УДК 575.22; 502.4

© Э. А. Снегин

Белгородский государственный университет

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗИРОВАННОГО ЛАНДШАФТА НА ПРИМЕРЕ *CHONDRULA TRIDENS MÜLL (GASTROPODA, PULMONATA)*

❀ **На основе анализа морфологической и генетической изменчивости, выявляемой методом гель-электрофореза белков в ПААГ, изучено состояние генофондов популяций модельного вида *Chondrula tridens Müll* (трехзубая улитка) в условиях урбанизированного лесостепного ландшафта юга Среднерусской возвышенности. В большинстве изученных групп зафиксировано достоверное снижение уровня гетерозиготности и уменьшение аллельного разнообразия, вызванное как естественными историческими факторами, так и факторами антропогенного происхождения. Рассматриваются генетико-автоматические процессы в популяциях и определяются векторы естественного отбора. Проводится расчет эффективной численности исследуемых групп.**

❀ **Ключевые слова**: популяционные генофонды; наземный моллюск; урбанизированный лесостепной ландшафт.

ВВЕДЕНИЕ

Часто при оценке экологического состояния территорий используются физические параметры среды (характеристика воздуха, воды, почвы). Эти, безусловно, важные элементы мониторинга, тем не менее, отражают лишь потенциальную степень загрязнения экосистем. Реальную же картину можно получить, лишь оценивая состояние биотической компоненты сообществ, так как живая материя, обладая гомеостатическими механизмами, сглаживает или полностью нейтрализует вредные воздействия. Вместе с тем все увеличивающийся прессинг со стороны человека приводит к тому, что запаса прочности, в том числе и генетической прочности у популяций, не хватает и наблюдается дезорганизация работы системы (Алтухов, 1995). Фиксируя эти процессы, можно дать реальную оценку состояния экосистем и спрогнозировать дальнейший ход событий. Причем в ряде случаев чувствительность биоиндикационных методов, в том числе генетических, оценивающих комплексное воздействие факторов среды, оказывается выше, чем разрешающая способность химического, радиационного и аэрокосмического анализа, так как последние требуют дешифровки на основе реального состояния живых систем.

Цель работы — оценка состояния генофондов популяций модельного вида *Chondrula tridens Müll* в условиях урбанизированного ландшафта юга лесостепи Среднерусской возвышенности.

Ch. tridens — это наземный брюхоногий моллюск, относится к Средиземноморской реликтовой группе (Николаев, 1981), широко распространен в пределах Европы от юго-западной Франции до Урала, обитает в Крыму и на Кавказе, где населяет степные и полупустынные участки (Шилейко, 1984). В районе исследования вид нередко образует массовые скопления на меловых склонах, в балках, оврагах, а также в поймах рек. Использованию *Ch. tridens* в качестве объекта биомониторинга на территории Русской равнины посвящен ряд работ (Матекин, 1950; Николаев 1981; Крамаренко, Сверлова, 2003, 2006). Но во всех данных исследованиях внутривидовая изменчивость этого моллюска рассматривалась только по признакам раковины. Настоящая работа представляет собой первый опыт изучения популяционной структуры *Ch. tridens* на основе как конхиологических признаков, так и биохимических маркеров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выборки особей из популяций *Ch. tridens* осуществлялись в девятнадцати пунктах (табл. 1, рис. 1). Живых особей и пустые раковины собирали с поверхности почвы и в подстилке на глубине до 5 см. В сырую погоду проводили кошение энтомологическим сачком в местах обитания улиток. При этом учитывали особенности биологии изучаемого вида в районе исследования. Большую часть летнего сезона особи проводят под землей, питаясь детритом и грибами, особенно в период засухи, которая на юге лесостепи продолжается около двух месяцев. Летние кратковременные ливневые дожди иногда провоцируют улиток, и небольшая часть из них выползает на поверхность. Массовый же выход моллюсков на поверхность почвы и стебли растений наблюдается в период спаривания весной (апрель, май), а также во время продолжительных осенних

Поступила в редакцию 21.01.2011
Принята к публикации 18.03.2011

Таблица 1

Описание пунктов сбора

№ пункта	Описание пункта	Координаты пункта
1	«Белгород» — остаток естественной меловой балки со степной растительностью	50°36'34.71'' с.ш., 36°36'40.91''в.д.
2	«Бекарюковский бор» — памятник природы с одноименным названием; пойменные участки в долине реки Нежеголь	50°26'15.38'' с.ш., 37°04'23.98''в.д.
3	«Ржевка» — меловой склон в пойме реки Короча	50°26'32.63'' с.ш., 36°58'22.89'' в.д.
4	«Афанасово» — меловой склон в пойме реки Короча	50°44'06.34''с.ш., 37°08'49.79''в.д.
5	«Зимовное» — опушка смешанного леса в долине реки Нежеголь	50°29'35.80''с.ш., 37°09'56.56''в.д.
6	«Котеневка» — участки поймы реки Чуфичка, расположенные вблизи отвалов Стойленского ГОК; Старооскольский район	51°11'09.62''с.ш., 37°31'58.93''в.д
7	«Сапрыкино» — лес на дне балки, выходящей в пойму реки Дубенка, зона влияния Стойленского и Лебединского ГОК	50°36'34.71''с.ш., 36°36'40.91''в.д.
8	«Проточное» — меловой склон, зона влияния Стойленского и Лебединского ГОК	50°00'18.75''с.ш., 37°31'58.93''в.д.
9	«Кочегуры» — меловой склон балки выходящей в пойму реки Ольшанка, зона влияния Стойленского и Лебединского ГОК	50°59'36.59''с.ш., 37°35'29.66''в.д.
10	«Губкин» — меловой склон в долине р. Осколец,	51°17'41.29''с.ш., 37°32'21.99''в.д.
11	«Скородное» — склон балки, выходящей в пойму реки Короча	51°04'22.77''с.ш. 37°15'03.39''в.д.
12	«Стенки Изгорья» — меловой склон с реликтовой степной растительностью, расположенный на территории одноименного заповедного участка	50°40'44.80''с.ш., 37°48'29.48''в.д.
13	«Борки» — меловой склон в пойме реки Козинка, располагающийся на территории одноименного памятника природы	50°08'12.03''с.ш., 37°53'09.01''в.д.
14	«Валуйки» — меловой склон в долине реки Валуй	50°13'24.38''с.ш., Е 38°00'34.61''в.д.
15	«Лисья гора» — одноименный памятник природы, пойма реки Оскол	50°13'24.38''с.ш. 38°00'34.61''в.д.
16	«Купянск» — меловой склон в долине реки Оскол	49°42'19.24''с.ш., 37°37'24.98''в.д.
17	«Калюжный яр» — меловая балка, выходящая в пойму реки Айдар, территория природного парка «Айдарский»	49°57'02.88''с.ш., 38°53'49.32''в.д.
18	«Клименково» — меловой склон в долине р. Сарма, территория природного парка «Айдарский»	49°59'25.30''с.ш., 39°02'35.08''в.д.
19	«Нагольное» — меловой склон в долине р. Сарма, территория природного парка «Айдарский»	49°58'43.61''с.ш., 38°57'33.69''в.д.

дождей в начале осени (сентябрь). Именно в эти периоды можно получить репрезентативные выборки.

