

Морфометрическая и генетическая изменчивость популяций моллюска-вселенца *Xeropicta derbentina* (Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae)

В.В. АДАМОВА¹, Э.А. СНЕГИН, П.А. УКРАИНСКИЙ

Белгородский государственный национальный исследовательский университет,
Белгород, 308015; РОССИЯ.

¹ Автор-корреспондент, e-mail: valeriavladislavna@gmail.com

Morphometric and genetic variability of the alien land snail *Xeropicta derbentina* (Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae) populations

V.V. ADAMOVA, E.A. SNEGIN, P.A. UKRAINSKIY

Belgorod State National Research University, Belgorod,
308015; RUSSIA. E-mail: valeriavladislavna@gmail.com

ABSTRACT. The recent record of *Xeropicta derbentina* in the south of the Central Russian Upland (Belgorod Region, Russia) provides the opportunity to study the alien populations structure at the stage of colonization of a new territory. High intra- and interpopulation variability of the *X. derbentina* shell in different parts of the range is revealed. Based on the allozyme and PCR-ISSR analysis, it was established that native and adventitious populations of *X. derbentina* had the same level of genetic variability. The potential number of multilocus genotypes calculated for the Belgorod population indicate a further complexity of their genetic structure. The result of the ISSR analysis showed significant genetic differentiation ($F_{ST}=0.746$; $p=0.01$) of two adventive populations from the Belgorod Region, which indicates their different origin from the natural area.

Введение

Роль биологических инвазий в преобразовании экосистем-реципиентов и всей биосферы неоспорима [Elton, 1958]. Известно, что инвазивные виды имеют разнообразные экологические особенности [Mooney, Cleland, 2001; Keller, Taylor, 2008], ввиду чего их многосторонние исследования позволяют получить наиболее полное представление об адаптациях видов в условиях освоения новой территории. Морфометрические и генетические особенности характерны для многих инвазивных видов, в частности, для моллюсков-вселенцев [Orlova, 2011; Gilg *et al.*, 2013; Paolucci

et al., 2014; Tamburi *et al.*, 2018]. Особый интерес представляет изучение изменчивости в молодых адвентивных популяциях. Относительно недавняя находка *Xeropicta derbentina* (Крыницки, 1936) на территории Белгородской области (РФ) [Adamova *et al.*, 2018] позволяет оценить уровень изменчивости в популяции на начальном этапе экспансии, что важно ввиду довольно широкого распространения моллюсков рода *Xeropicta* за пределы естественного ареала в последние десятилетия [Holyoak, Seddon, 1985; Kramarenko, Sverlova, 2001; Aubry *et al.*, 2005; De Mattia, 2007; Balashov *et al.*, 2013; De Mattia, Pešić, 2014; Gural-Sverlova, Gural, 2017].

В настоящем исследовании представлен анализ морфометрической и генетической структуры популяций *X. derbentina*, обнаруженных в Белгородской области, в сопоставлении с популяциями из естественного ареала вида.

Материалы и методы

Для исследования использовались две выборки из популяций, локализованных на территории юга Среднерусской возвышенности (г. Белгород и пгт. Волоконовка). Обе популяции в настоящее время населяют антропогенно измененные ландшафты. Для сравнения было использовано пять выборок моллюска из кавказских популяций и две из крымских популяций (Табл. 1, Рис. 1).

Для проведения морфометрического анализа в каждом пункте случайным образом отбирались особи с раковинами, имеющими не менее 4,5-5 оборотов. В лабораторных условиях были проведены измерения основных морфометрических признаков раковины [Schileyko, 1978]: ширина раковины (ШР), высота раковины (ВР), высота устья (ВУ), ширина устья (ШУ). Кроме того,



РИС. 1. Пункты сбора материала.

FIG. 1. Sampling sites.

были рассчитаны объем раковины ($V = \text{ШР}^2 \times \text{ВР} / 2$) и площадь устья ($S = 3,145 \times \text{ВУ} \times \text{ШУ} / 4$) и определялись индексы $\text{ВР} / \text{ШР}$, $\text{ВУ} / \text{ШУ}$, V / S .

Для проверки статической значимости различий между выборками применяли непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа – тест Краскала-Уоллиса [Kruskal, Wallis, 1952]. Для устранения эффекта множественных сравнений дальнейшие попарные сопоставления выборок проводились с использованием теста Манна-Уитни-Уилкоксона (Wilcoxon rank sum test) [Mann, Whitney, 1947] с поправкой по методу Холма [Holm, 1979].

В качестве маркеров для исследования генетической структуры популяций были выбраны изоферменты (неспецифические эстеразы, супе-

роксидадисмутаза, малатдегидрогеназа) и ISSR-маркеры ДНК (Inter simple sequence repeats) [Zietkiewicz *et al.*, 1994].

Для разделения белков использовали стандартную методику изотохофореза в полиакриламидном геле [Gaal *et al.*, 1980], как и в наших предыдущих исследованиях генетической структуры популяций моллюсков-вселенцев [Snegin, Adamova, 2017; Snegin *et al.*, 2017]. В качестве материала для экстракции изоферментов использовали мышечные ткани моллюсков.

У *X. derbentina* было выделено пять полиморфных локусов неспецифических эстераз: *EST3*, *EST5*, *EST8* с тремя аллелями и *EST6*, *EST10* с двумя аллелями. Также нами выделены два полиморфных локуса димерной супероксидадисму-

Табл. 1. Пункты сбора *Xeropicta derbentina*.Table 1. *Xeropicta derbentina* sampling sites.

№	Пункт	Координаты	Описание	Количество промеренных раковин	Количество особей, используемых в аллозимном анализе	Количество особей, используемых в ISSR- анализе
1	Белгород	50°37'36" N 36°31'1.33" E	Открытый степной участок, окрестности мелового карьера, частный сектор., г. Белгород	100	38	22
2	Бахчисарай	44°44'50" N 33°53'24" E	Злаковая степь, южный склон Бахчисарайского каньона, г. Бахчисарай, Республика Крым	26	26	20
3	Волоконовка	50°29'30.0" N. 37°51'16" E	Пустырь с рудеральной растительностью напротив ж/д вокзала. Заросли чертополоха, полыни, мелколепестника; из кустарника – клён американский. Пгт. Волоконовка, Белгородская обл.	100	40	22
4	Вохчаберд	40°10'19.80" N 44°38'5.00" E	Горная степь с ксерофитной растительностью, 1071 м над у. м., окрестности с.Вохчаберд, Котайкская обл., Армения	36	-	-
5	Геленджик	44°34'36.4" N 37°58'52.9" E	Травянистый склон, открытый участок. Западный Кавказ, Краснодарский край, г. Геленджик, территория базы ИО РАН (бухта Голубая)	100	-	-
6	Даштаван	40°60'40" N 44°23'27" E	Полупустынная зона, равнина, 848 м над у. м., Араратская обл., Армения	28	-	-
7	Дилижан	40°62'92" N 44°46'83" E	Открытый участок, 1307 м над у. м. Армения	30	31	21
8	Ереван	40°9'37" N 44°31'44" E	Полупустынная зона, равнина, 865 м над у. м., Армения	32	-	-
9	Красный Мак	44°38'36? N 33°46'49? E	Злаковая степь, подножье хребта Арман-Кая восточной экспозиции. Бахчисарайский район, с. Красный Мак	-	11	-

тазы: *SOD7* и *SOD8* с двумя аллелями и димерный локус малатдегидрогеназы *MDH2* с тремя аллелями (Рис. 2). Все указанные локусы наследуются по кодоминантному типу. Границы локусов определяли с помощью сопоставления эмпирического распределения генотипов с теоретически ожидаемым распределением по Харди–

Вайнбергу с помощью критерия χ^2 Пирсона (Табл. 2).

