

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ УРАЛА И ЮГА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

З.А. Снегин¹

М.Е. Гребенников²

¹Белгородский государственный
национальный
исследовательский
университет

Россия, 308015, г. Белгород,
ул. Победы 85

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

²Институт экологии рас-
тений и животных УрО РАН

Россия, 620144,
Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: gme@ira.uuran.ru

На основе анализа морфологической и генетической изменчивости, выявляемой методом гель-электрофореза белков и методом RAPD-ПЦР, изучено состояние генофондов четырех популяций *Bradybaena fruticum* Müll. (кустарниковая улитка) и пяти популяций *Chondrula tridens* Müll. (улитка трехзубая), обитающих в условиях юга Среднерусской возвышенности и Урала. Оценивается уровень фенотипического и генотипического разнообразия, рассматриваются генетико-автоматические процессы в популяциях и определяются векторы естественного отбора. Проводится расчет эффективной численности исследуемых групп.

Ключевые слова: наземные моллюски, популяционные генофонды, Среднерусская возвышенность, Уральский регион.

Введение

Изучение особенностей популяционной структуры видов – индикаторов изменений в биоценозах под действием различных факторов, включая антропогенные, является важной составляющей экологического мониторинга различных территорий. К таким видам, в частности, относят наземных моллюсков *Bradybaena fruticum* Müll. и *Chondrula tridens* Müll. Анализу внутрипопуляционной изменчивости этих видов посвящен ряд работ [1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10]. В ходе этих исследований показано, что данные виды чутко реагируют на сукцессионные процессы морфологией своей раковины, а также соотношением частот полиморфных признаков (конхиологических и биохимических). Индикационная способность этих видов усиливается относительной малоподвижностью особей и в тоже время многочисленностью популяций и широким распространением на территории Европы. Видится, что исследование популяций данных моллюсков, обитающих в различных ландшафтах, позволит получить более ясную картину состояния среды, и, кроме того, пополнит ряд данных о микроэволюционных процессах протекающих в настоящее время.

Цель работы. Сопоставление внутрипопуляционной изменчивости *Br. fruticum* и *Ch. tridens*, обитающих на территории Среднерусской возвышенности и Урала.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили коллекционные сборы раковин *Br. fruticum* и *Ch. tridens* с различных территорий (табл. 1), а также образцы тканей особей изучаемых видов, хранящиеся в криобанке, созданном при зоологическом музее БелГУ. Выборки из популяций были сделаны во время экспедиций с 2004 по 2009 годы. Моллюски собирались вручную с поверхности почвы, со стеблей и листьев растений, иногда в подстилке.

Для морфометрического анализа использовались раковины взрослых особей, закончивших рост, о чем свидетельствовал отворот устья. Схема промеров раковин представлена на рис. 1. Все параметры измерялись в миллиметрах с точностью до десятых долей (*Br. fruticum* – штангенциркулем, *Ch. tridens* – окуляр-микрометром). Нами были выбраны наиболее часто используемые в малакологии промеры раковины. Кроме того, рассчитывалось отношение ширины раковины к ее высоте ($ШР/ВР$), а также вычислялся индекс отношения высоты завитка к высоте раковины ($ВЗ/ВР$). До-

полнительно у *Ch. tridens* определяли степень развития приустьевой арматуры (индекс зазубренности) по формуле $\text{Index} = (ВУ + ШУ)/(a + b + c)$.

