

© Э. А. Снегин, О. Ю. Артемчук

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород

На основе анализа морфологической и генетической изменчивости, выявляемой методом гель-электрофореза белков в ПААГ, изучено состояние генофондов двенадцати адвентивных популяций виноградной улитки *Helix pomatia* L. в условиях урбанизированных ландшафтов юго-восточной и восточной части современного ареала. Согласно полученным данным, большинство изученных популяций этого моллюска находятся в удовлетворительном состоянии. Об этом свидетельствуют большие значения эффективной численности, высокий уровень гетерозиготности и пониженный инбридинг. Структура популяционных генофондов виноградной улитки в районе исследования определяется их происхождением, генетико-автоматическими процессами и микроклиматическими условиями городской среды.

✿ **Ключевые слова:** популяционный генофонд; аллозимы; наземный моллюск; *Helix pomatia*; урбанизированный ландшафт.

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ *HELIX POMATIA* L. (PULMONATA, HELICIDAE) ЮГО-ВОСТОЧНОЙ И ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ СОВРЕМЕННОГО АРЕАЛА

ВВЕДЕНИЕ

Виноградная улитка (*Helix pomatia* Linnaeus, 1758) является одним из самых крупных наземных моллюсков. Исходным ареалом и, по всей видимости, центром происхождения этого вида являются районы Средней и Юго-Восточной Европы. Современный ареал виноградной улитки, обусловленный интродукцией, охватывает Поволжье, западные районы Белоруссии, Украину и Прибалтику, включая г. Калининград, (Стародубцева, Дедков, 2003; Артемьева, Семенов, 2004; Румянцева, 2006). Кроме того, моллюск был интродуцирован в ряд городов, таких как Санкт-Петербург, Курск, Москва, Харьков и др. (Величковский В. А., 1910; Белецкий, 1918; Лихарев, Раммельмейер, 1952). Есть сообщения об интродукции *H. pomatia* на территории Финляндии (Jarvinen et al., 1976) и США (Dees, 1970). Такое искусственное расселение объясняется тем, что виноградная улитка издавна считалась ценным гастрономическим объектом, в связи с чем на территориях, ранее представлявших собой частные парки, поместья, усадьбы и т. п., проводились попытки акклиматизации *H. pomatia* с целью введения вида в культуру, зачастую успешные.

Помимо населенных пунктов, куда был завезен данный вид, его популяции в некоторых районах натурализовались в естественных лесных сообществах, имеющих природоохранный или культурно-исторический статус. Результатом интродукции *H. pomatia* в чужеродные, но, как оказалось, вполне пригодные для натурализации данного вида биогеоценозы, явилось возникновение многочисленных, географически изолированных популяций виноградной улитки, которые являются хорошими объектами для научных исследований микроэволюционных явлений, происходящих в современных урбанизированных ландшафтах. По всей видимости, точное число территориально обособленных популяций *H. pomatia*, существующих в настоящее время, неизвестно, но некоторые из них являются объектами для проведения эколого-генетических исследований. Несколько работ было посвящено изучению популяционной структуры данного вида на основе анализа морфологических признаков (Pollard, 1975; Хлус, Хлус, Грицюк, 2001; Крамаренко, Сверлова, 2005; Сверлова, 2005; Andreev, 2006; Хлус, 2007) и аллозимных маркеров (Vincent, Magron, 1972; Wahren, Tegelström, 1973; Tegelström et al., 1975). На территории юго-восточной и восточной части современного ареала *H. pomatia* подобные исследования ранее не проводились.

Цель настоящей работы — провести анализ популяционной структуры *H. pomatia* в условиях урбанизированных ландшафтов Восточной Европы с использованием конхиометрических признаков и изоферментных маркеров для изучения микроэволюционных явлений, происходящих в популяциях данного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала

Материалом для исследования служили живые моллюски *H. pomatia* и их пустые раковины. В наших предыдущих работах были изучены три популяции, обитающие в городах Белгород и Харьков (Снегин, 2010; Артемчук, Снегин,

Поступила в редакцию 06.06.2014
Принята к публикации 20.11.2014

2012). В настоящей работе количество исследуемых популяций было увеличено до двенадцати (рис. 1, табл. 1). Учитывая прямую зависимость активности особей

H. pomatia от влажности окружающей среды, наиболее массовые сборы свободно ползающих особей осуществляли обычно через некоторое время после дождя. Поми-