Для проведения ПЦР-анализа ДНК экстрагировали из образцов тканей моллюсков (ретрактора, фрагментов мантии). Выделение ДНК осуществляли сорбентным методом [Höss, Pääbo, 1993] с некоторыми модификациями. Выбор прай-

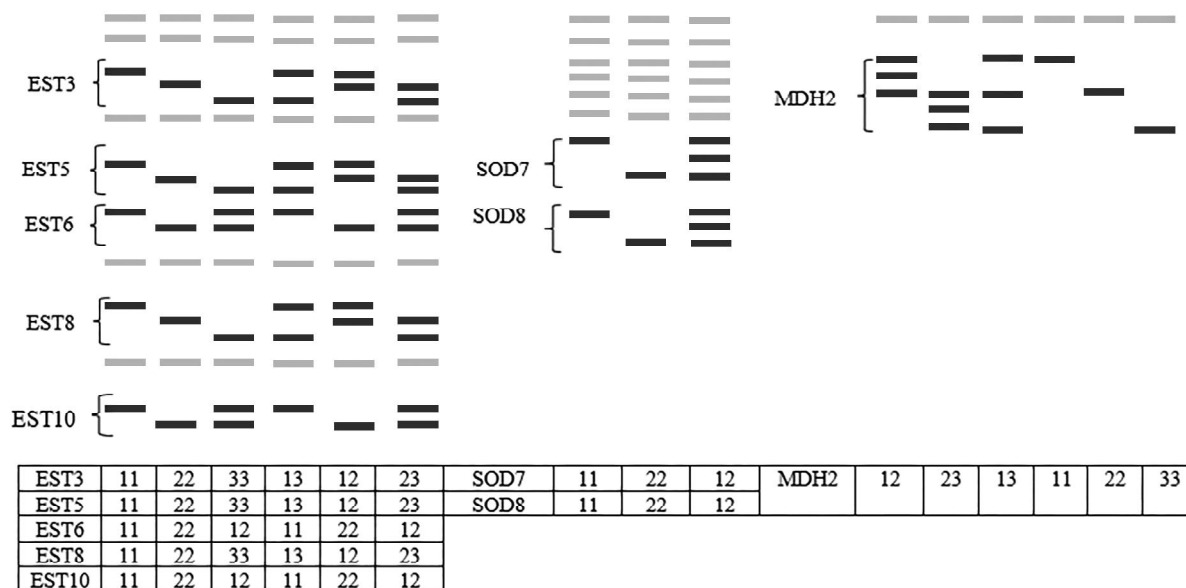


РИС. 2. Локусы аллозимов и соответствующие им генотипы *X. derbentina*.

FIG. 2. Allozyme loci and the respective *X. derbentina* genotypes.

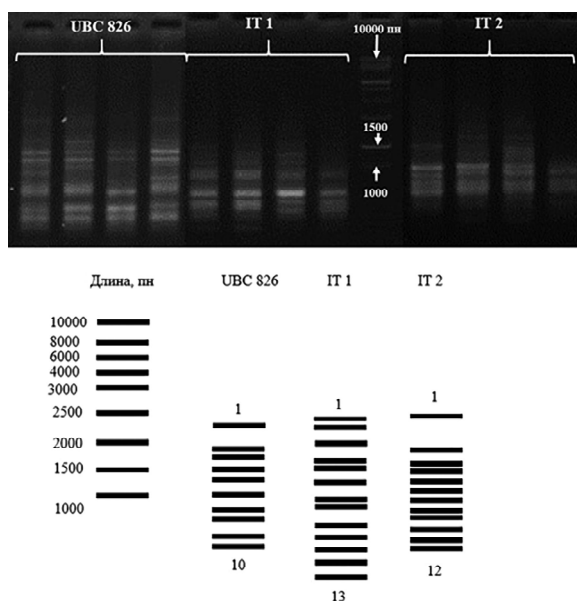


РИС. 3. ISSR-локусы *X. derbentina* (номераи обозначены первые и последние локусы).

FIG. 3. *X. derbentina* ISSR loci (numbers indicate the first and last loci).

меров осуществляли в ходе предварительного скрининга с учетом точности детекции и воспроизводимости фингерпринтов. Для анализа генетической структуры популяций с использованием ISSR-маркеров были выбраны три праймера («Синтол», Россия): UBC-826 (5'-[AC]₈C-3'), IT1 (5'-[CA]₈GT-3'), IT2 (5'-[CA]₈AC-3').

Аmplификацию осуществляли в термоциклерах MJMini и MyCycler (Bio-Rad, США). Реак-

цию проводили в 20 мкл смеси, в состав которой входили: 20 нг геномной ДНК; 100 мМ трис-НСl (рН 8,3); 500 мМ КСl; 4 мМ MgСl; 0,25 dNTP; 0,5 мМ праймера; 0,5 единиц Taq ДНК-полимеразы. ПЦР проводилась в следующих условиях: начальная денатурация – 94°C, 3 мин; последующие 30 циклов (денатурация – 94°C, 30 секунд; отжиг праймера – 54°C 30 секунд; элонгация – 72°C 1 минута); финальная элонгация – 72°C 5 минут.

Разделение продуктов ПЦР проводили посредством электрофореза в 2% агарозном геле с использованием TAE буфера, при стабилизованном напряжении 120 В в течение 45-55 минут при комнатной температуре. Блоки окрашивали бромистым этидием, после чего получали изображение паттернов. По изображениям электрофореза составляли бинарные матрицы, где присутствие полосы обозначалось как «1» (аллель p), отсутствие «0» (аллель q). У *X. derbentina* было обнаружено 35 локусов: 10 локусов с использованием праймера UBC 826, 13 локусов – праймера IT1, 12 локусов - праймера IT2 (Рис. 3).

