

<https://doi.org/10.17816/ecogen17415-26>

ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ КУСТАРНИКОВОЙ УЛИТКИ (*FRUTICICOLA FRUTICUM*) НА ОСНОВЕ ЛОКУСОВ НЕСПЕЦИФИЧЕСКИХ ЭСТЕРАЗ

© Э.А. Снегин, Е.А. Снегина, О.Ю. Артемчук

ФГАОУ ВО «Белгородский государственный национальный исследовательский университет», Белгород

Для цитирования: Снегин Э.А., Снегина Е.А., Артемчук О.Ю. Оценка генетической структуры популяций кустарниковой улитки (*Fruticicola fruticum*) на основе локусов неспецифических эстераз // Экологическая генетика. – 2019. – Т. 17. – № 4. – С. 15–26. <https://doi.org/10.17816/ecogen17415-26>.

Поступила: 01.06.2019

Одобрена: 18.10.2019

Принята: 17.12.2019

С использованием локусов неспецифических эстераз была исследована популяционная структура наземного моллюска *Fruticicola (Bradybaena) fruticum* Müll. в условиях Среднерусской возвышенности и других ландшафтов Восточной Европы. Из 28 исследованных популяций в 11 (39,3 %) наблюдался достоверный дефицит гетерозигот. Уровень ожидаемой гетерозиготности колебался в диапазоне $H_e = 0,116–0,454$. Используя непараметрическую статистику (метод Чhao1-bc и метод «складного ножа») были выявлены популяции, обладающие потенциально высоким и низким разнообразием мультилокусных генотипов. Показатели генетической разобщенности популяций составили в среднем $\Phi_{st} = 0,276$, $F_{st} = 0,292$, при отсутствии достоверной связи географического и генетического расстояний между популяциями ($R_w = -0,007$). Эффективная численность, рассчитанная с помощью формулы Слаткина, оказалась сопоставимой с фоновыми, адвентивными и реликтовыми видами наземных моллюсков ($N_e = 2,2–7,6$), обитающими в районе исследования. Выдвигается предположение о зависимости частот аллелей эстераз в популяциях кустарниковой улитки от биохимических особенностей кормовых объектов.

Ключевые слова: наземный моллюск; эстеразы; популяционная структура; мультилокусные генотипы; эффективная численность.

THE ASSESSMENT OF THE GENETIC STRUCTURE OF BUSH SNAIL (*FRUTICICOLA FRUTICUM*) POPULATIONS BASED ON THE NONSPECIFIC ESTERASES LOCI

© E.A. Snegin, E.A. Snegina, O.Yu. Artemchuk

Belgorod National Research University, Belgorod, Russia

Cite this article as: Snegin EA, Snegina EA, Artemchuk OYu.

The assessment of the genetic structure of bush snail (*Fruticicola fruticum*) populations based on the nonspecific esterases loci.

Ecological genetics. 2019;17(4):15-26. <https://doi.org/10.17816/ecogen17415-26>.

Received: 01.06.2019

Revised: 18.10.2019

Accepted: 17.12.2019

Using the polymorphic esterases loci, the genetic structure of the gastropod mollusk *Fruticicola (Bradybaena) fruticum* Müll., most of which lives in the south of the Central Russian Upland, was studied. For comparison, the samples were taken from the Romania, the North Caucasus, the Ural and the Vyatka regions. A total of the 1668 individuals were investigated. Of the 28 studied populations in 11 (39.3%), there was significant shortage of the heterozygotes. The level of the expected heterozygosity fluctuated in the range $H_e = 0.116–0.454$. Using the non-parametric statistics (Chao1-bc method and 1st order jackknife method), the populations with potentially high and low diversity of the multilocus genotypes were identified. The indicators of the genetic disunity between populations averaged $\Phi_{st} = 0.276$, $F_{st} = 0.292$. The principal component analysis and the Mantel correlation criterion $R_w = -0.007$ showed the absence of a reliable relationship between the geographical and genetic distance between populations, which indicates a violation of the isolation model by distance and confirms the thesis put forward by us that the urbanized forest-steppe landscape disrupts the natural migration processes, leads to the strong isolation and the genetic drift in the snail populations. At the same time, the phenomenon of increasing the degree of division of the populations against the background of reduced the allelic diversity, noted by us in many groups of bush snails, can be regarded as a shift in genetic equilibrium towards an increase in the interpopulation diversity (according to the Wright model). The revealed absence of the effect of isolation by distance can be a consequence of the action of the stabilizing natural selection. The assumption of the dependence of the esterase alleles frequencies in the bush snail populations on the genetic (biochemical) characteristics of the food objects was proposed. The effective size, calculated using the Slatkin formula turned out to be comparable with the background, adventive and relict species of the terrestrial mollusks living in the study area ($N_e = 2.2–7.6$).

Keywords: terrestrial mollusks; esterases; population structure; multilocus genotypes; effective size.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на развитие ДНК-технологий в популяционной генетике, оценку генетической структуры популяций различных видов продолжают осуществлять с помощью изоферментных маркеров, так как в отличие от ДНК локусов (например, ISSR или SSR) анализу подвергается кодирующая часть генома, подверженная влиянию факторов естественного отбора.

Большую известность в популяционной генетике завоевали эстеразоактивные ферменты, отвечающие за расщепление сложных эфиров в клетке. В отличие от других ферментов, они представлены довольно большим количеством полиморфных локусов, которые для своего выявления после электрофореза не требуют дорогостоящих реактивов, что позволяет осуществлять анализ репрезентативных выборок из популяций.

Цель настоящей работы — провести оценку генетической структуры модельного наземного моллюска *Fruticicola (Bradybaena) fruticum* Müll. (кустарниковая

улитка) в восточной части современного ареала с помощью локусов неспецифических эстераз.

В наших предыдущих публикациях мы также изучали структуру популяционных генофондов и оценивали эффективную численность кустарниковой улитки, задействовав полиморфные признаки раковины, аллозимы и ДНК-маркеры [1–4]. В дальнейшем эти исследования были продолжены.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили образцы тканей особей *Fr. fruticum*, хранящиеся в криобанке, созданном при лаборатории популяционной генетики и генотоксикологии НИУ «БелГУ». Выборки из популяций были сделаны во время экспедиций с 2004 по 2017 г. Основная часть выборок со Среднерусской возвышенности была сделана в период 2007–2012 гг. Всего было исследовано 1668 особей *Fr. fruticum* из 28 популяций (табл. 1, рис. 1).

