

3. Левина О. В. Динамика размерно-возрастного состава популяций некоторых лимнейд в сезонном аспекте / О. В. Левина // Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе – Л. : Наука, 1975. – Сб. 5. – С. 86–88.
4. Стадниченко А. П. Лymnaeidae и Acroloxidae Украины: методы сбора и изучения, биология, экология, полезное и вредное значение / Агнеса Полікарпівна Стадниченко: Моногр. – Житомир : Рута, 2006. – 168 с.
5. Березкина Г. В. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков / Г. В. Березкина, Я. И. Старобогатов // Труды зоологического института АН СССР. – 1988. – Т. 174. – 306 с.
6. Dogterom G. E. Environmental and hormonal control of the seasonal egg laying period in field specimens of *Lymnaea stagnalis*. / G. E. Dogterom, R. Thijssen, H. Van. Loenhout // Gen. and comp. endocrinol. – 1985. – Vol. 57, № 1. – P. 37–42.

*Т. Л. Скок*

Житомирский государственный университет им. Ивана Франко

**ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ И СКОРОСТЬ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ *LYMNAEA STAGNALIS* (MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA) В ТЕКУЧИХ ВОДОЕМАХ РАЗНЫХ ЛАНДШАФТНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ЗОН УКРАИНЫ**

Путем ежемесячного определения возрастной структуры четырех популяций прудовика озерного (*Lymnaea stagnalis* Linné, 1758) исследована длительность жизни животных в разных климатических условиях Украины. По некоторым анатомическим и гистологическим признакам половой системы установлены примерный возраст и высота раковины, при которых эти моллюски становятся полностью половозрелыми.

*Ключевые слова:* возрастные группы (кластеры, генерации), гермафродитная зрелость, *L. stagnalis*

*T. L. Skok*

Zhytomyr Ivan Franko State University

**LIFE DURATION AND SEXUAL MATURATION RATE OF *LYMNAEA STAGNALIS* (MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA) IN THE RIVERS OF DIFFERENT LANDSCAPE-CLIMATIC ZONES OF UKRAINE**

Life duration of *Lymnaea stagnalis* (Linné, 1758) was researched in different climatic conditions of Ukraine by monthly determination of the age structure of four populations of these animals. Approximate age and height of the shell, at which these mollusks are fully matured, have been established for some anatomical and histological features of the reproductive system.

*Key words:* age groups (clusters, generations), hermaphroditic maturation, *L. stagnalis*

УДК 575.22; 502.4

Э. А. СНЕГИН, О. Ю. АРТЕМЧУК, А. А. СЫЧЕВ, Е. С. НЕНАШЕВА

Лаборатория популяционной генетики и генотоксикологии НИУ «БелГУ»  
ул. Победы 85, Белгород, 308015, Россия

**К ВОПРОСУ О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЭРОЗИИ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ НА ПРИМЕРЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ**

Анализируются генетические процессы, протекающие в популяциях наземных моллюсков в условиях юга Среднерусской возвышенности за пятнадцатилетний период. Рассматриваются эрозийные процессы в генофондах. Выдвигается гипотеза о стабильном существовании

большинства изученных популяций благодаря историческим предпосылкам и компенсаторным реакциям на генетическом уровне.

*Ключевые слова:* наземные моллюски, генетическая эрозия, генетическая революция, лесостепной ландшафт

Постепенное осознание уникальных свойств живой материи приводит к мысли о том, что происходящие в природе изменения, вызванные деятельностью человека, являются естественным процессом, подчиняющимся общим законам мироздания. Биосфера, просуществовавшая на нашей планете более трех миллиардов лет, безусловно, «научилась» обороняться от энтропийных явлений. Стабильное существование различных видов, не являющихся паразитами или вредителями, в условиях антропогенной трансформации территорий тому подтверждение. Генетический потенциал и естественный отбор как бы «вплывают» эти виды в изменившиеся ландшафты, что позволяет поддерживать информационную емкость экосистем. Весьма наглядным примером такой стабилизации являются генетические процессы, протекающие в популяциях наземных моллюсков, которые в силу своей малоподвижности не могут мигрировать на большие расстояния и отвечают на изменившиеся условия среды перестройкой своего генофонда.

