

УДК: 575.1

АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ЧУЖЕРОДНОГО МОЛЛЮСКА *STENOMPHALIA* *RAVERGIENSIS* (MOLLUSCA, GASTROPODA, PULMONATA) НА ТЕРРИТОРИИ ГОРОДА БЕЛГОРОД

© 2016 Снегин Э.А.*, Адамова В.В.

Белгородский государственный национальный исследовательский университет,
г. Белгород, 308015;
e-mail: * snegin@bsu.edu.ru

Поступила в редакцию 15.11.16

На основе данных, полученных методом гель-электрофореза аллозимов, изучена генетическая структура популяции чужеродного моллюска *Stenomphalia ravergiensis*, обитающего в условиях урбанизированного ландшафта на территории города Белгород. В большинстве колоний выявлен высокий уровень генетической изменчивости и низкие показатели коэффициента инбридинга. Также установлена слабая генетическая подразделённость изучаемых групп улиток. Выдвигается предположение, что распределение адвентивных колоний соответствует островной модели. Расчёт эффективной численности и сопоставление её с аналогичными показателями фоновых и адвентивных видов наземных моллюсков продемонстрировали высокий уровень жизнеспособности популяций изучаемого вида в районе исследования.

Ключевые слова: чужеродный вид, наземный моллюск, генетическая структура, аллозимы.

Введение

Известно, что непреднамеренная интродукция животных и растений в различные точки планеты может привести к непредсказуемым последствиям, как для самих видов интродуцентов, так и для членов аборигенных сообществ. При этом адвентивные колонии, оказавшись в новых условиях обитания, могут служить хорошими естественными моделями для проверки наших представлений о механизмах эволюции. Согласно традиционным взглядам, в таких колониях, в силу эффекта основателя [Мауг, 1954], должно происходить сокращение аллельного разнообразия, которое усугубляется дальнейшим инбридингом, вследствие чего наступает потеря устойчивости и вымирание. Вероятно, это является одной из причин того, что далеко не все случаи интродукции заканчиваются успешно. Поэтому распространение вида за пределы исконного ареала предполагает достаточно высокий уровень генетической и фенотипической из-

менчивости, что обеспечивает адаптации к новым условиям и освоение новых местообитаний [Алимов, Богущкая, 2004; Yeh, Trevor, 2004; Ghalambor et al., 2007; Lee, Gelembiuk, 2008]. Кроме того, в геномах таких видов должны активно функционировать компенсаторные механизмы, снижающие отрицательное влияние инбридинга [Снегин, 2012].

В 2002 г. в городе Белгород была обнаружена немногочисленная колония наземного моллюска *Stenomphalia ravergiensis* (Fйrussac, 1835) [Снегин, Присный, 2008], исторический ареал которого находится на Северном Кавказе и в Закавказье, где вид населяет преимущественно лесной пояс [Шилейко, 1978], а также встречается на открытых участках и кристаллических высокогорных массивах [Акрамовский, 1976, Кияшко, 2007]. В последующие годы вид был зарегистрирован в различных районах указанного города и его окрестностях. Стоит отметить, что в последние десятилетия наблюдается активное расселение это-

го вида за пределы северной границы своего ареала на территории Восточной Европы [Снегин, Присный, 2008; Balashov et al., 2013]. Известно, что такое развитие инвазионного процесса, может оказать существенное влияние на местную малакофауну и экосистемы в целом [Clarke et al., 1984; Murray et al., 1988; Parker et al., 1999; Coote, Loeve, 2003].

Целью данной работы является анализ генетической структуры адвентивных колоний *S. ravergiensis* с использованием аллозимных маркеров для определения уровня их жизнеспособности и составления прогнозов инвазионного процесса.

Материал и методы

Настоящее исследование является продолжением нашей работы, посвящённой анализу демографических и конхиометрических параметров колоний *S. ravergiensis* на территории Белгорода [Снегин, Адамова, 2016]. В течение летнего полевого сезона 2015 г. на территории г. Белгород и его окрестностей были осуще-

ствлены выборки особей из семи изолированных групп *S. ravergiensis* (рис. 1, табл. 1). В каждом пункте отбиралось по 25 половозрелых особей. Для сравнения нами использовалась выборка из 68 особей изучаемого вида, изъятая из популяции, обитающей в условиях естественного ареала (Норатус, Армения).

Изоферменты экстрагировали из ретрактора ноги моллюска путём замораживания при $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ с последующим оттаиванием и механическим измельчением тefлоновым гомогенизатором в 0.05 М Трис-НСI-буфере (рН 6.7). Электрофорез проводили в полиакриламидном геле в камере VE-20 (Helicon, Россия). Фракционирование неспецифических эстераз осуществляли в 10%-м геле, а супероксиддисмутазы и малатдегидрогеназы – в 7.5%-м геле. Для электрофореза использовали гелевый Трис-НСI буфер (концентрирующий гель рН 6.7, разделяющий гель рН 8.9); электродный буфер Трис-глициновый (рН 8.3). Окрашивание блоков на выявление неспецифических эстераз проводилось в субстратной смеси: Трис-НСI (рН 7.4), α -на-