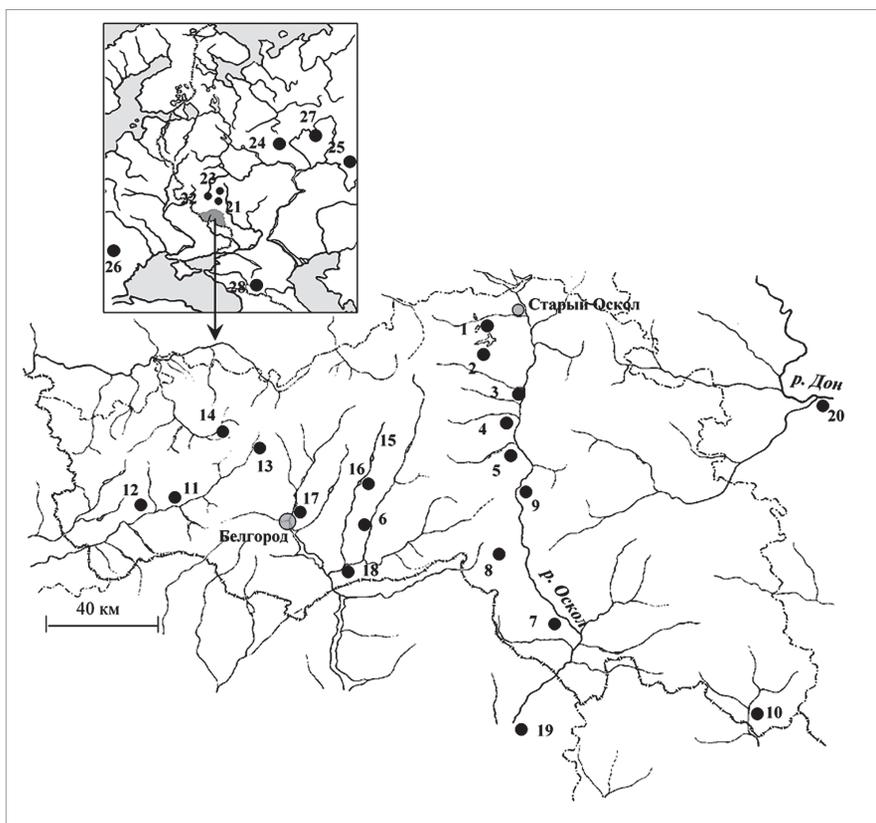
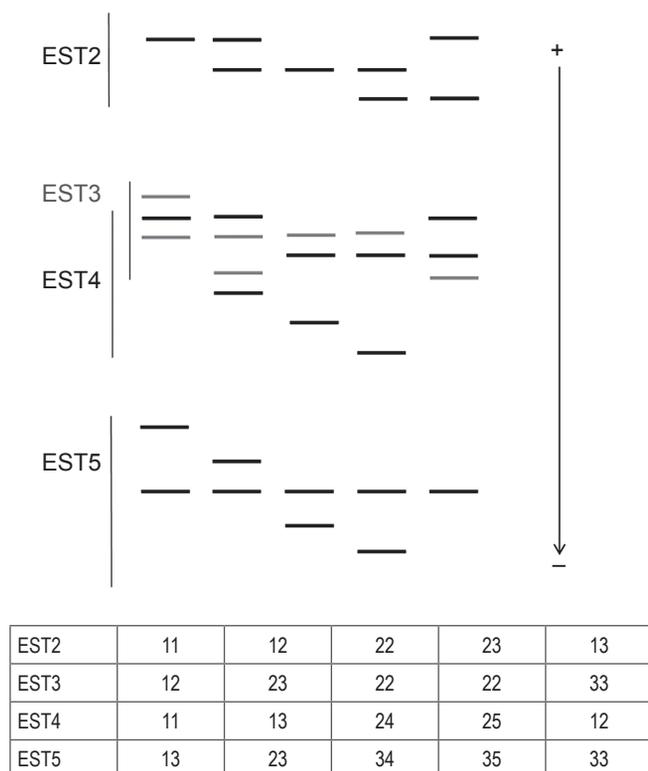
Таблица 1

Описание пунктов сбора моллюсков

№ пункта	Название пункта	Описание биотопа	Координаты
1	«Стойло»	Пойма р. Осколец, д. Стойло. Заросли ивы, в подлеске лопух и крапива. Территория Стойленского горно-обогатительного комбината	51°17'24.75" с. ш., 37°44'05.57" в. д.
2	«Ямская степь»	Заповедный участок «Ямская степь». Смешанный лес, заросли крапивы. Территория влияния Стойленского и Лебединского горно-обогатительных комбинатов	51°11'04.66" с. ш., 37°39'31.97" в. д.
3	«Дубенка»	Пойма р. Дубенки (Белгородская область). Пойменная дубрава, в подлеске крапива, лопух, хмель. Территория влияния Стойленского и Лебединского горно-обогатительных комбинатов	51°03'26.75" с. ш. 37°50'00.50" в. д.
4	«Ольшанка»	Пойма р. Ольшанки. Заросли ивы, в подлеске крапива, хмель, борщевик. Территория влияния Стойленского и Лебединского горно-обогатительных комбинатов	50°59'11.69" с. ш. 37°46'33.69" в. д.
5	«Красный Остров»	Пойма р. Халань возле с. Красный Остров. Заросли ивы. Лопух, крапива, хмель	50°56'34.06" с. ш. 37°46'51.71" в. д.
6	«Дмитриевка»	Пойма р. Корочи возле с. Дмитриевка. Пойменный лес из ивы и клена, заросли крапивы. Окрестности памятника природы «Дуб-долгожитель»	50°30'12.47" с.ш. 36°59'39.62" в. д.
7	«Лисья гора»	Памятник природы «Лисья гора» возле пос. Яблоново. Пойма р. Оскол. Опушка дубового леса. Лопух, крапива, хмель	50°13'24.38" с. ш. 38°00'34.61" в. д.
8	«Борки»	Памятник природы «Борки». Пойма р. Козинки, ивовый лес, заросли лопуха, крапивы и хмеля	50°08'16.39" с. ш., 37°53'02.28" в. д.
9	«Стенки Изгорья»	Заповедный участок «Стенки Изгорья». Заболоченный биотоп, заросли ольхи, в подлеске лопух и крапива	50°41'23.25" с. ш., 37°49'12.22" в. д.