Исследования проводились на юге лесостепи Среднерусской возвышенности. Объектами исследования были виды, являющиеся биоиндикаторами антропогенного воздействия на экосистемы – *Bradybaena fruticum* и *Chondrula tridens*, а также уязвимые виды, занесенные в региональную красную книгу, – *Helicopsis striata*, *Cepaea vindobonensis* и *Helix pomatia*.

#### **Материал и методы исследований**

Исследования проводились с использованием комплексного подхода, включающего анализ фенотипической изменчивости раковины, локусов изоферментов, а также RAPD и ISSR маркеров ДНК. Описание используемых маркеров приведено в табл. 1. Кроме того, оценивалась степень повреждения молекул ДНК методом щелочного гель-электрофореза лизированных клеток (метод ДНК-комет, Comet assay [1]). Исследования проводились в 1996–2011 годах.

#### **Результаты исследований и их обсуждение**

Согласно полученным данным в исследуемых популяциях моллюсков наблюдали уменьшение фенотипического и аллельного разнообразия, сокращение количества комбинаций и увеличение коэффициента инбридинга. Такие эрозийные процессы вызваны крайней расчлененностью видового населения в условиях лесостепного и степного ландшафтов юга лесостепи Среднерусской возвышенности. Кроме того, здесь на естественное дробление популяций накладывается территориально механическая изоляция, вызванная воздействием человека. Особенно четко подобная ситуация прослеживалась в районах воздействия предприятий горно-металлургического комплекса, где помимо разрушения естественных местообитаний наблюдается насыщение среды вредными химическими элементами [2, 3]. Известно также, что повышению уровня гомозиготности в изучаемых популяциях во многом может способствовать способность наземных моллюсков к самооплодотворению [4]. Усредненные показатели уровня генетической изменчивости у различных видов приведены в табл. 2.

Вместе с тем пятнадцатилетние наблюдения, например, за популяциями *Br. fruticum* не выявили сокращения численности в этих группах и каких либо других признаков угнетения, даже там где ранее было зафиксирована полная гомозиготность по ряду локусов [5].

Подобная картина наблюдалась и в популяциях других изучаемых видов, в которых не проводились долговременные исследования, как с кустарниковой улиткой, но, несмотря на явную изоляцию и установленную нами повышенную мономорфность по исследуемым локусам, многие изучаемые популяции сохранили высокую эффективную численность, которая в нашем случае оценивалась по уровню инбридинга. Отношения эффективной численности к общей численности популяций приведены в таблице 2. Стоит отметить, что по нашим данным, в основном эти отношения не выходили за рамки диапазона 0,69-0,95, который был установлен ранее для популяций человека [6].

