
Особенности аллозимной изменчивости наземных моллюсков рода *Brephulopsis* (Enidae) в области интрогрессивной гибридизации

С. С. КРАМАРЕНКО

Николаевский государственный аграрный университет, ул. Парижской коммуны, 9,
Николаев 54010, УКРАИНА; e-mail: KSSNAIL@rambler.ru

Peculiarities of allozyme variation of the land snail genus *Brephulopsis* (Enidae) in an introgression hybridisation area

S.S. KRAMARENKO

Mykolayiv state agrarian university, Parizhskoy kommuny str., 9, Mykolayiv 54010, UKRAINE; e-mail: KSSNAIL@rambler.ru

ABSTRACT. Population genetic structure of the land snails of the genus *Brephulopsis* (*B. cylindrica* and *B. bidens*) and their hybrids has been studied using of three polymorphic loci of esterases of foot tissues. Genetic patterns of allozyme variability of hybrid forms were similar to those for *B. bidens*. A similar result is obtained when using multilocus genotypes allozymes. On the other hand, the hybrid forms are characterized by an intermediate (“chimerical”) shell morphology between the two parental species. The values of effective population size were estimated by the Slatkin method of “private” alleles and the Kohn’s rarefaction curve method. These values were in the range from 20 to 60 individuals.

стало формирование области интрогрессивной гибридизации.

Особенности варьирования конхологических признаков наземных моллюсков рода *Brephulopsis* в этой области гибридизации ранее были описаны в работе Крамаренко и Попова [1994]. В частности, было отмечено, что в области гибридизации проявляются четко выраженные клины в отношении морфометрических признаков раковины (по размерам раковины *B. cylindrica* превышает *B. bidens* как в пределах ареала, так и в зоне предгорий, где расположен г. Симферополь). Более того, в области гибридизации сформировалась четкая клина в отношении частоты встречаемости видоспецифического для *B. bidens* признака (наличие палатальной складки в глубине устья).

В настоящей работе мы приводим результаты исследования аллозимной изменчивости наземных моллюсков двух видов рода *Brephulopsis* и их гибридов из данной области гибридизации.

Материал и методы

В конце 80-х гг. прошлого столетия нами была обнаружена область межвидовой гибридизации наземных моллюсков рода *Brephulopsis* Lindholm, 1925, расположенная в г. Симферополь на газоне стадиона Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Характерной особенностью данной области гибридизации явилось то, что она возникла в результате непреднамеренного (по-видимому, разового) заноса особей *B. cylindrica* (Menke, 1828) на территорию, занятую нативной популяцией *B. bidens* (Krynicky, 1833) в 1974-1975 гг., когда при строительстве стадиона ТНУ производились большие земляные работы. После завершения работ моллюски *B. cylindrica* расселялись по периферии стадиона до тех пор, пока не встретили аборигенный для этой местности *B. bidens*. Результатом встречи двух родственных видов

В качестве материала для исследования были использованы живые половозрелые моллюски рода *Brephulopsis*, собранные в июне 1990 г. из трех различных мест обитания. *B. bidens* ($n = 50$) были отобраны из популяции, обитающей на территории парка «Салгирка» (ближайшая популяция к области гибридизации). *B. cylindrica* ($n = 50$) были собраны из популяции, обитающей на склоне р. Салгир в городской черте г. Симферополь. Наконец, гибридные особи *Brephulopsis* spp. ($n = 80$) были собраны в области гибридизации. Из них 40 моллюсков характеризовались наличием палатальной складки в глубине устья, а другие 40 — такой складки не имели.

Все особи были доставлены в лабораторию и пронумерованы. Для каждой особи были измерены высота и максимальная ширина раковины с точностью до 0,05 мм по стандартной методике [Шилейко, 1984]. Полученные данные в даль-

нейшем анализировались общепринятыми биометрическими методами [Лакин, 1980].

Пробы мышечной ткани ноги (цефалоподиума) каждой особи были использованы для анализа аллозимной изменчивости методом диск-электрофореза в крахмальном геле [Гааль и др., 1982]. Наилучшее разделение различных аллозимных вариантов имело место для неспецифических эстераз (Est) мышечной ткани ноги моллюсков. Для данного фермента было выявлено четыре зоны активности, из которых одна была мономорфной для всех исследуемых особей. Из трех оставшихся зона активности А была представлена четырьмя фенотипами. Зона В соответствовала модели ко-доминантного локуса с тремя аллелями и, соответственно, шестью различными генотипами. Наконец, для зоны С отмечалось наличие двух фенотипов — один характеризовался наличием активности фермента (1), а второй — ее отсутствием (0). Таким образом, данный локус рассматривался нами как диаллельный с полным доминированием.