Определение видовой принадлежности проводили по конхиологическим признакам и по половой системе (Шилейко, 1984). Измерение раковин осуществляли под бинокуляром МБС-10 при помощи окуляр-микрометра (измерялись только раковины особей, закончивших рост и имеющих отворот устья). Схема промеров представлена на рисунке 2. Нами были выбраны наиболее часто используемые в малакологии промеры раковины. Кроме того, нами рассчитывалось отношение ширины раковины к ее высоте (ШР/ВР), а также вычислялся индекс отношения высоты завитка к высоте раковины (ВЗ/ВР) — признак, который предлагался как диагностический для двух форм этого вида «albolimbata» и «galiciensis» (Clessin, 1879, 1887). Дополнительно определяли степень развития приустьевой арматуры (индекс зазубленности) по формуле Index = (ВУ + ШУ)/(a + b + c).

Ткани живых экземпляров подвергали электрофоретическому анализу. Экстракцию водорастворимых белков

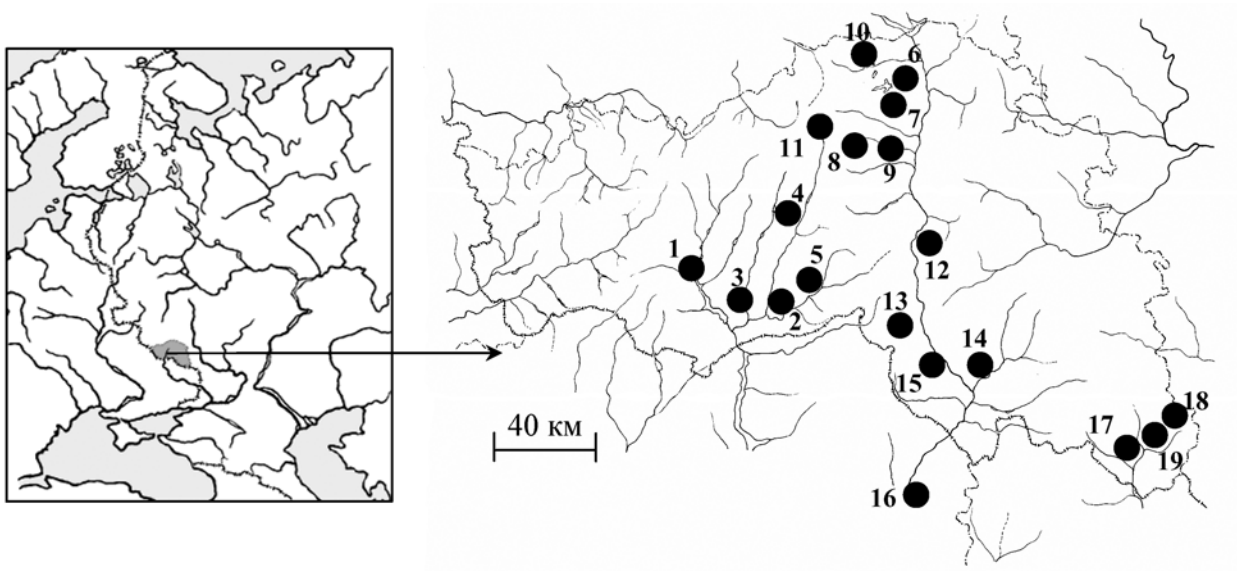
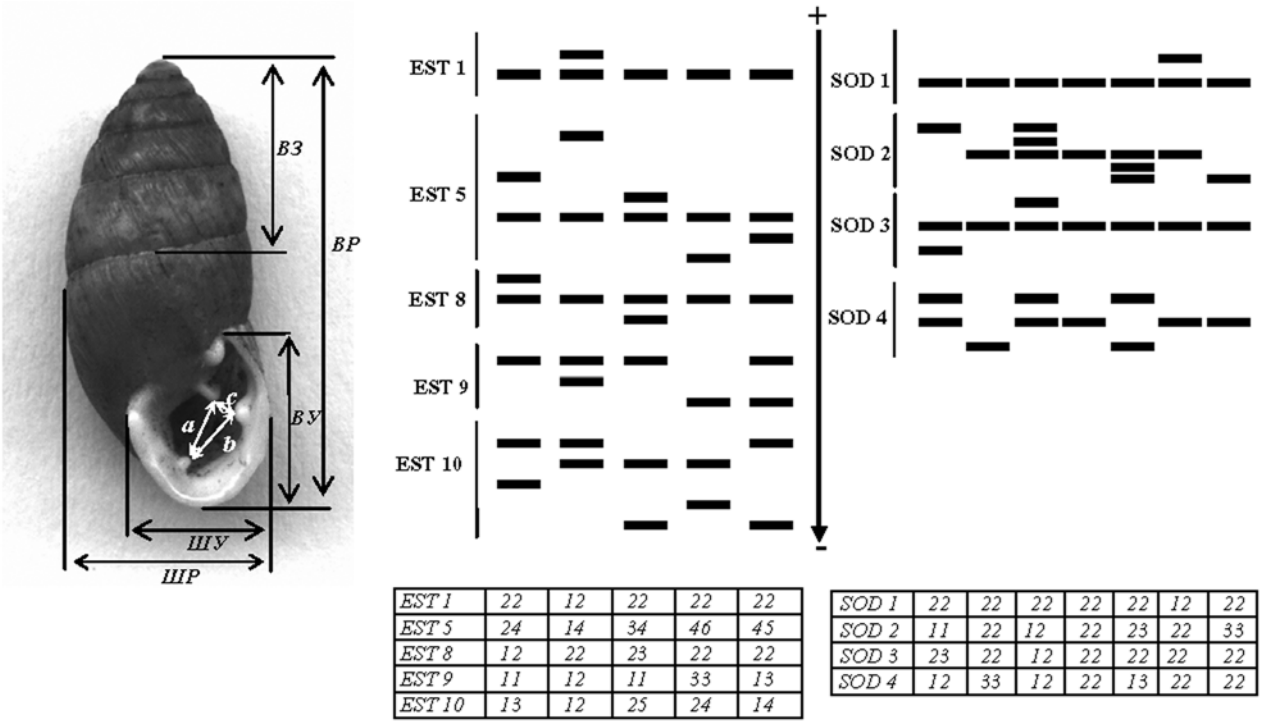


Рис. 1. Пункты сбора моллюсков в районе исследования



EST 1	22	12	22	22	22
EST 5	24	14	34	46	45
EST 8	12	22	23	22	22
EST 9	11	12	11	33	13
EST 10	13	12	25	24	14

SOD 1	22	22	22	22	22	12	22
SOD 2	11	22	12	22	23	22	33
SOD 3	23	22	12	22	22	22	22
SOD 4	12	33	12	22	13	22	22

Рис. 2. Слева — раковина *Ch. tridens* (промеры: ВР — высота раковины, ШР — ширина раковины, ВЗ — высота завитка, ВУ — высота устья, ШУ — ширина устья; расстояние между вершинами зубов: a — колумеллярного и париетального; b — колумеллярного и палатального; c — париетального и палатального). Справа — зоны активности девяти локусов и соответствующие им генотипы *Ch. tridens*

проводили из ноги моллюсков, путем замораживания при −80°С с последующим оттаиванием и механическим измельчением тефлоновым гомогенизатором в 0,05 М трис-HCl-буфере (pH 6,7). Электорофорез изоферментов проводился в 10 % полиакриламидном геле в камере VE-3 («Helicon»). Гелевый трис-HCl-буфер (концентрирующий гель pH 6,7, разделяющий гель pH 8,9); электродный трис-глициновый-буфер (pH 8,3). Окрашивание блоков на выявление неспецифических эстераз проводилось в субстратной смеси: трис-HCl (pH 7,4), α-нафтилацетат, прочный красный TR; для выявления супероксиддисмутаз — калий-фосфатный буфер (pH 7,8), НТС, ФМС.