## Маркеры, используемые для анализа генетической структуры изучаемых популяций

Вид	Маркер	Источник
<i>Bradybaena fruticum</i> N=1021 N <sub>p</sub> =18	Четыре локуса неспецифических эстераз	[7, 8]
	Наличие коричневой продольной полосы на раковине (гомозиготный фенотип по рецессивному аллелю наличия полосы)	[9]
	Желтая окраска раковины (гомозиготный фенотип по аллелю желтой окраски)	[5, 10]
	RAPD маркер. Четырнадцать локусов по праймеру OPF 8	[11]
	ISSR маркер. Четырнадцать локусов по праймеру It 1, Шестнадцать локусов по праймеру UBC 827	[12]
<i>Chondrula tridens</i> N=1783 N <sub>p</sub> =19	Пять локусов неспецифических эстераз и четыре локуса супероксиддисмутаз	[13, 14]
	RAPD маркер. тринадцать локусов по праймеру OPC 8	НД
	ISSR маркер. Восемнадцать локусов по праймеру SAS 1, восемнадцать локусов по праймеру UBC 827	НД
<i>Helicopsis striata</i> N=1025 N <sub>p</sub> =19	Двенадцать продольных коричневых полос в различной комбинации (157 комбинаций)	[15]
	Три локуса неспецифических мономерных эстераз, один локус димерной супероксиддисмутазы	
	RAPD маркер. двенадцать локусов по праймеру OPA 1	НД
	ISSR маркер. шестнадцать локусов по праймеру UBC 811,	НД
<i>Helix pomatia</i> N=345 N <sub>p</sub> =3	Локус неспецифической димерной эстеразы, локус димерной супероксиддисмутазы, локус димерной малатдегидрогеназы	[16], НД
	RAPD маркер. Двадцать четыре локуса по праймеру OPF-7 и двадцать один локус по праймеру OPA-7	НД
<i>Cepaea vindobonensis</i> N=864 N <sub>p</sub> =9	Пять продольных коричневых лент на раковине в различной комбинации (6 комбинаций)	[17]
	Один локус мономерной и два локуса димерных неспецифических эстераз	[18]

Примечания: N – общее число исследованных особей, N<sub>p</sub> – общее число исследованных популяций, НД – неопубликованные данные авторов.

Таблица 2

## Показатели генетического разнообразия в популяциях исследуемых видов

Вид	P%	A <sub>e</sub>	H <sub>0</sub>	H <sub>e</sub>	I	μ	Ne/N
<i>Br. fruticum</i>	86,11	1,42±0,10	0,223±0,058	0,245±0,061	0,416	1,82±0,44	0,82±0,06
<i>Ch. tridens</i>	67,25	1,49±0,07	0,158±0,022	0,227±0,023	0,404	1,86±0,09	0,77±0,03
<i>H. striata</i>	64,47	1,29±0,24	0,202±0,076	0,267±0,097	0,450	1,86±0,31	0,72±0,08
<i>H. pomatia</i>	100	1,90±0,23	0,430±0,143	0,468±0,071	0,779	2,34±0,42	0,91±0,02
<i>C. vindobonensis</i>	92,60	1,33±0,11	0,193±0,060	0,217±0,062	0,373	1,70±0,15	0,89±0,06

Примечания: P – процент полиморфных локусов; A<sub>e</sub> - среднее эффективное число аллелей на локус; H<sub>0</sub> - средняя наблюдаемая гетерозиготность; H<sub>e</sub> - средняя ожидаемая гетерозиготность; μ - среднее число фенотипов; I – индекс Шеннона, Ne – эффективная численность, N – общая численность популяции.

Стоит отметить, что на уровень аллельного и фенотипического разнообразия популяций исследуемых видов, вероятно, оказывают влияние не только современные геоморфологические процессы, обусловленные влиянием человека, но и исторические аспекты. В период расселения улиток по территории лесостепи в силу особенностей ландшафтов Среднерусской возвышенности происходило естественное дробление населения вида на изолированные группы. Если такие популяции издавна подвергались дополнительному прессингу со стороны человека в результате распашки территории, перевыпаса скота, выжигания растительности, то происходило постоянное колебание их численности при обитании на одном и том же месте или при вынужденном освоении новых территорий. Такая динамика, вероятно, в силу действия отбора и стохастических процессов, вызванных «эффектом бутылочного горлышка» или «эффектом основателя», усиливала мономорфность этих групп. При этом, есть мнение, что

популяции, которые обитали долгое время в природных фрагментированных ландшафтах, частично избавлены от нагрузки рецессивных генов и поэтому меньше подвержены давлению близкородственного скрещивания, чем виды из недавно фрагментированных ландшафтов [19].

