



# ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ

УДК 594.382

© С. С. Крамаренко<sup>1</sup>,  
Э. А. Снегин<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Николаевский национальный  
аграрный университет;

<sup>2</sup>Белгородский государственный  
национальный исследовательский  
университет

✿ Проведен анализ генетической структуры континуальных и эфемерных популяций наземного моллюска *B. cylindrica*. На основе полученных данных сделано заключение, что мелкие, изолированные (в том числе, урбанизированные) популяции имеют тенденцию к снижению уровня генетического разнообразия, вызванному проявлением генетико-стохастических процессов (дрейф генов или эффект основателя). Важным следствием последних есть непредсказуемые изменения генотипических профилей таких поселений, что приводит к значительному повышению уровня генетической дифференциации между ними.

✿ **Ключевые слова:** генетическая структура; городские популяции; наземные моллюски; *B. cylindrica*.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КОНТИНУАЛЬНЫХ И ЭФЕМЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *BREPHULOPSIS CYLINDRICA* (GASTROPODA; PULMONATA; ENIDAE)

### ВВЕДЕНИЕ

*Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) — эндемичный для Крыма вид наземных моллюсков, который имеет мозаичное и ограниченное распространение также и в южных регионах Украины (Крамаренко, 1995; Вычалковская, 2008). Однако в последние годы неоднократно отмечены случаи интродукции данного вида в урбанизированные биотопы городов Львова (Сверлова, 1998), Киева (Вычалковская, Крамаренко, 2008), Донецка (Вычалковская, 2008), Орджоникидзе (Balashov et al., 2013).

В урбанизированных биотопах *B. cylindrica* населяет различные места обитания, такие как парки, газоны, кладбища и т.п. Популяции, сформированные в таких местах обитания, могут происходить всего лишь от нескольких особей как Крымского, так и не-Крымского происхождения. Можно предположить, что обитание *B. cylindrica* в виде небольших, изолированных, эфемерных популяций будет сопровождаться снижением уровня внутривидового генетического полиморфизма (прежде всего, аллельного разнообразия и гетерозиготности).

Таким образом, целью нашего исследования стал сравнительный анализ генетической структуры моллюска *B. cylindrica* из континуальных и эфемерных популяций на основе изменчивости локусов аллозимов. Полученные нами результаты в дальнейшем сравнивались с литературными данными, ранее опубликованными для экологически близких видов, для выяснения того, насколько выявленные закономерности являются общими для разных видов животных.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для проведения анализа нами были избраны шесть популяций *B. cylindrica*, обитающие в различных урбанизированных местах обитания г. Николаев (южная Украина). На основании занимаемой популяцией площади и ее численности были избраны три континуальные популяции (Дубки, Нефтебаза и Парк Победы) и три эфемерные (Космос, Мореходная и Мира) (рис. 1). Для эфемерных площадь занятая популяцией не превышала 10 м<sup>2</sup>. Тогда как площадь континуальных популяций составляла несколько сотен м<sup>2</sup>, а численность — 10<sup>4</sup>–10<sup>5</sup> особей.

В континуальных популяциях были отобраны по две выборки, удаленные друг от друга на 50 м, тогда как в эфемерных — только по одной выборке. Особи были собраны в пределах участка, не превышающего 4 м<sup>2</sup>. Численность каждой выборки составляла 25 живых половозрелых особей *B. cylindrica*. Таким образом, всего для анализа было использовано 225 особей.

Для изучения генетической структуры популяций нами был применен метод электрофореза белков в полиакриламидном геле (изотахофорез) наиболее полно описанный в работе Э. Гааль с соавт. (1982).

Поступила в редакцию 27.02.2014  
Принята к публикации 01.07.2014

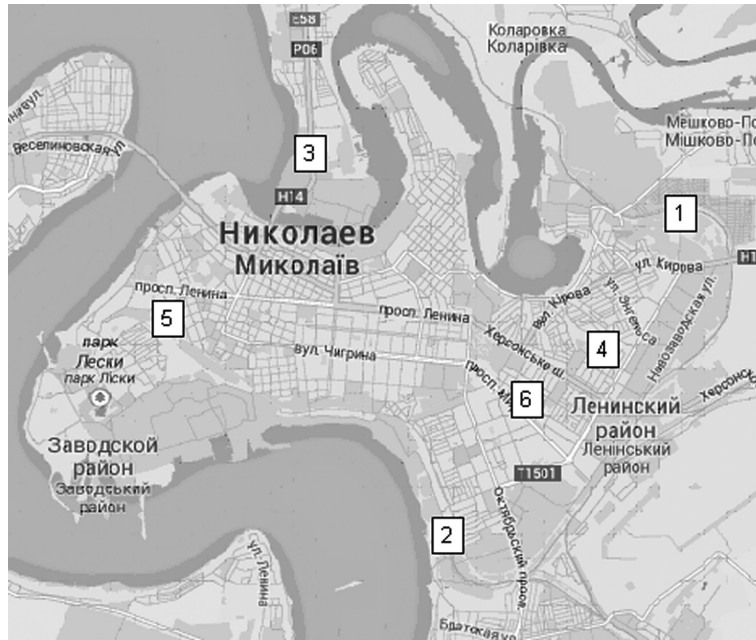


Рис. 1. Карта отбора выборов в популяциях *B. cylindrica*: 1 — Дубки, 2 — Нефтебаза; 3 — Парк Победы; 4 — Космос; 5 — Мореходная; 6 — Мира

Экстракцию водорастворимых белков проводили из ноги моллюсков, путем замораживания при  $-80^{\circ}\text{C}$  с последующим оттаиванием и механическим измельчением тefлоновым гомогенизатором в 0,05 М трис-НСl-буфере (рН 6,7). Электрофорез изоферментов проводился в 10%-м полиакриламидном геле в камере PROTEAN II xiCell 20 (*BioRad*). Гелевый трис-НСl-буфер (концентрирующий гель рН 6,7, разделяющий гель рН 8,9); электродный трис-глициновый-буфер (рН 8,3). Окрашивание блоков на выявление неспецифических эстераз проводилось в субстратной смеси: трис-НСl (рН 7,4),  $\alpha$ -нафтилацетат, прочный красный TR; для выявления супероксиддисмутаза — калий-фосфатный буфер (рН 7,8), НТС, ФМС; для выявления малатдегидрогеназ — 0,1 М ТрисНСl, рН 8,4, малат натрия, ФМС, НТС, НАД.

У *B. cylindrica* нами было выделено пять локусов неспецифических эстераз, из них полиморфными оказались два мономерных локуса, которые были исполь-

зованы в качестве генетических маркеров (рис. 2): *EST3* (с четырьмя аллелями) и *EST4* (с двумя аллелями). Кроме того, было выделено четыре локуса супероксиддисмутаза, из них полиморфными были два локуса: *SOD2* (мономер с тремя аллелями) и *SOD4* (мономер с двумя аллелями). Также выделено два полиморфных локуса малатдегидрогеназы: *MDH1* (димер с двумя аллелями) и *MDH2* (димер с тремя аллелями). Наследование всех отмеченных локусов идет по кодоминантному типу.