Для оценки генетического полиморфизма аллозимов в популяциях были использованы стандартные показатели: среднее число аллелей на locus (Na), эффективное число аллелей (Ae), наблюдаемая гетерозиготность (Ho), ожидаемая гетерозиготность (He), коэффициент инбридинга (F), доля полиморфных локусов (P, %). Показатели Na, Ne, He, P также использовались для оценки генетического разнообразия ISSR-маркеров. Различия между популяциями по указанным показателям оценивали с помощью множествен-

Таблица 2. Соответствие распределения генотипов локусов аллозимов равновесию Харди-Вайнберга в группах *Xeropicta derbentina*.

Table 2. Comparison of genotype distribution to Hardy-Weinberg equilibrium in *Xeropicta derbentina* groups.

Локус	Популяция				
	Белгород	Бахчисарай	Волоконовка	Дилижан	Красный Мак
<i>EST3</i>	D***	D***	ns	D***	ns
<i>EST5</i>	ns	ns	mono	ns	D***
<i>EST6</i>	mono	ns	ns	ns	D**
<i>EST8</i>	ns	ns	ns	mono	mono
<i>EST10</i>	mono	mono	D***	ns	mono
<i>SOD7</i>	mono	D**	mono	mono	ns
<i>SOD8</i>	mono	D*	mono	mono	ns
<i>MDH2</i>	D***	ns	D***	D**	ns

Моно – мономорфный локус, D – достоверное отличие между фактически и теоретически ожидаемым распределением частот аллелей, * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; ns – отсутствие достоверного отличия между указанными распределениями, $p > 0.05$.

Моно—monomorphic locus; D — significant difference between the actual and theoretically predicted allele frequency distribution; *— $p < 0.05$; **— $p < 0.01$; ***— $p < 0.001$; ns – no significant difference between the allele frequency distributions, $p > 0.05$.

ных сравнений с поправкой Бонферрони. Уровень внутри- и межпопуляционной структурированности оценивали с помощью анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) [Excoffier *et al.*, 1992]. Генетические различия между популяциями по аллозимным и ISSR-маркерам оценивали с помощью показателя F_{st} при уровне p -значимости 0,01.

При анализе полиморфизма изоферментных локусов также была проведена оценка мультилокусной изменчивости. Для этого были рассчитаны мультилокусные комбинации каждой из исследованных особей. После чего в каждой выборке было оценено общее количество мультилокусных генотипов (Nmlg) и число уникальных мультилокусных генотипов (Nmlg-1), или комбинаций, которые были отмечены только в одной единственной выборке. Исходя из распределения частот мультилокусных генотипов, для каждой популяции было вычислено потенциальное генетическое разнообразие, ожидаемое при увеличе-

нии объема выборки до бесконечности (Nmax). Расчеты были проведены с использованием двух непараметрических методов – Chao1-bc (bias-corrected form for the Chao1) [Chao, 2005] и «складного ножа» первого порядка (1st order jackknife) [Burnham, Overton, 1978] с помощью программы SPADE [Chao, Shen, 2009].

Обработку данных изоферментного и ПЦР-ISSR анализа проводили с использованием программы GenALEx 6.501 [Peakall, Smouse, 2012]. Для статистической обработки данных морфометрии использовали стандартный пакет программы R [R Core Team, 2018].

Результаты

Дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis test) демонстрирует статистически значимые различия между популяциями *X. derbentina* по всем используемым признакам раковины ($p < 2,2 \times 10^{-16}$). Как в адвентивных, так и в аборигенных популяциях многие морфометрические показатели раковины имели высокий уровень внутривидовой изменчивости (Табл. 3). Обе адвентивные популяции имеют примерно одинаковый уровень морфометрической изменчивости. При этом, популяция из Волоконовки характеризуется довольно высокой вариабельностью объема раковины и площади устья, а соотношение этих признаков более стабильно, чем в других популяциях.

Между двумя адвентивными колониями в Белгородской области наблюдаются отличия по всем параметрам раковины (Табл. 4). Парные сравнения позволяют судить о своеобразии *X. derbentina* из Волоконовки. Для указанной популяции характерно наименьшее соотношение V/S. Моллюски из этой группы имеют наиболее крупные раковины и наибольшую площадь устья. Хотя, по имеющимся сведениям [Gural-Sverlova, Gural, 2017], в других адвентивных популяциях (Закарпатье) диаметр раковины у *X. derbentina* превышает значения, выявленные в белгородских популяциях.

Размеры раковины у моллюсков из адвентивной популяции Белгорода близки к средним показателям, вычисленным по всем выборкам. При попарных сравнениях белгородской колонии с другими группами по многим параметрам (V, S, ШР, ВУ, ВУ/ШУ) не выявлено значимых отличий с выборками из пунктов Ереван и Вохчаберд (Табл. 4).

Оценка генетического разнообразия в изучаемых популяциях отличается в зависимости от используемого метода (Табл. 5, 6). Но изменчивость как аллозимных маркеров, так и ISSR-маркеров, во всех исследуемых популяциях находится на одинаковом уровне ($p > 0,05$ при поправке Бонферрони).

Табл. 3. Морфометрические признаки раковины в популяциях *Xeropicta derbentina*.Table 3. Morphometric shell characters in populations of *Xeropicta derbentina*.