У *Ch. tridens* нами было выделено десять зон активности неспецифических эстераз, из них было интерпретировано пять мономерных локусов, которые и были использованы в качестве генетических маркеров (рис. 2): EST 1 (с двумя аллелями), EST 5 (с шестью аллелями), EST 8 (с тремя аллелями), EST 9 (с тремя аллелями)

Таблица 2

Значения промеров раковины и вычисляемых индексов *Ch. tridens*

Колонии	ВР	ШР	ВУ	ШУ	ВЗ	ШР/ВР	ВЗ/ВР	Index
1. Белгород (N=37)	9,6 ± 0,2	4,1 ± 0,04	3,4 ± 0,1	3,2 ± 0,06	3,9 ± 0,1	0,424 ± 0,008	0,396 ± 0,006	2,25 ± 0,08
2. Бекарюковский бор (N=79)	9,3 ± 0,1	4,3 ± 0,04	3,6 ± 0,05	3,0 ± 0,03	3,7 ± 0,1	0,456 ± 0,006	0,397 ± 0,007	2,31 ± 0,05
3. Ржевка (N=15)	10,1 ± 0,3	4,5 ± 0,1	4,2 ± 0,1	3,2 ± 0,08	3,7 ± 0,2	0,444 ± 0,015	0,361 ± 0,01	2,32 ± 0,08
4. Афанасово (N=20)	10,7 ± 0,2	4,6 ± 0,1	4,5 ± 0,1	4,0 ± 0,1	4,04 ± 0,2	0,433 ± 0,014	0,378 ± 0,008	2,25 ± 0,08
5. Зимовное (N=36)	10,9 ± 0,2	4,9 ± 0,3	4,4 ± 0,08	3,6 ± 0,04	4,1 ± 0,15	0,438 ± 0,009	0,379 ± 0,008	2,37 ± 0,1
6. Котеневка (N=20)	11,5 ± 0,3	5,5 ± 0,2	4,7 ± 0,16	3,9 ± 0,1	4,3 ± 0,2	0,480 ± 0,021	0,376 ± 0,01	2,26 ± 0,08
7. Сапрыкино (N=20)	11,1 ± 0,2	5,2 ± 0,04	4,7 ± 0,06	3,7 ± 0,03	3,9 ± 0,1	0,447 ± 0,013	0,355 ± 0,008	1,97 ± 0,05
8. Проточное (N=22)	10,7 ± 0,2	5,1 ± 0,08	4,6 ± 0,08	3,5 ± 0,07	4,2 ± 0,1	0,475 ± 0,011	0,394 ± 0,008	1,98 ± 0,06
9. Кочегуры (N=21)	10,6 ± 0,2	4,9 ± 0,05	4,5 ± 0,07	3,5 ± 0,06	3,7 ± 0,2	0,466 ± 0,009	0,351 ± 0,01	2,18 ± 0,11
10. Губкин (N=79)	9,7 ± 0,1	4,5 ± 0,05	3,9 ± 0,07	3,4 ± 0,05	3,8 ± 0,1	0,472 ± 0,006	0,396 ± 0,007	2,4 ± 0,08
11. Скородное (N=53)	10,7 ± 0,2	4,9 ± 0,05	4,1 ± 0,07	3,8 ± 0,04	4,3 ± 0,14	0,464 ± 0,007	0,397 ± 0,007	2,5 ± 0,05
12. Стенки Изгорья (N=150)	12,6 ± 0,1	5,3 ± 0,06	4,8 ± 0,06	3,9 ± 0,05	5,3 ± 0,1	0,432 ± 0,007	0,418 ± 0,004	2,36 ± 0,05
13. Борки (N=21)	9,6 ± 0,3	4,3 ± 0,08	4,8 ± 0,06	3,9 ± 0,12	4,0 ± 0,15	0,450 ± 0,011	0,390 ± 0,01	2,34 ± 0,2
14. Валуйки (N=182)	10,4 ± 0,1	5,0 ± 0,04	4,4 ± 0,04	3,5 ± 0,04	4,2 ± 0,01	0,459 ± 0,005	0,383 ± 0,005	2,34 ± 0,2
15. Лисья гора (N=23)	10,3 ± 0,25	4,6 ± 0,09	4,1 ± 0,1	3,2 ± 0,07	3,9 ± 0,26	0,448 ± 0,01	0,395 ± 0,012	2,1 ± 0,07
16. Купянск (N=33)	10,5 ± 0,2	4,7 ± 0,08	4,2 ± 0,1	3,5 ± 0,06	4,05 ± 0,2	0,449 ± 0,009	0,383 ± 0,011	2,43 ± 0,08
17. Калюжный яр (N= 39)	9,7 ± 0,2	4,6 ± 0,09	4,0 ± 0,08	3,2 ± 0,07	3,8 ± 0,2	0,462 ± 0,013	0,380 ± 0,02	2,24 ± 0,08
18. Клименково (N=33)	10,0 ± 0,2	4,6 ± 0,07	4,0 ± 0,1	3,2 ± 0,1	3,9 ± 0,1	0,458 ± 0,012	0,390 ± 0,008	2,27 ± 0,12
19. Нагольное (N=30)	10,7 ± 0,2	4,8 ± 0,07	4,3 ± 0,07	3,6 ± 0,06	4,0 ± 0,14	0,449 ± 0,008	0,374 ± 0,009	2,5 ± 0,11

EST 10 (с пятью аллелями). Кроме того, было выделено и интерпретировано четыре локуса супероксиддисмутаз: SOD1 (мономер с тремя аллелями), SOD2 (димер с тремя аллелями), SOD3 (мономер с тремя аллелями) SOD4 (мономер с тремя аллелями). Наследование всех отмеченных локусов идет по кодоминантному типу (Иванова, Снегин, 2007).

За весь период наблюдения было исследовано 913 раковин и 1783 живых особей. Сборы проводились в период с 2006 по 2010 год.

Обработка полученных данных проводилась с использованием программ GenAlEx (Peakall R., Smouse, 2001) и TFPGA (Miller, Mark P., 1997).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно данным, полученным по морфометрическим показателям раковины (табл. 2), большинство исследуемых групп *Ch. tridens* на юге лесостепи Среднерусской возвышенности относятся к так называемому варианту «galiciensis», имеющих меньшую раковину (ВР<12 мм) по сравнению с вариантом «albolimbata» (к последнему варианту относится только популяция из заповедного участка «Стенки Изгорья» — пункт 12). Среди улиток варианта «galiciensis», судя по высоте и ширине раковины, достоверно наибольшие размеры, по сравнению с другими изученными группами, отмечены в пунктах, примыкающих