Для каждой популяции были рассчитаны следующие показатели: среднее число аллелей на локус ( $N_a$ ), среднее эффективное число аллелей на локус ( $A_e$ ), наблюдаемая ( $H_o$ ) и ожидаемая гетерозиготность ( $H_e$ ) как для каждого локуса, так и для выборки в целом.

Гипотеза о соответствии распределения генотипов в каждой выборке равновесию Харди–Вайнберга была проверена с помощью критерия Хи-квадрат Пирсона.

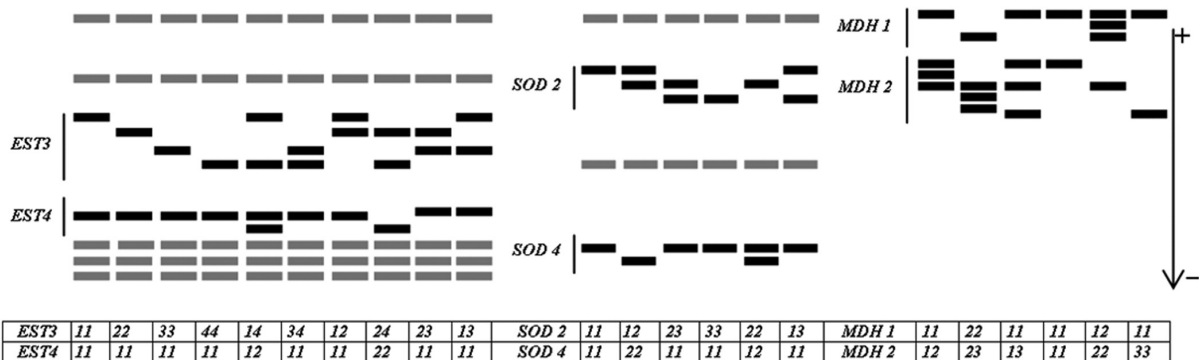


Рис. 2. Локусы изоферментов и соответствующие им генотипы *B. cylindrica* (мономорфные локусы выделены серым цветом)

Иерархический анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) был проведен для разложения общей изменчивости на компоненты: изменчивость между группами популяций (континуальными и эфемерными), между популяциями в пределах групп популяций и внутри популяций (Excoffier et al., 1992). Кроме того, были рассчитаны показатели генетической дифференциации ( $F_{st}$ ) между каждой парой исследованных выборок. Проверка отклонения полученных оценок от 0 была проведена с помощью перестановочного критерия, используя 999 пермутаций (Шитиков и др., 2008).

Все расчеты были проведены с помощью программы GenAIEx v.6.0 (Peakall, Smouse, 2006).

Кроме анализа по каждому локусу в отдельности, нами также был проведен анализ мультилокусной аллозимной изменчивости. Для каждой из 225 генотипированных особей был построен мультилокусный генотип, распределение которых в дальнейшем было проанализировано. Для каждой популяции было оценено общее число отмеченных вариантов мультилокусных генотипов ( $N_{MLG}$ ) и число уникальных вариантов мультилокусных генотипов ( $N_{MLG-1}$ ), т. е. вариантов, которые встречались лишь в одной единственной выборке.

Используя распределения частот мультилокусных генотипов для каждой популяции было оценено потенциальное генетическое разнообразие ( $N_{max}$ ), как максимально возможное число вариантов, отмеченное при  $n \rightarrow \infty$  (т. е. приближении объема выборки к бесконеч-

ности). Для этого было использовано два непараметрических метода: метод Chao1 и метод «складного ножа» первого порядка (1st order jackknife).

Все расчеты были проведены с помощью программ PaSt v.2.14 (Hummer et al., 2001) и SPADE (Chao, 2005).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В таблице 1 приведены частоты аллелей, а в таблице 2 результаты проверки гипотезы о соответствии распределения генотипов равновесию Харди–Вайнберга для разных аллозимных локусов в исследованных популяциях *B. cylindrica*.

Большинство популяций находились в состоянии генетического равновесия по всем локусам, за исключением локуса *SOD2* (табл. 2). Континуальные популяции достоверно не отличались от эфемерных в отношении частоты встречаемости мономорфного состояния локусов (точный тест Фишера:  $p_F = 0,351$ ). Более того, не было отмечено превышения случаев отклонения от равновесия Харди–Вайнберга в эфемерных популяциях над континуальными (точный тест Фишера:  $p_F = 0,674$ ).

В целом отмечается средний уровень аллозимной изменчивости в исследованных популяциях *B. cylindrica* (отмечено от 1 до 4 аллелей по изученным локусам) за исключением локуса *SOD4*, который был мономорфным в шести популяциях (табл. 2).

Таблица 1

### Частоты аллелей аллозимных локусов в популяциях *B. cylindrica*

Популяция	Аллель	Локус					
		<i>EST3</i>	<i>EST4</i>	<i>MDH1</i>	<i>MDH2</i>	<i>SOD2</i>	<i>SOD4</i>
Дубки-1 (Д-1)	1	0,120	0,980	0,960	0,080	0,000	1,000
	2	0,600	0,020	0,040	0,700	1,000	0,000
	3	0,180			0,220	0,000	
	4	0,100					
Дубки-2 (Д-2)	1	0,000	1,000	0,980	0,000	0,000	0,960
	2	0,980	0,000	0,020	0,900	1,000	0,040
	3	0,020			0,100	0,000	
	4	0,000					
Нефтебаза-1 (Н-1)	1	0,000	0,980	0,920	0,000	0,000	0,860
	2	0,540	0,020	0,080	0,780	0,960	0,140
	3	0,400			0,220	0,040	
	4	0,060					
Нефтебаза-2 (Н-1)	1	0,020	1,000	0,840	0,060	0,060	0,960
	2	0,620	0,000	0,160	0,680	0,820	0,040
	3	0,340			0,260	0,120	
	4	0,020					
Парк Победы-1 (ПП-1)	1	0,240	0,860	0,820	0,040	0,000	1,000
	2	0,280	0,140	0,180	0,960	1,000	0,000
	3	0,380			0,000	0,000	
	4	0,100					

Таблица 1 (Окончание)

Популяция	Аллель	Локус					
		<i>EST3</i>	<i>EST4</i>	<i>MDH1</i>	<i>MDH2</i>	<i>SOD2</i>	<i>SOD4</i>
Парк Победы-2 (ПП-2)	1	0,140	0,760	0,740	0,020	0,000	1,000
	2	0,340	0,240	0,260	0,880	1,000	0,000
	3	0,360			0,100	0,000	
	4	0,160					
Космос (Кос)	1	0,000	1,000	0,960	0,260	0,480	1,000
	2	1,000	0,000	0,040	0,620	0,500	0,000
	3	0,000			0,120	0,020	
	4	0,000					
Мореходная (Мор)	1	0,000	0,920	1,000	0,120	0,040	1,000
	2	1,000	0,080	0,000	0,460	0,940	0,000
	3	0,000			0,420	0,020	
	4	0,000					
Мира (Мир)	1	0,480	0,960	0,980	0,020	0,240	1,000
	2	0,120	0,040	0,020	0,660	0,600	0,000
	3	0,140			0,320	0,160	
	4	0,260					

В тех случаях, когда было отмечено достоверное отклонение от равновесия Харди–Вайнберга по отдельным локусам, оно было связано, прежде всего, с дефицитом гетерозигот в изученных популяциях (табл. 2).