Пункты сбора		Признаки								
		V/S	V	S	BP	ШР	BP/ШР	ВУ	ШУ	ВУ/ШУ
Бахчисарай	M±SE	25,98± 0,82	669,66± 30,94	25,32± 0,78	7,86± 0,18	12,77± 0,17	0,61± 0,008	5,71± 0,09	5,55± 0,09	1,03± 0,01
	Me	24,50	625,00	25,91	7,75	13,00	0,62	6,00	5,70	1,02
	SD	4,17	157,79	3,99	0,90	0,87	0,04	0,50	0,50	0,07
	D	17,41	24896,54	15,93	0,82	0,76	0,002	0,25	0,25	0,005
Белгород	M±SE	27,95± 0,26	976,18± 13,95	34,80± 0,39	9,23± 0,07	14,42± 0,06	0,64± 0,003	6,62± 0,04	6,64± 0,04	1,00± 0,004
	Me	27,85	961,72	34,64	9,15	14,35	0,64	6,60	7,00	1,00
	SD	2,59	139,53	3,91	0,66	0,60	0,03	0,38	0,43	0,05
	D	6,72	19468,05	15,31	0,45	0,36	0,001	0,14	0,19	0,002
Волоконовка	M±SE	19,57± 0,14	1105,98± 20,48	55,10± 0,80	9,88± 0,08	14,77± 0,09	0,67± 0,004	7,11± 0,05	6,927± 0,06	1,03± 0,01
	Me	19,62	1085,89	55,34	10,00	14,90	0,67	7,10	7,00	1,03
	SD	1,39	197,52	7,73	0,78	0,85	0,03	0,53	0,61	0,05
	D	1,93	39015,56	59,69	0,61	0,73	0,001	0,28	0,37	0,002
Вохчаберд	M±SE	24,16± 0,50	954,59± 31,92	39,09± 38,69	9,10± 0,14	14,27± 0,13	0,64± 0,01	6,98± 0,08	7,03± 0,09	0,10± 0,01
	Me	24,43	888,77	0,92	8,90	14,00	0,63	6,90	7,00	0,99
	SD	3,01	191,49	5,62	0,84	0,81	0,04	0,45	0,55	0,04
	D	9,03	36671,68	31,61	0,71	0,65	0,002	0,21	0,30	0,001
Геленджик	M±SE	29,21± 0,27	950,01± 10,45	32,55± 0,30	8,75± 0,05	14,67± 0,05	0,60± 0,003	6,23± 0,03	6,62± 0,04	0,95± 0,01
	Me	29,12	947,34	32,31	8,80	14,75	0,59	6,20	6,50	0,94
	SD	2,71	104,53	3,03	0,53	0,49	0,57	0,28	0,42	0,06
	D	7,39	10926,71	9,16	0,28	0,25	0,03	0,08	0,17	0,003
Даштаван	M±SE	25,49± 0,45	810,60± 16,25	31,88± 0,59	8,74± 0,08	13,56± 0,11	0,65± 0,01	6,39± 0,06	6,32± 0,08	1,01± 0,01
	Me	24,95	791,56	31,12	8,85	13,5	0,66	6,30	6,20	1,02
	SD	2,35	85,99	3,16	0,45	0,57	0,04	0,33	0,40	0,06
	D	5,54	7393,44	10,00	0,20	0,32	0,001	0,11	0,16	0,004
Дилижан	M±SE	25,30± 0,51	585,17± 15,64	23,00± 0,40	7,30± 0,078	12,55± 0,11	0,58± 0,004	5,82± 0,06	5,00± 0,06	1,17± 0,01
	Me	25,53	542,32	22,53	7,20	12,40	0,58	5,90	5,00	1,16
	SD	7,79	85,66	2,22	0,43	0,59	0,02	0,31	0,31	0,08
	D	0,60	7337,88	4,91	0,18	0,35	0,0005	0,10	0,10	0,01
Ереван	M±SE	25,95± 0,61	834,65± 33,27	36,41± 0,77	8,93± 0,11	14,43± 0,16	0,62± 0,004	6,85± 0,07	6,70± 0,08	1,02± 0,01
	Me	25,22	935,61	35,76	8,90	14,50	0,62	6,90	6,70	1,01
	SD	3,48	191,12	4,41	0,64	0,94	0,02	0,43	0,48	0,06
	D	12,08	36528,73	19,42	0,40	0,88	0,0004	0,19	0,23	0,003

Анализ молекулярной дисперсии на основе распределения частот аллелей аллозимов демонстрирует высокий уровень индивидуальной изменчивости в исследуемых популяциях (Табл. 7). Межпопуляционная дифференциация изучаемых популяций выявлена как в отношении аллозимных маркеров ($F_{ST}=0,312$; $p=0,01$), так и в отношении ISSR-маркеров ($\Phi_{ST}=0,595$, $p=0,01$; Табл. 8). Также можно предположить, что ад-

вентивные колонии из Белгорода и Волоконовки имеют разное происхождение. На это указывает значительная генетическая дифференциация между адвентивными колониями, рассчитанная на основе ISSR-маркеров ($F_{ST}=0,746$; $p=0,01$; Табл. 8), и низкий уровень потока генов между популяциями из Белгорода и Волоконовки ($Nm=0,085$). В случае с ISSR-маркерами значение Nm в среднем для всех популяций оказалось низким

Табл. 4. Величины р-значений для множественных попарных сравнений морфометрических признаков раковины *Xeropicta derbentina* методом Вилкоксона. Цветом выделены р-значения ниже 0,05.Table 4. P-values for multiple pairwise comparisons of morphometric shell characters of *Xeropicta derbentina* by the Wilcoxon method. P-values below 0.05 are highlighted by color.

