживаются погибшие в результате теплового шока улитки с максимальным диаметром раковины 10,3 мм. На рисунке 19 показана единственная обнаруженная в 2009 г. улитка *E. strigella*, погибшая от теплового шока. Это вид является более устойчивым к дефициту влаги, чем кустарниковая улитка. За весь период исследований в местообитании «Урняк-1» процент полосатых улиток, погибших от теплового шока, составил 40% (n=40) при средней частоте улиток полосатой морфы на участке $35 \pm 0,96$. Это 2% от всех обнаруженных улиток.

Улитки полосатой и бесполосой морфы анатомически одинаковы (Шилейко, 1978), однако известно, что регуляция на химическом уровне, которую можно выявить лишь косвенным путем, способна устранить необходимость явных различий на более высоких уровнях биологической организации (Хочачка, Сомеро, 1977). Выявлены различия в чувствительности разных морф *Fr. fruticum* к тироксину (Рункова и др. 1974); данные этой работы свидетельствуют, что улитки полосатой морфы менее быстро реагируют на изменение внешних факторов, т.е. обладают меньшей реактивностью. Отметим, что изменение внешней среды может носить и провокационный характер, например, ранняя весна, сменяющаяся заморозками.

Необходимо учитывать возможность поведенческих различий улиток разных морф. В лабораторных условиях зафиксированы различия в термопреферендумах у разных морф *S. hortensis*. Желтые бесполосые улитки предпочитали температуру 20°C, а с пятью полосами — 17°C. На различия в наличии и отсутствии полос накладываются различия в цвете раковины. В аналогичных условиях улитки *S. nemoralis* с желтой раковиной и тремя полосами предпочитали температуру 20°C, а улитки с красной раковиной и тремя полосами — 14°C. Различия в характере полиморфизма связаны также с различными уровнями активности (Sedlmair, 1956). Очевидна необходимость изучения поведения улиток разных морф в природных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные в настоящей книге материалы не исчерпывают всех вопросов и проблем, связанных с изучением экологии кустарниковой улитки. В то же время они позволяют высказать некоторые общие положения, касающиеся основных итогов выполненного исследования.

Наши и литературные данные показывают, что у кустарниковой улитки период развития варьирует в очень широких пределах (от 21 месяца в Северной Греции, до четырех лет в Зауралье), т.е. жизненный цикл этой улитки в существенной степени определяется природными условиями (Heller, 2001). Характер роста и размножения наземных моллюсков тесно связан с действием факторов окружающей среды, интегрируемых нейроэндокринной системой в физические функции (Gomot de Vaufleury, 2001). Эти данные особенно применимы к видам, живущим в регионах с умеренным климатом, где существуют регулярные сезонные циклы, определяемые фотопериодом и температурой. Могут ли популяции кустарниковой улитки с четырехлетним периодом созревания существовать на территории Греции? Нет, поскольку в таком случае улитки будут вытеснены конкурирующими видами. В местообитаниях, где обнаружена эта улитка, встречаются виды с близкими экологическими требованиями. Четырехлетний период созревания кустарниковой улитки — характеристика географическая. В данных условиях существования *Fr. fruticum* воздействия изменения погодных условий на генетическую структуру популяций должны быть выражены более значимо, чем в местообитаниях с более коротким периодом созревания. Географическая удаленность пунктов изучения кустарниковой улитки определяет их климатические различия. Наши данные по динамике соотношения полосатых и бесполосых улиток в Зауралье подтверждают данное предположение. Отдельные группировки улиток в исследованных регионах образуют клину по соотношению полосатых и бесполосых улиток (см. рис. 21), выраженность которой определяется погодными условиями года наблюдений. Выраженность этой клины зависит и от степени антропогенной трансформации территории оби-

тания улиток. Подобные клины разного масштаба зафиксированы и в популяциях других видов животных (Endler, 1977; Яблоков, 1980). В более оптимальных условиях существования вида (в Башкирском степном Предуралье) погодные факторы действуют на соотношение частот фенотипов в значительно меньшей степени. Наличие географических различий в соотношении полосатых и бесполосых улиток не представляется нам достоверным.

Распределение кустарниковых улиток в различных местообитаниях тоже носит адаптивный характер — от избегания переувлажнения почвы и подстилки до обеспечения экономии влаги. Улитки могут регулировать свое распределение четко фиксируемыми способами: менять микростообитание на градиенте лес — опушка, заползать на растения, зарываться в опад или верхний слой почвы. Все перемещения улиток жестко скоррелированы с конкретными погодными условиями и биологической спецификой (уход на зимовку, выход из спячки, спаривание, откладка яиц и т.п.). Характер популяционной структуры (процент сеголетков) также определяется погодными условиями.