Исследованные континуальные и эфемерные популяции не отличались в отношении уровня генетического разнообразия (табл. 3).

В таблице 4 приведены результаты иерархического анализа молекулярной изменчивости для двух групп популяций моллюска *B. cylindrica* по всем шести исследованным локусам аллозимов. Как видим, отличия между популяциями (внутри групп как континуальных, так и эфемерных популяций) намного выше ( $\Phi_{PG} = 0,245$ ;  $p = 0,001$ ), чем между группами в целом ( $\Phi_{GT} = 0,090$ ;  $p = 0,001$ ). Хотя и в последнем случае, межгрупповые отличия также характеризовались высоким уровнем достоверности.

В целом в 89 % случаев попарного сравнения генетическая структура популяций отличалась достоверно (32 из 36 сравнений) на 5 % уровне достоверности после применения поправки Бонферрони (табл. 5). Лишь две выборки из популяции Нефтебаза и популяции Дубки-1 оказались исключением. Неожиданным оказалось то, что существенные отличия в отношении генетической структуры отмечено для двух выборок из популяции Дубки (Дубки-1 и Дубки-2), удаленных всего на 50 м.

Всего нами было зарегистрировано 92 варианта мультилокусных генотипов по шести локусам аллозимов среди 225 генотипированных особей *B. cylindrica*. Однако их распределение, а также распределение уникальных вариантов мультилокусных генотипов в разных популяциях оказывается не сходным. Максимальное число вариантов мультилокусных генотипов было отмечено в популяциях

Таблица 2

### Результаты проверки гипотезы о соответствии распределения генотипов равновесию Харди–Вайнберга в популяциях *B. cylindrica*

Популяция	Локус					
	<i>EST3</i>	<i>EST4</i>	<i>MDH1</i>	<i>MDH2</i>	<i>SOD2</i>	<i>SOD4</i>
Дубки-1 (Д-1)	ns	ns	ns	ns	моно	моно
Дубки-2 (Д-2)	ns	моно	ns	ns	моно	ns
Нефтебаза-1 (Н-1)	ns	ns	ns	D*	D***	ns
Нефтебаза-2 (Н-2)	ns	моно	ns	ns	D***	ns
Парк Победы-1 (ПП-1)	D*	ns	ns	ns	моно	моно
Парк Победы-2 (ПП-2)	ns	ns	ns	ns	моно	моно
Космос (Кос)	моно	моно	ns	ns	ns	моно
Мореходная (Мор)	моно	D*	моно	ns	D***	моно
Мира (Мир)	ns	ns	ns	ns	D***	моно

моно — мономорфный локус; D — отмечено достоверный дефицит гетерозигот: \* —  $p < 0,05$ ; \*\*\* —  $p < 0,001$ ; ns —  $p > 0,05$

Таблица 3

Оценки генетического разнообразия в популяциях *B. cylindrica*

Популяция	Среднее число аллелей на локус ( $N_a$ )	Среднее эффективное число аллелей на локус ( $A_e$ )	Средняя наблюдаемая гетерозиготность на локус ( $H_o$ )
Дубки-1	2,17 ± 0,48	1,39 ± 0,24	0,192 ± 0,105
Дубки-2	1,67 ± 0,21	1,06 ± 0,03	0,056 ± 0,027
Нефтебаза-1	2,17 ± 0,17	1,39 ± 0,18	0,232 ± 0,077
Нефтебаза-2	2,50 ± 0,43	1,46 ± 0,17	0,270 ± 0,082
Парк Победы-1	2,00 ± 0,45	1,54 ± 0,39	0,220 ± 0,110
Парк Победы-2	2,17 ± 0,48	1,65 ± 0,38	0,279 ± 0,110
Космос	1,83 ± 0,40	1,39 ± 0,23	0,188 ± 0,108
Мореходная	1,83 ± 0,40	1,30 ± 0,24	0,143 ± 0,095
Мира	2,50 ± 0,43	1,71 ± 0,34	0,300 ± 0,120

Таблица 4

Результаты иерархического анализа молекулярной изменчивости для двух групп популяций моллюска *B. cylindrica* по шести исследованным локусам аллозимов

Источник изменчивости	$df$	$SS$	$MS$	$E (MS)$	$\Phi_{st}; p$
Между группами	1	33,313	33,313	0,197	$\Phi_{GT} = 0,090; p = 0,001$
Между популяциями внутри групп	7	95,420	13,631	0,486	$\Phi_{PG} = 0,245; p = 0,001$
Внутри популяций	216	322,520	1,493	1,493	$\Phi_{PT} = 0,314; p = 0,001$
Общая	224	451,253	48,438	2,175	

Парк-Победы-2 (24), Нефтебаза-1 (21) и Нефтебаза-2 (20), которые относятся к группе континуальных популяций. Минимальное же число (по 8) отмечено в двух эфемерных популяциях (Космос и Мореходная) и одной континуальной — Дубки-2 (6 вариантов). Причем, в трех последних случаях не было отмечено ни одного уникального варианта мультилокусного генотипа (табл. 6).

Потенциальное генетическое разнообразие, оцененное на основе эмпирического распределения вариантов мультилокусных генотипов, в значительной мере зави-

село от метода его оценивания (табл. 7). Полученные оценки не превышали числа генотипированных особей для четырех популяций — всех из группы эфемерных и популяции Дубки-2 из числа континуальных.

В целом среднее потенциальное генетическое разнообразие составляет 17,2 варианта ( $SD = 11,5$ ) для эфемерных популяций и 93,1 варианта ( $SD = 141,1$ ) — для континуальных. Удаление из числа континуальных популяции Дубки-2 незначительно повышает эту оценку до 110,1 варианта ( $SD = 149,4$ ).