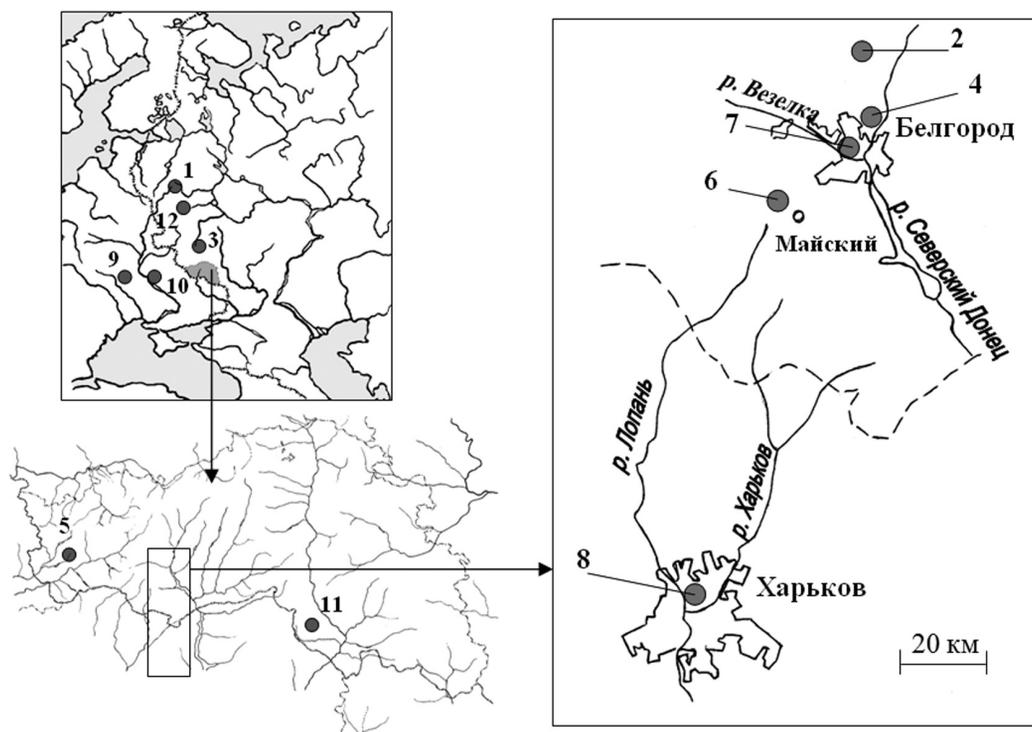


Рис. 1. Пункты сбора *Helix pomatia*

Таблица 1

Пункты сбора *H. pomatia*

Пункт	Описание пункта	Координаты
1. «Тверь»	г. Тверь, старый парк в районе Вагоностроительного завода	56°51'41.65" с. ш. 35°54'11.28" в. д.
2. «Шопино»	Белгородская область. Белгородский р-н, пос. Шопино, байрачный лес вблизи трассы Белгород–Москва	50°42'59.37" с. ш. 36°29'29.98" в. д.
3. «Курск»	г. Курск, территория лесного массива, примыкающего к гаражам и свалке строительного мусора	51°45'24.44" с. ш. 36°08'28.95" в. д.
4. «Донец»	Пойма р. Северский Донец, окрестности г. Белгород. Заросли ивы и клена	50°36'38.40" с. ш. 36°37'19.19" в. д.
5. «Хотмыжск»	Белгородская область, пос. Хотмыжск, пойма р. Ворскла, байрачный лес вблизи Воскресенской церкви, рекреационная зона санатория «Красиво»	50°35'26.00" с. ш. 35°54'11.28" в. д.
6. «Майский»	Белгородская область. Белгородский район, пос. Майский. Байрачная дубрава	50°30'59.26" с. ш. 36°27'15.98" в. д.
7. «Белгород»	г. Белгород, ивовый лес в пойме р. Везёлка, вблизи от комплекса зданий НИУ БелГУ	50°35'39.17" с. ш. 36°34'04.49" в. д.
8. «Харьков»	г. Харьков (Украина), городской парк им. Т. Г. Шевченко, пойма р. Лопань	50°00'15.72" с. ш. 36°13'31.31" в. д.
9. «Житомир»	г. Житомир (Украина) лесопарковая зона поймы реки Тетерев, на противоположной стороне реки городской парк культуры и отдыха им. А. Ю. Гагарина.	50°14'19.27" с. ш. 28°40'07.79" в. д.
10. «Киев»	г. Киев (Украина), ботанический сад им. А. В. Фомина	50°24'52.38" с. ш. 30°33'29.29" в. д.
11. «Яблоново»	Белгородская область, Валуйский район, окрестности пос. Яблоново. Урочище «Лисья гора». Пойма реки Оскол. Заросли ольхи	50°13'22.46" с. ш. 38°00'34.51" в. д.
12. «Быково»	Московская область, Раменский район, пос. Быково, территория ФГБУ «ВНИИКР». Смешанный лес с преобладанием сосны обыкновенной	55°38'11.43" с. ш. 38°06'02.81" в. д.

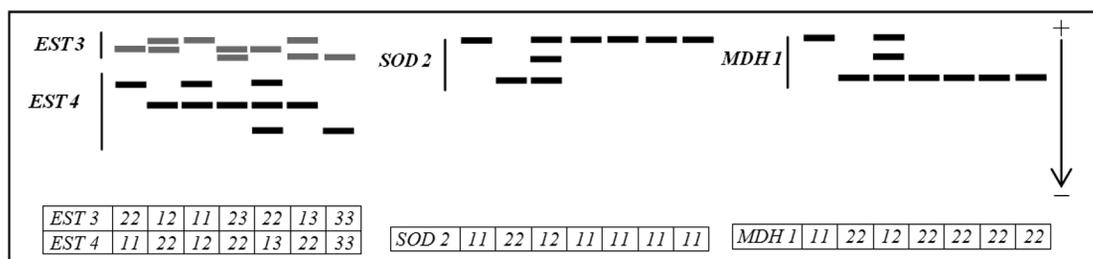


Рис. 2. Графическое изображение исследуемых локусов и комбинаций аллелей

мо ручного сбора открыто ползающих особей, проводили поиск экземпляров, находящихся в состоянии временного анабиоза (с устьем, закрытым эпифрагмой) в различного рода укрытиях на поверхности почвы, а также в её рыхлом поверхностном слое и лесной подстилке. Кроме того, в ряде случаев также осуществляли сбор пустых раковин улиток для морфометрических исследований.

Морфометрический анализ

Измерение раковин проводили по стандартной схеме (Шилейко, 1978): большой диаметр раковины (БДР), малый диаметр раковины (МД), высота раковины (ВР), высота устья (ВУ), ширина устья (ШУ), высота завитка (ВЗ), ширина завитка (ШЗ). Вычисляли площадь устья ($S = (3,14 \cdot ВУ \cdot ШУ) / 4$) и объем раковины ($V = (БДР^2 \cdot ВР) / 2$), а также индексы $ВР/БД$, $ВУ/ШУ$, $ВЗ/ВР$, $ВЗ/ШЗ$ и V/S . Для анализа использовались только раковины закончившие рост и образовавшие отворот на устье.

Электрофоретический анализ ферментов

Для проведения электрофоретического анализа использовали кусочки тканей ноги, взятые у живых моллюсков. Учитывая небольшой объем отбираемого на исследование материала, а также высокую регенеративную способность улиток, удалось избежать умерщвления животных. Экстракция водорастворимых белков производилась при помощи трис-НСl-буфера (рН = 6,7) с последующей механической гомогенизацией, циклом замораживания-оттаивания и центрифугированием образцов в течение 20 минут в центрифуге Eppendorf 5424 при 10 000 об./мин. Электрофорез проводили в камере VE-3 (Helicon) в 10 % полиакриламидном геле (разделяющий гель рН = 8,9 и концентрирующий гель рН = 6,7; электродный трис-глициновый буфер рН = 8,3).

Для выявления неспецифических эстераз гели инкубировали в смеси: трис-НСl-буфер (рН = 7,4), α -нафтилацетат, прочный красный TR. Перед окрашиванием гель инкубировали в холодном растворе борной кислоты (3 %). Для выявления супероксиддисмутаз использовали инкубационную смесь: калий-фосфатный буфер (рН = 7,8), НТС, ФМС, $MgCl_2$; для выявления малатдегидрогеназ: трис-НСl-буфер (рН = 8,4), НТС, ФМС, НАД, L-малат натрия.

На электрофореграммах ферментов *H. pomatia* нами были определены границы двух локусов неспецифических эстераз *EST3* и *EST4*¹ (мономеры с тремя аллелями), один локус супероксиддисмутазы *SOD2* (димер с двумя аллелями) и один локус малатдегидрогеназы *MDH1* (димер с двумя аллелями) (рис. 2).

Полученные результаты анализировали при помощи программы GenAlex 6.4. (Peakall, Smouse, 2001), MEGA5 (Tamura et al., 2011), Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты морфометрического анализа демонстрируют неоднозначную картину (табл. 2). С одной стороны, получены достоверные отличия изученных популяций, как по абсолютным показателям промеров раковины, так и по индексам. Значительную оригинальность исследуемых популяций по метрическим характеристикам подтверждает результат однофакторного дисперсионного анализа (табл. 3), согласно которому по всем конхиометрическим признакам внутривнутрипопуляционные варианты достоверно превосходят межпопуляционные ($P < 0,05$). С другой стороны, кластеризация выборок по конхиологическим признакам не выявила какой-либо зависимости средних параметров раковины от географического положения группы (рис. 3). Например, в один и тот же кластер со смежными популяциями «Житомир» (№ 9), «Киев» (№ 10), «Харьков» (№ 8) и «Яблоново» (№ 11) попала довольно удаленная от них группа «Быково» (№ 12). А популяции из окрестностей г. Белгород (№ 2, 4, 6, 7) попали в разные кластеры.

Существует представление, что метрические характеристики раковины являются индикаторами тех климатических зон, в которых обитают улитки. Вместе с тем стоит отметить, что это положение справедливо в тех случаях, когда речь идет о естественном местообитании аборигенных видов, генофонды которых формировались длительное время. Все анализируемые нами популяции виноградной улитки являются адвентивными и сравнительно молодыми (хотя некоторые из них существуют не менее 100 лет — пункты 8 и 11). Кроме того, эти группы приурочены к урбанизированным территориям,

¹ В локусе EST 4 гетерозиготный генотип 13 имеет нетипичное для мономерных белков проявление в виде трех полос.

Таблица 2

Значения морфометрических признаков раковины в колониях *H. rotatia* (мм, $M \pm \Delta$, $P = 0,05$)