Пары сравнения	Признаки								
	V/S	V	S	BP	ШР	BP/ШР	ВУ	ШУ	ВУ/ШУ
Бел-Бах	0,052	$8,4 \times 10^{-10}$	$2,4 \times 10^{-12}$	$4,0 \times 10^{-8}$	$8,4 \times 10^{-11}$	0,034	$1,1 \times 10^{-11}$	$1,6 \times 10^{-11}$	0,034
Даш-Бах	1,000	0,002	$5,4 \times 10^{-7}$	0,002	0,013	0,033	$9,7 \times 10^{-6}$	$1,1 \times 10^{-5}$	1,000
Дил-Бах	1,000	0,999	0,069	0,135	1,00	0,025	0,967	0,001	$1,6 \times 10^{-6}$
Ере-Бах	1,000	$3,9 \times 10^{-6}$	$1,1 \times 10^{-9}$	1,000	$1,0 \times 10^{-6}$	0,921	$2,2 \times 10^{-9}$	$1,8 \times 10^{-8}$	1,000
Гел-Бах	0,001	$5,2 \times 10^{-10}$	$9,3 \times 10^{-12}$	$4,9 \times 10^{-5}$	$1,2 \times 10^{-12}$	0,285	$3,4 \times 10^{-6}$	$1,6 \times 10^{-12}$	$1,2 \times 10^{-7}$
Вох-Бах	1,000	$3,7 \times 10^{-6}$	$3,8 \times 10^{-10}$	0,001	$2,0 \times 10^{-6}$	0,301	$5,9 \times 10^{-10}$	$7,2 \times 10^{-10}$	0,034
Вол-Бах	$5,6 \times 10^{-12}$	$2,5 \times 10^{-11}$	$1,5 \times 10^{-13}$	$4,7 \times 10^{-11}$	$5,6 \times 10^{-11}$	$1,1 \times 10^{-6}$	$8,9 \times 10^{-13}$	$7,1 \times 10^{-12}$	1,000
Даш-Бел	0,001	$1,1 \times 10^{-6}$	0,002	0,001	$2,0 \times 10^{-7}$	0,575	0,028	0,007	0,607
Дил-Бел	0,001	$6,6 \times 10^{-15}$	$4,1 \times 10^{-15}$	$5,8 \times 10^{-15}$	$1,2 \times 10^{-14}$	$2,9 \times 10^{-11}$	$2,1 \times 10^{-12}$	$3,4 \times 10^{-15}$	$6,5 \times 10^{-14}$
Ере-Бел	0,002	0,999	0,232	$6,7 \times 10^{-10}$	1,000	0,004	0,060	1,000	0,279
Гел-Бел	0,011	0,999	0,001	$3,3 \times 10^{-6}$	0,014	$1,7 \times 10^{-14}$	$7,6 \times 10^{-12}$	1,000	$2,7 \times 10^{-10}$
Вох-Бел	$4,1 \times 10^{-8}$	0,539	0,001	0,243	0,343	0,922	0,001	0,006	1,000
Вол-Бел	$<2 \times 10^{-16}$	$9,6 \times 10^{-5}$	$<2 \times 10^{-16}$	$1,3 \times 10^{-7}$	0,014	$2,8 \times 10^{-7}$	$1,2 \times 10^{-9}$	0,009	0,001
Дил-Даш	1,000	$3,3 \times 10^{-8}$	$1,1 \times 10^{-9}$	$3,1 \times 10^{-9}$	$8,3 \times 10^{-6}$	$3,0 \times 10^{-6}$	$2,5 \times 10^{-6}$	$1,2 \times 10^{-9}$	$5,0 \times 10^{-8}$
Ере-Даш	1,000	0,015	0,001	0,001	0,002	0,012	0,001	0,014	1,000
Гел-Даш	$2,0 \times 10^{-7}$	$3,9 \times 10^{-7}$	0,232	1,000	$2,1 \times 10^{-10}$	$1,3 \times 10^{-6}$	0,113	0,008	$4,3 \times 10^{-6}$
Вох-Даш	1,000	0,0148	$8,5 \times 10^{-7}$	0,292	0,002	0,575	$3,9 \times 10^{-6}$	$1,5 \times 10^{-5}$	0,497
Вол-Даш	$1,4 \times 10^{-13}$	$2,1 \times 10^{-9}$	$3,2 \times 10^{-14}$	$4,3 \times 10^{-9}$	$2,4 \times 10^{-8}$	0,084	$2,8 \times 10^{-8}$	$8,5 \times 10^{-5}$	1,000
Ере-Дил	1,000	$1,5 \times 10^{-9}$	$1,6 \times 10^{-10}$	0,010	$5,0 \times 10^{-9}$	$3,4 \times 10^{-6}$	$1,2 \times 10^{-9}$	$1,5 \times 10^{-10}$	$5,4 \times 10^{-8}$
Гел-Дил	$1,8 \times 10^{-7}$	$3,9 \times 10^{-15}$	$4,0 \times 10^{-15}$	$3,8 \times 10^{-14}$	$3,0 \times 10^{-15}$	0,068	$1,2 \times 10^{-7}$	$2,9 \times 10^{-15}$	$5,0 \times 10^{-15}$
Вох-Дил	1,000	$3,1 \times 10^{-10}$	$6,2 \times 10^{-11}$	$3,8 \times 10^{-10}$	$1,0 \times 10^{-9}$	$5,2 \times 10^{-7}$	$1,3 \times 10^{-10}$	$5,6 \times 10^{-11}$	$1,8 \times 10^{-10}$
Вол-Дил	$1,2 \times 10^{-12}$	$9,4 \times 10^{-15}$	$4,9 \times 10^{-15}$	$6,1 \times 10^{-15}$	$3,5 \times 10^{-14}$	$4,6 \times 10^{-14}$	$4,6 \times 10^{-14}$	$5,0 \times 10^{-15}$	$4,5 \times 10^{-12}$
Гел-Ере	$6,2 \times 10^{-6}$	1,000	0,001	$8,4 \times 10^{-6}$	0,4164	0,003	$1,8 \times 10^{-10}$	1,000	$7,2 \times 10^{-9}$
Вох-Ере	0,763	1,000	0,166	$4,3 \times 10^{-5}$	1,000	0,301	0,629	0,076	0,385
Вол-Ере	$1,0 \times 10^{-15}$	0,002	$2,9 \times 10^{-15}$	$2,0 \times 10^{-13}$	0,294	$2,0 \times 10^{-10}$	0,055	0,306	1,000
Вох-Гел	$2,4 \times 10^{-11}$	0,849	$3,5 \times 10^{-10}$	0,243	0,002	$1,1 \times 10^{-5}$	$5,4 \times 10^{-14}$	0,001	$3,8 \times 10^{-6}$
Вол-Гел	$<2 \times 10^{-16}$	$8,1 \times 10^{-7}$	$<2 \times 10^{-16}$	$<2 \times 10^{-16}$	1,000	$<2 \times 10^{-16}$	$<2 \times 10^{-16}$	0,004	$<2 \times 10^{-16}$
Вол-Вох	$9,6 \times 10^{-12}$	0,001	$3,2 \times 10^{-14}$	$1,4 \times 10^{-5}$	0,009	0,001	0,247	1,000	0,001

Бел – Белгород, Бах – Бахчисарай, Вол – Волоконовка, Вох – Вохчаберд, Гел – Геленджик, Даш – Даштаван, Дил – Дилижан, Ере – Ереван

(0,170). Интересно, что аналогичный анализ на основе аллозимных маркеров демонстрировал относительно слабое различие между белгородскими колониями ($F_{ST} = 0,167$; $p = 0,01$; Табл. 9). Уровень потока генов, рассчитанный на основе данных по аллозимам, в среднем для всех групп составил 0,552 особей за поколение.

Потенциальное число мультилокусных генотипов в белгородской популяции почти в два раза превышает фактически зарегистрированное, о чём свидетельствуют результаты анализа мультилокусных генотипов (Табл. 10). Кроме того,

все зарегистрированные в этой популяции мультилокусные генотипы оказались уникальными.

Обсуждение

Зависимость размеров и формы раковины от условий обитания популяции известна давно [Goodfriend, 1986]. Сохранение определенных морфометрических признаков в нативных популяциях имеет адаптивное значение. В частности, такой признак как соотношение объема раковины к площади устья играет важную роль при

Табл. 5. Показатели генетического разнообразия (в среднем на один локус) в популяциях *Xeropicta derbentina* на основе аллозимных маркеров, $M \pm m$.Table 5. Genetic variability parameters in *Xeropicta derbentina* populations detected by allozyme markers, $M \pm m$.

Популяции	Число аллелей N_a	Эффективное число аллелей A_e	Наблюдаемая гетерозиготность H_o	Ожидаемая гетерозиготность H_e	Коэффициент инбридинга F	Доля полиморфных локусов P , %
Белгород	1,625±0,263	1,195±0,123	0,163±0,114	0,117±0,065	-0,006±0,266	50,00
Волоконовка	1,750±0,250	1,287±0,131	0,191±0,093	0,173±0,071	0,223±0,218	62,50
Бахчисарай	2,250±0,250	1,736±0,215	0,274±0,068	0,359±0,079	0,214±0,092	87,50
Красный Мак	2,125±0,295	1,493±0,141	0,193±0,078	0,280±0,075	0,241±0,177	75,00
Дилижан	1,750±0,250	1,369±0,215	0,191±0,100	0,176±0,087	-0,089±0,117	62,50

Табл. 6. Показатели генетического разнообразия (в среднем на один локус) в популяциях *Xeropicta derbentina* на основе ISSR-маркеров, $M \pm m$.Table 6. Genetic variability parameters in *Xeropicta derbentina* populations detected by ISSR-markers, $M \pm m$.