Таблица 3

Результаты однофакторного дисперсионного анализа морфометрических признаков

Показатель	Изменчивость	*SS*	*df*	*MS*	*F*	*P*
ШР	Между группами	123,3	18	6,8	65,1	$3{,}8\times10^{-141}$
	Внутри групп	81,1	895	0,1		
ВР	Между группами	739,1	18	41,1	83,6	$2{,}9\times10^{-167}$
	Внутри групп	378,6	895	0,49		
Index	Между группами	11,7	18	0,65	8,0	$1{,}2\times10^{-19}$
	Внутри групп	61,1	895	0,08		
ВЗ/ВР	Между группами	0,25	18	0,01	10,6	$2{,}1\times10^{-27}$
	Внутри групп	1,1	895	0,001		
ШР/ВР	Между группами	0,11	18	0,006	4,8	$3{,}3\times10^{-10}$
	Внутри групп	0,95	895	0,001		

к горнообогатительным комбинатам (6, 7, 8). Возможным объяснением этого явления может служить реакция животных на ксерофитизацию биотопов в этом районе, вызванная разряжением растительных сообществ[1]. Однако в этой же зоне отмечены группы с достоверно меньшими размерами раковин (пункты 9, 10), поэтому мы не склонны связывать увеличение размеров животных только с антропогенным воздействием. Скорее всего, размеры раковины обусловлены в большей степени особенностями исторически сформированных популяционных генофондов. Корреляция между степенью увлажнения биотопов и размером раковины нами также не выявлена. Особи с крупными и мелкими раковинами встречаются как во влажных поймах, так и на сухих меловых склонах. Причину такого сходства можно объяснить следующим. Нами отмечено, что в условиях весеннего паводка часть особей, обитающих в пойме, погибает. Однако происходит постоянное пополнение их популяций в результате смыва сюда улиток летними ливневыми дождями с прилегающих меловых склонов, тем самым осуществляется вертикальная миграция моллюсков в долинах рек, что находит отражение в сходных параметрах раковины.

Проведенный однофакторный дисперсионный анализ морфометрических признаков показал большую дифференциацию популяций в условиях лесостепного ландшафта. При этом наибольший вклад в межпопуляционную изменчивость популяций внесли такие показатели, как высота и ширина раковины (табл. 3). Наименьшие различия отмечены по индексу отношения этих двух признаков. Вероятно, этот индекс отражает видоспецифичную конституцию раковины *Ch. tridens* и в связи с этим подвержен меньшей изменчивости.

Известно, что о степени ксерофитизации биотопов можно судить по индексу зазубленности устья (index; Матекин, 1950). При этом выделяется одна закономерность, степень выраженности устьевой арматуры во многом определяется не только географическим положением района, но и особенностями микрорельефа. Так, в природном парке «Айдарский» (относится к степному биому) в реликтовом биотопе «Нагольное» (пункт 19), представляющем собой меловой склон южной экспозиции, указанный индекс достоверно превосходит смежные группы, такие как «Калюжный яр» — меловой склон восточной экспозиции, и «Клименково», где улитки были найдены на вершине склона в местах выхода родниковых вод. Аналогичную картину мы наблюдали в северной части района исследования, где имеются достоверные отличия по индексу зазубленности между пунктами 6, 9, 10 и 11 с одной стороны и пунктами 7, 8 с другой. В последних точках отмечаются самые низкие показатели развития приустьевой арматуры на юге Среднерусской возвышенности.

Частоты аллелей и уровни гетерозиготности по используемым локусам представлены таблице 4. Согласно этим данным, в 40 % случаев отмечается достоверный ($P\geq0{,}05$) дефицит гетерозиготных фенотипов[2], в 33,3 % процентов случаев отмечена полная гомозиготность по одному из аллелей. Достоверный избыток гетерозигот зафиксирован только в 1,7 % случаев (пункт 1 Est9, пункт 4 Est9, пункт 11 Est10). Наименьший уровень гетерозиготности, меньшие значения эффективного числа аллелей и индекса Шеннона зафиксированы в пунктах 5, 7 и 16, а наибольшие значения коэффициента инбридинга отмечены в пунктах 3, 6, 15 и 17 (табл. 5). При этом по разным локусам уровень гетерозиготности неодинаков в различных популяциях. Гетерозиготные варианты чаще всего встречаются в локусах *Est10* (H_0=0,319) и *Sod4* (H_0=0,313). Именно эти локусы вносят наибольший вклад в межпопуляционное разнообразие, оцениваемое по коэффициенту инбридинга Fst (табл. 6).

[1] По мнению ряда авторов, в аридных зонах увеличение объема тела моллюсков увеличивает запасы воды (Матекин, 1959).