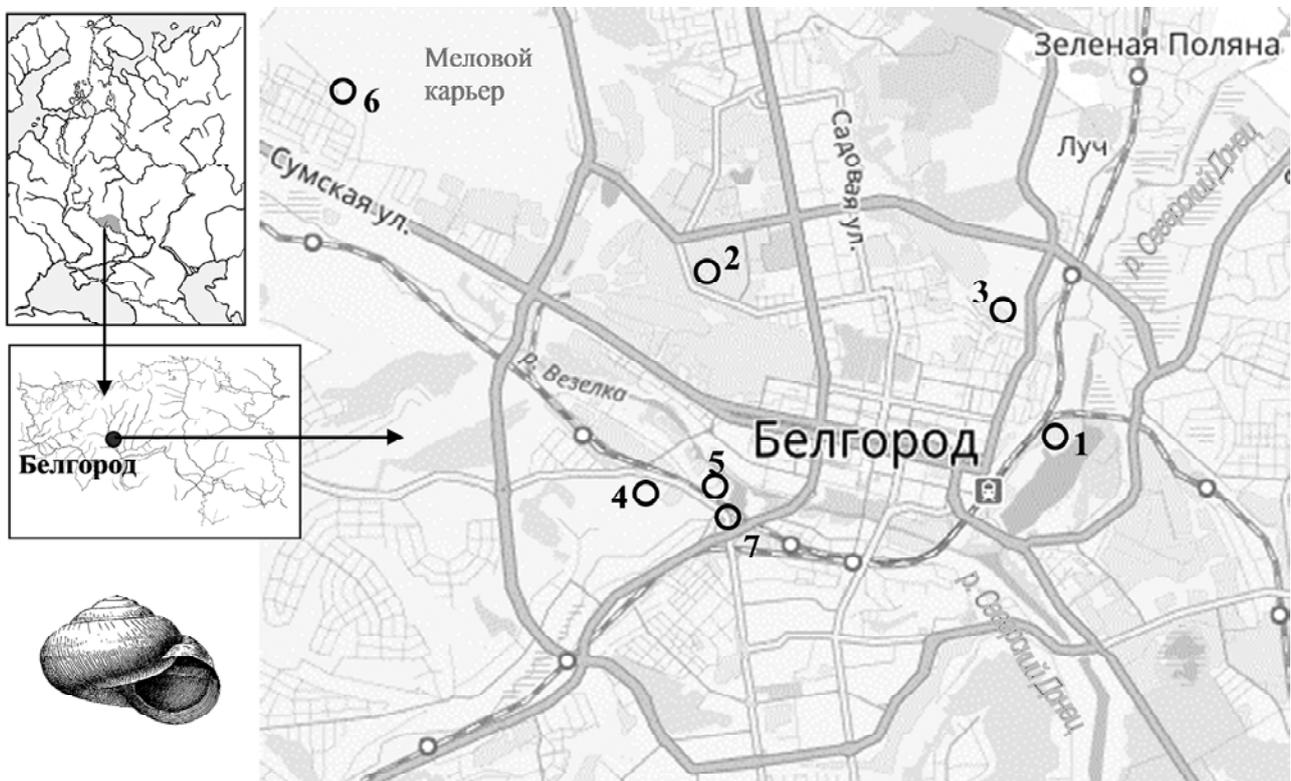


Рис. 1. Пункты сбора *Stenomphalia ravergiensis*: 1 – «Донец», 2 – «Мичурина», 3 – «Калинина», 4 – «Ботанический сад», 5 – «Везёлка», 6 – «Карьер», 7 – «Водстрой».

Таблица 1. Пункты сбора *Stenomphalia ravergiensis*

№	Пункт	Описание	Координаты
1	«Донец»	Пойма р. Северский Донец вблизи ж/д вокзала. Заросли тополя.	50°35'52.13" с. ш. 36°36'55.03" в. д.
2	«Мичурина»	Окрестности завода Белэнергомаш. Пустырь с рудеральной растительностью.	50°37'0.71" с. ш. 36°33'33.40" в. д.
3	«Калинина»	Территория Белгородского комбината строительных материалов (БКСМ) вблизи мелового склона.	50°36'34.62" с. ш. 36°36'33.79" в. д.
4	«Ботанический сад»	Окрестности Ботанического сада БелГУ. Заросли клёна.	50°35'39.32" с. ш. 36°33'17.07" в. д.
5	«Везёлка»	Пойма р. Везёлка вблизи частного сектора. Умеренно увлажнённый участок, заросли клёна, тополя, ивы.	50°35'38.70" с. ш. 36°33'52.36" в. д.
6	«Карьер»	Открытый участок степной растительности между частным сектором и меловым карьером.	50°37'35.90" с. ш. 36°31'1.33" в. д.
7	«Водстрой»	Затенённый участок в пойме р. Везёлка вдоль ж/д линии. Заросли клёна. В травяном ярусе – лопух, крапива, гравилат.	50°35'25.00" с. ш. 36°34'3.54" в. д.
8	«Норатус» (Армения)	Окрестности оз. Севан, опушка соснового леса, степная растительность. 1982 м над ур. моря.	40°38'48.6" с. ш. 45°19'47.6" в. д.

фтилацетат, прочный красный TR. Для выявления супероксиддисмутаза – калий-фосфатный буфер (pH 7.8), НТС, ФМС. Для выявления малатдегидрогеназы – 0.1 М Трис-HCl (pH 8.4), малат натрия, НТС, ФМС, НАД.

У *S. ravergiensis* было выделено десять зон активности неспецифических эстераз, из ко-

торых полиморфными оказались три мономерных локуса: *EST6* (с двумя аллелями), *EST7* и *EST8* (с тремя аллелями). Также нами выделен один полиморфный локус димерной супероксиддисмутазы *SOD2* с двумя аллелями и димерный локус малатдегидрогеназы *MDH2* с тремя аллелями (рис. 2).