Продолжение табл. 1

№ пункта	Название пункта	Описание биотопа	Координаты
10	«Ровеньки»	Природный парк Ровеньский. Пойма р. Айдар, окрестности п. Ровеньки. Умеренно увлажненный открытый участок. Заросли лопуха, борщевика с примесью крапивы	49°54'33.31" с. ш., 38°52'55.29" в. д.
11	«Борисовка»	Пойма р. Ворсклы, территория пос. Борисовка, под автомобильным мостом	50°36'35.86" с. ш. 36°00'25.06" в. д.
12	«Хотмыжск»	Пойма р. Ворсклы возле пос. Хотмыжск. Заросли лопуха с примесью крапивы	50°35'05.99" с. ш. 35°52'24.83" в. д.
13	«Яковлево»	Пойма р. Ворсклы на территории с. Яковлево. Ивовый лес, крапива, хмель	50°52'05.12" с. ш. 36°26'49.92" в. д.
14	«Сырцево»	Пойма р. Пены, окрестности пос. Сырцево (Ивнянский район). Заросли ивы и клена	50°53'48.79" с. ш. 36°15'32.43" в. д.
15	«Ясный колодец»	Памятник природы «Ясный колодец», пойма р. Корочи, окрестности г. Короча. Опушка черноольшаника	50°49'34.23" с. ш. 37°12'34.24" в. д.
16	«Корень»	Пойма р. Корень, окрестности пос. Алексеевка (Корочанский район). Заросли ивы	50°45'19.01" с. ш. 37°01'30.91" в. д.
17	«Сев. Донец»	Пойма р. Северский Донец, окрестности г. Белгорода. Заросли ивы и клена	50°36'38.40" с. ш. 36°37'19.19" в. д.
18	«Нежеголь»	Пойма р. Нежеголь, территория г. Шебекино. Ивовый лес	50°24'32.93" с. ш. 36°52'38.38" в. д.
19	«Купянска»	Купянск. Пойма р. Оскол возле г. Купянска (Харьковская область, Украина). Пойменный ивовый лес	49°42'37.60" с. ш., 37°37'26.18" в. д.
20	«Дивногорье»	Памятник природы «Дивногорье» (Воронежская область). Подножие скальных выходов меловых пород. Пойма р. Тихая Сосна. Лопух, крапива, хмель	50°57'48.99" с. ш., 39°17'40.3" в. д.
21	«Галичья гора»	Заповедный участок «Галичья гора» (Липецкая область). Пойма р. Дон. Заросли крапивы, борщевика, лопуха и хмеля	52°36'07.54" с. ш., 38°55'03.95" в. д.
22	«Воргол»	Заповедный участок «Воргольское» (Липецкая область). Скальные выходы девонских известняков, в пойме р. Воргол	52°34'25.3" с. ш., 38°21'05.3" в. д.
23	«Плющань»	Заповедный участок «Плющань» (Липецкая область). Лесное урочище на правом берегу р. Дон. Нагорный березняк и дубовый лес. Заросли крапивы и лопуха	52°50'00.1" с. ш. 38°59'26.66" в. д.
24	«Киров»	Пойма р. Вятки. Территория городского парка г. Кирове. Заросли крапивы и таволги	58°34'57.11" с. ш., 49°41'50.75" в. д.
25	«Оленьи ручьи»	Природный парк «Оленьи ручьи» (Свердловская область, Нижнесергинский район) — сосново-еловый лес с березой и лиственницей, поляна с зарослями таволги, малины	56°31'01.00" с. ш., 59°14'49.00" в. д.
26	«Авриг»	Долина р. Олт, предгорье Трансильванских Альп возле пос. Авриг (Румыния). Пойменный лес из ивы и клена, каменистый грунт, сильное увлажнение, заросли крапивы, лопуха и хмеля	45°43'36.87" с. ш., 24°20'30.12" в. д.
27	«Кудымкар»	Север Пермской области. Коми-Пермяцкий автономный округ. г. Кудымкар, пустырь по ул. Гагарина. Долина р. Иньвы. Заросли бузины и крапивы	59°00'59.7" с. ш., 54°39'58.0" в. д.
28	«Кисловодск»	Северный Кавказ. Окрестности г. Кисловодска. Национальный парк «Кисловодский». Пойма р. Ольховки. Заросли лопуха и крапивы	43°53'37.1" с. ш., 42°43'15.6" в. д.

Рис. 1. Пункты сбора *Fr. fruticum*Рис. 2. Графическое изображение исследуемых локусов и комбинаций аллелей эстераз *Fr. fruticum*

Для сбора моллюсков на участке 2×2 м энтомологическим сачком проводилось кошение. При этом в сачок попадались разновозрастные особи, сидящие на стеблях трав. Затем на этом же участке вручную с почвы собирали моллюсков, упавших при кошении, а также находящихся во время сбора в прикорневом ярусе. При небольшой плотности моллюсков размер участка увеличивали в два раза. В каждом исследуемом биоценозе делалось три или четыре выборки. Координаты выборок отмечали с помощью GPS навигатора Garmin 76.

Экстракцию водорастворимых белков проводили из ретрактора ноги моллюсков (так как он не содержит слизи, затрудняющей анализ) 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 проводилось в субстратной смеси: трис-HCl (pH 7,4), α -нафтилацетат, прочный красный TR.

Для анализа использовались четыре локуса неспецифических мономерных эстераз: EST2 (с тремя аллелями), EST3 (с тремя аллелями), EST4 (с пятью аллелями), EST5 (с пятью аллелями) (рис. 2) [5, 6].

Обработка полученных данных проводилась с использованием программы GenAlExv.6.5 [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Частоты аллелей эстеразоактивных ферментов в популяциях приведены в табл. 2, а усредненные показатели генетической гетерогенности представлены в табл. 3.

Ввиду того, что для оценки состояния популяционных генофондов *Fr. fruticum* были использованы выборки ограниченной численности, содержащие лишь небольшую часть популяционного аллелофонда, в каждой группе было оценено общее количество мультилокусных генотипов (N_{MLG}) и число уникальных мультилокусных генотипов (N_{MLG-1}), то есть тех комбинаций, которые были отмечены в одной единственной попу-

ляции. В дальнейшем, основываясь на распределении частот мультилокусных генотипов, для каждой популяции было вычислено потенциальное генетическое разнообразие, ожидаемое при увеличении объема выборки до бесконечности (N_{max}). Анализ проводили с помощью двух непараметрических методов: метод Chao1-bc (bias-corrected form for the Chao1) [8] и метод «складного ножа» первого порядка (1st order jackknife) [9]. Все расчеты были проведены с помощью программы SPADE [10]. Результаты представлены в табл. 4.

Степень дифференциации изучаемых популяций в пределах изучаемой территории оценивали с помощью характеристик генного разнообразия, предложенных