[2] 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 4

Значения промеров раковины и вычисляемых индексов *Ch. tridens*

Локус	Аллель	Популяции 1 N=317	2 N=137	3 N=20	4 N=46	5 N=110	6 N=155	7 N=76	8 N=33	9 N=60	10 N=78	11 N=60	12 N=74	13 N=21	14 N=310	15 N=44	16 N=83	17 N=42	18 N=101	19 N=16
Est1	1	0,274	0,022	0,000	0,000	0,005	0,019	0,000	0,015	0,000	0,109	0,000	0,054	0,000	0,024	0,000	0,060	0,000	0,000	0,000
	2	0,726	0,978	1,000	1,000	0,995	0,981	1,000	0,985	1,000	0,891	1,000	0,946	1,000	0,976	1,000	0,940	1,000	1,000	1,000
	H_o	0,435	0,044	0,000	0,000	0,009	0,039	0,000	0,030	0,000	0,218	0,000	0,027	0,000	0,010	0,000	0,120	0,000	0,000	0,000
	H_e	0,398	0,043	0,000	0,000	0,009	0,038	0,000	0,030	0,000	0,194	0,000	0,102	0,000	0,047	0,000	0,113	0,000	0,000	0,000
	F	−0,093	−0,022	–	–	−0,005	−0,020	–	−0,015	–	−0,122	–	0,736	–	0,795	–	−0,064	–	–	–
Est5	1	0,096	0,007	0,000	0,000	0,000	0,065	0,039	0,136	0,233	0,000	0,000	0,020	0,143	0,298	0,102	0,000	0,060	0,248	0,094
	2	0,002	0,011	0,000	0,000	0,009	0,013	0,000	0,000	0,183	0,000	0,000	0,020	0,000	0,005	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000
	3	0,229	0,077	0,000	0,022	0,064	0,010	0,000	0,015	0,000	0,000	0,367	0,155	0,071	0,232	0,341	0,018	0,060	0,045	0,000
	4	0,574	0,832	0,425	0,967	0,900	0,906	0,961	0,833	0,583	0,994	0,633	0,486	0,452	0,400	0,375	0,813	0,155	0,465	0,750
	5	0,019	0,073	0,575	0,011	0,027	0,006	0,000	0,015	0,000	0,006	0,000	0,318	0,333	0,063	0,170	0,169	0,726	0,243	0,156
	6	0,080	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	H_o	0,470	0,153	0,050	0,065	0,091	0,097	0,079	0,242	0,633	0,013	0,067	0,392	0,476	0,494	0,432	0,096	0,286	0,475	0,313
	H_e	0,602	0,296	0,489	0,064	0,185	0,174	0,076	0,287	0,572	0,013	0,464	0,638	0,659	0,693	0,704	0,310	0,442	0,661	0,404
	F	0,219	0,483	0,898	−0,026	0,509	0,443	−0,041	0,154	−0,108	−0,006	0,856	0,385	0,277	0,288	0,386	0,689	0,353	0,281	0,227
Est8	1	0,292	0,000	0,075	0,054	0,000	0,139	0,105	0,227	0,092	0,000	0,033	0,189	0,476	0,092	0,068	0,000	0,000	0,015	0,000
	2	0,708	0,985	0,925	0,946	0,886	0,774	0,862	0,667	0,750	0,981	0,667	0,723	0,524	0,868	0,761	0,964	1,000	0,985	1,000
	3	0,000	0,015	0,000	0,000	0,114	0,087	0,033	0,106	0,158	0,019	0,300	0,088	0,000	0,040	0,170	0,036	0,000	0,000	0,000
	H_o	0,306	0,029	0,150	0,065	0,082	0,103	0,211	0,333	0,283	0,013	0,467	0,284	0,667	0,197	0,341	0,072	0,000	0,030	0,000
	H_e	0,413	0,029	0,139	0,103	0,201	0,374	0,245	0,493	0,404	0,038	0,464	0,434	0,499	0,237	0,387	0,070	0,000	0,029	0,000
	F	0,260	−0,015	−0,081	0,366	0,594	0,724	0,141	0,323	0,299	0,660	−0,005	0,346	−0,336	0,170	0,118	−0,037	–	−0,015	–
Est9	1	0,473	0,416	0,000	0,315	0,014	0,255	0,145	0,348	0,058	0,308	0,642	0,047	0,000	0,197	0,341	0,054	0,798	0,292	0,219
	2	0,527	0,522	1,000	0,641	0,982	0,700	0,855	0,652	0,833	0,577	0,333	0,953	0,976	0,790	0,614	0,940	0,190	0,629	0,625
	3	0,000	0,062	0,000	0,043	0,005	0,045	0,000	0,000	0,108	0,115	0,025	0,000	0,024	0,013	0,045	0,006	0,012	0,079	0,156
	H_o	0,596	0,307	0,000	0,717	0,018	0,290	0,184	0,455	0,100	0,359	0,467	0,041	0,048	0,171	0,159	0,048	0,310	0,297	0,375
	H_e	0,499	0,551	0,000	0,487	0,036	0,443	0,248	0,454	0,290	0,559	0,477	0,090	0,046	0,337	0,505	0,114	0,327	0,513	0,537
	F	−0,195	0,443	–	−0,472	0,493	0,345	0,256	−0,001	0,656	0,358	0,021	0,550	−0,024	0,492	0,685	0,577	0,055	0,421	0,302
Est10	1	0,013	0,248	0,025	0,120	0,082	0,294	0,428	0,303	0,175	0,071	0,000	0,162	0,071	0,058	0,023	0,012	0,250	0,332	0,125
	2	0,109	0,449	0,125	0,120	0,686	0,526	0,053	0,379	0,508	0,731	0,717	0,595	0,143	0,879	0,659	0,024	0,155	0,366	0,750
	3	0,292	0,270	0,300	0,489	0,232	0,058	0,513	0,045	0,317	0,154	0,283	0,243	0,500	0,058	0,295	0,964	0,452	0,158	0,063
	4	0,587	0,026	0,325	0,217	0,000	0,074	0,007	0,273	0,000	0,026	0,000	0,000	0,143	0,003	0,000	0,000	0,071	0,094	0,063
	5	0,013	0,007	0,225	0,054	0,000	0,048	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,143	0,002	0,023	0,000	0,071	0,050	0,000
	H_o	0,328	0,445	0,400	0,457	0,382	0,277	0,250	0,545	0,150	0,051	0,567	0,203	0,381	0,106	0,273	0,024	0,476	0,376	0,375
	H_e	0,565	0,663	0,738	0,682	0,468	0,626	0,551	0,688	0,611	0,436	0,406	0,561	0,684	0,221	0,477	0,070	0,699	0,719	0,414
	F	0,419	0,329	0,458	0,331	0,185	0,557	0,546	0,207	0,754	0,882	−0,395	0,639	0,443	0,517	0,429	0,657	0,318	0,477	0,094
Sod1	1	0,006	0,000	0,100	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,032	0,000	0,000	0,214	0,000	0,000
	2	0,983	1,000	0,900	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,968	1,000	1,000	0,786	1,000	1,000
	3	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	H_o	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,065	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	H_e	0,034	0,000	0,180	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,062	0,000	0,000	0,337	0,000	0,000
	F	0,908	–	1,000	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	−0,033	–	–	1,000	–	–
Sod2	1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,024	0,053	0,034	0,000	0,024	0,000	0,000
	2	0,997	0,985	1,000	1,000	1,000	0,990	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,976	0,944	0,966	1,000	0,976	0,985	1,000
	3	0,003	0,015	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,000	0,000	0,000	0,015	0,000
	H_o	0,000	0,015	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,048	0,081	0,068	0,000	0,048	0,030	0,000
	H_e	0,006	0,029	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,046	0,107	0,066	0,000	0,046	0,029	0,000
	F	1,000	0,493	–	–	–	−0,010	–	–	–	–	–	–	−0,024	0,245	−0,035	–	−0,024	−0,015	–

Таблица 4 (окончание)

Значения промеров раковины и вычисляемых индексов *Ch. tridens*

Локус	Аллель	Популяции																		
		1 N=317	2 N=137	3 N=20	4 N=46	5 N=110	6 N=155	7 N=76	8 N=33	9 N=60	10 N=78	11 N=60	12 N=74	13 N=21	14 N=310	15 N=44	16 N=83	17 N=42	18 N=101	19 N=16
Sod3	1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,058	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,044	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	2	0,998	1,000	1,000	1,000	1,000	0,942	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,956	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	3	0,002	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	H_o	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,103	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,087	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	H_e	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,109	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,083	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	F	−0,002	–	–	–	–	0,056	–	–	–	–	–	–	–	−0,046	–	–	–	–	–
Sod4	1	0,656	0,296	0,175	0,326	0,900	0,029	0,079	0,212	0,033	0,173	0,000	0,736	0,024	0,287	0,125	0,428	0,631	0,084	0,156
	2	0,211	0,504	0,250	0,185	0,027	0,774	0,888	0,742	0,942	0,564	1,000	0,216	0,810	0,658	0,818	0,446	0,167	0,827	0,688
	3	0,132	0,201	0,575	0,489	0,073	0,197	0,033	0,045	0,025	0,263	0,000	0,047	0,167	0,055	0,057	0,127	0,202	0,089	0,156
	H_o	0,382	0,489	0,550	0,543	0,145	0,316	0,092	0,333	0,017	0,423	0,000	0,419	0,238	0,390	0,136	0,482	0,214	0,287	0,500
	H_e	0,507	0,619	0,576	0,620	0,184	0,361	0,204	0,402	0,112	0,583	0,000	0,409	0,316	0,482	0,312	0,602	0,533	0,301	0,479
	F	0,247	0,209	0,046	0,124	0,209	0,124	0,548	0,170	0,851	0,274	–	−0,025	0,247	0,189	0,563	0,200	0,598	0,048	−0,045

Примечание: H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; F — коэффициент инбридинга

Таблица 5

Показатели генетической изменчивости и значения эффективной численности в изучаемых популяциях *Chondrula tridens*