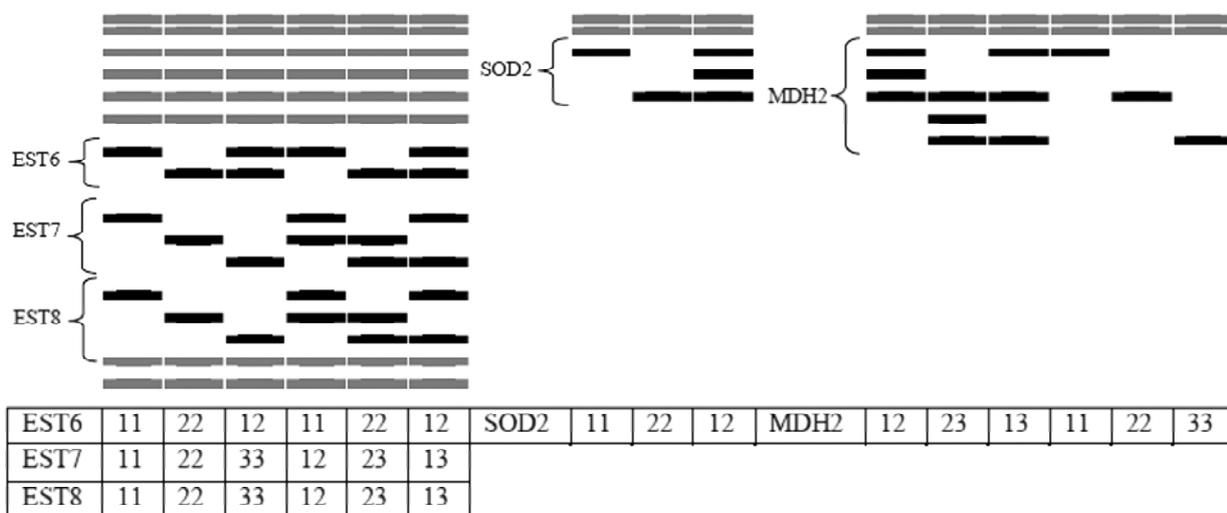


Рис. 2. Локусы аллозимов и соответствующие им генотипы *Stenomphalia ravergiensis* (серым цветом отмечены мономорфные локусы)

Таблица 2. Соответствие распределения генотипов равновесию Харди-Вайнберга в колониях *Stenomphalia ravergensis*

Локус	Популяция							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Est6</i>	ns	mono	ns	ns	ns	mono	ns	D*
<i>Est7</i>	ns	ns	D***	D*	D**	D***	D*	ns
<i>Est8</i>	mono	mono	mono	D**	ns	mono	mono	ns
<i>SOD2</i>	ns	mono	ns	ns	ns	mono	ns	ns
<i>MDH2</i>	ns	ns	ns	D*	ns	ns	ns	ns

Примечание: mono – мономорфный локус, D – достоверное отличие между фактически и теоретически ожидаемым распределением частот аллелей, * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; ns – отсутствие достоверного отличия между указанными распределениями, $p > 0.05$.

Ввиду того, что для анализа жизнеспособности популяций *S. ravergensis* были использованы выборки ограниченной численности, содержащие лишь небольшую часть популяционного аллелофонда, нами был проведён анализ мультилокусной изменчивости. Для этого были рассчитаны мультилокусные комбинации для каждой из 175 особей. Затем в каждой группе было оценено общее количество мультилокусных генотипов (N_{MLG}) и число уникальных мультилокусных генотипов (N_{MLG-1}), то есть тех комбинаций, которые были отмечены в одной единственной выборке. В дальнейшем, основываясь на распределении частот мультилокусных генотипов, для каждой популяции было вычислено потенциальное генетическое разнообразие, ожидаемое при увеличении объёма выборки до бесконечности (N_{max}). Анализ проводили с помощью двух непараметрических методов: метод Chao1-bc (bias-corrected form for the Chao1) [Chao, 2005] и метод «складного ножа» первого порядка (1st order jackknife) [Burnham, Overton, 1978]. Анализ мультилокусных генотипов проводили в программе SPADE [Chao, Shen, 2009].

Расчёт генетических расстояний по Неи и Ли [Nei, Lee, 1979], кластеризацию выборок методом максимального правдоподобия (ML) и бутстреп-оценку (1000 генераций) проводили в программе TREECON ver. 1.3b [Van de Peer, De Wachter, 1994].

Результаты и обсуждение

Частоты аллелей и показатели генетической изменчивости по используемым локусам представлены в таблицах 3 и 4. Согласно полученным данным, уровень изменчивости изучаемых групп по аллозимным локусам довольно высок. В двух адвентивных группах («Ботанический сад» и «Везёлка»), также как и в популяции из исконного ареала («Норатус») все используемые локусы были полиморфными ($P=100\%$).

Кроме того, в большинстве инвазивных колоний уровень фактической и ожидаемой гетерозиготности оказался сопоставимым с таковым в аборигенной популяции. Исключение составила группа, обитающая возле мелового карьера («Карьер»), а также колония, обнаруженная на обочине дороги, идущей от указанного карьера (пункт «Мичурина»).