Пункт	N	ВР	БДР	ВУ	ШУ	ВЗ	ШЗ	ВЗ/ШЗ	ВЗ/ВР	ВР/БДР	ВУ/ШУ	V	S	V/S
1	7	37,5 ±2,4	36,6 ±2,4	27,8 ±1,1	24,5 ±2,5	10,9 ±1,1	27,2 ±1,8	0,401 ±0,024	0,290 ±0,014	1,02 ±0,03	1,16 ±0,12	25635,0 ±4751,6	534,1 ±56,3	47,5 ±4,5
2	24	38,3 ±0,7	39,9 ±0,8	27,4 ±0,6	24,7 ±0,8	12,1 ±0,6	29,5 ±0,6	0,409 ±0,018	0,314 ±0,013	0,96 ±0,01	1,12 ±0,06	30698,0 ±1702,8	532,5 ±24,4	58,1 ±4,0
3	14	42,8 ±1,1	41,6 ±1,1	30,2 ±0,9	26,7 ±0,9	13,4 ±0,9	30,8 ±0,9	0,433 ±0,025	0,311 ±0,015	1,03 ±0,02	1,13 ±0,02	37331,8 ±2799,0	634,4 ±37,2	58,7 ±2,1
4	40	37,6 ±0,6	37,5 ±0,8	26,2 ±0,4	23,7 ±0,5	13,0 ±1,4	27,5 ±0,9	0,469 ±0,037	0,344 ±0,036	1,01 ±0,02	1,11 ±0,01	26661,9 ±1349,9	489,8 ±16,4	54,3 ±1,8
5	29	36,9 ±0,7	37,3 ±0,7	25,9 ±0,5	23,8 ±0,5	11,2 ±0,4	27,6 ±0,7	0,405 ±0,014	0,303 ±0,008	0,99 ±0,01	1,09 ±0,01	25805,6 ±1439,0	485,0 ±19,4	53,0 ±1,3
6	656	38,3 ±0,3	36,3 ±0,3	26,9 ±0,2	22,9 ±0,2	11,4 ±0,2	26,9 ±0,3	0,421 ±0,004	0,294 ±0,003	1,05 ±0,01	1,19 ±0,01	26092,2 ±615,0	489,4 ±8,5	52,5 ±0,6
7	167	35,0 ±0,6	33,4 ±0,5	23,7 ±0,4	20,3 ±0,4	11,3 ±0,4	25,5 ±0,5	0,442 ±0,012	0,320 ±0,008	1,05 ±0,01	1,18 ±0,02	20043,9 ±813,3	381,5 ±13,1	52,4 ±1,4
8	61	35,3 ±0,9	35,5 ±0,7	25,1 ±0,4	19,1 ±0,7	10,6 ±0,9	25,0 ±0,8	0,422 ±0,036	0,284 ±0,013	0,99 ±0,01	1,32 ±0,08	22662,7 ±1387,2	379,1 ±18,6	61,0 ±5,0
9	38	40,2 ±0,9	38,8 ±1,0	27,6 ±0,8	25,1 ±0,6	12,5 ±0,5	29,4 ±1,0	0,428 ±0,017	0,312 ±0,011	1,03 ±0,02	1,10 ±0,02	34040,2 ±1926,1	581,7 ±26,0	58,5 ±1,5
10	31	36,1 ±1,2	34,5 ±1,2	25,1 ±0,7	21,9 ±0,8	10,9 ±0,7	25,3 ±0,9	0,430 ±0,021	0,301 ±0,014	1,04 ±0,01	1,15 ±0,03	22017,6 ±2030,4	434,5 ±26,0	50,0 ±2,4
11	26	38,3 ±1,2	40,0 ±1,1	28,3 ±0,7	24,0 ±0,7	10,4 ±0,6	26,5 ±0,7	0,390 ±0,019	0,272 ±0,016	0,96 ±0,02	1,18 ±0,02	30957,4 ±2345,2	534,7 ±26,4	57,6 ±2,7
12	15	36,9 ±1,5	37,0 ±1,2	26,6 ±0,6	23,6 ±1,3	11,9 ±0,4	26,5 ±0,9	0,450 ±0,003	0,324 ±0,002	0,995 ±0,010	1,14 ±0,04	25944,2 ±2652,9	498,4 ±38,7	51,3 ±1,3

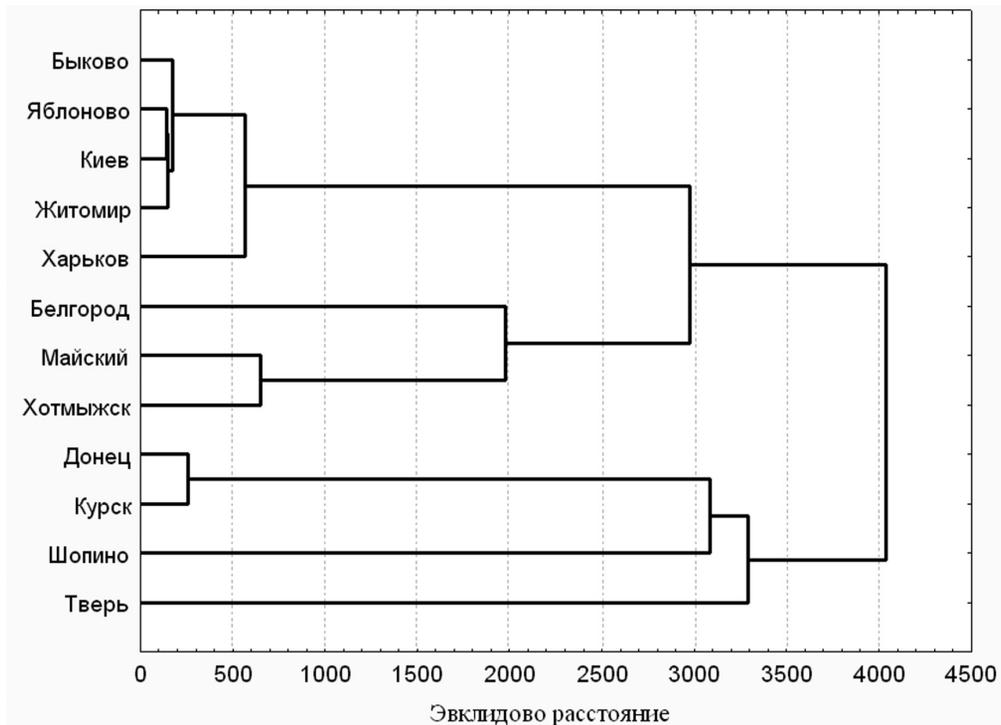
Рис. 3. Дендрограмма морфометрических признаков популяций *H. rotatia*

Таблица 3

Результаты однофакторного дисперсионного анализа морфометрических признаков

Признак	Источник изменчивости	SS	df	MS	F	P
BP	Между группами	2536,5	11	230,6	13,69	$7,4 \times 10^{-25}$
	Внутри групп	18281,1	1086	16,8		
БДР	Между группами	2874,3	11	261,3	19,11	$2,1 \times 10^{-35}$
	Внутри групп	14849,7	1086	13,7		
ВУ	Между группами	2079,5	11	189,0	26,94	$5,0 \times 10^{-50}$
	Внутри групп	7620,8	1086	7,0		
ШУ	Между группами	2395,2	11	217,7	26,48	$1,66 \times 10^{-45}$
	Внутри групп	9660,1	1086	8,9		
ВЗ	Между группами	335,7	11	30,5	4,79	$3,1 \times 10^{-7}$
	Внутри групп	6912,2	1086	6,4		
ШЗ	Между группами	1201,2	11	109,2	11,03	$1,5 \times 10^{-19}$
	Внутри групп	10751,3	1086	9,9		
ВЗ/ШЗ	Между группами	0,238	11	0,022	4,15	$5,06 \times 10^{-6}$
	Внутри групп	5,664	1086	0,005		
ВЗ/BP	Между группами	0,222	11	0,020	9,79	$4,4 \times 10^{-17}$
	Внутри групп	2,235	1086	0,002		
BP/БДР	Между группами	6,037	11	0,548	6,84	$3,2 \times 10^{-11}$
	Внутри групп	87,160	1086	0,080		
ВУ/ШУ	Между группами	2,015	11	0,183	13,13	$9,9 \times 10^{-24}$
	Внутри групп	15,143	1086	0,014		
V	Между группами	$1,04 \times 10^{10}$	11	$9,42 \times 10^8$	18,58	$2,2 \times 10^{-34}$
	Внутри групп	$5,51 \times 10^{10}$	1086	50716948		
S	Между группами	3025812	11	275073	27,9	$8,4 \times 10^{-52}$
	Внутри групп	10699578	1086	9852,3		
V/S	Между группами	19819,1	11	1801,7	5,09	$8,21 \times 10^{-8}$
	Внутри групп	384112,4	1086	353,7		

где городская среда создает определенный микроклимат, который может сильно отличаться от зонального климата.