Популяция	N	P %	A_e	I	μ	H_o	H_e	F	N_e	N_e/N
1	317	100,0	1,7	0,567	2,19	0,280	0,338	0,172	270,6	0,854
2	137	77,78	1,6	0,442	1,97	0,165	0,248	0,335	102,6	0,749
3	20	55,56	1,61	0,406	1,82	0,128	0,236	0,458	13,7	0,686
4	46	55,56	1,55	0,393	1,86	0,205	0,217	0,055	43,6	0,948
5	110	66,67	1,18	0,231	1,53	0,081	0,120	0,329	82,8	0,752
6	155	88,89	1,46	0,456	2,07	0,138	0,242	0,427	108,6	0,701
7	76	55,56	1,25	0,263	1,55	0,091	0,147	0,384	54,9	0,723
8	33	66,67	1,57	0,448	1,90	0,215	0,261	0,176	28,1	0,850
9	60	55,56	1,46	0,392	1,78	0,131	0,221	0,405	42,7	0,712
10	78	66,67	1,42	0,362	1,77	0,120	0,203	0,409	55,3	0,710
11	60	44,44	1,37	0,305	1,51	0,174	0,201	0,135	52,9	0,881
12	74	66,67	1,52	0,442	1,92	0,152	0,248	0,389	53,3	0,720
13	21	66,67	1,63	0,448	1,96	0,206	0,250	0,175	17,9	0,851
14	310	100,0	1,51	0,473	2,09	0,178	0,252	0,294	239,5	0,773
15	44	66,67	1,61	0,485	2,04	0,157	0,272	0,425	30,9	0,702
16	83	66,67	1,26	0,259	1,55	0,094	0,142	0,341	61,9	0,746
17	42	66,67	1,59	0,480	2,04	0,148	0,265	0,441	29,2	0,694
18	101	66,67	1,67	0,463	2,04	0,166	0,250	0,337	75,6	0,748
19	16	44,44	1,38	0,367	1,75	0,174	0,204	0,148	13,9	0,871

Примечание: P — процент полиморфных локусов; A_e — среднее эффективное число аллелей на локус; μ — среднее число фенотипов; I — индекс Шеннона; N_e — эффективная численность (показатель μ оценен по Животовскому, 1991, стр. 113)

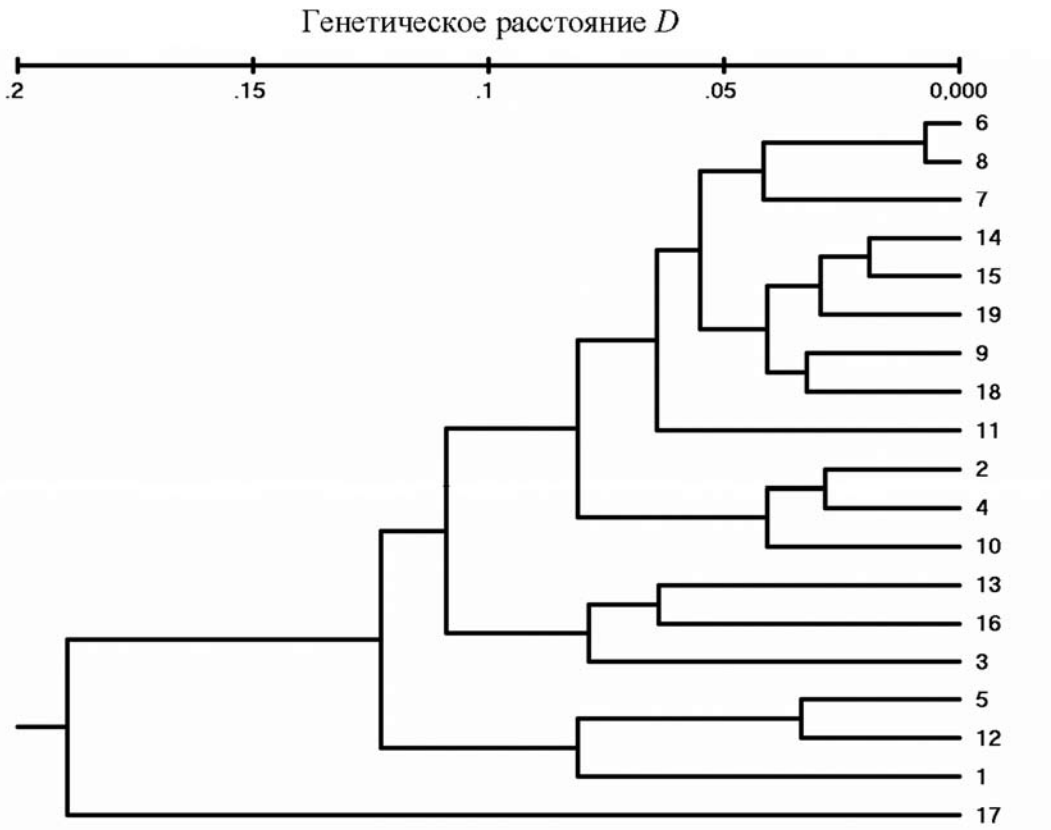


Рис. 3. Дендрограмма генетических расстояний по Неи (Nei, 1972) (UPGMA)

Таблица 6

Значения полокусных значений гетерозиготности и коэффициентов инбридинга в изучаемых популяциях *Chondrula tridens*

	Est1	*Est5*	*Est8*	*Est9*	*Est10*	*Sod1*	*Sod2*	*Sod3*	*Sod4*	Среднее
Ho	0,049	0,259	0,191	0,260	0,319	0,004	0,016	0,010	0,313	0,158
He	0,051	0,407	0,242	0,343	0,541	0,032	0,018	0,010	0,400	0,227
Fis	0,043	0,363	0,209	0,242	0,410	0,890	0,119	0,012	0,217	0,278
Fit	0,174	0,510	0,321	0,408	0,545	0,905	0,140	0,057	0,459	0,391
Fst	0,138	0,230	0,142	0,218	0,229	0,141	0,025	0,046	0,309	0,164

Примечание: Fit — коэффициент инбридинга особи относительно большой популяции; Fis — коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции; Fst — коэффициент инбридинга субпопуляции относительно большой популяции

Результаты кластерного анализа на основе генетических расстояний (Nei, 1978) невзвешенным парногрупповым методом (UPGMA) представлены на рисунке 3. Анализ показывает весьма пеструю картину распределения популяций по группам. При этом географическое положение популяций, как и в случае с раковинными фенотипами, не оказывает решающего влияния на схожесть в соотношении частот аллелей и их комбинаций. Так, популяции (17, 18, 19) из природного парка «Айдарский», несмотря на близкое пространственное расположение, оказались, согласно схеме, в разных кластерах. С другой стороны, популяции улиток, обитающие в условиях нарушенной среды, обусловленной влиянием горнообогатительных комбинатов (пункты 6, 7, 8), оказались в одной группе, что, вероятно, косвенно свидетельствует о сходном здесь векторе естественного отбора. По степени приближения к этому кластеру, можно отчасти судить о степени изменения среды и состоянии генофондов других популяций. Ранее аналогичную картину в районе исследования мы получили для популяционной структуры другого индикаторного вида наземных моллюсков *Bradybaena fruticum Müll* (Снегин, 2010).