Таблица 2

Частоты аллелей локусов эстераз в популяциях *Fr. fruticum*

Локус	EST2			EST3			EST4					EST5				
	Аллель															
№ популяции	1	2	3	1	2	3	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1	0,053	0,932	0,015	0,015	0,894	0,091	0,053	0,939	0	0,008	0	0	0,008	0,985	0,008	0
2	0,303	0,685	0,012	0,063	0,87	0,067	0,051	0,74	0,209	0	0	0	0	0,992	0,008	0
3	0,199	0,801	0	0,044	0,953	0,003	0,193	0,807	0	0	0	0	0,019	0,946	0,035	0
4	0,081	0,887	0,032	0,161	0,806	0,032	0,194	0,742	0,048	0,016	0	0	0,032	0,968	0	0
5	0,009	0,982	0,009	0,161	0,759	0,08	0,232	0,625	0,107	0,036	0	0	0	0,982	0,018	0
6	0,144	0,85	0,006	0,369	0,613	0,019	0,294	0,613	0,094	0	0	0,056	0,025	0,9	0,013	0,006
7	0,342	0,658	0	0,008	0,792	0,2	0,008	0,908	0,075	0,008	0	0	0	0,992	0,008	0
8	0,319	0,534	0,147	0,009	0,802	0,19	0,103	0,897	0	0	0	0	0	1	0	0
9	0,266	0,628	0,106	0,043	0,957	0	0,314	0,681	0	0,005	0	0	0,011	0,989	0	0
10	0	0,797	0,203	0,189	0,811	0	0,365	0,635	0	0	0	0	0	1	0	0
11	0,073	0,903	0,024	0,048	0,935	0,016	0,081	0,911	0,008	0	0	0	0	1	0	0
12	0,25	0,675	0,075	0,525	0,25	0,225	0,825	0,075	0,1	0	0	0	0	1	0	0
13	0,316	0,566	0,118	0,105	0,882	0,013	0,066	0,921	0,013	0	0	0	0	1	0	0
14	0,103	0,795	0,103	0	1	0	0,256	0,718	0	0,026	0	0	0	1	0	0
15	0,444	0,19	0,365	0	0,071	0,929	0	0,762	0,238	0	0	0	0	1	0	0
16	0,395	0,272	0,333	0,079	0,895	0,026	0,211	0,746	0	0,044	0	0	0	1	0	0
17	0,131	0,821	0,048	0,024	0,524	0,452	0,143	0,702	0,143	0,012	0	0,214	0	0,762	0,024	0
18	0,403	0,597	0	0,236	0,764	0	0,375	0,597	0	0,028	0	0	0	1	0	0
19	0,194	0,793	0,013	0,25	0,75	0	0,017	0,953	0,017	0,013	0	0	0,013	0,961	0,026	0
20	0,189	0,703	0,108	0,135	0,838	0,027	0,514	0,257	0,122	0,081	0,027	0,014	0,041	0,946	0	0
21	0	1	0	0,4	0,6	0	0,213	0,763	0,025	0	0	0	0,025	0,975	0	0
22	0	1	0	0,05	0,95	0	0,3	0,7	0	0	0	0,475	0	0,525	0	0
23	0,15	0,725	0,125	0,125	0,85	0,025	0,35	0,65	0	0	0	0	0,2	0,8	0	0
24	0,027	0,689	0,284	0,378	0,622	0	0	1	0	0	0	0,054	0,014	0,811	0,122	0
25	0,403	0,21	0,386	0,205	0,795	0	0,182	0,818	0	0	0	0,04	0,96	0	0	0
26	0,145	0,66	0,195	0,285	0,71	0,005	0,99	0,005	0	0,005	0	0,02	0,005	0,885	0,09	0
27	0,019	0,915	0,066	0,226	0,774	0	0,16	0,84	0	0	0	0	0,009	0,972	0,019	0
28	0,106	0,864	0,03	0,455	0,515	0,03	0,409	0,5	0,091	0	0	0	0,621	0,379	0	0

Таблица 3

Показатели генетического разнообразия в популяциях *Fr. fruticum*, полученные на основе анализа локусов эстеров

№ популяции	<i>N</i>	<i>P</i> , %	<i>A</i>	<i>A_e</i>	<i>I</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F</i>
1	66	100	3,00	1,137	0,252	0,064	0,116	0,362*
2	127	100	2,75	1,447	0,474	0,244	0,274	0,081
3	158	100	2,50	1,284	0,359	0,174	0,206	0,132*
4	31	100	3,00	1,374	0,473	0,185	0,250	0,183
5	56	100	3,00	1,476	0,472	0,259	0,251	-0,028
6	80	100	3,50	1,664	0,627	0,441	0,365	-0,151*
7	60	100	2,75	1,384	0,400	0,238	0,242	0,026
8	58	75	2,25	1,537	0,462	0,233	0,274	0,114
9	94	100	2,50	1,498	0,443	0,269	0,266	0,041
10	37	75	1,75	1,446	0,411	0,203	0,273	0,222*
11	62	75	2,50	1,138	0,244	0,121	0,116	-0,032
12	20	75	2,50	1,729	0,602	0,288	0,348	0,196
13	38	75	2,50	1,436	0,414	0,145	0,231	0,301*
14	39	50	2,00	1,313	0,333	0,090	0,191	0,533*
15	63	75	2,00	1,612	0,463	0,163	0,282	0,425*
16	57	75	2,50	1,708	0,542	0,281	0,312	0,054
17	42	100	3,25	1,748	0,711	0,262	0,416	0,401*
18	36	75	2,00	1,625	0,499	0,278	0,336	0,132
19	116	100	3,00	1,321	0,388	0,205	0,219	0,036
20	37	100	3,50	1,798	0,702	0,250	0,372	0,277*
21	40	75	2,00	1,392	0,355	0,331	0,225	-0,322*
22	20	75	1,75	1,456	0,375	0,313	0,253	-0,145
23	20	100	2,50	1,608	0,604	0,450	0,368	-0,213
24	37	75	2,50	1,542	0,504	0,284	0,310	0,082
25	88	100	2,25	1,699	0,552	0,278	0,336	0,126
26	100	100	3,25	1,503	0,498	0,175	0,287	0,266*
27	53	100	2,50	1,288	0,364	0,146	0,208	0,249*
28	33	100	2,75	1,918	0,718	0,394	0,454	0,108
<i>M ± m</i>		88,4 ± 2,7	2,58 ± 0,38	1,503 ± 0,220	0,473 ± 0,018	0,242 ± 0,094	0,278 ± 0,097	0,123 ± 0,037

Примечание. *N* — число особей в выборке; *P* — процент полиморфных локусов; *A* — среднее число аллелей; *A_e* — эффективное число аллелей; *I* — индекс Шеннона; *H_o* — наблюдаемая гетерозиготность; *H_e* — ожидаемая гетерозиготность; *F* — индекс фиксации (коэффициент инбридинга). *Случаи достоверного отличия значений ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности ($p \leq 0,05$, объяснение в тексте).

С. Райтом [11], а также с помощью анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) [12]. Результаты приведены в табл. 5 и 6 соответственно.

Для выяснения степени различий между отдельными популяциями были вычислены значения попарных показателей генетической дистанции (по Неи) между исследуемыми группами кустарниковой улитки, которые приведены в табл. 7. Генетические взаимоотношения популяций дополнительно исследованы с исполь-

зованием принципа главных компонент (PCA, Principal Component Analysis) (рис. 3). При этом первая главная компонента (PC1) отражала 34,06 % наблюдаемой изменчивости популяций, а вторая (PC2) — 29,1 % от общей дисперсии.