Состав пищевого рациона *Fr. fruticum*, количественные закономерности питания и усвояемость различных видов пищи изучены ранее (Зейферт, 1990). Показано, что пищевая избирательность кустарниковой улитки очень динамичный показатель, зависящий от наличия в местообитании конкретного набора кормов, их физических характеристик и химического состава, сезона, действия погодных факторов, которые определяют доступность разных видов пищи, а также от физиологического состояния и возраста самих улиток. Для наземных моллюсков, как и для других почвенных сапрофагов отмечена тенденция использовать наиболее доступные корма (Стриганова, 1980). Результаты наших исследований совпадают с материалами, приведенными в обзоре Б. Спейсера (Speiser, 2001).

Все изученные адаптации носят относительный характер, в соответствии с которым популяция лучше или хуже приспособлена в данному типу окружающей среды в данный момент. На состояние адаптированности могут влиять и фиксируемые изменения климата (Груза, Ранькова, 2006).

Перспективы использования кустарниковой улитки как биоиндикатора

На структуру и границы популяций кустарниковой улитки начинают влиять различные антропогенные факторы, которые оказывают воздействие, в основном, через инсультацию местообитаний. Поэтому перспективным направлением будущих исследований по экологии кустарниковой улитки будет являться сравнительное изучение популяционных параметров в интактных и инсультуризованных местообитаниях.

Задачей экологического мониторинга является обнаружение в экосистемах изменений антропогенного характера (на фоне естественных флуктуаций) (Вершинин и др., 2006). Для решения такой задачи необходимо определение последствий воздействия антропогенной деятельности на фоне величин естественных флуктуаций популяционной структуры модельных видов, используемых в качестве биоиндикаторов. Отметим, в анализируемых популяциях идет процесс адаптации к новым условиям. Конечным этапом подобных исследований является создание экологического «лекала» в виде модели, позволяющей дифференцировать все фиксируемые параметры, как следствие флуктуаций условий среды или как антропогенного пресса. Это воздействие может проявляться в градиенте загрязнения территории местообитаний — непосредственное разрушение природных местообитаний вида. Данные соображения обуславливают выбор видов-биоиндикаторов из разных систематических групп их большим ареалом распространения, эвритопностью, полиморфизмом и широкой нормой реакции на антропогенные воздействия. Кустарниковая улитка соответствует данным требованиям и может использоваться как биоиндикатор качества окружающей среды (Зейферт, Хохуткин, 1995).

Своей задачей авторы считают не только подведение итогов исследования по экологии кустарниковой улитки, но в большей мере — привлечение внимания к разнообразию аспектов необходимых будущих исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ Академкнига. 431 с.
- Алтухов Ю.П., Лившиц Г.М. 1978. Факторы дифференциации и интеграции генофонда изолированной популяции моллюска *Chondrus bidens* (Крун.) // Докл. АН СССР. Т.238. №4. С.955–958.
- Андрейкевич Е.В. 1969. Биология размножения виноградной улитки в Литве // Тр. АН Лит. ССР. Сер. В. Т.48. №1. С.111–117.
- Баталь Ш. 1996. Структура расселения *Bradybaena fruticum* (Mollusca Gastropoda Pulmonata) в северо-восточной части ареала вида. Автореф. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 26 с.
- Бедова П.В., Матёкин П.В. 2002. Фенотипическая структура локальных группировок *Bradybaena fruticum* (Gastropoda Pulmonata) в природных и антропогенных растительных ассоциациях Кокшаго-Илетьского междуречья // Б.Р. Стриганова (ред.). Проблемы почвенной зоологии. М.: Т-во научн. изданий КМК. С.14–15.
- Беклемишев В.Н. 1934. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биогеоценозов // Тр. Биологического НИИ при Пермском ун-те. Т. 6. № 3/4. С.119–203.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1979. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. Т.1. 667 с.; Т.2. 477 с.
- Боев В.Г. 1984. Наземные моллюски Башкирии // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов. Ижевск. С.85–89.
- Бызова Ю.Б. 2007. Дыхание почвенных беспозвоночных. М.: Т-во научн. изданий КМК. 328 с.
- Вершинин В.Л., Середюк С.Д., Черноусова Н.Ф., Толкачев О.В., Силс Е.А. 2006. Пути адаптациогенеза наземной фауны к условиям техногенных ландшафтов. Екатеринбург: УрО РАН, Банк культурной информации. 182 с.
- Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников А.Е., Голованова Е.В., Кузнецов А.В., Пищулин П.Г. 2007. Реакция почвенной мезофауны на выбросы Среднеуральского медеплавильного завода // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та. С.128–148.
- Гейгер Р. 1960. Климат приземного слоя воздуха. М.: Издательство иностранной литературы. 480 с.
- Грант В. 1991. Эволюционный процесс. М.: Мир. 488 с.
- Груза Г.В., Ранькова Э.Я. 2006. Наблюдаемые изменения современного климата // Ю.А. Израэль (ред.). Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий. М.: Наука. С.60–74.