Таблица 1

Описание пунктов сбора

Вид	Пункт	Описание биотопа	Координаты
<i>Br. fruticum</i>	1	Заповедный участок «Стенки-Изгорья» (Белгородская область) - заболоченный биотоп, заросли ольхи, в травяном ярусе лопух и крапива	50°41'23.25" с. ш., 37°49'12.22" в. д.
	2	Памятник природы «Борки» (Белгородская область) - пойма р. Козинка, ивовняк, заросли лопуха, крапивы и хмеля.	50°08'16.39" с. ш., 37°53'02.28" в. д.
	3	Пойма р. Айдар, окрестности пос. Ровеньки (Белгородская область). Умеренно увлажненный открытый участок. Заросли лопуха, борщевика с примесью крапивы.	49°54'33.31" с. ш., 38°52'55.29" в. д.
	4	Природный парк «Оленьи ручьи» (Свердловская область, Нижнесергинский район) - сосново-еловый лес с березой и лиственницей, поляна заросли таволги, малины.	56°31'01.00" с. ш., 59°14'49.00" в. д.
<i>Ch. tridens</i>	5	Заповедный участок «Стенки-Изгорья» (Белгородская область) - меловой склон со степной и реликтовой кальцефильной растительностью.	50°40'44.80" с. ш., 37°48'29.48" в. д.
	6	Памятник природы «Борки» (Белгородская область) - меловой склон правого берега р. Козинка.	50°08'12.03" с. ш., 37°53'09.01" в. д.
	7	Памятник природы «Бекарюковский бор» (Белгородская область) - пойменные участки в долине р. Нежеголь	50°26'15.38" с. ш., 37°04'23.98" в. д.
	8	Участок «Калужный яр» природного парка «Ровеньский» (Белгородская область) - меловая балка, выходящая в пойму реки Айдар	49°57'02.88" с. ш., 38°53'49.32" в. д.
	9	Правый берег Михайловского пруда (р. Серга), Свердловская область, Нижнесергинский район, с. Аракаево - подножье склона и крутой склон, заросший травой. На склоне несколько скальных выходов известняка, у подножья которых есть скальные осыпи.	56°26'45.00" с.ш. 59°12'56.00" в.д.

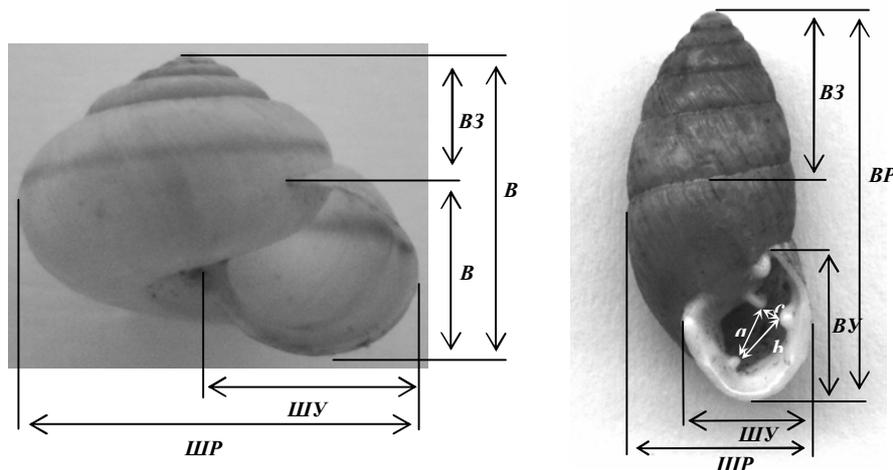


Рис. 1. Слева – раковина *Br. fruticum*, справа – раковина *Ch. tridens* (промеры: ВР – высота раковины, ШР – ширина раковины, ВЗ – высота завитка, ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья; расстояние между вершинами зубов: а – колумеллярного и парietального; b – колумеллярного и палатального; с – парietального и палатального)

Экстракцию водорастворимых белков проводили из ноги моллюсков, путем замораживания при -80°C с последующим оттаиванием и механическим измельчением тefлоновым гомогенизатором в 0.05 М трис-*HCl*-буфере (pH 6,7). Электрофорез изоферментов проводился в 10% полиакриламидном геле в камере VE-3 («Helicon»). Гелевый трис-*HCl*-буфер (концентрирующий гель pH 6,7, разделяющий гель pH 8,9); электродный трис-глициновый-буфер (pH 8,3). Окрашивание блоков на выявление

неспецифических эстераз проводилось в субстратной смеси: трис-*HCl* (*pH* 7.4), α -нафтилацетат, прочный красный TR; для выявления супероксиддисмутаз – калий-фосфатный буфер (*pH* 7.8), НТС, ФМС.

В качестве генетических маркеров *Br. fruticum* нами использовались четыре локуса мономерных неспецифических эстераз [1, 5]. Для *Ch. tridens* использовались пять локусов неспецифических эстераз и четыре локуса супероксиддисмутаз [9]. Наследование всех локусов идет по кодоминантному типу.