На заключительном этапе нами была проведена оценка эффективной численности популяций *Fr. fruticum* с использованием модели, основанной на коэффициенте линейной функции между попарными

Таблица 4

Количество отмеченных мультилокусных генотипов и оценки потенциального генетического разнообразия, полученные разными методами для исследованных популяций *Fr. fruticum*

№ популяции	N_{MLG}	N_{MLG-1}	Метод			
			Chao1-bc		1 st order jackknife	
			$N_{max} \pm SE$	95 % CI	$N_{max} \pm SE$	95 % CI
1	12	1	15,0 ± 3,4	12,5–29,7	17,9 ± 3,4	14,1–29,0
2	14	3	16,0 ± 2,9	14,2–29,9	18,0 ± 2,8	15,1–27,9
3	10	1	11,0 ± 2,3	11,1–23,9	12,0 ± 2,0	10,4–20,2
4	11	2	24,5 ± 12,8	13,8–76,0	18,7 ± 3,9	14,0–30,7
5	12	3	15,3 ± 4,1	12,5–33,7	16,9 ± 3,1	13,6–27,4
6	25	3	37,8 ± 9,2	28,7–70,1	38,8 ± 5,2	31,7–53,4
7	11	3	15,9 ± 6,0	11,8–42,6	15,9 ± 3,1	12,6–26,4
8	7	0	7,0 ± 0,5	7,0–7,0	8,0 ± 1,4	7,1–14,7
9	17	3	44,7 ± 21,1	24,4–121,4	24,9 ± 4,0	20,1–30,0
10	6	1	6,0 ± 0,2	6,0–6,0	7,0 ± 1,4	6,1–13,7
11	13	0	22,2 ± 8,7	14,9–57,3	20,9 ± 4,0	16,1–32,9
12	14	7	35,9 ± 16,6	20,3–97,6	26,4 ± 4,7	20,2–39,8
13	12	0	14,4 ± 3,1	12,4–28,6	16,9 ± 3,1	13,6–27,3
14	10	0	10,5 ± 2,5	9,1–23,7	11,9 ± 2,4	9,7–20,9
15	23	2	30,7 ± 6,2	24,9–54,0	33,8 ± 4,6	27,8–47,2
16	22	2	23,1 ± 2,5	21,3–34,2	26,9 ± 3,4	23,1–37,9
17	26	13	67,7 ± 27,5	38,9–161,3	44,5 ± 6,1	35,9–60,6
18	18	2	23,0 ± 4,5	19,1–40,9	26,8 ± 4,2	21,6–39,2
19	21	1	26,9 ± 5,3	22,3–47,9	29,9 ± 4,2	24,7–42,5
20	20	5	32,8 ± 10,0	23,3–69,3	31,7 ± 4,8	25,4–45,3
21	7	1	12,9 ± 6,9	7,9–43,5	10,9 ± 2,8	8,1–20,7
22	5	0	5,0 ± 0,2	5,0–5,0	6,0 ± 1,4	5,1–12,5
23	13	4	24,4 ± 10,3	15,5–64,7	21,6 ± 4,1	16,5–33,8
24	17	5	21,1 ± 4,2	17,8–38,8	23,8 ± 3,7	19,5–35,3
25	32	14	51,2 ± 12,5	38,0–93,6	48,8 ± 5,8	40,7–64,4
26	31	14	68,9 ± 25,4	42,5–156,0	48,8 ± 6,0	40,4–64,7
27	14	1	27,7 ± 13,0	16,9–79,9	21,8 ± 3,9	17,1–33,9
28	23	10	49,4 ± 17,7	31,0–109,9	39,5 ± 5,7	31,5–54,8

Примечание. N_{max} — объем выборки до бесконечности; N_{MLG} — общее количество мультилокусных генотипов; N_{MLG-1} — число уникальных мультилокусных генотипов.

Таблица 5

Значения полокусных значений коэффициентов инбридинга и уровня потока генов в изучаемых популяциях *Fr. fruticum*

Локус	F_{is}	F_{it}	F_{st}	N_m
EST2	0,281	0,409	0,177	1,159
EST3	0,015	0,261	0,250	0,752
EST4	0,176	0,383	0,251	0,747
EST5	–0,183	0,395	0,489	0,261
$M \pm m$	0,072 ± 0,101	0,362 ± 0,034	0,292 ± 0,068	0,730 ± 0,184

Примечание: F_{is} — коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции; F_{it} — коэффициент инбридинга особи относительно большой популяции; F_{st} — коэффициент инбридинга субпопуляции относительно большой популяции. N_m — средний показатель интенсивности обмена генами между популяциями.

Таблица 6

Значения молекулярной дисперсии (AMOVA) по эстеразам в популяциях *Fr. fruticum*

Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>V</i>	%	Φ_{st}	<i>P</i>	N_m
Между популяциями	27	668,73	24,768	0,205	28	0,276	0,001	0,654
Внутри популяций	3308	1773,98	1,074	0,537	72			
Итого	3335	2442,71		0,742	100			

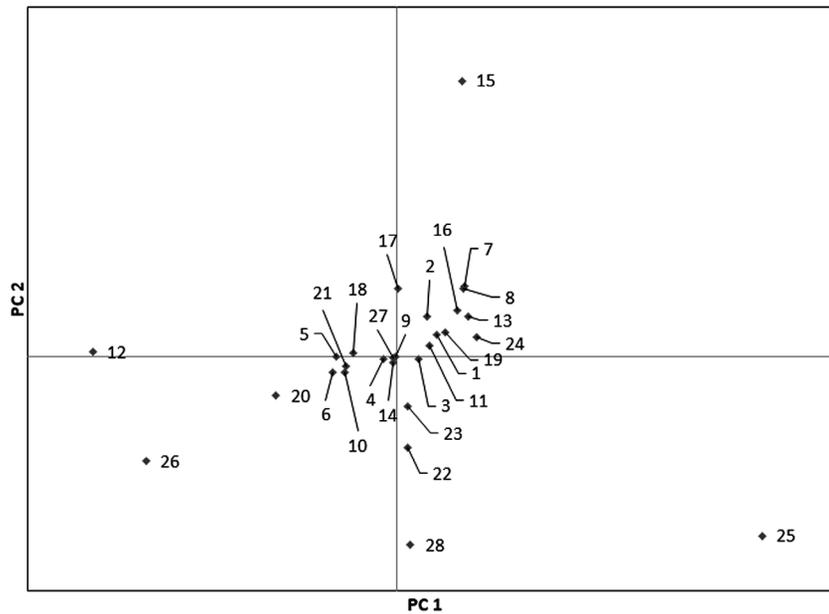
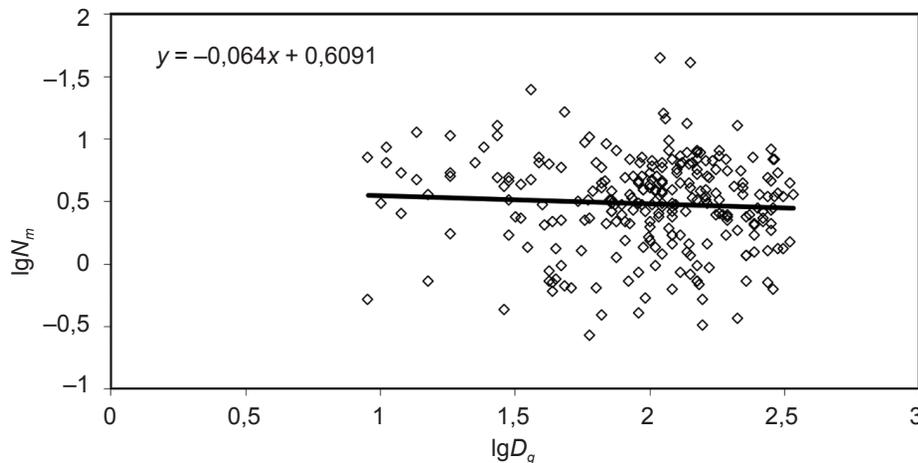


Рис. 3. Результаты анализа по принципу главных компонент (цифрами обозначены номера популяций)

Рис. 4. Линейная регрессия логарифма потока генов N_m между парами популяций *Fr. fruticum* на логарифм географического расстояния между ними D_g

оценками потока генов (N_m) и географического расстояния между популяциями (D_g): $\log N_m = a + b \cdot \log D_g$. Эффективную численность популяции (для всех исследованных популяций в целом) вычисляли как $N_e = 10^a$, где a — коэффициент, полученный в уравнении [13].