- Делова Г.В. 1973а. *Bacillus megaterium* — стимулятор роста растений // Микрофлора растений и почв. Новосибирск: Наука. С.95–99.
- Делова Г.В. 1973б. Микробный антагонизм как фактор формирования эпифитной микрофлоры // Микрофлора растений и почв. Новосибирск: Наука. С.82–90.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях 2004. М.: Наука. 619 с.
- Жулидов А.В. 1980. О концентрации брюхоногих (Mollusca, Pulmonata) на участках крапивы с повышенным содержанием некоторых химических элементов // Вестн. зоол. № 2. С.78–79.
- Зейферт Д.В. 1985а. Характер полиморфизма наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) на восточной границе ареала // Фенетика популяций. М.: Наука. С.103–104.
- Зейферт Д.В. 1985б. Некоторые аспекты биоэнергетики наземных моллюсков // Н.Н. Данилов, С.Н. Постников (ред.). Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР. С.76–88.
- Зейферт Д.В. 1987а. Популяционная динамика наземной улитки *Bradybaena fruticum* (Müller) в разных типах местообитаний // Я.И. Старобогатов, А.Н. Голиков, И.М. Лихарев (ред.). Моллюски, результаты и перспективы их исследования. Л.: Наука. С.442–445.
- Зейферт Д.В. 1987б. Действие естественного отбора на генетическую структуру наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Журн. общ. биол. Т.48. № 4. С.549–554.
- Зейферт Д.В. 1988. Суточная активность и характер перемещения наземного моллюска *Eobania vermiculata* (Müller) // С.Н. Постников (ред.). Экологическая энергетика животных. Свердловск УрО АН СССР. С.125–134.
- Зейферт Д.В. 1990. Количественные аспекты питания наземных моллюсков // С.Н. Постников (ред.). Энергетика питания и роста животных. Свердловск УрО АН СССР. С.105–131.
- Зейферт Д.В. 1991. Географические различия в действии естественного отбора на генетическую структуру популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müller) // Журн. общ. биол. Т.52. № 5. С.738–745.
- Зейферт Д.В. 1996. Предварительные итоги изучения полиморфизма и динамики популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) в Предуралье // Ruthenica. Т.6. № 1. С.71–72.
- Зейферт Д.В. 1997. Обилие основных групп почвенной мезофауны Урнякского лесного массива в окрестностях г. Стерлитамака // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург. С.177–178.
- Зейферт Д.В., Бикбулатов И.Х., Рудаков К.М., Григорьева И.Н. 2000. Растительные сообщества и почвенная мезофауна территорий химических предприятий в степной зоне Башкирского Предуралья. Уфа: Изд-во УГНТУ. 188 с.
- Зейферт Д.В., Хохуткин И.М. 1995. Использование наземных моллюсков для оценки качества окружающей среды // Экология. № 4. С.307–310.
- Иванькова А.Ф. 1985. Сравнение популяций кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С.106–108.
- Калабухов Н.И. 1946. Сохранение энергетического баланса как основы процесса адаптации // Журн. общ. биол. Т.7. № 6. С.417–433.
- Кейлоу П. 1986. Принципы эволюции. М.: Мир. 128 с.
- Кларке Б. 1977. Причины биологического разнообразия // Молекулы и клетки. Вып.6. М.: Мир. С.316–334.
- Козловская Л.С. 1976. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л.: Наука. 212 с.
- Коли Г. 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 362 с.
- Лившиц Г.М., Шилейко А.А. 1978. Жизненный цикл моллюска *Brephulopsis bidens* // Экология. № 5. С.77–83.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 398 с.
- Макаренко Н.Г. 1973. Антимикробная активность растений в зависимости от условий обитания // Микрофлора растений и почв. Новосибирск: Наука. С.111–125.
- Макеева В.М. 1988. Эколого-генетический анализ структуры колоний кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) в условиях антропогенного ландшафта Подмосковья // Журн. общ. биол. Т.49. № 3. С.333–342.
- Макеева В.М. 1989. Роль естественного отбора в формировании генотипического своеобразия популяции моллюсков (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Журн. общ. биол. Т.50. № 1. С.101–107.
- Макеева В.М. 2000. Влияние атропогенной инсультризации на пространственно-генетическую структуру популяций беспозвоночных животных Москвы и Подмосковья (на примере наземных моллюсков) // Животные в городе: Матер. науч.-практич. конф. М.:ИПЭЭ РАН. С.64–66.
- Макеева В.М. 2003. Эколого-генетическая теория неизбежности исчезновения диких животных в антропогенных ландшафтах Земли // Матер. 6-й Междунар. конф. «Новые идеи в науках о Земле». М. Т.4. С.70.
- Макеева В.М., Белоконь М.М., Малюченко О.П. 2005. Оценка состояния генофонда природных популяций беспозвоночных животных в условиях фрагментированного ландшафта Москвы и Подмосковья (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Генетика. Т.41. № 11. С.1495–1510.
- Макеева В.М., Матекин П.В. 1994. Физиологический эффект полиморфных признаков кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Журн. общ. биол. Т.55. № 3. С.347–355.