Значения коэффициента инбридинга во всех исследуемых группах оказались не высокими. Для всех выборок фактическая усреднённая гетерозиготность по всем исследуемым локусам была достоверно близка к теоретически ожидаемой (тест Краскела-Уоллиса: для всех групп $p > 0.05$). По отдельным локусам в некоторых колониях отмечен избыток гетерозигот, однако это превышение оказалось статистически незначимым. Так, в группе «Донец» выявлен незначительный избыток гетерозигот по локусам *EST6*, *SOD2* и *MDH2*, а в группе

Таблица 3. Частоты аллелей локусов аллозимов в популяциях *Stenomphalia ravergiensis*

Локус	Аллель	Популяции							
		1	2	3	4	5	6	7	8
EST6	1	0.100	0.000	0.080	0.480	0.360	0.000	0.420	0.309
	2	0.900	1.000	0.920	0.520	0.640	1.000	0.580	0.691
EST7	1	0.260	0.000	0.560	0.360	0.340	0.560	0.440	0.022
	2	0.280	0.200	0.100	0.160	0.160	0.100	0.000	0.478
	3	0.460	0.800	0.340	0.480	0.500	0.340	0.560	0.500
EST8	1	0.000	0.000	0.000	0.120	0.020	0.000	0.000	0.000
	2	0.000	0.000	0.000	0.140	0.060	0.000	0.000	0.184
	3	1.000	1.000	1.000	0.740	0.920	1.000	1.000	0.816
SOD2	1	0.860	1.000	0.820	0.480	0.760	1.000	0.800	0.978
	2	0.140	0.000	0.180	0.520	0.240	0.000	0.200	0.022
MDH2	1	0.540	0.640	0.500	0.580	0.740	0.620	0.440	0.360
	2	0.320	0.360	0.500	0.320	0.260	0.380	0.560	0.574
	3	0.140	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	0.066
<i>N</i>		25	25	25	25	25	25	25	68

Таблица 4. Показатели генетического разнообразия в популяциях *Stenomphalia ravergiensis* ($M \pm m$)

Популяция	Локус	<i>Aa</i>	<i>Ae</i>	<i>I</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>F</i>	<i>P</i> %
1. Донец	EST6	2.000	1.220	0.325	0.200	0.180	-0.111	80±20
	EST7	3.000	2.796	1.064	0.480	0.642	0.253	
	EST8	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	SOD2	2.000	1.317	0.405	0.280	0.241	-0.163	
	MDH2	3.000	2.418	0.973	0.760	0.586	-0.296	
	Среднее	2.200±0.374	1.750±0.359	0.553±0.202	0.344±0.129	0.330±0.123	-0.079±0.105	
2. Мичурина	EST6	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	40±24
	EST7	2.000	1.471	0.500	0.400	0.320	-0.250	
	EST8	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	SOD2	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	MDH2	2.000	1.855	0.653	0.560	0.461	-0.215	
	Среднее	1.400±0.245	1.265±0.173	0.231±0.143	0.192±0.120	0.156±0.098	-0.233±0.011	
3. Калинина	EST6	2.000	1.173	0.279	0.160	0.147	-0.087	80±20
	EST7	3.000	2.277	0.922	0.280	0.561	0.501	
	EST8	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	SOD2	2.000	1.419	0.471	0.280	0.295	0.051	
	MDH2	2.000	2.000	0.693	0.520	0.500	-0.040	
	Среднее	2.000±0.316	1.574±0.244	0.473±0.160	0.248±0.085	0.301±0.105	0.106±0.120	
4. Ботанический сад	EST6	2.000	1.997	0.692	0.480	0.499	0.038	100
	EST7	3.000	2.593	1.013	0.440	0.614	0.284	
	EST8	3.000	1.719	0.753	0.200	0.418	0.522	
	SOD2	2.000	1.997	0.692	0.640	0.499	-0.282	
	MDH2	3.000	2.228	0.911	0.680	0.551	-0.234	
	Среднее	2.600±0.245	2.107±0.146	0.812±0.064	0.488±0.085	0.516±0.032	0.066±0.153	

Популяция	Локус	<i>Aa</i>	<i>Ae</i>	<i>I</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>F</i>	<i>P</i> %
5. Везёлка	<i>EST6</i>	2.000	1.855	0.653	0.400	0.461	0.132	100
	<i>EST7</i>	3.000	2.556	1.007	0.320	0.609	0.474	
	<i>EST8</i>	3.000	1.176	0.324	0.160	0.150	-0.070	
	<i>SOD2</i>	2.000	1.574	0.551	0.320	0.365	0.123	
	<i>MDH2</i>	2.000	1.625	0.573	0.360	0.385	0.064	
	Среднее	2.400±0.245	1.757±0.228	0.622±0.111	0.312±0.041	0.394±0.075	0.145±0.090	
6. Карьер	<i>EST6</i>	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	40±24
	<i>EST7</i>	3.000	2.277	0.922	0.280	0.561	0.501	
	<i>EST8</i>	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	<i>SOD2</i>	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	<i>MDH2</i>	2.000	1.891	0.664	0.440	0.471	0.066	
	Среднее	1.600±0.400	1.434±0.272	0.317±0.198	0.144±0.092	0.206±0.127	0.283±0.137	
7. Водстрой	<i>EST6</i>	2.000	1.950	0.680	0.520	0.487	-0.067	80±20
	<i>EST7</i>	2.000	1.972	0.686	0.240	0.493	0.513	
	<i>EST8</i>	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	–	
	<i>SOD2</i>	2.000	1.471	0.500	0.320	0.320	0.000	
	<i>MDH2</i>	2.000	1.972	0.686	0.560	0.493	-0.136	
	Среднее	1.800±0.200	1.673±0.194	0.511±0.132	0.328±0.102	0.359±0.096	0.077±0.132	
8. Норатус	<i>EST6</i>	2.000	1.745	0.618	0.324	0.427	0.242	100
	<i>EST7</i>	3.000	2.088	0.784	0.529	0.521	-0.016	
	<i>EST8</i>	2.000	1.429	0.477	0.309	0.300	-0.029	
	<i>SOD2</i>	2.000	1.045	0.106	0.044	0.043	-0.023	
	<i>MDH2</i>	3000	2.159	0.866	0.603	0.537	-0.123	
	Среднее	2.400±0.245	1.693±0.208	0.570±0.134	0.362±0.098	0.366±0.091	0.010±0.061	
Общее среднее		2.050 ±0.113	1.657 ±0.084	0.511 ±0.055	0.302 ±0.035	0.328 ±0.035	0.052 ±0.039	77.50 ±8.81

Примечание: *Aa* – среднее число аллелей, *Ae* – эффективное число аллелей, *I* – информационный индекс (индекс Шеннона), *Ho* – наблюдаемая гетерозиготность, *He* – ожидаемая гетерозиготность, *F* – коэффициент инбридинга, *P* % – доля полиморфных локусов.