Популяция	Число аллелей N_a	Эффективное число аллелей, N_e	Ожидаемая гетерозиготность, H_e	Доля полиморфных локусов, P %
Белгород	1,314±0,098	1,184±0,047	0,117±0,029	37,14
Волоконовка	1,314±0,128	1,246±0,054	0,153±0,031	48,57
Бахчисарай	1,486±0,086	1,267±0,060	0,158±0,033	48,57
Дилижан	1,600±0,093	1,415±0,069	0,234±0,036	62,86

Табл. 7. Результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) для популяций *Xeropicta derbentina* на основе аллозимных маркеров ($p=0,001$).Table 7. Results of molecular variance analysis (AMOVA) for *Xeropicta derbentina* populations based on allozyme markers ($p=0,001$).

Источник изменчивости	df	SS	MS	$Est. Var.$	%	F_{st}	N_m
Между популяциями	4	74,808	18,702	0,400	31%	0,312	0,552
Внутри популяций	111	105,132	0,947	0,064	5%		
Между особями	116	95,000	0,819	0,819	64%		
Общая	231	274,940		1,283	100%		

F_{st} – межпопуляционная дифференциация, N_m – поток мигрантов между группами.

F_{st} – genetic differentiation between populations; N_m – migration rate.

формировании адаптации наземных моллюсков к аридным условиям [Matekin, 1959; Cameron, 1981]. Этим можно объяснить отсутствие значимых различий между нативными популяциями в

отношении признака V/S в 39% случаев попарных сравнений (Табл. 4).

Выявленные различия между адвентивными популяциями по признакам раковины могут быть

Табл. 8. Результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) между популяциями *Xeropicta derbentina* на основе ISSR-маркеров ($p=0,001$).Table 8. Results of molecular variance analysis (AMOVA) for *Xeropicta derbentina* populations based on ISSR-markers ($p=0,001$).

Источник изменчивости	df	SS	MS	Est. Var.	%	Φ_{st}	Nm
Между популяциями	3	276,600	92,200	4,042	60%	0,595	0,170
Внутри популяций	87	239,070	2,748	2,748	40%		
Общее	90	515,670		6,790	100%		

Φ_{st} – межпопуляционная дифференциация; Nm – поток мигрантов между группами.

Φ_{st} – genetic differentiation between populations; Nm – migration rate.

Табл. 9. Парные оценки генетической дифференциации (F_{ST}) между популяциями *Xeropicta derbentina* (при $p=0,001$ для всех значений) на основе ISSR-маркеров (над диагональю) и на основе аллозимных маркеров (под диагональю).Table 9. Pairwise estimates of genetic differentiation (F_{ST}) between *Xeropicta derbentina* populations ($p=0,001$) based on ISSR-markers (above the diagonal) and based on allozyme markers (below the diagonal).

	Бахчисарай	Красный Мак	Дилижан	Волоконовка	Белгород
Бахчисарай	X	-	0,509	0,708	0,444
Красный Мак	0,148	X	-	-	-
Дилижан	0,114	0,210	X	0,484	0,569
Волоконовка	0,101	0,199	0,083	X	0,746
Белгород	0,135	0,274	0,123	0,167	X

Табл. 10. Количество отмеченных мультилокусных генотипов и оценки потенциального генетического разнообразия на основе аллозимных маркеров для популяций *Xeropicta derbentina*.Table 10. The number of multilocus genotypes identified and estimates of potential genetic diversity for *Xeropicta derbentina* populations based on allozyme markers.

Популяция	N_{MLG}	N_{MLG-1}	Метод			
			Chao1-bc		1st order jackknife	
			$N_{max} \pm SE$	95% CI	$N_{max} \pm SE$	95% CI
Белгород	6	6	11,7±6,7	6,9 – 41,4	9,8±2,7	7,1 – 19,4
Волоконовка	16	11	20,1±4,2	16,8 – 37,9	22,8±3,7	18,5 – 34,3
Бахчисарай	23	20	68,7±29,6	37,3 – 168,8	42,2±6,1	33,4 – 58,4
Красный Мак	10	9	26,4±14,8	13,6 – 84,2	18,2±4,0	13,3 – 30,1
Дилижан	10	8	12,4±3,0	10,3 – 26,1	14,7±3,0	11,5 – 24,9

N_{MLG} – общее число отмеченных вариантов мультилокусных генотипов; N_{MLG-1} – число уникальных вариантов мультилокусных генотипов; N_{max} – потенциальное число мультилокусных генотипов в группе.

N_{MLG} – total number of multilocus genotype variants identified; N_{MLG-1} – number of unique variants of multilocus genotypes; N_{max} – potential genetic variability expected upon an increase in sample size to infinity.

обусловлены искусственным непреднамеренным заносом из разных источников. Если в макрогеографическом масштабе вариабельность ряда конхиометрических признаков во многом обусловлена гидро-климатическими параметрами местности, то различия в соседних популяциях у моллюсков, обитающих в антропогенно измененных ландшафтах, могут определяться особенностями колонизации и локальными условиями среды, что показано С.С. Крамаренко [Kramarenko, 2016] на примере ряда видов наземных моллюсков.

Адвентивные и аборигенные популяции *X. derbentina* имели сопоставимый уровень генетической изменчивости. Подобные ситуации известны для популяций моллюсков-вселенцев из первичного и вторичного ареала. В частности, такие данные получены для американских и европейских популяций *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* с использованием RAPD-маркеров [Stepien *et al*, 2002]. Одинаковый уровень генетической изменчивости в отношении микросателлитных маркеров выявлен для инвазивных и аборигенных по-

пуляций *Perna perna* [Holland, 2001] и *Crepidula convexa* [Cahill, Viard, 2014].

В то же время, в белгородской популяции *X. derbentina* 50% аллозимных локусов и 62,86% ISSR-локусов оказались мономорфными, что нередко наблюдается в недавно основанных популяциях видов-вселенцев [Johnson, 1988; Baur, Klemm, 1989; Gilg *et al.*, 2013] и является проявлением «эффекта основателя» [Maug, 1965]. Полученные результаты соотносятся с особенностями генетической структуры популяций некоторых моллюсков-вселенцев [Bousset *et al.*, 2004; Lounnas *et al.*, 2018], так как на новую территорию попадает лишь небольшое количество особей, имеющих ограниченный набор аллелей, характерный для вида [Lee, 2002]. В дальнейшем, если транспортный вектор не будет действовать постоянно, обеспечивая поток мигрантов из первичного ареала, генетическая структура адвентивной популяции будет характеризоваться мономорфностью многих локусов [Kolbe *et al.*, 2008; Rius, Darling, 2014]. Однако известно, что *X. derbentina* в последнее время широко расселяется на территории Украины [Gural-Sverlova, Gural, 2017]. Это увеличивает вероятность дальнейших заносов вида на более северные территории, в частности, на Среднерусскую возвышенность. Множественные заносы чужеродного вида обычно способствуют преодолению «эффекта основателя» и увеличению генетического разнообразия в адвентивных популяциях [Handley *et al.*, 2011].