Таблица 5

Попарные оценки генетической дифференциации ( $\Phi_{st}$ ) между исследованными популяциями *B. cylindrica* по шести локусам аллозимов

Популяция	Д-1	Д-2	Н-1	Н-2	ПП-1	ПП-2	Кос	Мор	Мир
Д-1		0,001	0,062	0,067	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Д-2	<b>0,216</b>		0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Н-1	0,044	<b>0,273</b>		0,272	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Н-2	0,039	<b>0,245</b>	0,012		0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
ПП-1	<b>0,173</b>	<b>0,466</b>	<b>0,137</b>	<b>0,173</b>		0,420	0,001	0,001	0,001
ПП-2	<b>0,144</b>	<b>0,392</b>	<b>0,111</b>	<b>0,130</b>	0,000		0,001	0,001	0,001
Кос	<b>0,327</b>	<b>0,392</b>	<b>0,366</b>	<b>0,254</b>	<b>0,489</b>	<b>0,433</b>		0,001	0,001
Мор	<b>0,191</b>	<b>0,303</b>	<b>0,286</b>	<b>0,201</b>	<b>0,488</b>	<b>0,398</b>	<b>0,272</b>		0,001
Мир	<b>0,244</b>	<b>0,513</b>	<b>0,269</b>	<b>0,228</b>	<b>0,246</b>	<b>0,239</b>	<b>0,390</b>	<b>0,431</b>	

Под диагональю приведены оценки  $\Phi_{st}$ , а над диагональю — уровень их значимости. Достоверные оценки  $\Phi_{st}$  (после поправки Бонферрони) отмечены полужирным шрифтом



Таблица 6

**Выборочные оценки генетического разнообразия в целом по шести локусам аллозимов в исследованных популяциях *B. cylindrica***

Показатели	Популяция								
	Д-1	Д-2	Н-1	Н-2	ПП-1	ПП-2	Кос	Мор	Мир
$N_{MLG}$	18	6	21	20	18	24	8	8	16
$N_{MLG-1}$	7	0	10	10	8	14	0	0	8

$N_{MLG}$  — общее число отмеченных вариантов мультилокусных генотипов;  $N_{MLG-1}$  — число уникальных вариантов мультилокусных генотипов

Перестановочный критерий подтверждает тенденцию значительного снижения генетического разнообразия в эфемерных популяциях по сравнению с континуальными. При этом удаление из числа континуальных популяции Дубки-2 делает эту тенденцию достоверной (табл. 7).

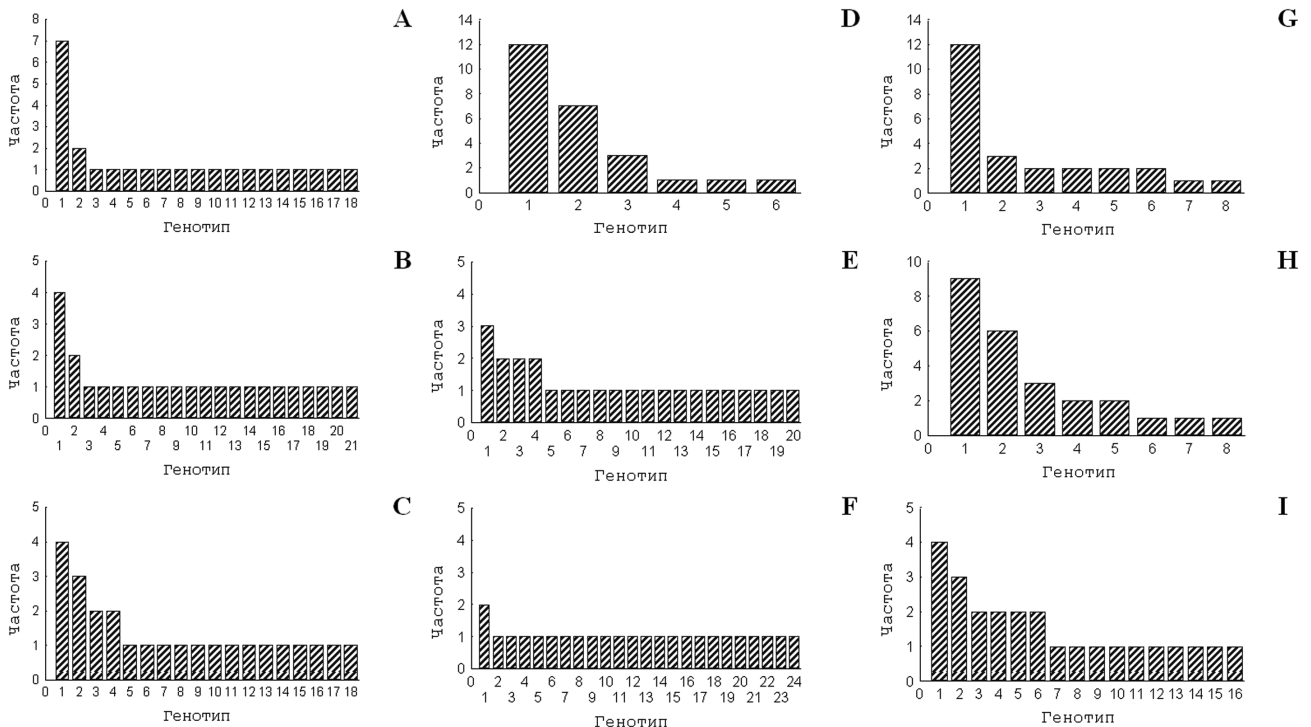
**ОБСУЖДЕНИЕ**

В целом достоверные отличия в отношении уровня генетического полиморфизма аллозимных локусов между континуальными и эфемерными популяциями наземного моллюска *B. cylindrica* не отмечены. Частота мономорфных локусов, а также частота случаев отклонения от равновесия Харди–Вайнберга были сходны как в континуальных, так и эфемерных популяциях (табл. 2). Более того, эфемерные популяции не характеризовались

более низкими оценками наблюдаемой гетерозиготности и среднего числа аллелей на локус (табл. 3).

Однако анализ мультилокусных генотипов по исследованным локусам аллозимов дает принципиально другие результаты. В целом эфемерные популяции отличались от континуальных в отношении распределения частот вариантов мультилокусных генотипов, хотя одна популяция и нарушала данную закономерность (популяция Дубки-2) (рис. 3).

Низкий уровень генетического разнообразия, отмеченный на основе мультилокусных генотипов, может быть результатом интродукции единичных особей с последующим формированием эфемерной популяции. Тот факт, что подобная картина наблюдалась для одной континуальной популяции (Дубки) свидетельствует о том, что процесс локального вымирания/реколонизации происходит и в континуальных популяциях наземных моллюсков.



**Рис. 3.** Распределение особей *B. cylindrica*, имеющих различные варианты мультилокусных генотипов из различных популяций: А — Дубки-1; В — Нефтебаза-1; С — Парк Победы-1; D — Дубки-2; Е — Нефтебаза-2; F — Парк Победы-2; G — Космос; H — Мореходная; I — Мира

Таблица 7

Оценки потенциального генетического разнообразия, полученные разными методами для исследованных популяций *B. cylindrica*

Популяция	Метод			
	Chao1		«складного ножа» первого порядка	
	$N_{max} \pm SE$	95 % CI	$N_{max} \pm SE$	95 % CI
Д-1	$78,0 \pm 34,8$	34,7–234,2	$33,4 \pm 5,5$	25,8–48,3
Д-2	$9,0 \pm 4,4$	6,4–30,6	$8,9 \pm 2,4$	6,7–17,8
Н-1	$106,5 \pm 59,5$	46,0–314,0	$39,2 \pm 6,0$	30,8–55,1
Н-2	$50,0 \pm 21,0$	28,7–123,2	$34,5 \pm 5,5$	27,8–50,3
ПП-1	$48,3 \pm 22,8$	26,2–130,4	$41,4 \pm 5,1$	24,5–45,7
ПП-2	$150,5 \pm 83,9$	62,7–437,1	$46,1 \pm 6,6$	36,5–63,1
Кос	$8,2 \pm 0,6$	8,0–12,1	$9,9 \pm 1,9$	8,4–17,9
Мор	$9,0 \pm 1,8$	8,1–18,7	$10,9 \pm 2,4$	8,7–19,8
Мир	$25,0 \pm 7,6$	18,1–54,0	$25,6 \pm 4,3$	20,1–38,3
$p_{perm}$	0,085* (0,029)	–	0,172 (0,008)	–