«Мичурина» – по локусам *EST7* и *MDH2*, поэтому коэффициент инбридинга здесь имел отрицательное значение. Все эти данные свидетельствуют о высокой жизнеспособности и генетической пластичности *S. ravergiensis*,

характерной для видов интродуцентов [Barrett, Richardson, 1986].

В таблице 5 представлены результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA), проведённого для белгородских колоний без учё-

Таблица 5. Результаты анализа молекулярной изменчивости для инвазивных популяций *Stenomphalia ravergiensis*

Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>Est. Var.</i>	%	<i>Fst</i>	<i>Fis</i>	<i>Fit</i>
Между популяциями	6	38.506	6.418	0.110	12	0.117	0.111	0.216
Внутри популяций	168	154.240	0.918	0.092	10			
Между особями	175	128.500	0.734	0.734	78			
Общая	349	321.246		0.936	100			

Примечание: *Fit* – коэффициент инбридинга особи относительно большой популяции, *Fis* – коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции, *Fst* – коэффициент инбридинга субпопуляции относительно большой популяции; $p=0.001$.

Таблица 6. Попарные оценки генетической дистанции (D) между популяциями *Stenomphalia ravergiensis*

Популяции	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0.000							
2	0.031	0.000						
3	0.029	0.084	0.000					
4	0.118	0.190	0.122	0.000				
5	0.039	0.075	0.055	0.045	0.000			
6	0.028	0.067	0.012	0.174	0.064	0.000		
7	0.066	0.105	0.047	0.071	0.039	0.077	0.000	
8	0.060	0.068	0.111	0.168	0.097	0.117	0.094	0.000

та кавказской популяции. Данные показывают, что в анализируемой совокупности внутривидовая дисперсия преобладает над межвидовой, что свидетельствует о слабой генетической дифференциации изучаемых колоний [Wrait, 1940].

Примечательно, что в инвазивных группах преобладает генетическая вариабельность на индивидуальном уровне, на что указывает значение коэффициента инбридинга особи относительно большой популяции ($F_{it}=0.216$, $p=0.001$), превышающее почти в два раза значение коэффициента инбридинга особи относительно субпопуляции ($F_{is}=0.111$, $p=0.001$) и значение коэффициента инбридинга субпопуляции относительно большой популяции ($F_{st}=0.117$, $p=0.001$).

Анализ матриц попарных значений уровня потока генов (Nm) и географических дистанций между изучаемыми группами улиток (Dg) не показал значимую корреляцию между этими параметрами. Об этом свидетельствует невысокое значение коэффициента корреляции Мантеля (0.375 , $p=0.084$) [Mantel, 1967; Josy et al., 2013], что говорит об отсутствии связи между пространственной и генетической структурой популяций (рис. 3).

В данном случае мы наблюдаем нарушение модели изоляции расстоянием, так как структура расселения изучаемого адвентивного вида, вероятно, больше соответствует островной модели [Wrait, 1943], когда множество дочерних популяций с равной интенсивностью

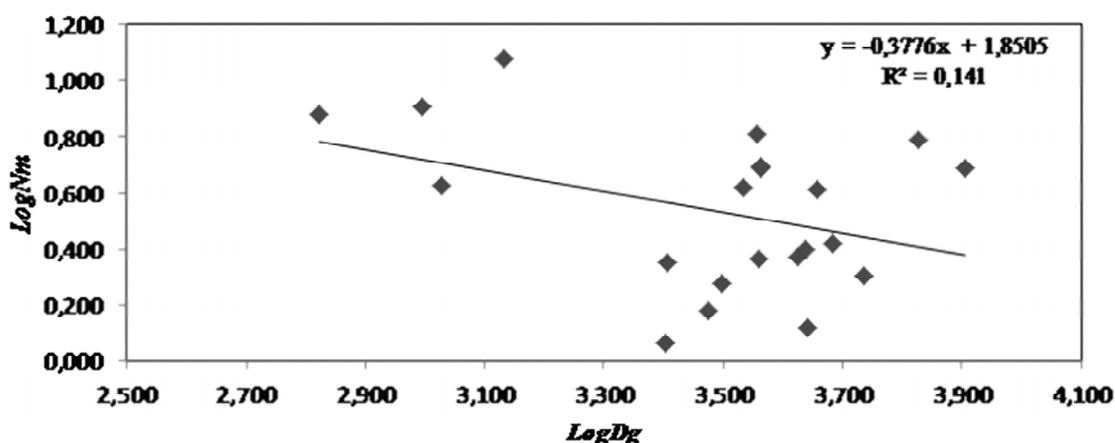


Рис. 3. Линейная регрессия логарифма потока генов Nm между парами популяций *Stenomphalia ravergiensis* на логарифм географического расстояния между ними Dg .

обмениваются мигрантами с исходной материнской популяцией.