Исследованные популяции из Белгородской области, по всей видимости, также имеют разные источники заноса, на что указывают не только различия морфометрических показателей раковины, но и генетическая дифференциация на основе ISSR-анализа ($F_{ST}=0,746$; $p=0,01$). Интересно то, что генетическая дифференциация двух популяций из Белгородской области на основе аллозимных маркеров оказалась довольно слабой ($F_{ST}=0,167$; $p=0,01$), а уровень потока генов между ними составил 1,247 особи за поколение. Однако аллозимы могут не отражать реальную генетическую дифференциацию популяций ввиду их физиологической роли [Lockwood, Somero, 2012], а влияние естественного отбора на аллельное разнообразие аллозимов показана, в том числе, для популяций моллюсков [Lavie, Nevo, 1986; Karl, Avise, 1992; Johannesson *et al.*, 1995; Armbruster, 2001]. ДНК-маркеры, и, в частности, ISSR-маркеры точнее отражают генетическую дифференциацию популяций [Le Roux, Wiczorek, 2009].

Заключение

При дальнейшей колонизации новой террито-

рии чужеродным видом *X. derbentina* можно ожидать усложнение структуры популяций, на что указывает потенциальное число мультилокусных генотипов и уровень изменчивости, сопоставимый с популяциями из нативного ареала. Кроме того, генетическая дифференциация адвентивных популяций свидетельствует о разных источниках заноса вида из естественного ареала, что в дальнейшем будет способствовать увеличению полиморфизма и адаптивного потенциала вида на новой территории.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00010.

Выражаем благодарность М.В. Арзуманян, Р.В. Егорову и А.А. Сычёву за предоставленный материал. Также выражаем благодарность рецензентам, замечания которых помогли существенно улучшить статью.

Литература

- Adamova V.V., Snegin E.A., Barkhatov A.S. 2018. Demographic and spatial structure of invasive xerophilous snails colonies in the territory of Belgorod. *Principy ecologii*, 7(3): 4–12 [In Russian]. Doi: 10.15393/j1.art.2018.7942
- Armbruster G.F.J. 2001. Selection and habitat-specific allozyme variation in the self-fertilizing land snail *Cochlicopa lubrica* (O. F. Müller). *Journal of Natural History*, 35: 185–199. Doi: 10.1080/00222930150215323
- Aubry S., Labaune C., Magnin F., Kiss L. 2005. Habitat and integration within indigenous communities of *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Hygromiidae) a recently introduced land snail in south eastern France. *Diversity and Distributions*, 11(6): 539–547. Doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00189.x
- Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V., Shklyaruk A.N., Baidashnikov A.A., Vasyliuk A.V. 2013. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine. *Malacologica Bohemoslovaca*, 12: 62–69.
- Baur B., Klemm M. 1989. Absence of isozyme variation in geographically isolated populations of the land snail *Chondrina clienta*. *Heredity*, 63(2): 239–244.
- Bousset L., Henry P. Y., Sourrouille P., Jarne P. 2004. Population biology of the invasive freshwater snail *Physa acuta* approached through genetic markers, ecological characterization and demography. *Molecular Ecology*, 13(7): 2023–2036. Doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02200.x
- Burnham K.P., Overton W.S. 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*, 65(3): 625–633. Doi: 10.1093/biomet/65.3.625
- Cahill A.E., Viard F. 2014. Genetic structure in native and non-native populations of the direct-developing gastropod *Crepidula convexa*. *Marine Biology*, 161(10): 2433–2443. Doi: 10.1007/s00227-014-2519-2
- Cameron R.A.D. 1981. Functional aspects of shell geometry in some British land snails. *Biological Jour-*