Используемое уравнение приведено на рис. 4. Полученные результаты приведены в табл. 8. Здесь же для сравнения приводятся аналогичные данные по другим видам наземных моллюсков, исследованным нами ранее.

Таблица 7

Генетическое расстояние Нея между популяциями *Fr. fruticum*

№ популяции	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28		
1	0,000																													
2	0,028	0,000																												
3	0,012	0,017	0,000																											
4	0,012	0,026	0,011	0,000																										
5	0,026	0,044	0,028	0,007	0,000																									
6	0,056	0,057	0,046	0,019	0,019	0,000																								
7	0,026	0,013	0,026	0,040	0,066	0,081	0,000																							
8	0,038	0,023	0,030	0,048	0,080	0,091	0,009	0,000																						
9	0,042	0,025	0,012	0,028	0,049	0,059	0,040	0,029	0,000																					
10	0,042	0,056	0,030	0,015	0,019	0,028	0,080	0,068	0,027	0,000																				
11	0,002	0,023	0,007	0,008	0,024	0,049	0,028	0,037	0,032	0,033	0,000																			
12	0,420	0,363	0,355	0,285	0,244	0,176	0,418	0,396	0,296	0,223	0,404	0,000																		
13	0,033	0,017	0,020	0,038	0,073	0,076	0,014	0,008	0,023	0,059	0,026	0,414	0,000																	
14	0,020	0,027	0,006	0,013	0,026	0,053	0,044	0,040	0,009	0,017	0,013	0,332	0,032	0,000																
15	0,438	0,368	0,478	0,462	0,484	0,476	0,284	0,266	0,449	0,491	0,470	0,553	0,361	0,498	0,000															
16	0,115	0,065	0,075	0,107	0,152	0,145	0,067	0,033	0,038	0,093	0,101	0,393	0,032	0,072	0,338	0,000														
17	0,062	0,080	0,085	0,067	0,063	0,084	0,064	0,081	0,114	0,101	0,075	0,325	0,109	0,095	0,248	0,193	0,000													
18	0,079	0,042	0,038	0,044	0,062	0,039	0,059	0,052	0,020	0,045	0,066	0,192	0,043	0,044	0,427	0,059	0,131	0,000												
19	0,017	0,027	0,022	0,018	0,041	0,039	0,024	0,035	0,049	0,051	0,015	0,380	0,020	0,041	0,411	0,096	0,084	0,057	0,000											
20	0,128	0,094	0,080	0,072	0,062	0,067	0,147	0,135	0,050	0,045	0,112	0,143	0,129	0,057	0,574	0,128	0,163	0,048	0,145	0,000										
21	0,045	0,076	0,055	0,020	0,019	0,011	0,090	0,105	0,085	0,035	0,043	0,236	0,087	0,063	0,508	0,184	0,090	0,076	0,033	0,113	0,000									
22	0,089	0,137	0,085	0,086	0,090	0,110	0,158	0,171	0,119	0,104	0,086	0,459	0,154	0,087	0,799	0,248	0,114	0,164	0,125	0,156	0,119	0,000								
23	0,041	0,047	0,019	0,021	0,036	0,041	0,065	0,056	0,019	0,020	0,034	0,271	0,048	0,017	0,503	0,083	0,101	0,039	0,051	0,052	0,058	0,087	0,000							
24	0,058	0,088	0,076	0,059	0,087	0,074	0,080	0,074	0,105	0,075	0,056	0,437	0,057	0,090	0,413	0,124	0,120	0,123	0,030	0,218	0,056	0,159	0,089	0,000						
25	0,576	0,558	0,519	0,581	0,698	0,631	0,541	0,497	0,511	0,606	0,565	1,205	0,473	0,558	0,976	0,451	0,670	0,571	0,532	0,684	0,678	0,552	0,392	0,483	0,000					
26	0,369	0,331	0,277	0,252	0,222	0,194	0,415	0,368	0,206	0,164	0,341	0,076	0,366	0,230	0,865	0,309	0,373	0,170	0,384	0,071	0,267	0,318	0,189	0,445	0,931	0,000				
27	0,013	0,040	0,019	0,004	0,013	0,022	0,049	0,056	0,043	0,019	0,010	0,311	0,042	0,024	0,476	0,119	0,076	0,060	0,013	0,101	0,013	0,091	0,032	0,038	0,587	0,286	0,000			
28	0,257	0,288	0,238	0,195	0,152	0,324	0,340	0,269	0,210	0,252	0,311	0,313	0,256	0,852	0,413	0,267	0,243	0,237	0,243	0,232	0,164	0,221	0,143	0,249	0,281	0,309	0,200	0,000		

Таблица 8
Значения эффективной численности, рассчитанные на основе коэффициентов линейной функции между попарными коэффициентами потока генов (N_e) и географического расстояния между популяциями различных видов наземных моллюсков

Вид	N_e	95 %, CI
<i>Helix pomatia</i>	9,8	3,9–25,1
<i>Helicopsis striata</i>	7,9	2,4–25,1
<i>Chondrula tridens</i>	3,8	2,6–5,7
<i>Cerpea vindobonensis</i>	1,1	0,14–8,5
<i>Fruticicola fruticum</i>	4,1	2,2–7,6

Примечание. Данные по *C. vindobonensis*, *Ch. tridens*, *H. striata* и *H. pomatia* взяты из наших предыдущих публикаций [14–16].

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно полученным данным (см. табл. 3) в 11 исследованных популяциях (39,3 %) наблюдался достоверный дефицит гетерозигот¹, в двух случаях отмечен их достоверный избыток (№ 6, 21) ($p \leq 0,05$). В остальных вариантах достоверных отличий между фактической и теоретической гетерозиготностью не зафиксировано. Об этом же свидетельствуют данные, приведенные на рис. 4, где отмечен тренд в сторону дефицита гетерозигот, при этом коэффициент регрессии оказался равным $0,631 \pm 0,111$ ($p \leq 0,001$).

Данные, приведенные в табл. 3, показывают, что наибольшее генетическое разнообразие присутствует в популяциях № 6, 12, 17, 20, 23 и 28. При этом самое большое эффективное число аллелей на locus (A_e) отмечено в группе № 28 («Кисловодск»), здесь же отмечен самый большой индекс Шеннона (I). Наиболее высокий уровень наблюдаемой гетерозиготности (H_o) зафиксирован в популяции № 23 («Плющань»). Кроме того, в группах № 20 («Дивногорье») и 6 («Дмитриевка») выявлены очень редкие для вида аллели EST4-5 и EST5-5 соответственно (табл. 2). Самыми мономорфными оказались популяции из № 1 («Стойло», обитает на территории промышленной зоны) и № 14 («Сырцево»). При этом, в популяции № 14 отмечено самое высокое значение коэффициента инбридинга (F).