Кроме того, дробление ареала вида в условиях лесостепи могло спровоцировать так называемый эффект «генетической революции», который описан для узколокальных изолированных групп [20]. Согласно данной гипотезе, в условиях изоляции, т.е. в условиях, в которых сегодня находится большинство изучаемых популяций региона, селективную ценность получили гены, которые особенно жизнеспособны в гомозиготном состоянии и редки в открытых популяциях из-за доминирования в них так называемых «хорошо смешивающихся генов». Попав в условия иной генетической среды так называемые «солисты» оказались в более выгодном положении. Причем, по мнению Майра этот процесс мог затронуть одновременно большое количество локусов. Такая генетическая стратегия, по нашим данным, реализуется так же в адвентивных колониях наземных моллюсков [14].

Если же группа в силу особенностей ландшафта оставалась долгое время в мало нарушенном благоприятном биотопе, то, несмотря на недавно возникшую изоляцию, сохранила в себе аллельный потенциал, характерный для первобытных популяций. Т.е. в настоящее время мы застаем смену аллельного состава в такой группе на промежуточном этапе. Подобные явления мы неоднократно наблюдали в ряде популяций изучаемых видов в районе исследования.

Нами проведено было также пробное тестирование территории юга Среднерусской возвышенности в градиенте антропогенного пресса на предмет выявления зон с повышенной мутагенной нагрузкой. Исследования показали, что в большинстве изученных групп отмечен нулевой уровень разрушения ДНК (в некоторых группах отмечен небольшой процент апоптических клеток). Только в нескольких популяциях *Br. fruticum* у единичных особей зафиксировано повышение доли поврежденной ДНК, вызванное, вероятно, пестицидной нагрузкой и влиянием промышленных поллютантов (индекс ДНК-комет некоторых клеток у них по четырехбалльной шкале доходил до третьего уровня).

## Выводы

Полученные данные свидетельствуют об удовлетворительном состоянии большинства изучаемых популяций улиток. Вместе с тем стоит отметить, что этот вывод требует определенной доли осторожности и обнадеживающие результаты не должны притуплять бдительность и наше стремление к разумной природоохранной деятельности. Непосредственное уничтожение биотопов и создание условий для перекрывания ниш приводит к такой ситуации, когда компенсаторные популяционные реакции не справляются с проблемой и группа вымирает. Подобную картину мы неоднократно наблюдали в черте г. Белгорода, где за истекший период ряд популяций *Br. fruticum* были уничтожены путем полного разрушения их мест обитания вследствие строительных работ и образования токсичных свалок. В ряде случаев в городских условиях было зафиксировано вытеснение естественных популяций кустарниковой улитки сетчатым слизнем (*Deroceras reticulatum*) и интродуцированным видом *Stenomphalia ravergeri*.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (государственный контракт П 1050).*

1. Применение метода щелочного гель-электрофореза изолированных клеток для оценки генотоксических свойств природных и синтетических соединений: Методические рекомендации. – М., 2006. – 27 с.
2. Снегин Э. А. Содержание химических элементов в раковинах наземных моллюсков в условиях влияния горно-обогатительных комбинатов / Э. А. Снегин // Проблемы региональной экологии. – 2009. – № 1. – С. 22–27.
3. Снегин Э. А. Оценка состояния популяционных генофондов наземных моллюсков в условиях влияния горно-обогатительных комбинатов на примере *Bradybaena fruticum* Müll (Gastropoda, Pulmonata) / Э. А. Снегин // Экологическая генетика. – 2010. – Т. VIII, № 2. – С. 45–55.