- nal of the Linnean Society*, 16(2): 157–167. Doi: 10.1111/j.1095-8312.1981.tb01648.x
- Chao A. 2005. Species richness estimation. In: Balakrishnan N., Read C.B., Vidakovic B. (Eds). *Encyclopedia of Statistical Science*. Wiley, New York: 7907–7916.
- Chao A., Shen T.-J. 2009. SPADE Anne Chao's Website. Available online at <http://chao.stat.nthu.edu.tw>. [Accessed on 16 December 2017].
- De Mattia W. 2007. *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) (Gastropoda, Hygromiidae) in Italy and along the Croatian coast, with notes on its systematics and nomenclature. *Basteria*, 71(1-3): 1–12.
- De Mattia W., Pešić V. 2014. *Xeropicta* (Gastropoda, Hygromiidae) goes west: the first record of *X. krynickyi* (Krynicky, 1833) for Montenegro, with a description of its shell and genital morphology, and an additional record of *X. derbentina* (Krynicky, 1836) for Italy. *Ecologica Montenegrina*, 1(4): 193–200.
- Elton C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, 196 p.
- Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131(2): 479–491.
- Gaal O., Medgyesi G.A., Vereczkey L. 1980. *Electrophoresis in the separation of biological macromolecules*. John Wiley & Sons, Chichester, UK and Akademiai Kiado, Budapest, 422 p.
- Gilg M.R., Johnson E.G., Gobin J., Bright B.M., Ortolaza A.I. 2013. Population genetics of introduced and native populations of the green mussel, *Perna viridis*: determining patterns of introduction. *Biological Invasions*, 15(2): 459–472. Doi: 10.1007/s10530-012-0301-2).
- Goodfriend G.A. 1986. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Zoology*, 35(2): 204–223. Doi: 10.1093/sysbio/35.2.204
- Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. 2017. Expansion of the ranges of land mollusks of the genus *Xeropicta* (Gastropoda, Hygromiidae) in Ukraine. *Russian Journal of Biological Invasions*, 8(3): 212–217. Doi: 10.1134/S2075111717030043
- Handley L.L.-J., Estoup A., Evans D.M., Thomas C.E., Lombaert E., Facon B., Aebi A., Roy H.E. 2011. Ecological genetics of invasive alien species. *BioControl*, 56(4): 409–428. Doi: 10.1007/s10526-011-9386-2
- Holland B.S. 2001. Invasion without a bottleneck: microsatellite variation in natural and invasive populations of the brown mussel *Perna perna* (L.). *Marine Biotechnology*, 3(5): 407–415. Doi: 10.1007/s1012601-0060-Z
- Holm S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6: 65–70.
- Holyoak D.T., Seddon, M.B. 1985. Non-marine Gastropoda from France, Spain and Italy. *Journal of Conchology*, 32: 62–70.
- Höss M., Pääbo S. 1993. DNA extraction from Pleistocene bones by a silica-based purification method. *Nucleic Acids Research*, 21(16): 3913–3914.
- Johannesson K., Johannesson B., Lundgren, U. 1995. Strong natural selection causes microscale allozyme variation in a marine snail. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(7): 2602–2606. Doi: 10.1073/pnas.92.7.2602
- Johnson M.S. 1988. Founder effects and geographic variation in the land snail *Theba pisana*. *Heredity*, 61(1): 133–142. Doi: 10.1038/hdy.1988.98
- Karl S. A., Avise, J. C. 1992. Balancing selection at allozyme loci in oysters: implications from nuclear RFLPs. *Science*, 256(5053): 100–102. Doi: 10.1126/science.1348870
- Keller S.R., Taylor D.R. 2008. History, chance and adaptation during biological invasion: separating stochastic phenotypic evolution from response to selection. *Ecology Letters*, 11(8): 852–866. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01188.x
- Kolbe J.J., Larson A., Losos J.B., de Queiroz K. 2008. Admixture determines genetic diversity and population differentiation in the biological invasion of a lizard species. *Biology Letters*, 4(4): 434–437. Doi: 10.1098/rsbl.2008.0205.
- Kramarenko S.S. 2016. Patterns of spatio-temporal variation in land snails: a multi-scale approach. *Folia Malacologica*, 24(3): 111–177. Doi: 10.12657/folmal.024.008.
- Kramarenko S.S., Sverlova N.V. 2001. Terrestrial malakofauna (Gastropoda, Pulmonata) of Mykolajiv region. *Vestnik zoologii*, 35(2): 75–78 [In Russian].
- Kruskal W.H., Wallis W.A. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47(260), 583–621.
- Lavie B., Nevo E. 1986. Genetic selection of homozygote allozyme genotypes in marine gastropods exposed to cadmium pollution. *Science of the Total Environment*, 57: 91–98. Doi: 10.1016/0048-9697(86)90013-6
- Le Roux J., Wicczorek A.M. 2009. Molecular systematics and population genetics of biological invasions: towards a better understanding of invasive species management: Systematics and population genetics of biological invasions. *Annals of Applied Biology*, 154(1): 1–17. Doi: 10.1111/j.1744-7348.2008.00280.x
- Lee C.E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8): 386–391. Doi: 10.1016/S0169-5347(02)02554-5
- Lockwood B.L., Somero G.N. 2012. Functional determinants of temperature adaptation in enzymes of cold-versus warm-adapted mussels (Genus *Mytilus*). *Molecular Biology and Evolution*, 29(10): 3061–3070. Doi: 10.1093/molbev/mss111.
- Lounnas M., Correa A.C., Alda P., David P., Dubois M.-P., Calvopiña M., Caron Y., Celi-Erazo M., Dung B.T., Jarne P., Loker E.S., Noya O., Rodríguez-Hidalgo R., Toty C., Uribe N., Pointier J.-P., Hurtrez-Boussès S. 2018. Population structure and genetic diversity in the invasive freshwater snail *Galba schirazensis* (Lymnaeidae). *Canadian Journal of Zoology*, 96(5): 425–435. Doi: 10.1139/cjz-2016-0319
- Mann H.B., Whitney D.R. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *The Annals of Mathematical Statistics*, 18(1): 50–60.
- Matekin P.V. 1959. Adaptive variability and the process of speciation in Central Asian terrestrial snails of the family *Enidae*. *Zoologicheskij zhurnal*, 38(10): 1518–1536 [In Russian].
- Mayr E. 1965. The nature of colonizations in birds. In: Baker H.G.; Stebbins G. L. (Eds). *The genetics of*

- colonizing species*. Academic Press, New York: 29–43.
- Mooney H.A., Cleland E.E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10): 5446–5451. Doi: 10.1073/pnas.091093398
- Orlova M.I. 2011. Is biological invasion crucible for evolution? *Ekologicheskaya genetika*, 9(3): 33–46. Doi: 10.17816/ecogen9333-46
- Paolucci E.M., Sardiña P., Sylvester F., Perepelizin P.V., Zhan A., Ghabooli S., Cristescu M.E., Oliveira M.D., MacIsaac H.J. 2014. Morphological and genetic variability in an alien invasive mussel across an environmental gradient in South America. *Limnology and Oceanography*, 59(2): 400–412. Doi: 10.4319/lo.2014.59.2.0400
- Peakall R., Smouse P.E. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*, 28: 2537–2539. Doi: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/> [Accessed on: 1 March 2018].
- Rius M., Darling J.A. 2014. How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? *Trends in Ecology & Evolution*, 29(4): 233–242. Doi: 10.1016/j.tree.2014.02.003.
- Schileyko A.A. 1978. Terrestrial gastropods of the superfamily Helicoidea. *Fauna SSSR, Molluski*. 3(6). Leningrad, Nauka Publishing House: 1–384 [In Russian].
- Snegin E.A., Adamova V.V. 2017. Genetic structure analysis of the alien mollusk *Stenomphalia ravergiensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) population in Belgorod (Russia). *Russian Journal of Biological Invasions*, 8(4): 360–369. Doi: 10.1134/S2075111717040117
- Snegin E.A., Adamova V.V., Sichev A.A. 2017. Morphogenetic variability of native and adventitious populations of the *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Enidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 27(3): 119–132 [In Russian].
- Stepien C.A., Taylor C.D., Dabrowska K.A. 2002. Genetic variability and phylogeographical patterns of a nonindigenous species invasion: a comparison of exotic vs. native zebra and quagga mussel populations: Invasive mussel population genetics. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 314–328. Doi: 10.1046/j.1420-9101.2002.00385.x
- Tamburi N.E., Seuffert M.E., Martín P.R. 2018. Temperature-induced plasticity in morphology and relative shell weight in the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *Journal of Thermal Biology*, 74: 331–336. Doi: 10.1016/j.jtherbio.2018.04.008
- Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. 1994. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics*, 20(2): 176–183. Doi: 10.1006/geno.1994.1151

●

РЕЗЮМЕ. Недавняя находка *Xeropicta derbentina* на юге Среднерусской возвышенности (Белгородская область, РФ) позволила исследовать структуру адвентивных популяций на этапе колонизации новой территории. Выявлена высокая внутри- и межпопуляционная изменчивость раковины *X. derbentina* в разных частях ареала. На основе аллозимного и ПЦР-ISSR анализа установлено, что генетическая изменчивость в нативных и адвентивных популяциях *X. derbentina* находится на одинаковом уровне. При этом, потенциальное число мультилокусных генотипов, рассчитанное для белгородских популяций, предполагает дальнейшее усложнение их генетической структуры. Результат ISSR-анализа показал значительную генетическую дифференциацию ($F_{ST}=0,746$; $p=0,01$) двух адвентивных популяций из Белгородской области, что указывает на их разное происхождение из естественного ареала вида.