Кроме того, в популяциях *Br. fruticum* учитывали частоту встречаемости особей, имеющих продольную коричневую полосу на раковине (П+ - гомозиготный фенотип по рецессивному аллелю наличия полосы, [2]), а так же особей, обладающих желтым цветом раковины (Ц₃ - гомозиготный фенотип по аллелю желтой окраски [10])

Дополнительно популяции *Br. fruticum* и *Ch. tridens* были протестированы на основе ДНК-маркеров (RAPD-ПЦР). На первоначальном этапе был проведен скрининг по 17 случайным праймерам. Из них были выбраны два праймера, дающие наиболее хорошо выделяющиеся и воспроизводимые фингерпринты (рис. 2) – для *Br. fruticum* *OPF 8* (5'-GGGATATCGG-3'), для *Ch. tridens* *OPC 8* (5'-TGGACCGGTG-3'). RAPD-PCR выполняли в соответствии с правилами его постановки. Реакцию проводили в 20 мкл смеси, содержащей 20 нг геномной ДНК, 100 мМ трис-*HCl* (*pH* 8.3), 500 мМ *KCl*, 2 мМ *MgCl*, 0.25 dNTP, 0.5 мМ праймера, 0.5 единиц Taq ДНК полимеразы. Реакция проходила в следующих условиях: «горячий старт» – 2 мин/94°C, 35 циклов (денатурация – 45 с/94°C, отжиг праймера – 15 с/30°C, 15 с/45°C, синтез – 1 мин/72°C), дополнительный синтез – 10 мин/72°C, охлаждение до 4°C. Продукт ПЦР разделяли с помощью электрофореза в 2% агарозном геле с использованием TAE буфера. Блоки окрашивали бромистым этидием.

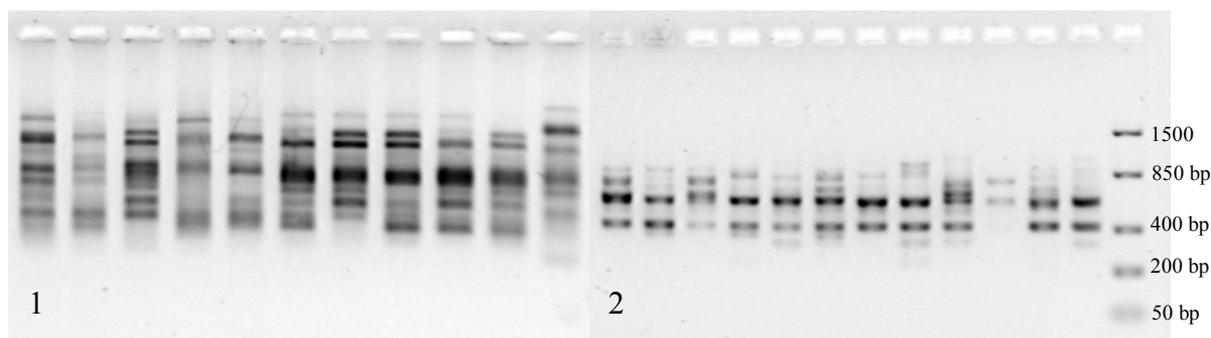


Рис. 2. RAPD-PCR спектры ДНК: 1 – *Ch. tridens*, праймер *OPC 8*; 2 – *Br. fruticum*, праймер *OPF 8*

По картинам электрофореза составляли бинарные матрицы, где присутствие полосы обозначалось как «1», отсутствие «0». Для праймера *OPF 8* было выделено 14 ампликонов, для праймера *OPC 8* – 10 ампликонов. Ввиду того, что при методе RAPD могут появляться неспецифические продукты амплификации, для анализа мы использовали четко просматриваемые и воспроизводимые ампликоны.

Обработка полученных данных проводилась с использованием программы GenAlEx [11] и TFGPA [12].

Полученные результаты и обсуждение

Значения промеров раковин и вычисляемых индексов приведены в таблицах 2, 3. Согласно полученным результатам среди популяций *Br. fruticum* наименьшие показатели отмечены в уральской группе (пункт 4). Среди популяций юга Среднерусской возвышенности подомные мелкие улитки отмечены в лесном биотопе заповедного участка «Стенки-Изгорья» (пункт 1). Наиболее крупные особи отмечены в группе, обитающей в степном биоме (пункт 3)¹.

В отношении популяций *Ch. tridens* получен обратный результат. Уральская группа (пункт 9) по морфометрическим признакам имеет наибольшее сходство с

¹ К степной зоне так же относится пункт 8. Пункты 1, 2, 5, 6, 7 относятся к лесостепной зоне, пункты 4, 9 – к лесной зоне.