4. Baur B. Absence of isozyme variation in geographically isolated populations of the land snail *Chondrina clienta* / B. Baur, M. Klemm // Heredity. – 1989. – Vol. 63, № 2. – P. 239–244.
5. Снегин Э. А. Структура расселенности *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга лесостепной зоны Русской равнины : автореф. дис. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. / Э. А. Снегин. – М., 1999. – 22 с.
6. Crow J. F. An introduction to population genetics theory / J. F. Crow. – N.Y. : Harpers and Row, 1970. – 591 p.
7. Матекин П. В. Полиморфная система эстераз и пространственная структура вида у кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Mull.) / П. В. Матекин, В. М. Макеева // Журн. общей биологии. – 1977. – Т. 38, № 6. – С. 908–913.
8. Макеева В. М. Оценка состояния генофонда природных популяций беспозвоночных животных в условиях фрагментарного ландшафта Москвы и Подмосковья (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll)) / В. М. Макеева, М. М. Белоконов, О. П. Малоченко // Генетика. – 2005. – № 11. – С. 1495–1510.
9. Хохуткин И. М. О наследовании признака "опоясанности" в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Mull.) / И. М. Хохуткин // Генетика. – 1979. – Т. 15, № 5. – С. 868–871.
10. Снегин Э. А. Эколого-генетические аспекты расселения *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в элементах лесостепного ландшафта / Э. А. Снегин // Экология. – 2005. – № 1. – С. 39–47.
11. Снегин Э. А. Анализ изменчивости модельных видов наземных моллюсков в популяциях Урала и юга Среднерусской возвышенности / Э. А. Снегин, М. Е. Гребенников // Научные ведомости БелГУ Сер.: Естественные науки. – 2011. – № 9 (104), вып. 15. – С. 67–75.
12. Снегин Э. А. Анализ генетической изменчивости популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* Müll. с использованием RAPD и ISSR маркеров / Э. А. Снегин // Научные ведомости БелГУ Сер.: Естественные науки. – 2011. – № 15 (110), вып. 16. – С. 37–43.
13. Снегин Э. А. Генетическая структура популяций модельных видов наземных моллюсков в условиях урбанизированного ландшафта на примере *Chondrula tridens* Müll (Gastropoda, Pulmonata) / Э. А. Снегин // Экологическая генетика. – 2011. – Т. IX, № 2. – С. 54–64.
14. Снегин Э. А. К вопросу о роли принципа основателя в формировании генофондов адвентивных колоний на примере *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata) / Э. А. Снегин // Зоологический журн. – 2011. – Т. 90, № 6. – С. 643–648.
15. Снегин Э. А. Оценка жизнеспособности популяций особо охраняемого вида *Helicopsis striata* Müller (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности / Э. А. Снегин, А. А. Сычев // Теоретическая и прикладная экология. – 2011. – № 2. – С. 84–93.
16. Снегин Э. А. Анализ жизнеспособности популяций особо охраняемых видов на примере *Helix pomatia* L. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) / Э. А. Снегин // Теоретическая и прикладная экология. – 2010. – № 2. – С. 91–96.
17. Крамаренко С. С. Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Cepaea vindobonensis* (Pulmonata, Helicidae) в урбанизированных и природных популяциях / С. С. Крамаренко, И. М. Хохуткин, М. Е. Гребенников // Экология. – 2007. – № 1. – С. 42–48.
18. Снегин Э. А. Оценка жизнеспособности популяций особо охраняемого вида *Cepaea vindobonensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга лесостепи Среднерусской возвышенности / Э. А. Снегин // Вестник КрасГАУ. – 2011. – № 11. – В печати.
19. Хански И. Ускользающий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. / И. Хански – М. : Т-во научных изданий КМК, 2010. – 340 с.
20. Майр Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М. : Мир, 1968. – 398 с.

Е. А. Снегин., О. Ю. Артемчук, А. А. Сычев, К. С. Ненашева  
 Лабораторія популяційної генетики і генотоксикології НДІ „БелДУ”

## ДО ПИТАННЯ ПРО ГЕНЕТИЧНУ ЕРОЗІЮ І ГЕНЕТИЧНУ РЕВОЛЮЦІЮ В ПОПУЛЯЦІЯХ УРБАНІЗОВАНИХ ТЕРИТОРІЙ НА ПРИКЛАДІ НАЗЕМНИХ МОЛЮСКІВ

Аналізуються генетичні процеси, які відбуваються у популяціях наземних моллюсків в умовах півдня середньоросійського підвищення за п'ятирічний період. Розглядаються ерозійні процеси в генофондах. Висунуто гіпотезу про стабільності існування більшості досліджених популяцій завдяки історичним передумовам і компенсаторним реакціям на генетичному рівні.