Стоит отметить, что на уровень аллельного и фенотипического разнообразия популяций *Ch. tridens,* вероятно, оказывают влияние не только современные геоморфологические процессы, обусловленные влиянием человека, но и исторические аспекты. В период расселения улиток по территории лесостепи в силу особенностей

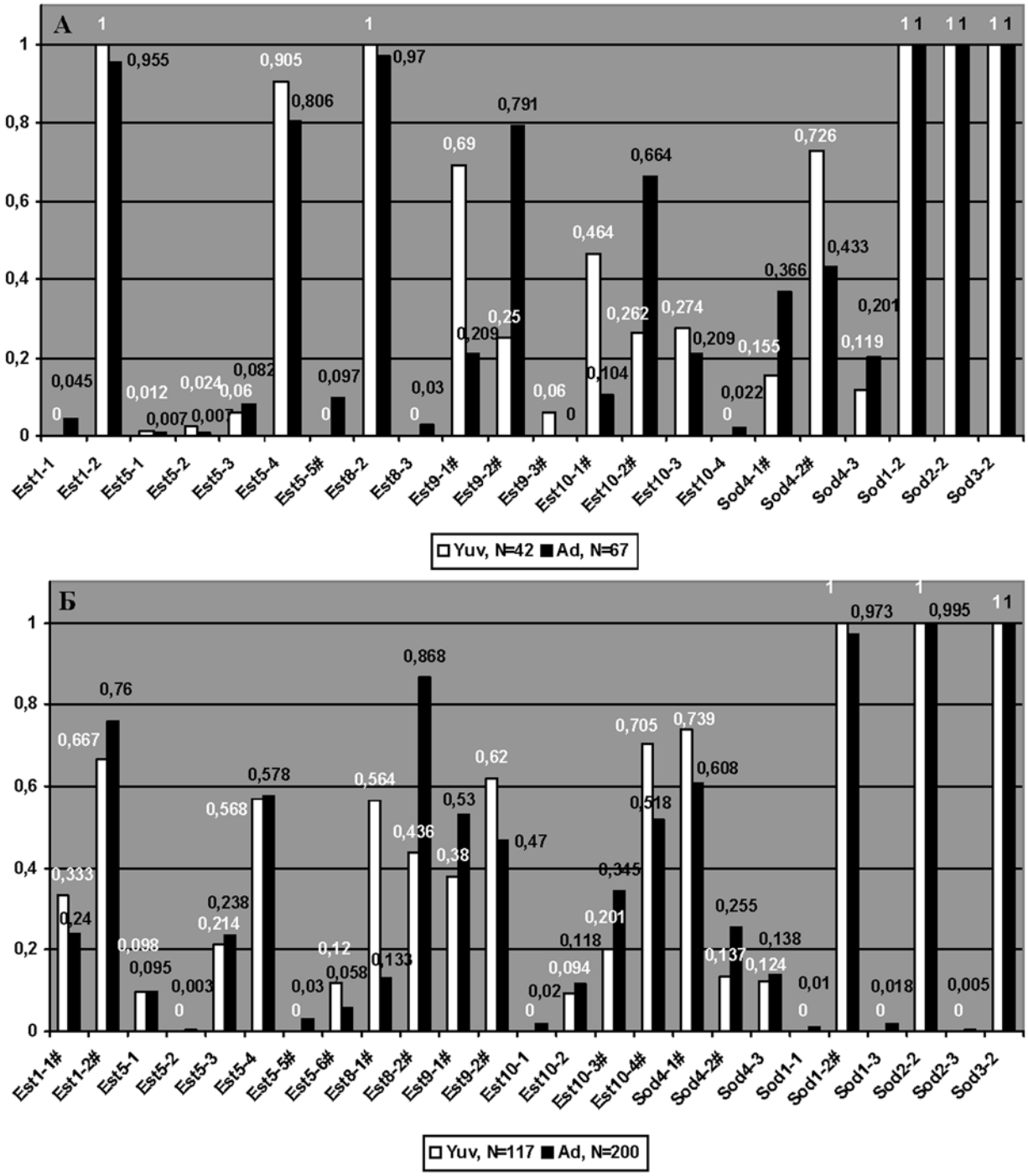


Рис. 4. Частоты аллелей в различных возрастных группах популяций *Ch. tridens:* А — «Бекарюковский бор», Б — «Белгород» (Yuv — неполовозрелые, Ad — половозрелые, # — случаи достоверных отличий частот аллелей между возрастными группами по точному критерию Фишера.

ландшафтов Среднерусской возвышенности происходило естественное дробление населения вида на изолированные группы. Если такие популяции издавна подвергались дополнительному прессингу со стороны человека в результате распашки территории, перевыпаса скота, выжигания растительности, то происходило постоянное колебание их численности при обитании на одном и том же месте или при вынужденном освоении процессов, вызванных «эффектом бутылочного горлышка» или «эффектом основателя», усиливалась мономорфность этих групп. Кроме того, дробление ареала вида в условиях лесостепи могло спровоцировать так называемый эффект

«генетической революции», который описан для узколокальных изолированных групп (Майр, 1968). Согласно данной гипотезе, в условиях изоляции, т. е. в условиях, в которых сегодня находится большинство изучаемых популяций региона, селективную ценность получили гены, которые особенно жизнеспособны в гомозиготном состоянии и редки в открытых популяциях из-за доминирования в них так называемых «хорошо смешивающихся генов». Попав в условия иной генетической среды, так называемые «солисты» оказались в более выгодном положении. Причем, по мнению Майра, этот процесс мог затронуть одновременно большое количество локусов. Такими «революционными» аллелями в изучаемых популяциях, возможно, являются *Est1–2, Est5–4, Est8–2, Est9–2, Est10–2, Sod1–2, Sod2–2, Sod3-2, Sod4–2*. Именно эти аллели вносят наибольший вклад в уровень гомозиготности (табл. 4). Можно предположить, что доминирование в большинстве популяций района исследования этих аллелей, является адаптивной реакцией вида на существование в условиях урбанизации.

Если же группа в силу особенностей ландшафта оставалась долгое время в мало нарушенном благоприятном биотопе, то, несмотря на недавно возникшую изоляцию, сохранила в себе тот аллельный потенциал, характерный для первобытных популяций, т. е. в настоящее время мы застаем смену аллельного состава в такой группе на промежуточном этапе. В качестве примера можно привести популяцию, обитающую в городской черте Белгорода (пункт 1) на небольшом участке с меловыми обнажениями с реликтовой степной растительностью. Группа эта обладает большой численностью, наибольшим значением гетерозиготности и аллельным разнообразием. Именно в этой группе обнаружены редкие для лесостепи аллели *Est1–1, Sod1–1, Sod1–3, Sod2–3, Sod3–3*. При этом объяснить этот факт только многочисленностью выборки нельзя, так как по другим популяциям корреляционной зависимости между размером выборки и уровнем обнаруживаемой генетической изменчивости не наблюдается.

Для определения направления векторов естественного отбора нами были проанализированы изменения аллельных частот в различных возрастных группах. Ввиду того что особенности биологии данного вида часто не позволяли провести репрезентативные выборки неполовозрелых особей (они малозаметны, обитают в прикорневой части или в почве с нерегулярными выходами на поверхность), в качестве примера приводим данные только по двум популяциям — «Белгород» и «Бекарюковский бор», где удалось получить репрезентативный материал. Для сопоставления частот аллелей нами использовался точный критерий Фишера (Fisher Exact Test; Фишер, 1958). Согласно полученным результатам (рис. 4), в популяции «Бекарюковский бор» в половозрелой возрастной группе наблюдается достоверное увеличение частот аллелей *Est5–5, Est9–2, Est10–2, Sod4–1*. Аналогичные изменения в популяции «Белгород» отмечены по частотам аллелей *Est1–2, Est5–5, Est8–2, Est9–1, Est10–3, Sod4–2*. Достоверное понижение частот по мере полового созревания зафиксировано в популяции «Бекарюковский бор» по аллелям *Est9–1, Est9–3, Est10–1, Sod4–2*, а в популяции «Белгород» — *Est1–1, Est5–6, Est8–1, Est9–2, Est10–4, Sod4–1*. Вероятно, такое изменение соотношения частот аллелей внутриклеточных ферментов с возрастом связано с изменением пищевого предпочтения и с изменением метаболических реакций в период полового созревания[3].