- Макеева В.М., Пахорукова Л.В., Уголкина Н.Г. 1995. Анализ динамики полиморфных признаков в популяциях кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) в целях экологического мониторинга. Сообщение 1 // Журн. общ. биол. Т.56. № 5. С.570–587.
- Макеева В.М., Пахорукова Л.В. 2000. Роль естественного отбора в поддержании устойчивости генотипического состава природных популяций кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.), Mollusca, Gastropoda по результатам мониторинга // Журнал общ. биол. Т.61. № 6. С.638–661.
- Матёкин П.В., Макеева В.М. 1977. Полиморфная система эстераз и пространственная структура вида у кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Журн. общ. биол. Т.38. № 6. С.908–913.
- Матёкин П.В., Макеева В.М., Пахорукова Л.В. 2000. Биогеографическая характеристика и состояние парков г. Москвы по результатам анализа популяций кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Животные в городе. Матер. науч.-практ. конф. М.: ИПЭЭ РАН. С.66–67.
- Матёкин П.В., Пахорукова Л.В., Уголкина Н.Г. 1987. Эволюционная малакология // Я.И. Старобогатов, А.Н. Голиков, И.М. Лихарев (ред.). Моллюски, результаты и перспективы их исследования. Л.: Наука. С.5–6.
- Мельниченко А.Н. 1936. Сравнительно-фаунистический обзор наземных моллюсков Жигулевских гор и Западной области // К фауне Куйбышевского края. Куйбышев. С.3–20.
- Миркин Б.М., Соломещ А.И., Ишбирдин А.Р., Ишбирдина Л.М. 1989. Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР. М.: РУ НИЦ Центра Росагропром. 46 с.
- Наумова А.Н., Мишустин Е.Н., Марьенко В.М. 1982. Природа действия бактериальных удобрений (азотобактерина, фосфоробактерина) на сельскохозяйственные растения // Изв. АН СССР. Сер. Биол. Вып.5. С.709–717.
- Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А. 2007. Пространственная экология почвенных животных. М.: Т-во научн. изданий КМК. 174 с.
- Рошиненко В.И., Мамыкина Л.Н. 1984. Материалы к фауне и экологии наземных моллюсков Удмуртии // Фауна и экология животных УАССР и прилегающих районов. Ижевск. С.77–81.
- Рункова Г.Г., Максимов В.Н., Ковальчук Л.А., Хохуткин И.М. 1974. Эндогенная активность оксидаз и их реакция на тироксин в гомогенатах двух морф *Bradybaena fruticum* (Müll.) в условиях разных температур // Докл. АН СССР. Т.219. № 2. С.471–472.
- Сачкова Ю.В. 2006. Экологические предпочтения наземных моллюсков в лесостепи Среднего Поволжья (на примере Самарской области) // Эколого-функциональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Вып.2. Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка. С.248–251.
- Сергиевский С.О. 1982. Клиноватая изменчивость полиморфизма окраски раковины в популяции *Cepaea hortensis* (Müll.) // Генетика. Т.18. № 11. С.1845–1848.
- Сергиевский С.О. 1987. Клиноватая изменчивость генетической структуры популяции полиморфного наземного моллюска *Chondrus bidens* // Генетика. Т.23. № 8. С.1441–1448.
- Сергиевский С.О. 1988. Стабильность микроклиматической изменчивости в популяции полиморфного моллюска *Cepaea hortensis* // Генетика. Т.24. № 6. С.1027–1033.
- Снегин Э.А. 1999. Структура расселености *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata), в условиях юга лесостепной зоны Русской равнины. Автореф. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 25 с.
- Снегин Э.А. 2005. Эколого-генетический аспект расселения *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в элементах лесостепного ландшафта // Экология. № 1. С.39–47.
- Снегин Э.А. 2006. Особенности генотипической структуры популяции кустарниковой улитки Трансильвании // Эколого-функциональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Вып.2. Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка. С.306–307.
- Снегин Э.А. 2009. Содержание химических элементов в раковинах наземных моллюсков в условиях влияния горно-обогатительных комбинатов // Проблемы региональной экологии. № 1. С.22–27.
- Солбриг О., Солбриг Д. 1982. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир. 488 с.
- Стриганова Б.Р. 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. 244 с.
- Терентьев В.П. 1959. Метод корреляционных плеяд // Вестник ЛГУ. Сер. Биол. № 9. С.137–141.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 278 с.
- Урбах В.Ю. 1964. Биометрические методы. М.: Наука. 415 с.
- Хохуткин И.М. 1970а. Численность и биомасса популяций четырех видов наземных моллюсков из рода *Bradybaena* // Экология. № 3. С.92–94.
- Хохуткин И.М. 1979. О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Генетика. Т.15. № 5. С.868–871.
- Хохуткин И.М. 1983. Внутривидовая изменчивость полиморфной структуры наземного моллюска *Bradybaena fruticum* // Экология. № 1.