\* — в скобках приведена оценка критерия при удалении из анализа популяции Дубки-2

С другой стороны, уровень межпопуляционного генетического разнообразия между эфемерными популяциями улитки *B. cylindrica* оказывается существенно выше, чем между континуальными. В целом уровень генетической дифференциации между всеми 9 исследованными популяциями (без учета группы) составлял:  $\Phi_{st} = 0,281$  ( $p = 0,001$ ). Однако среди континуальных популяций он был значительно ниже ( $\Phi_{st} = 0,167$ ,  $p = 0,001$ ), чем среди эфемерных ( $\Phi_{st} = 0,378$ ,  $p = 0,001$ ). Таким образом, генетическая структура (пул генотипических профилей) особей *B. cylindrica* из эфемерных популяций оказывается более изменчивой, чем из континуальных.

Для того чтобы оценить насколько обнаруженные нами закономерности могут быть перенесены и на другие группы животных, мы провели анализ литературных данных, в которых приведены оценки генетического разнообразия (прежде всего, в отношении среднего числа аллелей и наблюдаемой гетерозиготности) и уровня генетической дифференциации для видов, обитающих

в популяциях, находящихся под сильным антропогенным прессом (из урбанизированных, фрагментированных и/или эфемерных популяций) (табл. 8). В анализ были включены только организмы с невысокой миграционной активностью (почвенные беспозвоночные и нелетающие мелкие позвоночные; всего — 30 видов).

Были рассмотрены две гипотезы. Первая — в небольших по численности, изолированных популяциях генетическое разнообразие ниже, чем в многочисленных, континуальных. Вторая — уровень генетической дифференциации между небольшими по численности, изолированными (суб)популяциями будет выше, чем между многочисленными, континуальными.

Анализ показывает, что первая гипотеза подтвердалась лишь в 19 случаях, тогда как была отклонена в 10, т.е. не может быть однозначно принята на основе эмпирических данных (критерий знаков:  $0,1 < p < 0,05$ ). Хотя в целом тенденция к снижению уровня генетического разнообразия в мелких, изолированных популяциях все-таки просматривается (табл. 8).

Таблица 8

Анализ влияния урбанизации и фрагментации на оценки генетического разнообразия и уровень генетической дифференциации для разных видов животных

Вид	Страна	Тип маркера*	Генетическое разнообразие ( $H_o$ , $A_e$ )	Генетическая дифференциация ( $F_{st}$ , $\Phi_{st}$ или др.)	Источник
Жук <i>Pterostichus madidus</i> (Fabricius, 1775)	Бельгия, Великобритания	аллозимы	Выше в более мелких городских популяциях	–	Desender et al., 2005
Жук <i>Abax ater</i> (Villers, 1789)	Бельгия, Великобритания	аллозимы	Ниже в более мелких городских популяциях	–	Desender et al., 2005
Жук <i>Carabus violaceus</i> L., 1758	Швейцария	MS	Ниже в более мелких, фрагментированных популяциях	Выше между фрагментированными популяциями	Keller, Largiader, 2003

Таблица 8 (Продолжение)

Вид	Страна	Тип маркера*	Генетическое разнообразие (Ho, Ae)	Генетическая дифференциация (Fst, Φst или др.)	Источник
Клоп <i>Triatoma infestans</i> (Klug, 1834)	Боливия	cyt b	Не отличается в городских и сельских популяциях	—	Giordano et al., 2005
Наземная улитка <i>Brephulopsis cylindrica</i>	Украина	аллозимы	Ниже в более мелких, эфемерных популяциях	Выше между мелкими, эфемерными популяциями	собственные данные
Наземная улитка <i>Fruticicola fruticum</i> (Mueller, 1774)	Российская Федерация	аллозимы	Ниже в городских популяциях	—	Макеева и др., 2005
Наземная улитка <i>Seraea vindobonensis</i> (Ferussac, 1821)	Российская Федерация, Украина	аллозимы	Не отличается в городских и сельских популяциях	—	Снегин, 2011
Лягушка <i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842	Голландия	MS	Ниже в городских фрагментированных популяциях	Выше между городскими фрагментированными популяциями	Arens et al., 2007
Лягушка <i>Rana dalmatina</i> Fitzinger, 1839	Франция	аллозимы	Ниже в фрагментированных популяциях	Выше между фрагментированными популяциями	Lesbarreres et al., 2006
Лягушка <i>Rana temporaria</i> L., 1758	Великобритания	аллозимы	Ниже в городских популяциях	Выше между городскими популяциями	Hitchings, Beebee, 1997
Лягушка <i>R. temporaria</i>	Финляндия	MS	Не отличается в городских и природных популяциях	—	Saarikivi et al., 2013
Лягушка <i>R. temporaria</i>	Великобритания	MS	Не отличается в городских и природных популяциях	—	Zeisset, Beebee, 2010
Лягушка <i>Hyla arborea</i> (L., 1758)	Дания	MS	Ниже в фрагментированных популяциях	—	Andersen et al., 2004
лягушка <i>H. arborea</i>	Швейцария	MS	Ниже в городских популяциях	Не зависит от уровня урбанизации	Dubey et al., 2009
Лягушка <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771)	Словакия	MS	Ниже в городских фрагментированных популяциях	Выше между городскими фрагментированными популяциями	Mikulíček, Pišút, 2013
Жаба <i>Bufo bufo</i> (L., 1758)	Великобритания	аллозимы	Ниже в городских популяциях	Выше между городскими популяциями	Hitchings, Beebee, 1998
Саламандра <i>Plethodon cinereus</i> (Green, 1818)	США	RAPD	Не отличается в фрагментированных и континуальных популяциях	Выше между фрагментированными популяциями	Gibbs, 1998
Саламандра <i>P. cinereus</i>	Канада	MS	Ниже в городских популяциях	Выше между городскими популяциями	Noël et al., 2007
Ящерица <i>Uta stansburiana</i> (Baird & Girard, 1852)	США	MS	Ниже в более изолированных популяциях	Выше между фрагментированными популяциями	Delaney et al., 2010
Ящерица <i>Plestiodon skiltonianus</i> (Baird & Girard, 1852)	США	MS	Ниже в более изолированных популяциях	Выше между фрагментированными популяциями	Delaney et al., 2010



Таблица 8 (Окончание)