Как видно из таблицы 6, генетическая дистанция (D), рассчитанная на основании частот локусов аллозимов по Нею [Nei, 1975], в изучаемых популяциях довольно низкая, что подтверждает их слабую генетическую дифференциацию.

Данное предположение отчасти подтверждается кластерным анализом, проведённым с помощью метода максимального правдоподобия (ML) (рис. 4). В одном из кластеров объединены выборки из пунктов «Везёлка» и «Ботанический сад». Ближе к ним расположена группа «Донец». Отдельный кластер включает группы «Мичурина» и «Карьер», ближе всех остальных к этому кластеру располагается группа «Калинина».

Учитывая, что впервые на территории г. Белгород *S. ravergiensis* была обнаружена в пункте «Водстрой» [Снегин, Присный, 2008], можно предположить, что именно отсюда шло дальнейшее расселение вида, изначально вдоль р. Везёлка и на территорию Ботанического сада. Данный район преимущественно занят частным сектором и огородными участками, что может обуславливать распространение моллюсков с растительным мусором. Генетическая удалённость остальных более мноморфных групп в составе другого кластера может быть следствием дрейфа генов, в результате завоза небольшого числа особей кав-

казской улитки в промышленную зону из места первичного заноса. Указанные пункты расположены в промышленной зоне и связаны транспортными магистралями. Однако нельзя исключать возможность независимого повторного заноса *S. ravergiensis* на территорию Белгорода.

Результаты анализа мультилокусных генотипов представлены в таблице 7. Данные анализа мультилокусной изменчивости согласуются с предыдущими результатами. Группы «Карьер» и «Мичурина» отличаются наименьшими показателями мультилокусной изменчивости, что обусловлено высокой долей мноморфных локусов. Наибольшее количество мультилокусных генотипов отмечено в колониях из пунктов «Ботанический сад» и «Везёлка». Непараметрический метод Chao1-bc показал, что потенциальное генетическое разнообразие в этих группах превосходит такую в аборигенной популяции из Армении.

Стоит отметить, что данные, полученные в ходе нашего исследования, отчасти согласуются с закономерностями, выявленными у других инвазивных видов моллюсков. Например, известно, что у таких видов, генетическая дифференциация между инвазивными популяциями довольно часто оказывается незначительной. Данное явление хорошо изучено у водных моллюсков. Так, в случае инвазий дрейссенид, отмечено большое генетическое сходство между колониями [Marsden, Spidle, 1996;



Рис. 4. Дендрограмма генетических расстояний между группами *Stenomphalia ravergiensis*, построенная по методу максимального правдоподобия (ML). В узлах указан процент сгруппированных популяций в результате бутстреп-теста.

Таблица 7. Количество отмеченных мультилокусных генотипов и оценки потенциального генетического разнообразия, полученные разными методами для исследованных популяций *Stenomphalia ravergensis*

Популяция	N_{MLG}	N_{MLG-1}	Метод			
			Chao1-bc		1st orderjackknife	
			$N_{max} \pm SE$	95% CI	$N_{max} \pm SE$	95% CI
Бот. сад	23	19	90.2±44.4	43.6 – 241.8	43.2±6.3	34.1 – 59.6
Везёлка	22	13	113.2±62.6	49.0 – 330.4	41.2±6.1	32.4 – 57.4
Водстрой	20	7	48.8±20.1	28.4 – 119.2	27.8±50.3	34.4 – 72.3
Донец	20	11	36.8±11.7	24.9 – 77.6	34.4±5.3	21.1 – 49.0
Калинина	16	5	33.6±14.5	20.3 – 88.2	26.6±4.5	20.7 – 39.7
Карьер	10	0	12.9±4.0	10.4 – 32.2	13.8±2.7	11.1 – 23.5
Мичурина	5	0	5.0±0.0	5.0	5.0±0.0	5.0
Норатус	34	21	57.4±14.1	41.9 – 103.6	53.7±6.3	44.7 – 70.2

Примечание: N_{MLG} – общее число обнаруженных вариантов мультилокусных генотипов; N_{MLG-1} – число уникальных вариантов мультилокусных генотипов, N_{max} – потенциальное генетическое разнообразие, ожидаемое при увеличении объёма выборки до бесконечности.

Ворошилова, 2015]. Исследование евразийских и североамериканских популяций двух видов рода *Dreissena* показало, что инвазивные популяции обоих видов имеют значительное генетическое разнообразие и «эффект основателя» для них не характерен. Однако с течением времени генетическая структура инвазивных популяций менялась, причём неодинаково для изучаемых видов [Brown, Stepien, 2010]. В исследовании популяций другого моллюска-вселенца, *Perna viridis*, не обнаружено различия между инвазивными популяциями, однако все инвазивные группы отличались от нативных. Также в отличие от большинства нативных популяций, адвентивные группы имели меньшее генетическое разнообразие [Gilg et al., 2012]. Незначительные отличия коэффициента инбридинга между инвазивными и нативными популяциями выявлены для пресноводного моллюска *Physa acuta* [Bousset et al., 2004]. В исследовании популяции двустворчатого моллюска *Potamocorbula amurensis* высокое генетическое

разнообразие было характерно для субпопуляций, однако в целом популяция была генетически единообразна [Duda, 1994]. Аллозимный анализ адвентивных популяций наземной улитки *Theba pisana*, локализованных в Австралии, показал значительную редукцию генетического разнообразия. [Johnson, 1988].