Известно, что у мезофильных видов моллюсков, к которым относится *H. pomatia*, увеличение размеров тела (а соответственно и раковины) свидетельствует о более благоприятных значениях характера увлажнения, температуры и кормообеспеченности (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Goodfriend, 1986). В нашем случае, если следовать этому правилу, то можно ожидать увеличение размеров тела виноградной улитки по мере продвижения с северо-востока на юго-запад. Однако такой климатической изменчивости мы не наблюдаем. Самые крупные особи *H. pomatia* отмечены в восточной популяции г. Курска (пункт 3), а также в самой западной из изученных популяций г. Житомир (пункт 9). В других крупных городах (Киев, Харьков, Белгород) улитки обладают достоверно меньшими морфометрическими показателями, сходными с северными группами из г. Тверь (пункт 1) и Подмосковья (пункт 12).

Это отчасти подтверждает предположение, согласно которому в урбанизированных ландшафтах у *H. pomatia* происходит уменьшение размеров раковины (Хлус, Хлус, 2001). Вместе с тем есть данные, опровергающие это предположение (Сверлова, 2005). Причина такого несоответствия, вероятно, кроется в том, что вариации размера раковины определяется особенностями популяционных генофондов². Происхождение адвентивных колоний может быть различным и их аллельный состав, а соответственно и размерные характеристики особей, во многом могут определяться генофондами родительских популяций, сформировавшихся в иных климатических зонах.

На форму раковины может оказывать определенное влияние рыхлость почвы. В период летней засухи и в зимний период улитки зарываются глубоко в почву. Поэтому в плотном грунте идет отбор на более вытяну-

² Известно, что уровень наследуемости межпопуляционной изменчивости размеров раковины у наземных моллюсков может составлять 50–70 % (Goodfriend, 1986).

Таблица 4

Частоты аллелей и уровни гетерозиготности локусов в популяциях *H. pomatia*

Локус-аллель	Пункты										
	«Тверь»	«Шопино»	«Курск»	«Донец»	«Хотмыжск»	«Майский»	«Белгород»	«Харьков»	«Житомир»	«Киев»	«Быково»
<i>SOD2-1</i>	0,571	1,000	0,839	1,000	0,845	0,749	1,000	1,000	1,000	0,500	0,717
<i>SOD2-2</i>	0,429	0,000	0,161	0,000	0,155	0,251	0,000	0,000	0,000	0,500	0,283
H_o	0,571	0,000	0,258	0,000	0,103	0,305	0,000	0,000	0,000	0,429	0,478
H_e	0,490	0,000	0,271	0,000	0,262	0,376	0,000	0,000	0,000	0,500	0,405
F	-0,167	—	0,046	—	0,605*	0,189*	—	—	—	0,143	-0,179
<i>MDH1-1</i>	1,000	0,021	0,645	0,150	0,569	0,430	0,089	0,629	0,071	0,625	0,761
<i>MDH1-2</i>	0,000	0,979	0,355	0,850	0,431	0,570	0,911	0,371	0,929	0,375	0,239
H_o	0,000	0,042	0,258	0,250	0,517	0,517	0,107	0,484	0,143	0,321	0,391
H_e	0,000	0,041	0,458	0,255	0,490	0,490	0,163	0,467	0,133	0,469	0,364
F	—	-0,021	0,436*	0,020	-0,055	0,049	0,341	-0,037	-0,077	0,314	-0,075
<i>EST 3-1</i>	0,000	0,000	0,161	0,000	0,000	0,016	0,000	0,000	0,086	0,143	0,000
<i>EST 3-2</i>	1,000	0,958	0,839	1,000	1,000	0,955	1,000	1,000	0,886	0,821	1,000
<i>EST 3-3</i>	0,000	0,042	0,000	0,000	0,000	0,029	0,000	0,000	0,029	0,036	0,000
H_o	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,022	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
H_e	0,000	0,080	0,271	0,000	0,000	0,087	0,000	0,000	0,207	0,304	0,000
F	—	1,000*	1,000*	—	—	0,741*	—	—	1,000*	1,000*	—
<i>EST 4-1</i>	0,143	0,521	0,065	0,175	0,379	0,300	0,500	0,000	0,086	0,107	0,370
<i>EST 4-2</i>	0,857	0,438	0,210	0,450	0,621	0,628	0,393	1,000	0,914	0,286	0,217
<i>EST 4-3</i>	0,000	0,042	0,726	0,375	0,000	0,072	0,107	0,000	0,000	0,607	0,413
H_o	0,286	0,625	0,226	0,475	0,690	0,350	0,679	0,000	0,057	0,429	0,565
H_e	0,245	0,536	0,425	0,626	0,471	0,510	0,584	0,000	0,157	0,538	0,646
F	-0,167	-0,167	0,469*	0,242*	-0,465*	0,315*	-0,162	—	0,635*	0,204	0,124
N	7	24	31	40	29	223	28	31	35	28	23

H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; F — индекс фиксации (коэффициент инбридинга); N — количество особей; * — обозначены случаи достоверного отличия H_o и H_e

тую раковину. Кроме того, это способствует увеличению основного локомоторного органа — ноги, с помощью которого улитки зарываются, а увеличение ноги сопровождается увеличением относительного размера устья. Особи с наиболее вытянутыми раковинами, имеющие наибольшие значения индекса *ВР/БДР*, отмечены в пунктах «Майский» и «Белгород». Особи с относительно более крупным устьем отмечены в пунктах «Тверь» и «Киев». Улитки с наиболее прижатым завитком и уплощенной раковиной характерны для популяций «Яблоново». Данная группа, обитающая в Валуйском районе Белгородской области, была отмечена еще в начале XX века (Величковский, 1910) и является единственной из изученных популяций натурализовавшейся в естественной среде. В настоящее время эта популяция, вероятно, находится в состоянии депрессии. Здесь нами было найдено только три живых экземпляра, поэтому сравнительный анализ нам удалось провести, используя только раковины отмерших моллюсков.

Частоты аллелей и уровни гетерозиготности по используемым локусам представлены таблице 4. В 27,2 % случаев отмечается достоверный ($P \geq 0,05$) дефицит гетерозиготных фенотипов³, в 29,5 % процентов случаев выявлена гомозиготность по одному из аллелей. Достоверный избыток гетерозигот зафиксирован только в одном случае (пункт 5, локус *EST4*). В остальных случаях достоверных различий между фактической и теоретической гетерозиготностью не отмечено.

Наиболее мономорфной популяцией оказалась самая западная из изученных групп, обитающая в г. Житомир (табл. 5). Также пониженные значения показателей генетической изменчивости характерны для популяций из пунктов 2 и 8, а наибольшие значения коэффициента инбридинга отмечены в популяциях из пунктов 3, 9, и 10.

³ 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 по данному локусу (Ли, 1978).

Таблица 5

Показатели генетической изменчивости и значения эффективной численности в изучаемых популяциях *H. pomatia*

Пункты	<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>	<i>N_e</i>	<i>N_e/N</i>
1. «Тверь»	7	50,0	1,50	1,32	0,273 ± 0,167	0,214 ± 0,137	0,184 ± 0,117	-0,167	7	1,000
2. «Шопино»	24	75,0	2,00	1,32	0,277 ± 0,189	0,167 ± 0,153	0,164 ± 0,125	-0,018	24	1,000
3. «Курск»	31	100,0	2,25	1,58	0,568 ± 0,075	0,185 ± 0,062	0,356 ± 0,050	0,488	21	0,672
4. «Донец»	40	50,0	1,75	1,50	0,364 ± 0,244	0,181 ± 0,114	0,220 ± 0,148	0,131	35	0,884
5. «Хотмыжск»	29	75,0	1,75	1,55	0,445 ± 0,159	0,328 ± 0,164	0,306 ± 0,114	0,029	28	0,972
6. «Майский»	223	100,0	2,50	1,68	0,575 ± 0,134	0,286 ± 0,094	0,366 ± 0,098	0,323	169	0,756
7. «Белгород»	28	50,0	1,75	1,40	0,313 ± 0,225	0,196 ± 0,163	0,187 ± 0,138	0,090	26	0,917
8. «Харьков»	31	25,0	1,25	1,22	0,165 ± 0,165	0,121 ± 0,121	0,117 ± 0,117	-0,037	31	1,000
9. «Житомир»	35	75,0	2,00	1,15	0,242 ± 0,088	0,050 ± 0,034	0,124 ± 0,044	0,519	23	0,658
10. «Киев»	28	100,0	2,50	1,87	0,703 ± 0,072	0,295 ± 0,101	0,453 ± 0,052	0,415	20	0,707
12. «Быково»	23	75,0	2,00	1,77	0,553 ± 0,218	0,359 ± 0,124	0,354 ± 0,133	-0,043	23	1,000

N — число особей в выборке; *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)

При этом по разным локусам уровень гетерозиготности неодинаков в различных популяциях. Гетерозиготные варианты чаще всего встречаются в локусах *EST4* ($H_o = 0,398$) и *MDH1* ($H_o = 0,271$). Именно эти локусы вносят наибольший вклад в межпопуляционное разнообразие, оцениваемое по коэффициенту инбридинга F_{st} (табл. 6). Это вероятно, связано с различной селективной значимостью изучаемых локусов и с различными направлениями отбора в изучаемых популяциях. Кроме того, нельзя исключать, что данное явление является результатом дрейфа генов из-за так называемого «эффекта основателя» (Майр, 1968).