Вид	Страна	Тип маркера*	Генетическое разнообразие ( <i>H<sub>s</sub></i> , <i>A<sub>e</sub></i> )	Генетическая дифференциация ( <i>F<sub>st</sub></i> , $\Phi_{st}$ или др.)	Источник
Ящерица <i>Sceloporus occidentalis</i> Baird & Girard, 1852	США	MS	Ниже в более изолированных популяциях	Выше между фрагментированными популяциями	Delaney et al., 2010
Ящерица <i>Podarcis muralis</i> (Laurenti, 1768)	Германия	MS	Ниже в маргинальных (новообразованных) популяциях	Выше между маргинальными (новообразованными) популяциями	Schulte et al., 2013
Ящерица <i>Gnypetoscincus queenslandiae</i> (De Vis, 1890)	Австралия	MS	Не отличается в фрагментированных и континуальных популяциях	Не отличается между фрагментированными и континуальными местами обитания	Sumner et al., 2004
Геккон <i>Oedura reticulata</i> Bustard, 1969	Австралия	MS	Ниже в фрагментированных популяциях	Выше между фрагментированными популяциями	Hoehn et al., 2007
Геккон <i>Gehyra variegata</i> (Dumeril & Bibron, 1836)	Австралия	MS	Ниже в фрагментированных популяциях	Выше между фрагментированными популяциями	Hoehn et al., 2007
Черепаха <i>Emydoidea blandingii</i> (Holbrook, 1838)	США	RAPD	Не отличается в городских и природных популяциях	—	Rubin et al., 2001
Хомячок <i>Calomys musculus</i> (Thomas, 1913)	Аргентина	MS	Не отличается в городских и природных популяциях	Выше между городскими субпопуляциями	Chiappero et al., 2011
Мышь <i>Apodemus agrarius</i> (Pallas, 1771)	Польша	MS	Не отличается в городских и природных популяциях	Выше между городскими популяциями	Gortat et al., 2013
Мышь <i>Apodemus speciosus</i> (Temminck, 1844)	Япония	mtDNA	—	Выше между популяциями, изолированными урбанизированными участками	Hirota et al., 2004
Луговая собачка <i>Cynomys ludovicianus</i>	США	MS	Ниже в более мелких, более изолированных колониях	—	Magle et al., 2010

\* MS — микросателлиты; cyt b — цитохром b; RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) — произвольно амплифицированная полиморфная ДНК; mtDNA — митохондриальная ДНК

Вторая гипотеза была подтверждена эмпирическими данными в 18 случаях и опровергнута — лишь в двух (критерий знаков:  $p < 0,01$ ).

Таким образом, на основе полученных данных можно сделать заключение, что мелкие, изолированные (в том числе урбанизированные) популяции имеют тенденцию к снижению уровня генетического разнообразия, вызванному проявлением генетико-стохастических процессов (дрейф генов или эффект основателя). Кроме того, важным следствием последних есть непредсказуемые изменения генотипических профилей таких поселений, что приводит к значительному повышению уровня генетической дифференциации между ними.

Стоит отметить также, что наши выводы согласуются с положениями «теории эволюции со смещающимся равновесием» (shifting balance theory of evolution) (Wright, 1970), согласно которым в подразделенной метапопуля-

ции наблюдается увеличение изменчивости на фоне снижения гетерогенности в субпопуляциях. При этом изменчивость в субпопуляциях переходит в изменчивость между популяциями, что находит свое отражение в увеличении индекса *F<sub>st</sub>*.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Вычалковская Н. В. (2008) Распространение и внутривидовая изменчивость Крымского эндемичного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) за пределами нативного ареала. Вестник зоологии. Т. 42 (3): С. 229–235.
2. Вычалковская Н. В., Крамаренко С. С. (2008) Находка *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) в городе Киеве. Вестник зоологии. Т. 42 (1): С. 92.

3. Гааль Э., Медьеша Г., Верещкеи Л. (1982) Электрофорез в разделении биол. макромолекул. М.: Мир. 448 с.
4. Крамаренко С. С. (1995) Фенотипическая изменчивость крымских моллюсков рода *Brephulopsis Lindholm* (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae). Автореф. дисс... канд. биол. наук. Киев. 18 с.
5. Макеева В. М., Белоконь М. М., Малюченко О. П. (2005) Оценка состояния генофонда природных популяций беспозвоночных животных в условиях фрагментарного ландшафта Москвы и Подмоскovie (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll)). Генетика. Т. 41 (11): С. 1495–1510.
6. Сверлова Н. В. (1998) Знахідка *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) у Львові. Вестник зоології. Т. 32 (5–6): С. 72.
7. Снегин Э. А. (2011) Оценка жизнеспособности популяций особо охраняемого вида *Cepaea vindobonensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга лесостепи среднерусской возвышенности. Вестник КрасГАУ. № 11: С. 142–148.
8. Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Крамаренко С. С., Якимов В. Н. (2008) Современные подходы к статистическому анализу экспериментальных данных / Под ред.: Г. С. Розенберга, Д. Б. Гелашвили / Проблемы экологического эксперимента (Планирование и анализ наблюдений). Тольятти: СамНЦ РАН; «Кассандра». С. 212–250.
9. Andersen L. W., Fog K., Damgaard C. (2004) Habitat fragmentation causes bottlenecks and inbreeding in the European tree frog (*Hyla arborea*). Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. Vol. 271 (1545): P. 1293–1302.
10. Arens, P. F. P., van der Sluis T., van't Westende W. P. C. et al. (2007) Genetic population differentiation and connectivity among fragmented Moor frog (*Rana arvalis*) populations in the Netherlands. Landscape Ecology. Vol. 22: P. 1489–1500.
11. Balashov I. A., Крамаренко S. S., Zhukov A. V. et al. (2013) Contributions to the knowledge of the terrestrial molluscs of southeastern Ukraine. Malacologica Bohemoslovaca. Vol. 12: P. 62–69.
12. Chao A., 2005. Species richness estimation. In: Balakrishnan N., Read C. B., Vidakovic B., editors. Encyclopedia of Statistical Science. NY; Wiley. P. 7907–7916.
13. Chiappero M. B., Panzetta-Dutari G. M., Gómez D. et al. (2011) Contrasting genetic structure of urban and rural populations of the wild rodent *Calomys musculinus* (Cricetidae, Sigmodontinae). Mammalian Biology. Vol. 76 (1): P. 41–50.
14. Delaney K. S., Riley S. P. D., Fisher R. N. (2010) A rapid, strong, and convergent genetic response to urban habitat fragmentation in four divergent and widespread vertebrates. PLoS ONE. Vol. 5 (9): e12767.
15. Desender K., Small E., Gaublumme E., Verdyck P. (2004) Rural-urban gradients and the population genetic structure of woodland ground beetles. Conservation Genetics. Vol. 6 (1): P. 51–62.
16. Dubey S., Ursenbacher S., Pellet J., Fumagalli L. (2009) Genetic differentiation in two European tree frog (*Hyla arborea*) metapopulations in contrasted landscapes of western Switzerland. Amphibia-Reptilia. Vol. 30: P. 127–133.
17. 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. Vol. 131 (2): P. 479–491.
18. Gibbs J. P. (1998) Genetic structure of redback salamander *Plethodon cinereus* populations in continuous and fragmented forests. Biological Conservation. Vol. 86 (1): P. 77–81.
19. Giordano R., Cortez J. C. P., Paulk S., Stevens L. (2005) Genetic diversity of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in Chuquisaca, Bolivia based on the mitochondrial cytochrome b gene. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz. Vol. 100 (7): P. 753–60.
20. Gortat T., Rutkowski R., Gryczyńska-Siemiatkowska A. et al. (2013) Genetic structure in urban and rural populations of *Apodemus agrarius* in Poland. Mammalian Biology. Vol. 78 (3): P. 171–177.
21. Hirota T., Hirohata T., Mashima H. et al. (2004) Population structure of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia: Muridae), in suburban landscape, based on mitochondrial D-loop sequences. Molecular Ecology. Vol. 13(11): P. 3275–3282.
22. Hitchings S. P., Beebee T. J. C. (1997) Genetic substructuring as a result of barriers to gene flow in urban *Rana temporaria* (common frog) populations: implications for biodiversity conservation. Heredity. Vol. 79 (2): P. 117–127.
23. Hitchings S. P., Beebee T. J. C. (1998) Loss of genetic diversity and fitness in Common Toad (*Bufo bufo*) populations isolated by inimical habitat. Journal of Evolutionary Biology. Vol. 11 (3): P. 269–283.
24. Hoehn M., Sarre S. D., Henle K. (2007) The tales of two geckos: does dispersal prevent extinction in recently fragmented populations? Molecular Ecology. Vol. 16 (16): P. 3299–3312.
25. Hummer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. (2001) PAST version 1.39: Paleontological statistical software package for education and data analysis. Paleontologia Electronica. Vol. 4: P. 1–9.
26. Keller I., Largiadèr C. R. (2003) Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 270: P. 417–423.
27. Lesbarrères D., Primmer C. R., Lodé T., Merilä J. (2006) The effects of 20 years of highway presence