- С.84–85.
- Хохуткин И.М. 1984. Организация и изменчивость полиморфной структуры видов наземных моллюсков // Журн. общ. биол. Т.45. № 5. С.615–623.
- Хохуткин И.М. 1987. О популяционных аспектах малакологии в СССР // Экология. № 5. С.75–80.
- Хохуткин И.М. 1997. Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков. Екатеринбург: УрО РАН. 172 с.
- Хохуткин И.М., Добринский Л.Н. 1973. Различия в газообмене двух морф наземных моллюсков *Bradybaena fruticum* (Müll.) и *Bradybaena schrenski* (Midd.) // Экология. № 6. С.90–93.
- Хохуткин И.М., Лазарева А.И. 1979. Возрастная изменчивость и структура популяций моллюсков рода *Bradybaena* // Тр. Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск. Вып.122. С.107–122.
- Хочачка П., Сомеро Дж. 1977. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир. 398 с.
- Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Шеппард Ф.М. 1970. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение. 216 с.
- Шиков Е.В. 1977. О расселении наземных моллюсков во время половодий // Зоол. ж. Т.56. № 3. С.361–367.
- Шиков Е.В. 1979. Влияние хозяйственной деятельности человека на распространение наземных моллюсков // В.И. Зинovieв (ред.). Охрана природы Верхневолжья. Калинин: Калининск. гос. ун-т. С.30–50.
- Шиков Е.В. 1980. Использование наземными моллюсками почвы травяного и древесно-кустарникового ярусов в биогеоценозах центра Русской равнины // К.Е. Томашевский (ред.). Фауна Нечерноземья, ее охрана, воспроизведение и использование. Калинин: Калининск. гос. ун-т. С.141–157.
- Шиков Е.В. 1981. Моллюски хвойных лесов Валдайской возвышенности и сопредельных территорий // В.И. Зинovieв (ред.). Фауна Верхневолжья, ее охрана и использование. Калинин: Калининск. гос. ун-т. С.28–45.
- Шилейко А.А. 1978. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. Т.3. Вып.6. Л.: Наука. 384 с.
- Шихова Т.Г. 2004. Наземные моллюски Кировской области // Эколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Вып. 1. Житомир: Вид-во «Волинь». С.243–247.
- Яблоков А.В. 1980. Фенетика. М.: Наука. 132 с.
- Яворницкий В.И., Здун В.И. 1985. Моллюски подстилок грабовых дубрав верховья бассейна Днестра // Вестн. зоол. № 5. С.75–78.
- Al-Habbib O.A.M., Grainger J.N.R. 1977. The effect of constant and changing temperatures on the thermal resistance of *Lymnaea peregra* (Müller) // J. Therm. Biol. Vol.2. No.4. P.191–195.
- Arnanson E., Grant P.R. 1976. Climatic selection in *Cepaea hortensis* at the northern limit of its range in Iceland // Evolution Vol.30. No.3. P.499–508.
- Baba K. 1985. Investigation of the growth rate of two terrestrial snails: *Bradybaena fruticum* (O.F. Müller) and *Euomphalaria strigella* (Draparnaud), Pulmonata // Soosiana. No.14. P.79–88.
- Baba K. 2002. Distribution of gastropod character species in some vegetation succession lines of the Great Hungarian Plain // Malakológiai Tájékoztató. Vol.20. P.75–81.
- Backeljau T., Baur A., Baur B. 2001. Population and Conservation Genetics // G.M. Barker (ed.). The Biology of Terrestrial Molluscs. Oxon, U.K.: CABI Publishing. P.383–412.
- Baker R.E. 1968. The ecology of the wrinkled snail, *Helicella caperata* Mont. On the Breaton Burrows Sand Dune System // Proc. Malacol. Soc. London. Vol.38. No.1. P.41–54.
- Baur B. 1984. Dispersion, Bestandesdichte und Diffusion bei *Arianta arbustorum* (L.) (Mollusca, Pulmonata). Ph.D. Thesis. Univ. of Zurich.
- Baur B. 1986. Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae) // Holarctic Ecology. Vol.9. No.1. P.117–125.
- Baur A., Baur B. 1990. Are roads barriers to dispersal in the land snail *Arianta arbustorum*? // Canadian Journal of Zoology. Vol.68. No.3. P.613–617.
- Baur A., Baur B. 2005. Interpopulation variation in the prevalence and intensity of parasitic mite infection in the land snail *Arianta arbustorum* // Invertebrate Biology. Vol.124. No.3. P.194–201.
- Baur A., Minoretti N., Baur B. 2009. Effects of soil type and adult size on mating propensity and reproductive output in two populations of the land snail *Arianta arbustorum* (Linnaeus) // Malacologia. Vol.51. No.1. P.1–11.
- Baur B., Raboud Ch. 1988. Life history of the land snail *Arianta arbustorum* along an altitudinal gradient // Journal of Animal Ecology. Vol.57. No.1. P.71–87.
- Brown K.M. 1979. The adaptive demography of four freshwater pulmonate snails // Evolution. Vol.33. No.1. Part 2. P.417–432.
- Butler A.J. 1976. A Shortage of Food for the Terrestrial Snail *Helicella virgata* in South Australia // Oecologia. Vol.25. No.4. P.349–371.
- Cain A.J. 1983. Ecology and ecogenetics of terrestrial molluscan populations // W.D. Russell-Hunter (ed.). The Mollusca. Vol.6. Ecology. Orlando: Acad. Press. P.597–647.
- Cameron R.A.D. 1992. Change and stability in *Cepaea* populations over 25 years:

- a case of climatic selection // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Vol.248. P.181–187.
- Cameron R.A.D., Williamson P. 1977. Estimating migration and effects of disturbance in mark-recapture studies of the snail *Cepaea nemoralis* L. // J. Anim. Ecol. Vol.46. No.1. P.173–179.
- Charrier M., Fonty G., Gaillard-Martinie B., Ainouche K., Andant G. 2006. Isolation and characterization of cultivable fermentative bacteria from the intestine of two edible snails, *Helix pomatia* and *Cornu aspersum* (Gastropoda: Pulmonata) // Biol. Res. Vol.39. P.669–681.
- Cheng T.C., Rodrick G.E., Moran S., Sodeman W.A. 1980. Notes on *Theba pisana* and Quantitative Determination of Lysosomal Enzymes and Transaminases from Head-foot of this gastropod // J. Invertebr. Pathol. Vol.36. No.1. P.1–5.
- Chevalier L., Le Coz-Bouhnik M., Charrier M. 2003. Influence of inorganic compounds on food selection by the brown garden snail *Cornu aspersum* (Müller) (Gastropoda: Pulmonata) // Malacologia. Vol.45. No.1. P.125–132.
- Clarke B., Arthur W., Horsley D.T., Parkin D.T. 1978. Genetic variation and natural selection in pulmonate mollusks // V. Fretter, J. Peake (eds.). Pulmonates. Vol. 2A. Systematics, evolution and ecology. L., N.Y.; San Francisco: Acad. Press. P.219–269.
- Cook A. 2001. Behavioural Ecology: On Doing the Right Thing, in the Right Place at the Right Time // G.M. Barker (ed.). The Biology of Terrestrial Molluscs. Oxon, U.K.: CABI Publishing. P.447–487.
- Dallinger R., Berger B., Triebkorn-Köhler R., Köhler H. 2001. Soil Biology and Ecotoxicology // G.M. Barker (ed.). The Biology of Terrestrial Molluscs. Oxon, U.K.: CABI Publishing. P.489–525.
- Denny M. 1980. Locomotion: The Cost of Gastropod Crawling // Science Vol.209. No.4449. P.1288–1290.
- Edelstam C., Palmer C. 1950. Homing behaviour in gastropods // Oikos. Vol.2. P.259–270.
- Endler J.A. 1977. Geographic variation, speciation and clines. N.-Y.: Princeton Univ. Press. 248 p.
- Frömming E. 1954. Die mitteleuropäischen Land-Gastropoden. Berlin: Duncker & Humblot. 440 S.
- Greenwood J.J.D. 1975. Effective population numbers in the snail *Cepaea nemoralis* // Evolution. Vol.28. No.4. P. 513–526.
- Hatzioannou M., Eleutheriadis N., Lazaridou-Dimitriadou M. 1994. Food preference and dietary overlap by terrestrial snails in Logos area (Edessa, Macedonia, Northern Greece) // Journal of Molluscan Studies. Vol.60. P.331–341.
- Heller J. 2001. Life History Strategies // G.M. Barker (ed.). The Biology of Terrestrial Molluscs. Oxon, U.K.: CABI Publishing. P.413–445.