группой «Стенки-Изгорья» (пункт 5). Обе эти группы, судя по размерам, относятся к варианту “*galiciensis*” [13, 14] и достоверно превосходят остальные группы из юга Среднерусской возвышенности, подходящих по вариант “*albolimbata*”. Что касается степени развития устьевого арматуры, то в уральской популяции отмечены наименьшие значения «индекса зазубленности» (*Index*). Известно, что усиление устьевого арматуры у данного вида является адаптацией к засушливому климату [15], и уменьшение этого индекса у особей уральской группы, вероятно, свидетельствует о том, что развитие улиток здесь протекает в более влажных условиях.

Таблица 2

Значения промеров раковин и вычисляемых индексов *Br. fruticum* (мм)

Пункт	<i>N</i>	<i>ЧО</i>	<i>ВР</i>	<i>ШР</i>	<i>ВУ</i>	<i>ШУ</i>	<i>ВЗ</i>	<i>ВР/ШР</i>	<i>ВЗ/ВР</i>
1	30	5.1±0.1	12.8±0.3	15.8±0.4	8.5±0.2	8.3±0.2	4.6±0.3	0.813±0.016	0.356±0.018
2	30	5.2±0.1	15.0±0.5	17.1±0.6	9.4±0.2	8.7±0.3	5.6±0.4	0.871±0.013	0.378±0.019
3	30	5.4±0.04	16.9±0.5	19.9±0.5	11.0±0.3	10.7±0.2	6.6±0.3	0.848±0.017	0.389±0.013
4	18	5.02±0.04	12.4±0.4	15.3±0.4	8.4±0.3	8.4±0.2	4.2±0.2	0.808±0.016	0.339±0.017

Примечание: *N* - количество промеренных особей; *ЧО* – число оборотов, абсолютные значения признаков указаны в миллиметрах $M \pm \Delta$

Таблица 3

Значения промеров раковин и вычисляемых индексов *Ch. tridens* (мм)

Пункт	<i>N</i>	<i>ЧО</i>	<i>ВР</i>	<i>ШР</i>	<i>ВУ</i>	<i>ШУ</i>	<i>ВЗ</i>	<i>ШР/ВР</i>	<i>ВЗ/ВР</i>	<i>Index</i>
5	150	6.7±0.5	12.6±0.1	5.3±0.1	4.8±0.1	3.9±0.05	5.3±0.1	0.432±0.007	0.418±0.004	2.36±0.05
6	21	6.2±0.4	9.6±0.3	4.3±0.1	4.8±0.1	3.9±0.1	4.0±0.1	0.450±0.011	0.390±0.01	2.34±0.2
7	79	6.0±0.03	9.3±0.1	4.3±0.04	3.6±0.1	3.0±0.03	3.7±0.1	0.456±0.006	0.397±0.007	2.31±0.05
8	39	6.1±0.3	9.7±0.2	4.6±0.1	4.0±0.1	3.2±0.1	3.8±0.2	0.462±0.013	0.380±0.02	2.24±0.08
9	60	7.1±0.1	12.8±0.2	5.8±0.1	4.7±0.1	4.0±0.04	5.6±0.1	0.455±0.006	0.434±0.005	2.19±0.04

Примечание: обозначения как в таблице 2

Оценка частоты встречаемости различных вариантов окраски раковины у *Br. fruticum* (табл. 4) показала следующее. Доля «полосатых» форм в уральской группе соответствует таковой, отмеченной для затененных лесных биотопов юга Среднерусской возвышенности (пункт 1, 2). Что касается варианта C_3 (желтая окраска раковины), то в уральской популяции зафиксированы достоверно высокие значения частоты этого фенотипа. Стоит отметить, что подобное увеличение доли «желтых» улиток отмечено нами ранее в популяциях *Br. fruticum*, обитающих на антропогенно-измененных территориях, где наблюдается повышенный радиоактивный фон [9].

Таблица 4

Частоты встречаемости вариантов окраски раковины у *Br. fruticum*

Пункт	<i>N</i>	$P+$	C_3
1	76	0.197	0.131
2	58	0.258	0.155
3	37	0.054	0.405
4	89	0.247	0.932

Частоты аллелей и показатели генетической изменчивости по изоферментным маркерам приведены в таблицах 5, 6, 7. Результаты сопоставления показывают, что в уральской популяции *Br. fruticum* наблюдается достоверное повышение частоты встречаемости аллеля *Est2-3*, что подтверждает данные, полученные ранее для других популяций этих улиток их уральского региона [10]. Кроме того, группа из пункта 4 пре-

восходит по уровню генетической гетерогенности популяции Среднерусской возвышенности.