- on the genetic structure of *Rana dalmatina* populations. *Ecoscience*. Vol. 13: P. 531–536.
28. Magle S.B., Ruell E.W., Antolin M.F., Crooks K.R. (2010) Population genetic structure of black-tailed prairie dogs, a highly interactive species, in fragmented urban habitat. *J. of Mammalogy*. Vol. 91 (2): P. 326–335.
  29. Mikulíček P., Pišút P. (2012) Genetic structure of the marsh frog (*Pelophylax ridibundus*) populations in urban landscape. *European Journal of Wildlife Research*. Vol. 58 (5) P. 833–845.
  30. Noël S., Ouellet M., Galois P., Lapointe F.-J. (2007) Impact of urban fragmentation on the genetic structure of the eastern red-backed salamander. *Conservation Genetics*. Vol. 8 (3): P. 599–606.
  31. Peakall R., Smouse P.E. (2006) GENAIEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*. Vol. 6 (1): P. 288–295.
  32. Rubin C.S., Warner R.E., Bouzat J.L., Paige K.N. (2001) Population genetic structure of Blanding's turtles (*Emydoidea blandingii*) in an urban landscape. *Biological Conservation*. Vol. 99 (3): P. 323–330.
  33. Saarikivi J., Knopp T., A. Granroth A., Merilä J. (2013) The role of golf courses in maintaining genetic connectivity between common frog (*Rana temporaria*) populations in an urban setting. *Conservation Genetics*. Vol. 14: P. 1057–1064.
  34. Schulte U., Veith M., Mingo V. et al. (2013) Strong genetic differentiation due to multiple founder events during a recent range expansion of an introduced wall lizard population. *Biological Invasions*. Vol. 15(12): P. 2639–2649.
  35. Sumner J., Jessop T., Paetkau D., Moritz C. (2004) Limited effect of anthropogenic habitat fragmentation on molecular diversity in a rain forest skink. *Gnypetoscincus queenslandiae*. *Molecular Ecology*. Vol. 13 (2): P. 259–269.
  36. Wright S. (1970) Random drift and shifting balance theory of evolution. In: K.-i. Kojima, editor. *Mathematical topics in population genetics*. Berlin; Springer-Verlag; P. 1–31.
  37. Zeisset I., Beebee T.J. (2010) Larval fitness, microsatellite diversity and MHC class II diversity in common frog (*Rana temporaria*) populations. *Heredity*. Vol. 104(5): P. 423–430.

**GENETIC STRUCTURE OF THE CONTINUOUS AND EPHEMERAL POPULATIONS OF THE LAND SNAIL *BREPHULOPSIS CYLINDRICA* (GASTROPODA; PULMONATA; ENIDAE)**

*Kramarenko S. S., Snegin E. A.*

✪ **SUMMARY: Background.** One may hypothesize that the land snail *B. cylindrica* distributed in small, isolated, ephemeral populations tends to decrease genetic polymorphism level (e.g., observed heterozygosity

for allozyme loci). Thus, the present study aims at estimating the levels of allozyme polymorphism in the land snail *B. cylindrica* from continuously distributed populations and ephemeral ones. **Materials and methods.** In the Nikolaev urbanised areas 9 samples were taken and studied electrophoretically for four polymorphic allozyme system. In the Dubki, Neftebasa and Park Pobedy populations (continuously distributed populations – group N 1) the two localities, situated about 50 m apart, were sampled. While only single locality were investigated from the Kosmos, Morechodnaya and Mira populations (ephemeral populations – group N 2). Statistical analysis of electrophoretic data was performed with the program GenAIEx version 6.0. Results. In general, significant differences with respect to the level of genetic polymorphism between the continuous and ephemeral populations of the land snail *B. cylindrica* have not discovered on the basis of allozymes loci. However, when analyzing the distribution of multilocus allozyme genotypes in the populations studied, we have received fundamentally different results. In general, ephemeral populations differed from the continuous ones with respect to the frequency of studied multilocus allozyme genotypes although one populations has been disrupted this rule (Dubki-2). **Conclusion.** Based on these results it is concluded that small, isolated (including, urban) populations tend to reduce the level of genetic diversity, due to the manifestation of genetic and stochastic processes (genetic drift or founder effect). In addition, an important consequence of the latter there is a relatively high rate of unpredictable change genotypic profiles of such settlements, which leads to a significant increase in the level of genetic differentiation between them.

✪ **KEY WORDS:** genetic structure; urban populations; land snail; *B. cylindrica*.

✪ **REFERENCES (TRANSLITERATED)**

1. Andersen L. W., Fog K., Damgaard C. (2004) Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 271 (1545): P. 1293–1302.
2. Arens, P.F.P., van der Sluis T., van't Westende W.P.C. et al. (2007) *Landscape Ecology*. Vol. 27:122: P. 1489–1500.
3. Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V. et al. (2013) *Malacologica Bohemoslovaca*. Vol. 12: P. 62–69.
4. Chao A. (2005) Species richness estimation. In: Balakrishnan N., Read C.B., Vidakovic B., editors. *Encyclopedia of Statistical Science*. NY; Wiley. P. 7907–7916.
5. Chiappero M.B., Panzetta-Dutari G.M., Gómez D. et al. (2011) *Mammalian Biology*. Vol. 76 (1): P. 41–50.
6. Delaney K.S., Riley S.P.D., Fisher R.N. (2010) *PLoS ONE*. Vol. 5 (9): e12767.
7. Desender K., Small E., Gaublomme E., Verdyck P. (2004) *Conservation Genetics*. Vol. 6 (1): P. 51–62.
8. Dubey S., Ursenbacher S., Pellet J., Fumagalli L. (2009) *Amphibia-Reptilia*. Vol. 30: P. 127–133.
9. Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. (1992) *Genetics*. Vol. 131 (2): P. 479–491.
10. Gaal' E., Med'eshi G., Veretskei L. (1982) *Elektroforéz v razdelenii biologicheskikh makromolekul*. [Electrophoresis in the separation of biological macromolecules]. M.: Mir. 1982. 448 p.