Стоит отметить, что в изучаемых популяциях нами зафиксирована достоверная корреляция между объемом раковины и коэффициентом инбридинга ($R_{F/V} = 0,598 \pm 0,214$, $t = 2,79$, $P < 0,05$). Объяснить это явление довольно сложно. В качестве рабочей гипотезы можно предположить следующее.

Вопреки бытующему мнению, согласно которому увеличение инбридинга ведет к снижению жизненного потенциала популяций (например, Charlesworth, Willis, 2009),

у многих организмов, особенно у малоподвижных видов и видов, способных к самооплодотворению (к которым относятся наземные моллюски), есть механизмы, препятствующие инбридинговой депрессии. Например, при искусственном разведении гигантских устриц (*Crassostrea gigas*) отмечено, что угнетающее действие инбридинга проявлялось, как правило, в снижении выживаемости на личиночных стадиях и слабо приспособленные особи не вовлекались в последующие скрещивания и тем самым из популяции удалялись вредные рецессивные аллели. Выжившие и достигшие половозрелости особи инбредных линий по темпу роста и выживаемости не отличались от устриц из естественных мест обитания (Холодов и др., 2010). Аналогичные данные были получены в опытах с жуком *Stator limbatus* (Fox et al., 2008). Кроме того, у паразитических трематод *Coitocaecum parvum* отмечено, что особи, получившиеся в результате самооплодотворения, не отличались по жизнеспособности от особей, рожденных при ауткроссинге (Laguerre, Poulin, 2009). В случае с виноградной улиткой нельзя исключать, что некоторые адвентивные группы могли быть основаны единичными

Таблица 6

Значения полокусных значений гетерозиготности, коэффициентов инбридинга и уровня потока генов в изучаемых популяциях *H. pomatia*

Локус	<i>H_e</i>	<i>H_o</i>	<i>F_{is}</i>	<i>F_{it}</i>	<i>F_{st}</i>	<i>N_m</i>
SOD 2	0,209	0,195	0,069	0,281	0,227	0,849
MDH1	0,303	0,271	0,105	0,454	0,389	0,392
EST3	0,086	0,002	0,976	0,978	0,087	2,627
EST4	0,431	0,398	0,075	0,334	0,280	0,644
Среднее	0,257	0,217	0,306	0,512	0,246	1,128

F_{it} — коэффициент инбридинга особи относительно большой популяции; *F_{is}* — коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции; *F_{st}* — коэффициент инбридинга субпопуляции относительно большой популяции; *N_m* — уровень потока генов между популяциями, выраженный количеством мигрирующих особей за поколение

Таблица 7

Значения молекулярной дисперсии (AMOVA) по аллозимам в популяциях *H. pomatia*

Источник изменчивости	Число степеней свободы (<i>df</i>)	Сумма квадратов (<i>SS</i>)	Средний квадрат (<i>MS</i>)	Дисперсия (<i>V</i>)	%	Φ_{st}	<i>P</i>	<i>Nm</i>
Между популяциями	10	251,076	25,108	0,618	30	0,295	0,010	0,597
Внутри популяций	488	719,263	1,474	1,474	70			
Итого	498	970,339	26,581	2,091				

особями. В ходе близкородственного скрещивания (а возможно и аутомиксиса⁴) после достижения инбредного минимума отбор мог способствовать выживанию улиток с наиболее удачными генетическими комбинациями, побочным эффектом действия которых было увеличение размеров животных. Сохранению инбредных линий мог способствовать конкурентный вакуум, в котором оказались адвентивные группы⁵. В дальнейшем, вполне возможно, происходило ассортативное скрещивание, в ходе которого наиболее крупные особи предпочитали образовывать пары с себе подобными.

Довольно сильную генетическую дифференциацию изучаемых популяций демонстрирует анализ молекулярной дисперсии (AMOVA, Excoffier et al., 1992). Индекс дифференциации $\Phi_{st} = 0,291$ незначительно превосходит

⁴ Есть сведения, что гермафродитные моллюски способны к самооплодотворению (Ваг, Клемм, 1989).

⁵ В пределах естественного ареала инбредные линии из-за большой эмбриональной смертности постепенно были бы вытеснены аутбредными группами.

аналогичный индекс, полученный с помощью *F*-статистики Райта $F_{st} = 0,254$ (табл. 7). При этом на долю межпопуляционного разнообразия (V_{ap}) приходится 30 %, на долю внутривидового (V_{wp}) — 70 %, что соответствует уровню дифференциации у других изученных нами ранее аборигенных фоновых видов наземных моллюсков, обитающих в естественных биотопах района исследования (*Bradybaena fruticum*: $\Phi_{st} = 0,300$, $F_{st} = 0,228$, $V_{ap}/V_{wp} = 30/70$ %; *Chondrula tridens*: $\Phi_{st} = 0,295$, $F_{st} = 0,198$, $V_{ap}/V_{wp} = 30/70$ %) (Снегин, 2012).

Результаты кластерного анализа на основе генетических расстояний (Nei, 1978) невзвешенным парногрупповым методом (UPGMA) (рис. 4) показывают весьма неоднозначную картину распределения популяций по группам. При этом степень сходства популяций по частотам аллелей изоферментов, в отличие от раковинных фенотипов, отчасти зависит от их географического положения. Данный факт отражен в регрессионном анализе между попарными значениями логарифмов уровня потока генов между популяциями ($\log Nm$) и ло-

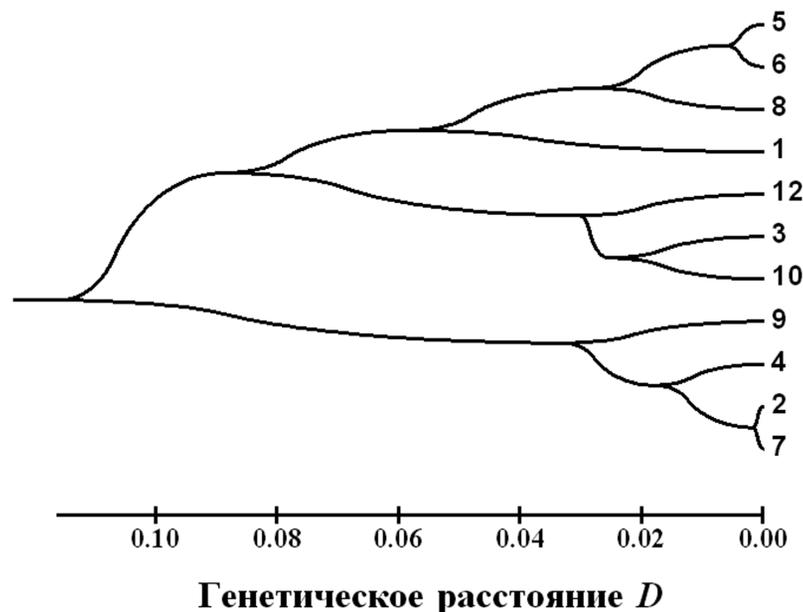


Рис. 4. Дендрограмма генетических расстояний по Неи (Nei, 1972) (UPGMA)