Оценка частот различных фенотипов и аллелей производилась по общепринятым методикам [Ли, 1978].

Кроме анализа по отдельным зонам активности (локусам), нами также проведен анализ всего мультилокусного генотипа особей *Brephulopsis* spp. В этом случае в качестве оценки генетического разнообразия для каждой выборки были оценены частоты встречаемости мультилокусных генотипов. Среди них были отмечены т.н. «приватные» (p_1), согласно терминологии М. Слаткина [Slatkin, 1985], т.е. такие, которые встречались только у особей из какой-то одной выборки. Эти данные позволили рассчитать оценку потока генов (gene flow — $Ne \cdot m$) между особями разных видов и их гибридами на основании аллозимных данных, используя формулу Слаткина [Slatkin, 1985]:

$$\lg(Ne \cdot m) = a + b \cdot \lg(\bar{p}_1). \quad (1)$$

Значения коэффициентов «а» и «b» для этого уравнения равны, -0,612 и -1,21, соответственно [Barton, Slatkin, 1986].

С другой стороны, оценка потока генов была получена при проведении анализа молекулярной изменчивости (AMOVA) по алгоритму Экскоффьера и соавторов [Excoffier *et al.*, 1992] с использованием программы GenAIEх v. 6.0 [Peakall, Smouse, 2006]:

$$Ne \cdot m = \frac{1}{4} \cdot \left[\frac{1}{\Phi_{st}} - 1 \right], \quad (2)$$

где Φ_{st} — мера генетической дифференциации между выборками. Для каждого из трех локусов эта величина была рассчитана отдельно.

Также рассчитаны оценки размера локальной популяции (Nn) на основе анализа распределе-

ния частот мультилокусных генотипов по методикам, предложенным Кон [Kohn *et al.*, 1999] и Чао [Chao, Shen, 2006] с использованием программ PAST v. 1.82b и SPADE v. 3.1, соответственно. Аналогичный подход был уже использован ранее нами для анализа генетической структуры моллюска *Cepaea vindobonensis* (C. Pfeiffer, 1828) по RAPD-маркеру [Крамаренко, 2009].

На основе полученных результатов была рассчитана оценка эффективной численности популяции по формуле [Cowie, 1984]:

$$Ne = \frac{4 \cdot Nn}{2 + Vf}, \quad (3)$$

где Vf — варианса размера семьи:

$$Vf = \frac{2 + 4 \cdot \left(\frac{V}{M} + (M - 2) \cdot U - 1 \right)}{(M \cdot (1 - U) + 2 \cdot U)}, \quad (4)$$

где M и V — среднее и варианса числа продуцированных потомков (яиц), соответственно; U — смертность ювенильных особей.

Результаты

В таблице 1 приведены показатели конхиометрической изменчивости моллюсков *Brephulopsis* spp. различных групп. Как и ожидалось, особи из области гибридизации занимают промежуточное положение в отношении основных конхиометрических признаков между *B. cylindrica* и *B. bidens*. При этом уровень изменчивости для высоты и ширины раковины оказывается почти в два раза выше у гибридных особей, как было отмечено и ранее [Крамаренко, Попов, 1994].

Принципиально иная картина отмечается в отношении аллозимной изменчивости анализируемых групп моллюсков. В таблице 2 приведены частоты различных фенотипов и аллелей трех локусов эстеразы для моллюсков *Brephulopsis* spp. из различных групп.

Моллюски из области гибридизации независимо от их размеров и наличия/отсутствия палатальной складки в устье раковины были очень близки к виду *B. bidens*. В качественном отношении для гибридов и моллюсков *B. bidens* отмечается практически полное отсутствие фенотипа «4» для локуса Est-A, с одной стороны, и, наоборот, присутствие только у них аллеля «1» для локуса Est-B, с другой, причем с довольно высокой частотой.