Приведенные результаты об уровне изменчивости популяций только отчасти согласуются с данными по мультилокусным генотипам (табл. 4). Среди популяций Среднерусской возвышенности самое большое количество мультилокусных генотипов отмечено в группе № 17 («Северский Донец») и № 6 («Дмитриевка»). В группе № 17 выявлено также наибольшее количество уникальных комбинаций и здесь же, судя по расчетам, выявлены самые высокие значения потенциального ге-

нетического разнообразия. За пределами Среднерусской возвышенности самыми генетически разнообразными оказались популяции № 25 («Оленьи ручьи») и № 26 («Авриг»), обитающие в горной местности. Наименьшее количество мультилокусных генотипов, как реальных, так и потенциальных, отмечено в группах № 8, 10, 22.

Оценка степени дифференциации популяций по аллозимным локусам с использованием F -статистики С. Райта в среднем показала довольно большую разобщенность изучаемых групп улиток по локусам эстераз (табл. 5). Аналогичную картину мы наблюдаем при сопоставлении данных, полученных на основе анализа молекулярной дисперсии (AMOVA, табл. 6). В обоих случаях средний показатель интенсивности обмена генами между популяциями (N_m) оказался меньше единицы, что, согласно «теории эволюции со смещающимся равновесием», свидетельствует о нарушении обмена генами между популяциями [18]. Об этом же говорят и относительно высокие значения коэффициента инбридинга F_{ii} . При этом наибольший вклад в межпопуляционное разнообразие, оцениваемое по коэффициенту инбридинга F_{st} (табл. 5), вносит locus EST5. Только по локусу EST2 уровень потока генов между группами (N_m) оказался выше единицы, при этом по данному локусу отмечено самое большое значение F_{ii} . Стоит отметить, что этот locus долгое время использовался в качестве маркера для изучения популяционной структуры кустарниковой улитки в различных ландшафтах Восточной Европы [1, 5, 19].

Согласно анализу PCA, не удалось выявить каких-то обособленных совокупностей групп кустарниковой улитки (рис. 3). Популяции распределились весьма хаотично, при этом географически удаленные друг от друга популяции, обитающие в разных природных зонах, оказались генетически сходными (например, № 9, 14, 27 или 10 и 21). И наоборот, популяции, обитающие вблизи друг от друга в сходных биотопах, оказались генетически различны (например, № 1–5). Значительно дистанцировались от остальных групп популяции № 12, 15, 25, 26, 28.

Данные PCA подтверждаются графиком зависимости уровня потока генов (N_m) между популяциями от географических дистанций между ними (D_g) (рис. 4), который демонстрирует отсутствие достоверной связи между этими показателями (коэффициент корреляции Мантеля $R_m = -0,007$, $p = 0,422$, 9999 пермутаций).

Все это говорит о нарушении каналов миграции между изучаемыми группами *Fr. fruticum* и их длительной изоляции друг от друга. При этом их популяционные генофонды могли сформироваться под влиянием генетико-автоматических процессов. Вместе с тем, увеличение степени подразделенности популяций на фоне снижения аллельного разнообразия, отмеченного нами во многих группах кустарниковой улитки, можно расценивать, как смещение генетического равновесия в сторону увеличения межпопуляционного разнообразия (согласно модели Райта). Известно также, что если эффект изоляции рас-

¹ Достоверность дефицита гетерозигот оценивалась по формуле $\chi^2 = F^2N(k-1)$, $df = k-1$, где F — коэффициент инбридинга, N — объем выборки, k — число аллелей [17].

стоянием отсутствует (что мы наблюдаем в нашем исследовании), то весьма вероятно, что локусы подвержены действию стабилизирующего отбора [13]. В этой связи, весьма немаловажным, на наш взгляд, является тот факт, что основным кормовым растением для изучаемого вида независимо от ландшафта является крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), и особенности распределения частот аллелей эстераз в популяциях улиток могут быть связаны с генетическим (как следствие, биохимическим) своеобразием популяций этого растения. Полагаем, что для прояснения ситуации в будущем было бы весьма полезным изучить популяционную структуру этого кормового объекта. Кроме того, в некоторых ситуациях (например, в условиях высокой плотности улиток или отсутствия крапивы) часть особей переключаются на другие растения (лопух, хмель, таволгу), что также может отразиться на соотношении частот аллелей эстераз, которое будет формироваться под действием естественного отбора.

В отношении анализа эффективной численности можно констатировать, что она находится в диапазоне, совпадающем с другими видами наземных моллюсков, обитающих в условиях Среднерусской возвышенности. По средним значениям эффективный размер занимает промежуточное положение между особо охраняемыми реликтовыми видами (*Helicopsis striata*, *Cepaea vindobonensis*), с одной стороны, а также фоновым (*Chondrula tridens*) и адвентивным видом (*Helix pomatia*) — с другой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основании изложенных результатов можно говорить о сохраняющейся тенденции сокращения аллельного разнообразия и изменения соотношения частот генотипов в популяциях кустарниковой улитки в районе исследования, что отчасти отражает изменения в структуре всего лесостепного и степного ландшафтов Среднерусской возвышенности под влиянием антропогенного пресса. Вместе с тем отсутствие явной зависимости частот аллелей эстеразоактивных ферментов в популяциях кустарниковой улитки от географического положения может свидетельствовать о том, что формирование популяционных генофондов по эстеразоактивным локусам в меньшей степени зависит от зональных характеристик различных ландшафтов, а в большей степени определяется действием микроклиматических и микробиотопических факторов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Снегин Э.А. Эколого-генетические аспекты расселения *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pullmonata) в элементах лесостепного ландшафта // Экология. — 2005. — № 1. — С. 39–47. [Snegin EA. Ecological and genetic characteristics of the distribution of *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pullmonata) in a forest-steppe landscape. *Russian Journal of Ecology*. 2005;36(1):33-40. (In Russ.). <https://doi.org/10.1007/s11184-005-0006-1>.
2. 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. 8. — № 2. — С. 45–55. [Snegin EA. Assessment of the state of population gene pools of terrestrial mollusks in conditions of influence of ore dressing combines from the example of *Bradybaena fruticum* Müll. (Gastropoda, Pullmonata). *Ecological genetics*. 2010;8:45-55. (In Russ.). <https://doi.org/10.17816/ecogen8245-55>.
3. Снегин Э.А. Временная динамика генетической структуры и эффективная численность популяций *Bradybaena fruticum* Müll. (Mollusca, Gastropoda, Pullmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Экология. — 2015. — Т. 46. — № 3. — С. 198–205. <https://doi.org/10.7868/S0367059715020110>. [Snegin EA. Temporal dynamics of the genetic structure and effective size of *Bradybaena fruticum* Müll. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) populations in the south of the Central Russian Upland. *Russian Journal of Ecology*. 2015;46(3):260-266. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1067413615020113>.
4. Снегин Э.А., Снегина Е.А. Оценка состояния популяционных генофондов малоподвижных видов животных на примере наземного моллюска *Bradybaena fruticum* Müll. (Gastropoda, Pulmonata) с использованием ДНК-маркеров // Экологическая генетика. — 2017. — Т. 15. — № 3. — С. 4–19. [Snegin EA, Snegina EA. Assessment of the state of population gene pools of the slightly mobile animal species on the example of the land snail *Bradybaena fruticum* Müll. (Gastropoda, Pulmonata) based on the DNA markers. *Ecological genetics*. 2017;15(3):4-19. (In Russ.). <https://doi.org/10.17816/ecogen1534-19>.
5. Матекин П.В., Макеева В.М. Полиморфная система эстераз и пространственная структура вида у кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Müll.) // Журнал общей биологии. — 1977. — Т. 38. — № 6. — С. 908–913. [Matyokin PV, Makeeva VM. Polymorphic system of esterases and spatial structure of a species in a bush snail (*Bradybaena fruticum* Müll.). *Journal of general biology*. 1977;38(6):908-913. (In Russ.)]
6. Макеева В.М., Белоконь 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. — Т. 41. — № 11. — С. 1495–1510. [Makeeva VM, Belokon' MM, Malyuchenko OP. Estimating the gene pool condition in