11. Gibbs J. P. (1998) *Biological Conservation*. Vol. 86 (1): P. 77–81.
12. Giordano R., Cortez J. C. P., Paulk S., Stevens L. (2005) *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. Vol. 100(7): P. 753–760.
13. Gortat T., Rutkowski R., Gryczyńska-Sięmiątkowska A. et al. (2013) *Mammalian Biology*. Vol. 78 (3): P. 171–177.
14. Hirota T., Hirohata T., Mashima H. et al. (2004) *Molecular Ecology*. Vol. 13 (11): P. 3275–3282.
15. Hitchings S. P., Beebee T. J. C. (1997) *Heredity*. Vol. 79(2): P. 117–127.
16. Hitchings S. P., Beebee T. J. C. (1998) *Journal of Evolutionary Biology*. Vol. 11 (3): P. 269–283.
17. Hoehn M., Sarre S. D., Henle K. (2007) *Molecular Ecology*. Vol. 16 (16): P. 3299–3312.
18. Hummer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. (2001) *Paleontologia Electronica*. Vol. 4: P. 1–9.
19. Keller I., Largiadèr C. R. (2003) *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 270: P. 417–423.
20. Kramarenko S. S. (1995) Fenotipicheskaya izmenchivost' krymskikh mollyuskov roda *Brephulopsis Lindholm*, 1925 (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae). [Phenotypic variability of the Crimean molluscs of the genus *Brephulopsis Lindholm*, 1925 (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae)]. Abstract of the PhD thesis. Kiev. 18 p.
21. Lesbarrères D., Primmer C. R., Lodé T., Merilä J. (2006) *Ecoscience*. Vol. 13: P. 531–536.
22. Magle S. B., Ruell E. W., Antolin M. F., Crooks K. R. (2010) *Journal of Mammalogy*. Vol. 91 (2): P. 326–335.
23. Makeeva V. M., Belokon M. M., Malyuchenko O. P. (2005) Otsenka sostoyaniya genofonda prirodnykh populyatsiy bespozvonochnykh zhivotnykh v usloviyakh fragmentarnogo landshafta Moskvy i Podmoskov'ya (na primere kustarnikovoy ulitki *Bradybaena fruticum* (Müll)). [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* Mull.]. *Genetika*. Vol. 41 (11): P. 1495–1510.
24. Mikuliček P., Pišút P. (2012) *European Journal of Wildlife Research*. Vol. 58 (5) P. 833–845.
25. Noël S., Ouellet M., Galois P., Lapointe F.-J. (2007) *Conservation Genetics*. Vol. 8 (3): P. 599–606.
26. Peakall R., Smouse P. E. (2006) *Molecular Ecology Notes*. Vol. 6 (1): P. 288–295.
27. Rubin C. S., Warner R. E., Bouzat J. L., Paige K. N. (2001) *Biological Conservation*. Vol. 99 (3): P. 323–330.
28. Saarikivi J., Knopp T., A. Granroth A., Merilä J. (2013) *Conservation Genetics*. Vol. 14: P. 1057–1064.
29. Schulte U., Veith M., Mingo V. et al. (2013) *Biological Invasions*. Vol. 15 (12): P. 2639–2649.
30. Shitikov V. K., Rozenberg G. S., Kramarenko S. S., Yakimov V. N. (2008) Sovremennye podkhody k statisticheskomu analizu eksperimental'nykh dannykh. [Modern approaches to the statistical analysis of experimental data]. In: G. S. Rozenberga, D. B. Gelashvili, editors. Problemy ekologicheskogo eksperimenta (Planirovanie i analiz nablyudeniy). [Problems of ecological experiment (Planning and analysis of observations).] Tol'yatti: SamSC RAN; «Kassandra», P. 212–250.
31. Snegin E. A. (2011) Otsenka zhiznesposobnosti populyatsiy osobo okhranyaemogo vida *Cepaea vindobonensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) v usloviyakh yuga lesostepi srednerusskoy vozvysheynosti. [Vitality estimation of the *Cepaea vindobonensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) especially protected species populations in the conditions of the central russian upland forest-steppe south]. *Vestnik KrasGAU*. N 11: P. 142–148.
32. Sverlova N. V. (1998) Znakhidka *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) u Lvovi. [First finding of the *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) in Lviv]. *Vestnik zoologii*. Vol. 32 (5–6): P. 72.
33. Sumner J., Jessop T., Paetkau D., Moritz C. (2004) *Molecular Ecology*. Vol. 13 (2): P. 259–269.
34. Vitchalkovskaya N. V. (2008) Rasprostranenie i vnutrividovaya izmenchivost' Krymskogo endemichnogo mollyuska *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) za predelami nativnogo areala. [Distribution and intraspecific variability of the crimean endemic snail *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) behind the native area of distribution]. *Vestnik zoologii*. Vol. 42 (3): P. 229–235.
35. Vitchalkovskaya N. V., Kramarenko S. S. (2008) Nakhodka *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) v gorode Kieve. [First finding of the land-snail *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) in Kyiv city]. *Vestnik zoologii*. Vol. 42 (1): P. 92.
36. Wright S. (1970) Berlin; Springer-Verlag. P. 1–31.
37. Zeisset I., Beebee T. J. (2010) *Heredity*. Vol. 104 (5): P. 423–430.

☉ Информация об авторах

**Крамаренко Сергей Сергеевич** — к. б. н., доцент, кафедра генетики, кормления животных и биотехнологии. Николаевский национальный аграрный университет. 54020, Николаев, ул. Парижской коммуны, д. 9, Украина. E-mail: kss0108@mail.ru.

**Снегин Эдуард Анатольевич** — д. б. н. заведующий кафедрой биологии и экологической генетики. Белгородский государственный национальный исследовательский университет. 308015, Белгород, ул. Победы, д. 85. E-mail: snegin@bsu.edu.ru.

**Kramarenko Sergey Sergeevich** — senior lectures, PhD (in Biology), Department of genetics, animal nutrition and biotechnology. Nikolaev national agrarian university. 54020, Nikolaev, Parizhskoy kommuny, 9. Ukraine. E-mail: kss0108@mail.ru.

**Snegin Eduard Anatolyevich** — the head of department of biocenology and ecological genetics (Dr. Biol. Sci.). Belgorod state national research university. 308015, Belgorod, Pobdy St., 85. Russia. E-mail: snegin@bsu.edu.ru.