В количественном отношении частоты различных фенотипов или аллелей были близки к таковым для *B. bidens* (например, по локусам Est-A и Est-C), занимали промежуточное положение между частотами для *B. cylindrica* и *B. bidens* (например, по локусу Est-B).

Таблица 1. Оценки среднего арифметического ($\bar{X} \pm SE_{\bar{X}}$) и коэффициента вариации (CV) высоты и ширины раковины моллюсков *Brephulopsis* spp., ммTable 1. Mean ($\bar{X} \pm SE_{\bar{X}}$) and CV estimates for shell height and shell width of the land snail *Brephulopsis* spp., mm

Вид	n	Высота раковины		Ширина раковины	
		$\bar{X} \pm SE_{\bar{X}}$	$CV, \%$	$\bar{X} \pm SE_{\bar{X}}$	$CV, \%$
<i>B. cylindrica</i>	50	19,46±0,12	4,21	6,96±0,04	3,87
Гибриды (без палатальной складки)	40	16,26±0,21	8,25	5,65±0,07	7,49
Гибриды (с палатальной складкой)	40	15,69±0,15	6,23	5,42±0,05	5,82
<i>B. bidens</i>	50	13,77±0,13	4,83	4,66±0,03	4,11

Таблица 2. Частоты фенотипов и аллелей для различных локусов эстераз мышечной ткани ноги моллюсков *Brephulopsis* spp.Table 2. Phenotype and allele frequencies of the foot tissue esterase loci for land snail *Brephulopsis* spp.

Вид	Est-A				Est-B			Est-C	
	1	2	3	4	1	2	3	0	1
<i>B. cylindrica</i>	0,080	0,280	0,340	0,300	–	0,490	0,510	0,566	0,434
Гибриды (без палатальной складки)	0,325	0,550	0,125	–	0,138	0,525	0,338	0,975	0,025
Гибриды (с палатальной складкой)	0,500	0,412	0,088	–	0,150	0,550	0,300	0,987	0,013
<i>B. bidens</i>	0,380	0,400	0,140	0,080	0,130	0,620	0,250	0,959	0,041

В целом, в отношении частот различных локусов эстеразы отмечаются достоверные отличия между *B. cylindrica*, с одной стороны, и *B. bidens* и гибридами, с другой; между двумя последними группами достоверного отличия не выявлено (использован алгоритм анализа молекулярной изменчивости — AMOVA).

Всего нами было обнаружено наличие 31 мультилокусных генотипов среди исследованных моллюсков рода *Brephulopsis* и их гибридов. В таблице 3 приведены показатели, характеризующие генетическое разнообразие исследованных особей с использованием мультилокусных генотипов.

Как видно, в целом гибридные особи принципиально не отличались от «родительских» видов в отношении уровня генетического разнообразия. Имелись только качественные отличия, которые заключаются в том, что среди гибридных особей низка доля с редкими генотипами, т.е. вариантами, отмеченными только один раз. У *B. cylindrica* из 15 отмеченных вариантов мультилокусных генотипов почти половина (7) встречалась лишь по одному разу, у *B. bidens* аналогичная ситуация — из 18 отмеченных вариантов десять были отмечены лишь по одному разу, тогда как у особей из области гибридизации доля таких редких форм почти вдвое ниже — из 18 отмеченных вариантов по одному разу встречались лишь пять из них.

Что касается «приватных» мультилокусных генотипов, то здесь так же, как и с некоторыми

локусами, гибриды имели промежуточное положение между двумя родительскими видами (табл. 3).

Подобие между генетической структурой *B. bidens* и гибридными особями проявляется не только в отношении частот для отдельных локусов, но также и при рассмотрении мультилокусных генотипов в целом. Так, *B. bidens* обладали семью одинаковыми вариантами мультилокусных генотипов, которых не было у иного вида, с гибридами, тогда как для *B. cylindrica* подобная ситуация имела место лишь один раз.

Не менее интересным оказывается механизм формирования мультилокусных генотипов в различных выборках *Brephulopsis* spp., поскольку *a priori* предполагалось, что различные локусы проявляются независимо. Эта нуль-гипотеза была полностью подтверждена для особей *B. cylindrica* (критерий Хи-квадрат, рассчитанный на основе максимального правдоподобия: $\chi^2_{LM} = 19,46$; $df = 14$; $p < 0,20$). Аналогичная ситуация отмечалась и для особей из области гибридизации ($\chi^2_{LM} = 22,99$; $df = 17$; $p = 0,15$). А вот для моллюсков *B. bidens* был отмечен достоверный избыток или, наоборот, дефицит отдельных мультилокусных генотипов ($\chi^2_{LM} = 50,31$; $df = 17$; $p < 0,0001$).