- Hughes R.N., Roberts D.J. 1981. Comparative demography of *Littorina rudis*, *L. nigrolineata* and *L. neritoides* on three contrasted shores in North Wales // J. Anim. Ecol. Vol.50. No.1. P.251–268.
- Jones J.S., Leith B.N., Rawlings P. 1977. Polymorphism in *Cepaea*: a problem with too many solutions? // Ann. Ecol. and Systemat. Vol.8. P.109–143.
- Johnson M.S. 1980. Association of shell banding and habit in a colony of the land snail *Theba pisana* // Heredity. Vol.45. No.1. P.7–14.
- Johnson M.S. 1981. Effects of migration and habitat choice on snail banding frequencies in *Theba pisana* at habitat boundary // Heredity. Vol.47. No.1. P.121–133.
- Lamotte M. 1960. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis* // Gold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. Vol.24. P.65–84.
- Lazaridou-Dimitriadou M., Daguzan J. 1978. Etude du bilan hydrique et de son evolution en fonction de la temperature et de l'humidite relative chez *Euparypha pisana* (Müller) (Gasteropode Pulmone Stylommatophore) // Arch. Zool. exp. et gen. Vol.119. No.3. P.549–564.
- Machin J. 1975. Water relations // V. Fretter, J. Peake (eds.). Pulmonates. Vol.1. L., N.Y.; San Francisco: Acad. Press. P.105–164.
- Oosterhoff L.M. 1977. Variation in the growth rate as an ecological factor in the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.) // Neth. J. Zool. Vol.27. No.1. P.1–132.
- Peake J.E. 1979. Distribution and ecology of the Stylommatophora // V. Fretter, J. Peake (eds.). Pulmonates. Vol.2A, Systematics, Evolution and Ecology. London and New York: Academic Press. P.429–526.
- Pollard E. 1975. Aspects of the ecology of *Helix pomatia* (L.) // J. Anim. Ecol. Vol.44. No.1. P.305–329.
- Pomeroy D.E. 1963. Some aspects of the ecology of the land snail, *Helicella virgata*, in South Australia // Austral. J. Zool. Vol.17. No.3. P.495–514.
- Schaefer M. 1991. The animal community: diversity and resources // E. Röding, M. Ulrich (eds.). Temperate Deciduous Forests (Ecosystems Temperate Deciduous Forests (Ecosystems of the World IV). Amsterdam: Elsevier. P.51–120.
- Schnetter M. 1951. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen populationen der polymorphen Banderschnecken // Zool. Anz. Suppl. Bd.15. S.192–206.
- Schröder F. 1977. Die Molluskenfauna des Naturschutzgebietes "Reithbruch" // Abh. Naturw. Verein Bremen. Bd.38. No.22. S.397–421.
- Schüpbach H.U., Bruno B. 2008. Parasitic mites influence fitness components of their host, the land snail *Arianta arbustorum* // Invertebrate Biology. Vol.127. No.3. P.350–356.
- Seifert D.V., Shutov S.V. 1981. The consumption of leaf litter by land molluscs // Pedobiologia. Vol.21. No.3. P.159–165.