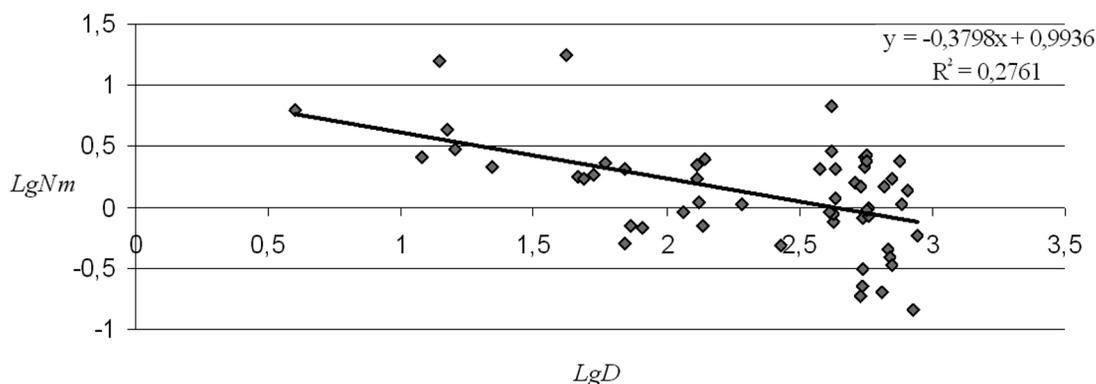


Рис. 5. Зависимость уровня потока генов Nm между парами популяций *H. pomatia* от географического расстояния между ними D (км)

гарифмов географических дистанций между ними ($\log D$) (рис. 5). Коэффициент корреляции $R = -0,525 \pm 0,117$ ($t = 4,5$ $P < 0,001$) указывает на имеющуюся обратную зависимость между этими показателями, что соответствует эффекту изоляции расстоянием, который характерен для селективно нейтральных генов. Согласно этой модели, по мере увеличения географических дистанций между популяциями увеличивается степень генетических различий между ними. Если локусы подвержены действию стабилизирующего отбора, то эффект изоляции расстоянием должен отсутствовать (Slatkin, 1993). Таким образом, согласно этим представлениям, может создаться впечатление, что используемые нами генетические маркеры являются селективно нейтральными, и наблюдаемые различия между популяциями являются следствием генетического дрейфа. Однако данная модель характерна для описания географически и исторически связанных популяций, и вряд ли применима для случайно возникающих адвентивных колоний *H. pomatia*.

Например, популяции, обитающие в г. Белгороде и его окрестностях разбиты на два удаленных друг от друга кластера: в один попали группы из пунктов 2, 4, 7, а в другой — 5, 6. Также в один из этих кластеров попала популяция из г. Житомира (пункт 9), а в другой — популяции из г. Харькова (пункт 8) и г. Твери (пункт 1). Еще один кластер образовали значительно удаленные друг от друга популяции из г. Курска (пункт 3), г. Киева (пункт 10) и Московской области (пункт 12). Такое атипичное распределение популяций по разным кластерам, полагаем, можно объяснить дрейфом генов и разными направлениями естественного отбора под влиянием микроклиматических и биотопических условий городской среды, которые, как уже нами было отмечено, могут значительно отличаться от зональных характеристик⁶.

⁶ Сторонники «балансовой теории» (Ayala, 1977; Кирпичников, 1981) считают, что полиморфизм белков является основной биохимической пластичности, обеспечивающей широкую адаптацию вида к определенному спектру условий среды и поддерживается различными формами отбора.

Эффективная численность исследуемых популяций улиток была рассчитана по формуле, учитывающей уровень инбридинга в популяции (Ли, 1978):

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

Для получения сопоставимых данных мы вычислили отношение эффективного размера выборки к ее общему объему (табл. 5). Согласно полученным значениям, в среднем соотношение Ne/N равно $0,870 \pm 0,043$, что укладывается в общий диапазон доли Ne , предложенный Кроу, Мортон и Кимура (Crow, Morton, 1955; Crow J. F., Kimura M., 1970)⁷. Кроме того, среднее значение доли Ne , полученное для *H. pomatia*, достоверно превышает аналогичные значения, полученные для аборигенных фоновых видов наземных моллюсков, обитающих в районе исследования: *Br. fruticum* — $0,800 \pm 0,021$, *Ch. tridens* — $0,661 \pm 0,013$ (Снегин, 2012), что косвенно указывает на высокий уровень жизнеспособности изучаемых популяций виноградной улитки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полученные результаты дают представление о структуре расселения и о состоянии популяционных генофондов *H. pomatia* в условиях урбанизированных ландшафтов юго-восточной и восточной части современного ареала. Согласно полученным данным, большинство популяций этого моллюска находятся в удовлетворительном состоянии. Об этом говорят большие значения эффективной численности, высокий уровень гетерозиготности и пониженный инбридинг. Повышенная гомозиготность некоторых популяций может быть вызвана различными причинами. Либо это относительно старые группы, и, соответственно, более длительно существующие в изолированном состоянии, либо эти группы появились недавно, но были основаны

⁷ Авторы определили, что для большинства организмов доля Ne составляет в среднем 0,75.

небольшим количеством особей. Стоит отметить, что представленные результаты можно считать отправной точкой для дальнейшего мониторинга этого вида с целью выяснения особенностей эволюционных процессов, происходящих в его популяциях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Артемчук О. Ю., Снегин Э. А. (2012) Анализ популяционных генофондов *Helix pomatia* L. с применением изоферментных и ISSR маркеров. Животные: экология, биология и охрана. Материалы всероссийской научной конференции с международным участием. Саранск: Изд-во Мордовского гос. ун-та. С. 28–29.
2. Белецкий П. (1918) Материалы к познанию фауны моллюсков России. Моллюски кл. Gastropoda Харьковской губернии. Тр. Харьковск. общ. испыт. природы. Харьков. № 49: С. 31–42.
3. Величковский В. (1910) Моллюски. Очерк фауны Валуйского уезда Воронежской губернии. Харьков: Вып. 6: 111 с.
4. Кирпичников В. С. (1981) Возникновение и поддержание биохимического полиморфизма в популяциях животных и растений. Вопросы общей генетики: Тр. 14-го Международного генетического конгресса. М. С. 18–27.
5. Крамаренко С. С., Сверлова Н. В. (2005) Конхологичні параметри виноградного слимака *Helix pomatia* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на півдні України як можливий наслідок кліматичної селекції. Наукові записки Державного природознавчого музею. Львів. Вип. 21: С. 157–164
6. Лихарев И. М., Раммельмейер Е. С. (1952) Наземные моллюски фауны СССР. Определители по фауне. М.-Л.: Вып. 43: 512 с.
7. Ли Ч. (1978) Введение в популяционную генетику. М.: Мир. 560 с.
8. Майр Э. (1968) Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 398 с.
9. Румянцева Е. Г. (2006) Эколого-биологические особенности и пути рационального использования виноградной улитки *Helix pomatia* L. в Калининградской области. Автореф. дис... канд. биол. наук. Калининград. 25 с.
10. Сверлова Н. В. (2005) Проблемы экологической интерпретации результатов конхиометрических исследований городских популяций наземных моллюсков на примере *Helix pomatia*. Фальцфейнівські читання: Зб. наук. праць. Херсон: Терра. Т. 2: С. 120–125.
11. Снегин Э. А. (2010) Анализ жизнеспособности популяций особо охраняемых видов на примере *Helix pomatia* L. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). Теоретическая и прикладная экология. № 2: С. 91–96.
12. Снегин Э. А. (2012) Пространственные и временные аспекты эколого-генетической структуры популяций беспозвоночных животных (на примере наземных моллюсков и насекомых юга Среднерусской возвышенности). Автореф. дис... докт. биол. наук. Белгород. 42 с.
13. Стародубцева Е. Г., Дедков В. П. (2003) Виноградная улитка *Helix pomatia* L. распространение по территории Калининградской области, распределение по биотопам и оценка численности. Вестник Калининградского гос. ун-та. Сер. Экология региона Балтийского моря. Калининград: Изд-во КГУ. Вып. 1: С. 82–87.
14. Хлус Л. Н. (2007) Конхологическая изменчивость *Helix pomatia* Прут-Сиретского междуречья Украины. Моллюски: морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология: VII Совещание по изучению моллюсков. СПб.: ЗИН РАН. С. 275–278.
15. Хлус Л. М., Хлус К. М., Грицюк С. Б. (2001) Минливість конхологічних ознак *Helix pomatia* L. у зв'язку з рівнем антропогенного навантаження. Наук. вісн. Ужгор. нац. ун-ту. Серія: Біологія. № 10: С. 90–93.
16. Хлус Л. Н., Хлус К. Н. (2001) Значение режима заповедания в сохранении видовых конхологических параметров моллюска *Helix pomatia* L. Структура і функціональна роль тваринного населення в природних та трансформованих екосистемах: Тези I міжнародної конференції. Дніпропетровськ: Изд-во ДНУ. С. 105–106.
17. Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. (2010) Выращивание мидий и устриц в Черном море: практическое руководство. Севастополь. 422 с.
18. Шилейко А. А. (1978) Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. Т. 3, вып. 6: 384 с.
19. Andreev N. (2006) Assessment of the status of wild populations of *Helix pomatia* L. in Moldova: the effect of exploitation. CBM Master Theses — Uppsala. N 22: 26 pp.
20. Ayala F. J. (1977) Adaption evolution of proteins. Acta Biologica Jugoslavica. V. 9, N. 1: P. 1–15.
21. Baur B., Klemm M. (1989) Absence of isozyme variation in geographically isolated populations of the land snail *Chondrina clienta*. Heredity. V. 63. N 2: P. 239–244.
22. Charlesworth D., Willis J. H. (2009) The genetics of inbreeding depression. Nature Review. Genetics. V. 10: P. 783–796.
23. Crow J. F., Morton N. E. (1955) Measurement of gene frequency drift in small population. Evolution. V. 9: P. 202–214.
24. Crow J. F., Kimura M. (1970) An introduction to population genetics theory. N. Y.: Harpers and Row. 591 pp.