- natural populations of invertebrates in the fragmented landscape of Moscow and Moscow Region with special reference to bush snail *Bradybaena fruticum* Müll. *Russian Journal of Genetics*. 2005;41(11):1230-1244. (In Russ.)]
7. Peakall R, Smouse PE. GenA1Ex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research — an update. *Mol Ecol Notes*. 2006;6(1):288-295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>.
 8. Chao A. Species richness estimation. In: Balakrishnan N, Read CB, Vidakovic B, ed. *Encyclopaedia of statistical science*. New York: Wiley; 2005. pp. 7907-7916.
 9. Burnham KP, Overton WS. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*. 1978;65(3):625-633. <https://doi.org/10.1093/biomet/65.3.625>.
 10. Chao A, Shen TJ. SPADE [cited 12.03.2015]. 2009. Available from: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/>
 11. Wright S. The genetical structure of populations. *Ann Eugen*. 1951;15(4):323-354.
 12. Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*. 1992;131(2):479-491.
 13. Slatkin M. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*. 1993;47(1):264-279. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01215.x>.
 14. Снегин Э.А. Пространственные и временные аспекты эколого-генетической структуры популяций беспозвоночных животных (на примере наземных моллюсков и насекомых юга Среднерусской возвышенности): Дис. ... докт. биол. наук. — Белгород, 2012. — 473 с. [Snegin EA. Prostranstvennyye i vremennyye aspekty ekologo-geneticheskoy struktury populyatsiy bespozvonochnykh zhivotnykh (na primere nazemnykh mollyuskov i nasekomykh yuga Srednerusskoy vozvyshennosti). [dissertation] Belgorod; 2012. 473 p. (In Russ.)]. Доступно по: <https://www.disserscat.com/content/prostranstvennye-i-vremennyye-aspekty-ekologo-geneticheskoi-struktury-populyatsii-bespozvonos>. Ссылка активна на 16.07.2019.
 15. Снегин Э.А., Артемчук О.Ю. Морфогенетический анализ популяций *Helix pomatia* L. (Pulmonata, Helicidae) юго-восточной и восточной части современного ареала // Экологическая генетика. — 2014. — Т. 12. — № 4. — С. 25–37. [Snegin EA, Artemchuk OYu. Morphogenetic analysis of *Helix pomatia* L. (Pulmonata, Helicidae) populations from south-eastern and eastern parts of the modern area. *Ecological genetics*. 2014;12(4):25-37. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.17816/ecogen12425-37>.
 16. Снегин Э.А., Снегина Е.А. Генетическая структура популяций особо охраняемого моллюска *Cerpea vindobonensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях северо-восточной части современного ареала // Экологическая генетика. — 2016. — Т. 14. — № 3. — С. 13–27. <https://doi.org/10.17816/ecogen14313-27>. [Snegin EA, Snegina EA. Genetic structure of populations of specially protected mollusk *Cerpea vindobonensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) in the northeastern part of the modern-day range. *Ecological genetics*. 2016;14(3):13-27. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.17816/ecogen14313-27>.
 17. Ли Ч.Ч. Введение в популяционную генетику / пер. с англ. Е.А. Салменковой, Е.Я. Тетушкина, под ред. Ю.П. Алтухова, Л.А. Животовского. — М.: Мир, 1978. — 555 с. [Li CC. First course in population genetics. Transl. from English E.A. Salmenkova, E.Ya. Tetushkin, ed. by Yu.P. Altukhov, L.A. Zhivotovskiy. Moscow: Mir; 1978. 555 p. (In Russ.)]
 18. Wright S. Random drift and shifting balance theory of evolution. *Mathematical topics in population genetics*. Berlin: Springer Verlag; 1970, pp. 1-31.
 19. Макеева В.М. Роль естественного отбора в формировании генотипического своеобразия популяций моллюсков (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.)) // Журнал общей биологии. — 1989. — Т. 50. — № 1. — С. 101–107. [Makeeva VM. The role of natural selection in the formation of the genotypic originality of the populations of mollusks (on the example of the shrub snail *Bradybaena fruticum* (Müll.)). *Journal of general biology*. 1989;50(1):101-107. (In Russ)]

✪ Информация об авторах

Эдуард Анатольевич Снегин — д-р биол. наук, доцент, директор научно-исследовательского центра геномной селекции. ФГАОУ ВО «Белгородский государственный национальный исследовательский университет», Белгород. SPIN: 5655-7828. E-mail: snegin@bsu.edu.ru.

Елена Андреевна Снегина — научный сотрудник научно-исследовательского центра геномной селекции. ФГАОУ ВО «Белгородский государственный национальный исследовательский университет», Белгород. SPIN: 3402-6300. E-mail: snegina@bsu.edu.ru.

Олеся Юрьевна Артемчук — научный сотрудник научно-исследовательского центра геномной селекции. ФГАОУ ВО «Белгородский государственный национальный исследовательский университет», Белгород. SPIN: 1219-5591. E-mail: ris-med@yandex.ru.

✪ Authors and affiliations

Eduard A. Snegin — Dr. Biol. Sci., Senior Lecturer, Director of Research Center of Genomic Selection. Belgorod National Research University, Belgorod, Russia. SPIN: 5655-7828. E-mail: snegin@bsu.edu.ru.

Elena A. Snegina — Researcher of Research Center of Genomic Selection. Belgorod National Research University, Belgorod, Russia. SPIN: 3402-6300. E-mail: snegina@bsu.edu.ru.

Olesya Yu. Artemchuk — Researcher of Research Center of Genomic Selection. Belgorod National Research University, Belgorod, Russia. SPIN: 1219-5591. E-mail: ris-med@yandex.ru.