Несколько иной результат получен при сопоставлении популяций *Ch. tridens*. Данные показывают, что уральская группа (пункт 9) не отличается особой оригинальностью по соотношению частот от популяций Среднерусской возвышенности, а по уровню генетической гетерогенности имеет наименьшие показатели.

Таблица 5
Частоты аллелей изоферментных маркеров в изучаемых популяциях *Br. fruticum*

Пункт	Аллель	<i>Est2</i>	<i>Est3</i>	<i>Est4</i>	<i>Est5</i>
1	1	0.287	0.053	0.327	0.013
	2	0.680	0.947	0.667	0.987
	3	0.033	0.000	0.000	0.000
	4	-	-	0.007	0.000
2	1	0.319	0.009	0.103	0.000
	2	0.534	0.802	0.897	1.000
	3	0.147	0.190	0.000	0.000
	4	-	-	0.000	0.000
3	1	0.000	0.189	0.365	0.000
	2	0.797	0.811	0.635	1.000
	3	0.203	0.000	0.000	0.000
	4	-	-	0.000	0.000
4	1	0.399	0.227	0.167	0.035
	2	0.197	0.773	0.833	0.965
	3	0.404	0.000	0.000	0.000
	4	-	-	0.000	0.000

Примечание: прочерк означает отсутствие в природе данных аллелей указанных локусов

Эти данные подтверждаются результатами кластерного анализа на основе генетических расстояний [16] невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA, рис. 2, 3). Согласно полученной картине популяция *Br. fruticum* из пункта 4 значительно дистанцировалась от остальных изученных групп, а популяция *Ch. tridens* из пункта 9 вошла в единый кластер с популяциями Среднерусской возвышенности.

Таблица 6
Частоты аллелей изоферментных маркеров в изучаемых популяциях *Ch. tridens*

Пункт	Аллель	<i>Est1</i>	<i>Est5</i>	<i>Est8</i>	<i>Est9</i>	<i>Est10</i>	<i>Sod1</i>	<i>Sod2</i>	<i>Sod3</i>	<i>Sod4</i>
5	1	0.054	0.020	0.189	0.047	0.162	0.000	0.000	0.000	0.736
	2	0.946	0.020	0.723	0.953	0.595	1.000	1.000	1.000	0.216
	3	-	0.155	0.088	0.000	0.243	-	0.000	0.000	0.047
	4	-	0.486	-	-	0.000	-	-	-	-
	5	-	0.318	-	-	0.000	-	-	-	-
6	1	0.000	0.143	0.476	0.000	0.071	0.000	0.024	0.000	0.024
	2	1.000	0.000	0.524	0.976	0.143	1.000	0.976	1.000	0.810
	3	-	0.071	0.000	0.024	0.500	-	0.000	0.000	0.167
	4	-	0.452	-	-	0.143	-	-	-	-
	5	-	0.333	-	-	0.143	-	-	-	-
7	1	0.022	0.007	0.000	0.416	0.248	0.000	0.000	0.000	0.296
	2	0.978	0.011	0.985	0.522	0.449	1.000	0.985	1.000	0.504
	3	-	0.077	0.015	0.062	0.270	-	0.015	0.000	0.201
	4	-	0.832	-	-	0.026	-	-	-	-
	5	-	0.073	-	-	0.007	-	-	-	-
8	1	0.000	0.060	0.000	0.798	0.250	0.214	0.024	0.000	0.631
	2	1.000	0.000	1.000	0.190	0.155	0.786	0.976	1.000	0.167
	3	-	0.060	0.000	0.012	0.452	-	0.000	0.000	0.202
	4	-	0.155	-	-	0.071	-	-	-	-
	5	-	0.726	-	-	0.071	-	-	-	-
9	1	0.021	0.000	0.042	0.042	0.271	0.000	0.000	0.000	0.000
	2	0.979	0.000	0.958	0.958	0.563	1.000	1.000	1.000	1.000
	3	-	0.000	0.000	0.000	0.167	-	0.000	0.000	0.000
	4	-	1.000	-	-	0.000	-	-	-	-
	5	-	0.000	-	-	0.000	-	-	-	-



Таблица 7

Показатели генетической изменчивости и значения эффективной численности в сравниваемых популяциях *Br. fruticum* и *Ch. tridens*, вычисленные по изоферментным маркерам