Исследования континуальных и эфемерных популяций адвентивного вида *Brephulopsis cylindrica* в г. Николаев (Украина), проведённые с помощью аллозимных маркеров, также показали, что мелкие, изолированные (в том числе урбанизированные) популяции этого наземного моллюска имеют тенденцию к снижению уровня генетического разнообразия, вызванного проявлением генетико-стохастических процессов (дрейф генов или эффект основателя) [Kramarenko, Snegin, 2015]. Но вместе с тем, на фоне снижения изменчивости внутри групп, у данного вида наблюдалось повышение межпопуляционных дистанций ($\Phi_{st} = 0.281$), что согласуется с положениями «теории эволюции со смещающимся равнове-

Таблица 8. Значения эффективной численности колоний *Stenomphalia ravergensis*

Показатель	Колонии							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ne</i>	25	25	22.6	23.4	21.8	19.5	23.2	24.7
<i>Ne/N</i>	1	1	0.904	0.936	0.872	0.780	0.928	0.988

сией» (shifting balans theory of evolution) [Wright, 1970], согласно которым в подразделённой метапопуляции наблюдается увеличение изменчивости на фоне снижения гетерогенности в субпопуляциях.

В заключение наших исследований нами был проведён расчёт эффективной численности изучаемых колоний по формуле, учитывающей уровень инбридинга в популяции [Ли, 1978]:

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

где *Ne* – эффективная численность, *N* – количество особей в выборке, *F* – коэффициент инбридинга.

Стоит отметить, что данная формула подразумевает изменение коэффициента инбридинга от 0 до 1. Поэтому отрицательные значения коэффициента инбридинга *F*, полученные в некоторых популяциях, нами принимались равными нулю.

Для получения сопоставимых данных мы вычислили отношение эффективного размера выборки к её общему объёму (табл. 8). Согласно полученным значениям, в среднем соотношение *Ne/N* равно 0.917 ± 0.029 , что укладывается в общий диапазон доли *Ne*, предложенный Кроу, Мортон и Кимурой [Crow, Morton, 1955; Crow, Kimura, 1970], которые определили, что для большинства организмов доля *Ne* составляет в среднем 0.75. Кроме того, среднее значение доли *Ne*, полученное для кавказской улитки, достоверно (при $p=0.05$) превышает аналогичные значения, полученные для аборигенных фоновых видов наземных моллюсков, обитающих в районе исследования: *Bradybaena fruticum* – 0.800 ± 0.021 (данные по 40 популяциям) и *Chondrula tridens* – 0.661 ± 0.013 (данные по 25 популяциям) [Снегин, 2012, Snegin 2012], а также сопоставимы с процветающим адвентивным видом *Helix*

pomatia – 0.870 ± 0.043 (данные по 12 популяциям) [Snegin, Artemchuk, 2016], что косвенно указывает на высокий уровень жизнеспособности изучаемых популяций *S. ravergensis*.

Заключение

Таким образом, полученные результаты демонстрируют высокий уровень жизнеспособности адвентивных колоний *S. ravergensis*, о чём свидетельствует богатый генофонд и большие значения эффективной численности. Высокая доля индивидуальной изменчивости обеспечивает генетическую пластичность, что, как известно [Lee, 2002], может способствовать дальнейшему развитию инвазионного процесса.

Выражаем благодарность М.В. Арзуманян за предоставленный материал для анализа.

Литература

- Акрамовский Н.Н. Фауна Армянской ССР. Моллюски (Mollusca). Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1976. 268 с.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Ворошилова И.С. Генетические маркеры в исследованиях инвазий дрейссенид (Dreissenidae, Bivalvia) // Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 3–14
- Кияшко П.В. Особенности высокогорной малакофауны Западного Кавказа // В сб.: Моллюски: Морфология, таксономия, биогеография и экология: Мат. VII совещания по изучению моллюсков / Под ред. Э.Н. Егорова, П.В. Кияшко, Б.И. Сиренко. СПб.: ЗИН РАН, 2007. С. 124–127.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 560 с.
- Снегин Э.А. 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, 2012. 42 с.