- Selander R.K., Kaufman D.W. 1975. Genetic structure of populations of the brown snail (*Helix aspersa*). 1. Microgeographic variation // *Evolution*. Vol.29. No.3. P.385–401.
- Selander R.K., Ochman H. 1983. The genetic structure of populations as illustrated by Molluscs // *Isozymes: Current topics in biological and medical research*. V: Genetics and Evolution. P.93–123.
- Sedlmair H. 1956. Verhaltens-, Resistenz- und Gehäuseunterschiede bei den polymorphen Banderschnecken *Cepaea hortensis* (Müll.) und *Cepaea nemoralis* (L.) // *Biol. Zentr.* Bd.75. S. 281–313.
- Speiser B. 2001. Food and Feeding Behaviour // G.M. Barker (ed.). *The Biology of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing, Oxon, U.K. P.259–288.
- Spiekerman H. 1976. Die Gastropodenfauna des Siegmündungsgebietes // *Decheniana* (Bonn). Bd.129. No1. S.16–37.
- Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M., Pana E. 1990. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Bradybaena fruticum* (Müller, 1774) (Gastropoda Pulmonata) in Northern Greece // *Journal of Molluscan Studies*. Vol.56. No.1. P.137–146.
- Steigen A.L. 1979. Temperature Effects on energy metabolism in Banded and Unbanded morphs of the snail *Cepaea hortensis* (Müll.) // *Oecologia*. Vol.41. No.2. P.163–173.
- Tattersfield P. 1981. Density and environmental effects on shell size in some sand dune snail populations // *J. Linn. Soc.* Vol.16. No.1. P.71–81.
- Tischler W. 1973. Zur Biologie und Ökologie der Wienbergschnecke (*Helix pomatia*) // *Faun.-ökol. Mitt.* Bd.4. No.9/11. S.283–298.
- Turček F.J. 1970. Studies on the ecology and production of the Roman snail *Helix pomatia* L. // *Biologia (ČSSR)*. Vol.25. No.2. P.103–108.
- Williamson P. 1976. Size-weight relationships and field growth rates of the land-snail *Cepaea nemoralis* L. // *J. Anim. Ecol.* Vol.45. No.3. P.875–885.
- Williamson P., Cameron R.A.D. 1976. Natural diet of the landsnail *Cepaea nemoralis* // *Oikos*. Vol.27. No.3. P.493–500.
- Williamson P., Cameron R.A.D. 1977. Population dynamics of the land-snail *Cepaea nemoralis* L.: a six-year study // *J. Anim. Ecol.* Vol.46. No.1. P.181–194.
- Williamson P., Cameron R.A.D., Carter M.A. 1976. Population density affecting adult shell size of snail *Cepaea nemoralis* L. // *Nature*. Vol.263. No.5577. P.496–497.
- Wolda H. 1969. Fine distribution of morph frequencies in the snail *Cepaea nemoralis* near Groningen // *J. Anim. Ecol.* Vol.38. No.2. P.305–327.
- Wolda H., Kreulen D.A. 1973. Ecology of some experimentale populations of the land-snails *Cepaea nemoralis* (L.) II. Production and survival of eggs and juveniles // *Neth. J. Zool.* Vol.23. No.2. P.168–188.
- Yom-Tov X. 1972. Field experiments on the effect of population density and slope direction on the reproduction of the desert snail *Trochoidea (Xerocrassa) seetzeni* // *J. Anim. Ecol.* Vol.41. No.1. P.17–22.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От редактора	3
Предисловие	4
Глава I. Принципы и методы сбора и обработки материала	9
Глава II. Биологические особенности кустарниковой улитки как база при исследованиях изменчивости	13
II.1. Характеристика местообитаний	13
II.2. Пространственно-временное биотопическое распределение	28
II.3. Размножение, рост, развитие жизненный цикл	51
II.4. Обсуждение полученных результатов	53
Глава III. Пространственно-временная изменчивость полиморфной структуры вида	55
III.1. Опоясанность раковины	55
III.2. Обсуждение полученных результатов	66
Заключение	76
Литература	79

CONTENTS

Editorial Preface	3
Introduction	4
Charter I. Principles and methods for collecting and treatment of material	9
Charter II. Biological characteristics the snail as the basis for research of variability	13
II.1. Characteristics of ecotopes	13
II.2. Spatiotemporal biotopic distribution	28
II.3. Reproduction, growth, development, life history	51
II.4. Consideration of the results	53
Charter III. Spatiotemporal variability of species polymorphic structure	55
III.1. Shell banding	55
III.2. Consideration of the results	66
Conclusion	76
References	79

Рекомендовано к изданию
Институтом экологии растений и животных УрО РАН и
ГОУ ВПО Филиалом Уфимского Государственного Нефтяного
Технического Университета в г. Стерлитамаке