Вид	Пункт	N	$P\%$	A_e	μ	h_μ	H_o	H_e	F	I	N_e	N_e/N
<i>Br. fruticum</i>	1	75	100	1.45	1.81	0.470	0.266	0.259	0.021	0.424	73.5	0.980
	2	58	75	1.53	1.86	0.431	0.233	0.274	0.335	0.462	39.7	0.748
	3	37	75	1.45	1.64	0.522	0.203	0.273	0.416	0.411	26.2	0.708
	4	99	100	1.69	1.97	0.447	0.280	0.334	0.116	0.548	88.7	0.896
<i>Ch. tridens</i>	5	74	66.67	1.52	1.92	0.425	0.152	0.248	0.389	0.442	53.3	0.720
	6	21	66.67	1.63	1.96	0.437	0.206	0.250	0.175	0.448	17.9	0.851
	7	137	77.78	1.60	1.97	0.406	0.165	0.248	0.335	0.442	102.6	0.749
	8	42	66.67	1.59	2.04	0.389	0.148	0.265	0.441	0.480	29.2	0.694
	9	24	44.44	1.18	1.32	0.577	0.074	0.087	0.767	0.158	13.6	0.567

Примечание: P – процент полиморфных локусов; A_e – среднее эффективное число аллелей на локус; μ – среднее число фенотипов; h_μ – доля редких форм; I – индекс Шеннона; N_e – эффективная численность (показатели μ и h_μ оценены по Животовскому, [17], стр. 113)

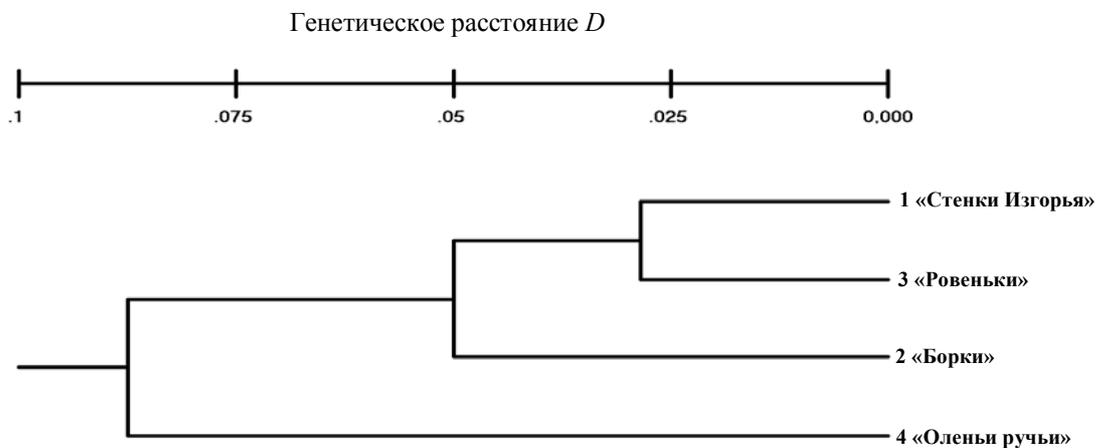


Рис. 2. Дендрограмма генетических расстояний по Неи [16] (UPGMA) между популяциями *Br. fruticum*

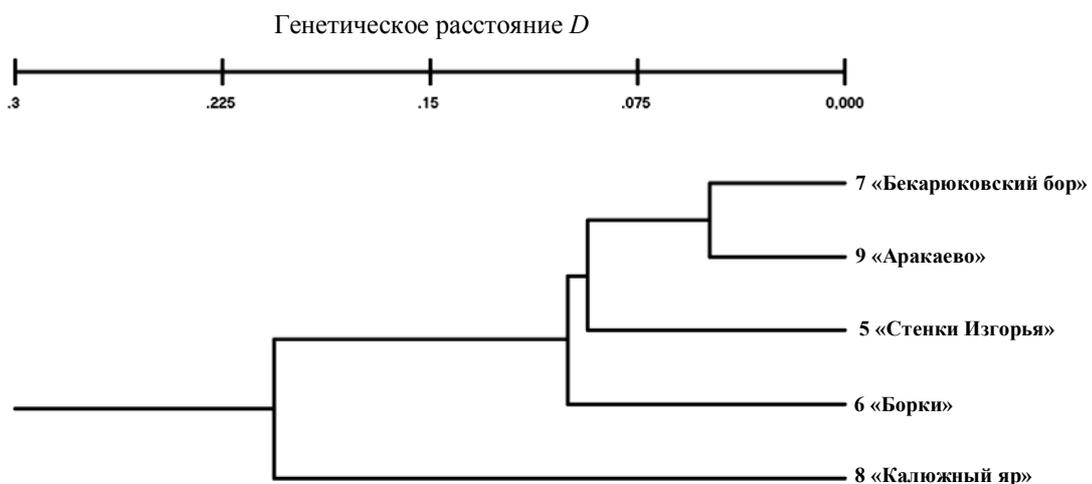


Рис. 3. Дендрограмма генетических расстояний по Неи [16] (UPGMA) между популяциями *Ch. tridens*