В заключение нами была рассчитана эффективная численность исследуемых групп улиток. Она рассчитывалась по формуле, учитывающей уровень инбридинга в популяции (Ли, 1978):

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

Результаты расчетов приведены в таблице 4. Ввиду того что определение общей численности особей в исследуемых популяциях связано с определенными трудностями, для получения сопоставимых данных мы вычислили отношение эффективного размера выборки к ее общему объему. В дальнейшем полученные индексы можно будет использовать для вычисления *Ne* в больших популяциях, когда их общая численность будет определена. Согласно полученным данным, в среднем соотношение Ne/N равно $0{,}772 \pm 0{,}03$, что укладывается в общий диапазон доли *Ne,* предложенный Кроу, Мортоном и Кимурой (Crow, Morton, 1955; Crow J. F., Kimura M., 1970). Авторы определили, что для большинства организмов доля *Ne* составляет в среднем 0,75, а для многих популяций человека лежит в диапазоне 0,69–0,95.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полученные результаты дают представление о структуре расселения и о состоянии популяционных генофондов *Ch. tridens* в условиях урбанизированного лесостепного ландшафта Среднерусской возвышенности. Согласно полученным данным, популяции этого моллюска, несмотря на давление со стороны человека, находятся в удовлетворительном состоянии, вероятно, из-за обитания в широком диапазоне условий, включая весьма экстремальные для моллюсков открытые меловые склоны с резкими суточными колебаниями температуры и влажности. Стоит отметить, что представленные результаты можно считать отправной точкой для дальнейшего мониторинга этого модельного вида с целью выяснения особенностей эволюционных процессов, происходящих в его популяциях.

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

[3] Эстеразы отвечают за расщепление сложных эфиров, а супероксидисмутазы нейтрализуют свободные радикалы кислорода.

Литература

1. *Алтухов Ю. П.* 1995. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. Т. 31. N 10. С. 1333–1357.
2. *Животовский Л. А.,* 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука, 271 с.
3. *Иванова Е. В., Снегин Э. А.,* 2007. Анализ генетической структуры популяций *Chondrula tridens Müller (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata)* в условиях трансформированных экосистем // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах. Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского национального ун-та. С. 198–199.
4. *Крамаренко С. С., Сверлова Н. В.* 2003. До вивчення внутрішньовидової мінливості *Chondrula tridens (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae)* на заході України та з'ясування таксономічного статусу окремих форм // Наук. зап. Держ. природозн. музею. Львів. Т. 18. С. 93–110.
5. *Крамаренко С. С., Сверлова Н. В.* 2006. Міжпопуляційна мінливість конхологічних ознак наземного молюска *Chondrula tridens (Buliminidae)* Північно-західного Причорномор'я // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. Львів: Т. 22. С. 105–118.
6. *Ли Ч.* 1978. Введение в популяционную генетику. М.: Мир. 560 с.
7. *Майр Э.* 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 398 с.
8. *Матекин П. В.* 1950. Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории современных лесов района // Зоологический журнал. Т. 29. Вып. 3. С. 193–205.
9. *Матекин П. В.* 1959. Приспособительная изменчивость и процесс видообразования у среднеазиатских наземных моллюсков семейства *Enidae* // Зоологический журнал. Т. 33. Вып. 10. С. 1518–1536.
10. *Лихарев И. М., Раммельмейр Е. С.,* 1952. Наземные моллюски фауны СССР // Определители по фауне. М.; Л.: Вып. 43. 512 с.
11. *Николаев В. А.,* 1981. Изменчивость и экология энид Среднерусской возвышенности // Фауна и экология беспозвоночных лесостепной зоны. Научные труды Курского гос. пед. ин-та. Курск: Т. 210. С. 54–57.
12. *Снегин Э. А.,* 2010. Оценка состояния популяционных генофондов наземных моллюсков в условиях влияния горнообогатительных комбинатов на примере *Bradybaena fruticum Müll (Gastropoda, Pulmonata)* // Экологическая генетика. Т. VIII. № 2. С. 45–55.
13. *Фишер Р. А.* 1958. Статистические методы для исследователей. М.: Госстатиздат. 268 с.
14. *Шилейко А. А.,* 1984. Наземные моллюски подотряда *Pupillina* фауны СССР *(Gastropoda, Pulmonata, Geophila)* // Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. Л.: Наука. Т. 3. Вып. 3. 339 с.
15. *Clessin S.* 1879. Aus meiner Novitäten-Mappe //Malakozoologische Blätter. B. 1. S. 3–16.
16. *Clessin S.* 1887. Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. Nürnberg. 358 s.
17. *Crow J. F., Morton N. E.* 1955. Measurement of gene frequency drift in small population // Evolution. Vol. 9. P. 202–214.
18. *Crow J. F., Kimura M.,* 1970. An introduction to population genetics theory. — N.Y.: Harpers and Row. 591 pp.
19. *Miller, Mark P.,* 1997. Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3. A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Depatment of Biological Sciences Northen Arizona University, Flagstaff, USA.
20. *Nei M.,* 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a smoll numba of individuals // Genetics. V. 89. P. 583–590.
21. *Peakall R., Smouse P. E.,* 2001. GenAlEx V5: Genetic Analisis in Excel. Population genetic software for teaching and reseach. Australion National University, Canberra, Australia. http://www.anu.edu.au./BoZo/GenAlEx/.

GENETICAL STRUCTURE OF POPULATIONS OF MODELLING SPECIES OF TERRESTRIAL MOLLUSKS IN CONDITIONS OF THE URBANIZED LANDSCAPE ON EXAMPLE *CHONDRULA TRIDENS MÜLL (GASTROPODA, PULMONATA)*

E. A. Snegin

❀ **SUMMARY: On the basis of the analysis of the morphological and genetical variability revealed by a method of gel-electrophoresis of proteins in PAAG, the state of gene pools of populations of modeling species *Chondrula tridens Müll* (threedens snail) in conditions of the urbanized forest-steppe landscape of the south of Mid-Russia Upland is investigated. In the majority of the investigated bunches authentic decrease of a level of heterozygosity and the decrease of an allelic diversification caused, both is fixed by natural historical factors, and factors of an anthropogenic parentage. The genetic-automatic processes in populations are considered and vectors of natural selection are defined. Calculation of effective number of researched bunches is spent.**

❀ **KEY WORDS:** population gene pools; terrestrial mollusks; urbanized forest-steppe landscape.

❀ Информация об авторах

Снегин Эдуард Анатольевич — к. б. н., доцент, заведующий научно-исследовательской лабораторией популяционной генетики и генотоксикологии. Белгородский государственный университет.
308015 Россия, г. Белгород, ул. Победы 85.
E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Snegin Edward Anatoljevich — Cand.Biol.Sci., the senior lecturer, the head of research laboratory of population genetics and gene-toxicology. The Belgorod state university.
308015 Russia, Belgorod, Pobeda street 85.
E-mail: snegin@bsu.edu.ru