25. Dees L.T. (1970) Edible land snails in the United States. U. S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Sport Fisheries and Wildlife. Resource Publication 91: 8 pp.
26. 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*. N 131: P. 479–491.
27. Fox Ch. W., Scheibly K.L., Reed D.H. (2008) Experimental evolution of the genetic load and its implications for the genetic basis of inbreeding depression. *Evolution*. V. 62, N 9: P. 2236–2249.
28. Goodfriend G.A. (1986) Variation in land-snails shell form and size its causes: a review. *Syst. Zool.* V. 35: P. 204–223.
29. Jarvinen O., Sisula H., Varvio-Aho S.-L., Salminen P. (1976) Genetic variation in isolated marginal populations of the roman snail *Helix pomatia* L. *Hereditas*. V. 82: P. 101–110.
30. Lagrue C., Poulin R. (2009) Heritability and short-term effects of inbreeding in the progenetic trematode *Coitocaecum parvum*: is there a need for the definitive host? *Parasitology*. V. 136: P. 231–240.
31. Nei M. (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. V. 89: P. 583–590.
32. Peakall R., Smouse P.E. (2001) GenA1Ex V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and reseach. Australian National University, Canberra, Australia. <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenA1Ex/>.
33. Pollard E. (1975) Differences in shell thickness in adult *Helix pomatia* L. from a number of localities in southern England. *Oecologia*. V. 21: P. 85–92.
34. Slatkin M. (1993) Isolation by distance in equilibrium and non- equilibrium populations. *Evolution*. V. 47, N 1: P. 294–279.
35. Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*. <http://www.kumarlab.net/publications>.
36. Tegelström H., Häggström A. Kvassman S. (1975) Esterases of the snails *Helix pomatia* and *Cepaea hortensis*. Variation and characterization of different molecular forms. *Hereditas*. V. 79 (1): P. 117–124.
37. Vincent D. Magron J. (1972) Esterases (cholinesterase and arylesterase) from hemolymph of *Helix pomatia*. *C R Seances Soc Biol Fil.* V. 166 (8): P. 1009–1013.
38. Wahren H., Tegelström H. (1973) Polymorphism of esterases and tetrazolium oxidases in the Roman snail, *Helix pomatia*: a study of populations from Sweden and Germany. *Biochemical Genetics*. V. 9(2): P. 169–174.

MORPHOGENETIC ANALYSIS OF POPULATIONS OF *HELIX POMATIA* L. (PULMONATA, HELICIDAE) ON THE SOUTH-EASTERN AND EASTERN PART OF THE CURRENT AREA

Snegin E. A., Artemchuk O. Yu.

✪ **SUMMARY: Background.** This article is about evolutionary processes in populations of small mobile species in the urbanized landscape. The evolutionary processes of a small mobile species in the urbanized landscape are considered in this article. **Materials and methods.** The morphological and genetic variety of the *Helix pomatia* L. populations was studied by the morphometric method and the polyacrylamid gel electrophoresis method. Samples were collected from twelve landscape urbanized populations from south-eastern and eastern part of the current *Helix pomatia* L. area. **Results.** According to the data, the majority of the study populations of this mollusk have the satisfactory condition. The most populations are characterized as high level of heterozygosity, the low inbreeding and the large effective size values of the population testify to this. The structure of the gene pools in the populations snails in the study area is determined by the origin of these populations, the genetic-automatic processes and the microclimatic conditions of the urban environment.

✪ **KEY WORDS:** population gene pools; allozymes; terrestrial mollusks; *Helix pomatia*; urbanized landscape.

✪ **REFERENCES (TRANSLITERATED)**

1. Artemchuk O.Y., Snegin E.A. (2012) Analiz populacionnich genofondov *Helix pomatia* L s primeneniem izofermentnich i ISSR markerov [Analysis of the population gene pool *Helix pomatia* L. using isozyme and ISSR markers] *Zivotnie: ekologiya, biologiya i ohrana* [Animals: Ecology, Biology and Conservation]. Materials Russian scientific conference with international participation. Saransk. Publisher Mordova State University. P. 28–29.
2. Beleckii P. (1918) Materiali k poznaniyu fauni molluskov Rossii. Molluski kl. Gastropoda Kharkovskoi gubernii [Materials to the knowledge of the fauna of mollusks Russia. Shellfish class Gastropoda Kharkov province] *Proceedings Kharkov Society of Naturalists*. Kharkov. N 49: P. 31–42.
3. Velichkovski V. (1910) Molluski. Ocherk fauni Valuiskogo uezda Voronegskoi gubernii [Shellfish. Essay fauna Valuisky county Voronezh province] Kharkov. Issue 6: 111 p.
4. Kirpichnikov V.S. (1981) Vozniknovenie and podderzhanie biokhimicheskogo polymorfisma v populyatsiyah zhiivotnyh and rasteny [The emergence and maintenance of biochemical polymorphism in populations of animals and plants]. *Questions of General Genetics: Proceedings of the 14th International Congress of Genetics*. Moscow. P. 18–27.
5. Kramarenko S.S., Sverlova N.V. (2005) Konchiologichni parametric vinogradnogo slimaka *Helix pomatia* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) na piv-