- Снегин Э.А., Адамова В.В. Анализ демографических и морфологических показателей популяций адвентивного моллюска *Stenomphalia ravergiensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 3 (35). С. 149–160.
- Снегин Э.А., Присный А.В. Новые сведения о наземных моллюсках Среднерусской возвышенности // Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки. 2008. Т. 6. № 3(43). С. 101–105.
- Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР: Моллюски. Нов. сер. Наука, 1978. Т. 3, вып. 6. Л.: 384 с.
- Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V., Shklyaruk A.N., Baidashnikov A.A., Vasyliuk A.V. Contribution to the knowledge of terrestrial mollusks in southeastern Ukraine // *Malacologica Bohemoslovaca*. 2013. 12. P. 62–69.
- Barrett S.C.H., Richardson B.J. Genetic attributes of invading species // *Ecology of Biological Invasions, An Australian Perspective* / Eds R. Groves, J.J. Burdon. Canberra: Australian Academy of Sciences, 1986. P. 21–33.
- Bousset L., Henry P.-Y., Sourroulle P., Jarne P. Population biology of the invasive freshwater snail *Physa acuta* approached through genetic markers, ecological characterization and demography // *Molecular Ecology*. 2004. 13. P. 2023–2036.
- Brown J. E., Stepien C. A. Population genetic history of the dreissenid mussel invasions: expansion patterns across North America // *Biol Invasions*. 2010. 12. P. 3687–3710.
- Burnham K.P., Overton W.S. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals // *Biometrika*. 1978. Vol. 65. P. 625–633.
- Chao A. Species richness estimation // *Encyclopedia of Statistical Science* / Eds. N. Balakrishnan, C.B. Read, B. Vidakovic. N.Y.: Wiley, 2005. P. 7907–7916.
- Chao A., Shen T.-J. SPADE (Электронный документ) // Anne Chao's Website. 2009 // (<http://chao.stat.nthu.edu.tw>). Проверено 16.11.2015.
- Clarke B., Murray J., Johnson M.S. The extinction of endemic species by a program of biological control // *Pacific Science*. 1984. 38. P. 97–104.
- Coote T., Loeve E. From 61 species to five: endemic tree snails of the Society Islands fall prey to an ill-judged biological control programme // *Oryx*. 2003. 37. P. 91–96.
- Crow J.F., Kimura M. An introduction to population genetics theory. N.Y.: Harpers and Row, 1970. 591 p.
- Crow J.F., Morton N. E. Measurement of gene frequency drift in small population // *Evolution*. 1955. Vol. 9. P. 202–214.
- Duda T. F. Jr. Genetic population structure of the recently introduced Asian clam, *Potamocorbula amurensis*, in San Francisco Bay // *Marine Biology*. 1994. 119. P. 235–241.
- Ghalambor C.K., McKay J.K., Carrol S.P., Reznick D.N. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments // *Functional Ecology*. 2007. 21. P. 394–407.
- Gilg M.R., Johnson E.G., Gobin J. et al. Population genetics of introduced and native populations of the green mussel, *Perna viridis*: determining patterns of introduction. (Электронный журнал) // *Biol Invasions*. 2012. (DOI 10.1007/s10530-012-0301-2). Проверено 02.08.2012.
- Johnson M.S. Founder effects and geographic variation in the land snail *Theba pisana* // *Heredity*. 1988. 61. P. 133–142.
- Josy Alexandre F., Diniz-Filho, Thannya N., Soares, Jacqueline S., Lima et al. Mantel test in population genetics // *Genetics and Molecular Biology*. 2013. 36(4). P. 475–485.
- Kramarenko S.S., Snegin E.A. Genetic structure of the continuous and ephemeral populations of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda; Pulmonata; Enidae) // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2015. Vol. 5. No. 5. P. 469–478
- Lee C.E. Evolutionary genetics of invasive species // *TRENDS in Ecology & Evolution*. 2002. Vol. 17. No. 8. P. 386–391.
- Lee C.E., Gelembiuk G.W. Evolutionary origins of invasive populations // *Evolutionary Applications*. 2008. Vol. 1. Iss. 3. P. 427–448.
- Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // *Cancer Research*. 1967. 27. P. 209–220.
- Marsden J.E., Spidle A.P. Review of genetic studies of *Dreissena spp.* // *American Zoologist*. 1996. 36. P. 259–270.
- Mayr E. Change of genetic environment and evolution // *Evolution as a process* / Eds. J. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford. London: Allen & Unwin, 1954. P. 157–180.
- Murray J., Murray E., Johnson M.S., Clarke B. The extinction of *Partula* on Moorea // *Pacific Science*. 1988. 42. P. 150–153.
- Nei M. Molecular population genetics and evolution. North-Holland Research Monographs. *Frontiers of Biology*, 1975. 288 p.
- Nei M., Li W.H. Mathematical model for studying genetic variation in terms restriction endonucleases // *PNAS*. 1979. Vol. 76. P. 5269–5273.
- Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M. et al. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders // *Biological Invasions*. 1999. Vol. 1. Iss. 1. P. 3–19.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // *Bioinformatics*. 2012. 28. P. 2537–2539.
- Snegin E.A. The genetic structure of model species populations of terrestrial mollusks in conditions of urbanized landscape using the example of *Chondrula tridens* Müll (Gastropoda, Pulmonata) // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2012. Vol. 2, No 2. P. 160–170.

- Snegin E.A., Artemchuk O.Yu. Morphogenetic analysis of *Helix pomatia* L. (Pulmonata, Helicidae) populations from south-eastern and eastern parts of the modern area // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2016. Vol. 6. No 2. P. 152–162.
- Van de Peer Y., De Wachter Y. TREECON for Windows: a software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft Windows environment // Computer Applications in the Biosciences. 1994. Vol. 10. No 5. P. 69–70.
- Wright S. Breeding structure of populations in relation to speciation // The American Naturalist. 1940. Vol. 74. Iss. 752. P. 232–248.
- Wright S. Isolation by distance // Genetics. 1943. Vol. 28. P. 114–138.
- Wright S. Random drift and shifting balance theory of evolution // In: Mathematical topics in population genetics / Ed. K.-i. Kojima. Berlin: Springer Verlag, 1970. P. 1–31.
- Yeh P.J., Trevor D.P. Adaptive Phenotypic Plasticity and the Successful Colonization of a Novel Environment // The American Naturalist. 2004. Vol. 164. P. 531–542.

ANALYSIS OF GENETIC STRUCTURE IN POPULATION OF ALIEN MOLLUSK *STENOMPHALIA RAVERGIENSIS* (MOLLUSCA, GASTROPODA, PULMONATA) IN BELGOROD

© 2016 Snegin E.A.*, Adamova V.V.

Belgorod State National Research University, Belgorod, 308015;
e-mail: * snegin@bsu.edu.ru

The genetic structure of populations of alien mollusk *Stenomphalia ravergiensis*, living in urbanized landscape in Belgorod, is studied on the basis of data obtained by allozyme gel electrophoresis. A high level of genetic variability and low levels of inbreeding coefficient and poor genetic subdivision of the studied group of snails are revealed in the most of the colonies. It is suggested that the distribution of the invasive colonies corresponds to the island model. Calculation of the effective population size and its comparing with the ones of native and invasive snail species showed a high level of viability of the studied populations in the study area.

Key words: alien species, terrestrial mollusk, genetic structure, allozymes.