*Ключові слова:* наземні моллюски, генетична ерозія, генетична революція, лісостеповий ландшафт

ON THE GENETIC EROSION AND GENETIC REVOLUTION IN URBAN AREAS  
POPULATIONS: TERRESTRIAL MOLLUSKS AS IN EXAMPLE

Genetic processes in terrestrial mollusks populations in the south of Mid-Russia Upland for 15 years are analyzed. Erosion processes in gene pools are considered. The hypothesis on a stable existence of the majority of studied populations on the basis of historical prerequisites and compensatory responses at the genetic level is given.

*Key words: terrestrial mollusks, genetic erosion, genetic revolution, the forest-steppe landscape*

УДК 594.124:591.05

А. А. СОЛДАТОВ, Т. И. АНДРЕЕНКО, И. В. ГОЛОВИНА

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины  
пр-т Нахимова, 2, Севастополь, 99011, Украина

**АДАПТИВНАЯ РЕОРГАНИЗАЦИИ ТКАНЕВОГО МЕТАБОЛИЗМА  
У МОЛЛЮСКОВ ТОЛЕРАНТНЫХ К ВНЕШНЕЙ ГИПОКСИИ**

В условиях кислородного оптимума в организме толерантного к гипоксии моллюска *Anadara inaequalis* Br. сохраняются анаэробные процессы. Происходит активное использование угловодных субстратов. Ткани отличаются высокими активностями МДГ и ЛДГ при пониженном содержании глюкозы и высоком уровне лактата. Адаптация к внешней аноксии сопровождается ростом значений индекса МДГ/ЛДГ в 2–4 раза, что связано с пропорциональным снижением активности ЛДГ. Это исключает накопление токсичного лактата в тканях и отражает факт переключения на альтернативные метаболические стратегии.

*Ключевые слова: моллюски, гипоксия, ткани, метаболизм*

Гипоксия является распространенным явлением в водах Мирового океана, что определяется низкой скоростью диффузии кислорода в водной среде [17]. Устойчивые и значительные по площади зоны с крайне низким содержанием кислорода (менее 0,5 мг л<sup>-1</sup>) обнаружены в акваториях Атлантического, Тихого и Индийского океанов, в том числе и на шельфе Черного моря [3]. Их формирование определяется в основном спецификой динамики вод, а также крайне высокой первичной продукцией и резкой стратификацией водных масс [17, 20]. Считается, что глобальное потепление будет способствовать расширению гипоксических акваторий и приводить к качественной трансформации существующих экосистем, повышая роль толерантных к дефициту кислорода организмов [17, 20].

Установлено, что гидробионты, обитающие в условиях экстремальной гипоксии, отличаются спецификой в организации физиологических и метаболических процессов. Особый интерес представляют бентосные формы жизни, и в частности организмы, зарывающиеся в грунт и способные длительный период времени обходиться без кислорода. Состояние гипоксии для них является функциональной нормой и предполагает общую физиологическую и метаболическую реорганизацию процессов, оптимизирующую энергозатраты организма на фоне сохранения его двигательной активности [19, 22, 30].

Одними из наиболее устойчивых к гипоксии и аноксии организмов являются двустворчатые моллюски рода *Anadara* [13], способные обходиться без кислорода в течение 15-ти и более суток [15]. Одним из представителей данного рода является *Anadara inaequalis* Br. (семейство *Arcidae*), который широко распространен в Индийском и Тихом океанах. В 1980–1982 годах он был обнаружен и в Черном море [2, 18]. В 1999 г. впервые наличие анадары было зарегистрировано на южном берегу Крыма (Карадаг, район Алушты) [6]. В