- dini Ukraini iak moglivii naslidok klimatichnoi selekcii [Conchologic parameters of snail *Helix pomatia* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in the south of Ukraine as a possible consequence of climatic selection]. Scientific Notes State Natural History Museum. Lviv. Issue 21: P. 157–164.
6. Liharev I. M., Rammelmeyr E. S. (1952) Nazemnie molluski fauni SSSR [Terrestrial molluscs fauna of the USSR]. Keys to the fauna. Moscow–Leningrad. Issue 43: 512 p.
 7. Li Ch. (1978) Vvedenie v populacionnuu genetiku [Introduction to population genetics]. Moscow: Mir. 560 p.
 8. Mayr E. (1968) Zoologicheskii vid i evolucia [Animal species and evolution]. Moscow: Mir. 398 p.
 9. Rummyantsev E. G. (2006) Ekologo-biologicheskie osobennosti i puti racionalnogo ispolzovania vinogradnoi ulitki *Helix pomatia* L. v Kaliningradskoi oblasti [Ecological and biological features and the way of rational use of land snail *Helix pomatia* L. in the Kaliningrad region]. Ph. D. thesis abstract. biol. sciences. Kaliningrad. 25 p.
 10. Sverlova N. V. (2005) Problemi ekologicheskoi interpretatsii rezultatov konchiometricheskikh issledovaniy gorodskikh populatsii nazemnih molluskov na primere *Helix pomatia* [Environmental problems interpreting the results of studies of urban populations konchiometricheskikh land snail *Helix pomatia* for example]. Valzein reading: Coll. sciences. works. Kherson: Terra. V. 2: P. 120–125.
 11. Snegin E. A. (2010) Analiz zigneposobnosti populatsii osobo ochraniaemih vidov na primere *Helix pomatia* L. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) [Analysis of viable populations of species specially protected by the example of *Helix pomatia* L. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata)]. Theoretical and Applied Ecology. N 2: P. 91–96.
 12. Snegin E. A. (2012) Prostranstvennie i vremennye aspekty eco-henetycheskoy struktury bespozvonochnykh populatsii jivontnykh (na primere nazemnih molluskov and nasekomykh Yuga Srednerusskoy vozvishennosti) [Extensional and temporal aspects of ecological and genetic structure of populations of invertebrates (for example, land snails and insects south Mid-Russian Upland)]. Dr. thesis abstract. biol. sciences. Belgorod. 42 p.
 13. Starodubtseva E. G., Dedkov V. P. (2003) Vinogradnaia ulitka *Helix pomatia* L. rasprostranenie po territorii Kaliningradskoi oblasti, raspredelenie po biotopam i ochenka chislennosti [Snail *Helix pomatia* L. spread on the territory of the Kaliningrad region, distribution and abundance estimation of biotopes] Bulletin of the Kaliningrad State Univ. Series Ecology BSR. Kaliningrad: Publisher KSU. Issue 1: P. 82–87.
 14. Khilus L. N. Konhiologicheskaya izmenchivost' *Helix pomatia* Prut-Siretskogo mejdurechia Ukraini [Conchologic variability *Helix pomatia* Prut-Syretskskoho watershed of Ukraine] Mollusks: morphology, taxonomy, phylogeny, biogeography and ecology: VII Meeting on studying mollusks — St. Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. P. 275–278.
 15. Khilus L. N., Khilus K. M., Gricuk S. B. Minliviv konhiologichnykh oznak *Helix pomatia* L. u zv'yazku s rivnem antropogennogo navantazhennya [Variability konhiologichnykh signs *Helix pomatia* L. in relation to the level of anthropogenic load]. Sciences. Univ. Uzhhor. nat. Univ. Series: Biology. N 10: P. 90–93.
 16. Khilus L. N., Khilus K. N. (2001) Znachenie regima zapovedania v sohranenni vidovih konhiologicheskikh parametrov molluska *Helix pomatia* L. [Mode value in the preservation of species commandments konhiological parameters mollusk *Helix pomatia* L.]. Struktura i funktsionalnaia roli tvarinnogo naselenia v prirodnykh ta transformirovaniy ekosistemah [Structure and functional role of animal populations in natural and transformed ecosystems: Proceedings of International Conference]. Dnepropetrovsk: Publisher DNU. P. 105–106.
 17. Holodov V. I., Pirkova A. V., Ladygina L. V. (2010) Viraschivanie midy and ustrits v Chernom More: prakticheskoe rukovodstvo. [Growing mussels and oysters in the Black Sea: a practical guide]. Sevastopol. 422 p.
 18. Shileiko A. A. (1978) Nazemnie molluski podsemeistva Helicoidea [Terrestrial molluscs superfamily Helicoidea]. Fauna SSSR. Molluski [Fauna USSR. Molluscs]. New series. V. 3, Issue 6: 384 p.
 19. Andreev N. 2006. Assessment of the status of wild populations of *Helix pomatia* L. in Moldova: the effect of exploitation/CBM Master Theses — Uppsala. N 22: 26 pp.
 20. Ayala F. J. (1977) Adaption evolution of proteins. Acta Biologica Jugoslavica. V. 9, N 1: P. 1–15.
 21. Baur B., Klemm M. (1989) Absence of isozyme variation in geographically isolated populations of the land snail *Chondrina clienta*. Heredity. V. 63, N 2: P. 239–244.
 22. Charlesworth D., Willis J. H. (2009) The genetics of inbreeding depression. Nature Review. Genetics. Vol. 10: P. 783–796.
 23. Crow J. F., Morton N. E. (1955) Measurement of gene frequency drift in small population. Evolution. V. 9: P. 202–214.
 24. Crow J. F., Kimura M. (1970) An introduction to population genetics theory. N. Y.: Harpers and Row. 591 p.
 25. Dees L. T. (1970) Edible land snails in the United States. U. S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Sport Fisheries and Wildlife. Resource Publication 91: 8 p.
 26. 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. N 131: P. 479–491.

27. Fox Ch. W., Scheibly K. L., Reed D. H. (2008) Experimental evolution of the genetic load and its implications for the genetic basis of inbreeding depression. *Evolution*. V. 62, N 9: P. 2236–2249.
28. Goodfriend G. A. (1986) Variation in land-snails shell form and size its causes: a review. *Syst. Zool.* V. 35: P. 204–223.
29. Jarvinen O., Sisula H., Varvio-Aho S.-L., Salminen P. (1976) Genetic variation in isolated marginal populations of the roman snail *Helix pomatia* L. *Hereditas*. V. 82: P. 101–110.
30. Lagrue C., Poulin R. (2009) Heritability and short-term effects of inbreeding in the progenetic trematode *Coitocaecum parvum*: is there a need for the definitive host? *Parasitology*. V. 136: P. 231–240.
31. Nei M. (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. V. 89: P. 583–590.
32. Peakall R., Smouse P. E. (2001) GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Australian National University, Canberra, Australia. <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx/>.
33. Pollard E. (1975) Differences in shell thickness in adult *Helix pomatia* L. from a number of localities in southern England. *Oecologia*. V. 21: P. 85–92.
34. Slatkin M. (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*. V. 47, N 1: P. 294–279.
35. Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. (2011) MEGA 5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*. <http://www.kumarlab.net/publications>.
36. Tegelström H., Häggström A., Kvassman S. (1975) Esterases of the snails *Helix pomatia* and *Cepaea hortensis*. Variation and characterization of different molecular forms. *Hereditas*. V. 79 (1): P. 117–124.
37. Vincent D., Magron J. (1972) Esterases (cholinesterase and arylesterase) from hemolymph of *Helix pomatia* C R Seances Soc Biol Fil. V. 166 (8): P. 1009–1013.
38. Wahren H., Tegelström H. (1973) Polymorphism of esterases and tetrazolium oxidases in the Roman snail, *Helix pomatia*: a study of populations from Sweden and Germany. *Biochemical Genetics*. V. 9 (2): P. 169–174.

✪ Информация об авторах

Снегин Эдуард Анатольевич — д. б. н., доцент, заведующий кафедрой биоценологии и экологической генетики. Белгородский государственный национальный исследовательский университет. 308015, Белгород, ул. Победы, д. 85, корп. 14, ауд. 6–20. E-mail: snegin@bsu.edu.ru.

Артемчук Олеся Юрьевна — аспирант кафедры биоценологии и экологической генетики. Белгородский государственный национальный исследовательский университет. 308015, Белгород, ул. Победы, д. 85, корп. 14, ауд. 6–20. E-mail: ris-med@yandex.ru.

Snegin Eduard Anatol'yevich — Dr. Biol. Sci., the senior lecturer, the head of department of biocenology and ecological genetics. The Belgorod national research university. 308015, Belgorod, Pobedy St., 85, building 14, audience 6–20, Russia. E-mail: snegin@bsu.edu.ru.

Artemchuk Olesya Yur'yevna — postgraduate of department of biocenology and ecological genetics. The Belgorod national research university. 308015, Belgorod, Pobedy St., 85, building 14, audience 6–20, Russia. E-mail: ris-med@yandex.ru.