Изучение RAPD-ПЦР спектров в основном подтверждает выводы, полученные на основе изучения ферментных спектров (табл. 8, 9). Но, по уровню полиморфизма ДНК уральская группа *Br. fruticum* уступает популяциям Среднерусской возвышенности, а уральская популяция *Ch. tridens*, наоборот отличается наибольшей полиморфностью.

Объяснить подобное несоответствие можно следующим. Дело, вероятно, в том, что изоферментные спектры являются маркерами кодирующей части генома, которая подвержена действию естественного отбора. И распределение частот в этом случае во многом определяется характером биотопических факторов. Что касается RAPD-ПЦР спектров, то они затрагивают некодирующие участки ДНК, соотношение частот которых определяется генетико-апоматическими процессами.

Таблица 8

Показатели генетической изменчивости сравниваемых популяций *Br. fruticum* и *Ch. tridens*, вычисленные по RAPD-ПЦР спектрам

Вид	Пункт	<i>N</i>	<i>P</i> %	<i>p</i>	<i>q</i>	<i>Ae</i>	<i>He</i>	<i>I</i>
<i>Br. fruticum</i>	1	24	71.4	0.341	0.659	1.50	0.271	0.392
	2	29	78.6	0.311	0.689	1.35	0.211	0.264
	3	43	92.9	0.301	0.699	1.43	0.252	0.262
	4	84	64.3	0.259	0.741	1.18	0.127	0.213
<i>Ch. tridens</i>	5	18	80.0	0.325	0.675	1.61	0.338	0.496
	6	20	90.0	0.215	0.785	1.47	0.290	0.444
	7	74	100.0	0.354	0.646	1.80	0.438	0.629
	8	41	100.0	0.394	0.606	1.39	0.245	0.384
	9	22	90.0	0.314	0.686	1.64	0.364	0.531

Примечание: *p* – средняя частота присутствия аллели, *q* – средняя частота отсутствия аллели; все остальные показатели как в таблице 7.

Таблица 9

Генетическое расстояние Нея (*Nei*, 1972) между изучаемыми популяциями, вычисленное по RAPD-ПЦР спектрам

<i>Br. fruticum</i>					<i>Ch. tridens</i>					
Пункты	1	2	3	4	Пункты	5	6	7	8	9
1	0.000				5	0.000				
2	0.120	0.000			6	0.080	0.000			
3	0.061	0.140	0.000		7	0.161	0.172	0.000		
4	0.155	0.145	0.109	0.000	8	0.376	0.343	0.154	0.000	
					9	0.175	0.110	0.108	0.150	0.000

Таким образом, результаты анализа генофондов и факт географической удаленности с одной стороны демонстрируют, что изучаемые группы улиток Урала и Среднерусской возвышенности длительное время эволюционировали самостоятельно. Тем не менее, несмотря на оригинальность, эти группы сохранили видоспецифичный характер строения раковины, расположение локусов изоферментов и фрагментов ДНК.

В заключении нами была рассчитана эффективная численность исследуемых групп улиток. Она рассчитывалась по формуле, учитывающей уровень инбридинга в популяции [18]:

$$Ne = \frac{N}{1 + F}$$

Результаты расчетов приведены в табл. 7. Ввиду того, что определение общей численности особей в исследуемых популяциях связано с определенными трудностями, для получения сопоставимых данных мы вычислили отношение эффективного размера выборки к ее общему объему. В дальнейшем полученные индексы можно будет использовать для вычисления *Ne* в больших популяциях, когда их общая численность будет определена. Согласно полученным данным соотношение *Ne/N* для большинства популяций *Br. fruticum* и *Ch. tridens* укладывается в общий диапазон доли



Ne, предложенный Кроу, Мортон и Кимурой [19, 20]. Авторы определили, что для большинства организмов доля *Ne* составляет в среднем 0,75, а для многих популяций человека лежит в диапазоне 0,69-0,95. Вместе с тем, обращает внимание высокий уровень инбридинга в уральской популяции *Ch. tridens*, где доля *Ne* приближается к минимальному значению для предложенной формулы (0,5).

Работа выполнена при финансовой поддержке программы РНПВШ № 2.2.3.1/ 9731, РФФИ № 09-04-97513 р_центр_а., Министерства образования и науки РФ ГК П 1050.

Список литературы

1. Матеев П. В., Макеева В. М. Полиморфная система эстераз и пространственная структура вида у кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Mull.) // Журн. общ. биол. – 1977. – Т. 38. – № 6. – С. 908-913.
2. Хохуткин И.М. О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Mull.) // Генетика. – 1979. – Т. 15. – № 5. – С. 868-871.
3. Хохуткин И.М. Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков. – Екатеринбург: УрО РАН, 1997. – 175 с.
4. Зейферт Д.В. Действие естественного отбора на генетическую структуру популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Mull.) // Журн. общ. биол. – 1987. – Т. 48. – № 4. – С. 549-554.
5. Макеева В.М., Белоконов М.М., Малюченко О.П. Оценка состояния генофонда природных популяций беспозвоночных животных в условиях фрагментарного ландшафта Москвы и Подмосковья (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll) // Генетика. – 2005. – № 11. – С.1495-1510.
6. Снегин Э.А. Оценка состояния популяционных генофондов наземных моллюсков в условиях влияния горно-обогатительных комбинатов на примере *Bradybaena fruticum* Müll (Gastropoda, Pulmonata) // Экологическая генетика. – 2010. – Т. VIII. – № 2. – С. 45-55.
7. Гребенников М.Е. Реликтовые популяции *Chondrula tridens* (Müll, 1974) на Среднем Урале // Актуальные проблемы биологии и экологии. – Сыктывкар, 1999. – С. 49.
8. Крамаренко С. С., Сверлова Н. В. Міжпопуляційна мінливість конхологічних ознак наземного моллюска *Chondrula tridens* (Buliminidae) Північно-західного Причорномор'я // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. – Львів: 2006. – Т. 22. – С.105-118.
9. Снегин Э.А. К вопросу о роли принципа основателя в формировании генофондов адвентивных колоний на примере *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. – 2011. – Т. 90. – № 6. – С. 643 – 648.
10. Снегин Э. А. Структура расселенности *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга лесостепной зоны Русской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: Изд-во МГУ, 1999. – 22 с.
11. Peakall R., Smouse P.E., GenAEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Australian National University, Canberra, Australia. – 2001. <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAEx/>.
12. Miller M.P. Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3. A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Department of Biological Sciences Northern Arizona University, Flagstaff, USA. – 1997. <http://www.markgeneticssoftware.net>.
13. Clessin S. Aus meiner Novtäten-Mappe // Malakozoologische Blätter. – 1879. – Bd. 1. – S. 3-16.
14. Clessin S. Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. – Nürnberg: 1887. – 358 s.
15. Матеев П. В. Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории современных лесов района // Зоол. журн. – 1950. – Т. 29, Вып. 3. – С. 193-205.
16. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. – 1978. – Vol. 89. – P. 583-590.
17. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
18. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. – М.: Мир, 1978. – 560 с.
19. Crow J. F., Morton N. E. Measurement of gene frequency drift in small population // Evolution. – 1955. – Vol. 9. – P. 202-214.
20. Crow J. F., Kimura M., An introduction to population genetics theory. – N.Y.: Harpers and Row, 1970. – 591 p.

ANALYSIS OF THE VARIABILITY OF MODEL SPECIES OF TERRESTRIAL MOLLUSCS IN THE POPULATIONS OF URAL AND SOUTH OF MID-RUSSIA UPLAND

E.A. Snegin¹

M.E. Grebennikov²

*¹Belgorod State National
Research
University*

*Pobedy St., 85, Belgorod, 308015,
Russia*

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

*²Institute of Plant and Animal
Ecology UrB RAS*

*8 Marta St., 202, Ekaterinburg,
620144, Russia*

E-mail: gme@ipae.uran.ru

Based on the analysis of morphological and genetic variability detectable by gel electrophoresis of proteins and RAPD-PCR method, we studied the state of the gene pool of the four populations *Bradybaena fruticum* Müll. (bush snail) and five populations *Chondrula tridens* Müll. (threedens snail) living in the south of Mid-Russia Upland and the Urals. The level of phenotypic and genotypic diversity has been estimated, genetic and automatic processes in populations have been considered and vectors of natural selection have been identified. The calculation of the effective number of the groups has been performed.

Key words: land snails, population gene pool, Mid-Russia Upland, the Ural region.