Используя методику «разрежения» (rarefaction), на основе полученного распределения частот мультилокусных генотипов для отдельных выборок и популяции в целом, можно оценить размер данной группы особей с использованием

Таблица 3. Показатели, характеризующие генетическое разнообразие моллюсков *Brephulopsis* spp. на основе мультилокусных генотипов эстераз ногиTable 3. Genetic diversity indices of the land snail genus *Brephulopsis* spp. based on foot tissue esterase's multilocus genotypes

Вид	Количество реализованных генотипов	Частота «приватных» генотипов (p_1)	Доля генотипов, отмеченных только один раз	Оценки размера локальной популяции (Nn)	
				Метод Кон и соавторами	Метод Чао
<i>B. cylindrica</i>	15	0,340	0,467	21,6	22,0±7,1
Гибриды	18	0,108	0,278	24,2	20,0±2,6
<i>B. bidens</i>	18	0,060	0,555	30,8	33,0±12,9
В целом	31	0,169	0,355	38,1	49,3±15,1

Таблица 4. Оценки потока генов между выборками моллюсков *Brephulopsis* spp. на основе мультилокусных генотипов эстераз ногиTable 4. Gene flow estimates of the land snail genus *Brephulopsis* spp. samples based on foot tissue esterase's multilocus genotypes

Локус	Метод Экскоффьера и соавт.			Метод Слаткина (мультилокусный) $Ne \cdot m$
	Φ_{st}	p	$Ne \cdot m$	
Est-A	0,097	0,001	4,66	4,67
Est-B	0,066	0,001	3,54	
Est-C	0,549	0,001	0,41	

методики, предложенной в работе Кона и соавторов [Kohn *et al.*, 1999]. Полученная для эмпирического набора частот кривая разрежения (rarefaction curve) описывает зависимость кумуляты выявленных генотипических вариантов (вариантов мультилокусных генотипов) в зависимости от числа исследованных особей. Таким образом, асимптота этой кривой может быть определена аналитическими методами и обеспечивает оценку локальной численности популяций [Kohn *et al.*, 1999].

Оценки размеров локальных популяций для различных групп моллюсков, полученные двумя различными способами (параметрический подход Кона и соавторов и непараметрический способ Чао), дают примерно сходные величины. Величина локальной популяции для моллюсков рода *Brephulopsis* варьирует незначительно: $Nn = 20-33$ особи. Таким образом, лишь около половины особей в популяциях этих моллюсков оказываются уникальными в отношении мультилокусных генотипов и, следовательно, можно ожидать, что эффективная численность популяций будет значительно ниже фактической численности.

В таблице 4 приведены оценки потока генов между тремя выборками моллюсков рода *Brephulopsis*, полученные на основе анализа трех различных локусов.

В целом, оценки потока генов, полученные с использованием различных локусов, а также на

основе мультилокусного подхода, оказываются достаточно близким. Исключение составляет только локус Est-C, для которого отмечается очень высокий уровень межпопуляционной генетической дифференциации и, соответственно, очень низкий уровень потока генов.

Однако, такая ситуация возникает благодаря тому, что в отношении частот аллелей по данному локусу особи *B. bidens* и гибриды, с одной стороны, и особи *B. cylindrica*, с другой, очень сильно отличаются между собой (табл. 2).

Если комбинировать оценки потока генов, полученные различными способами ($Ne \cdot m = 3,54-4,67$), с величиной интенсивности потока генов, полученной нами ранее [Крамаренко, 2002] для видоспецифического признака «наличие палатальной складки» ($m = 0,085$), то мы получим следующие оценки эффективной численности популяции для моллюсков рода *Brephulopsis*: $Ne = 41,6-54,9$ особей.

С другой стороны, приняв, что средний размер кладки для моллюсков рода *Brephulopsis* составляет $M = 18,2$ с дисперсией $V = 70,47$ [Вичалковська, Крамаренко, 2006], а средняя величина смертности ювенильных особей рода *Brephulopsis* — $U = 0,6$ [Крамаренко, 1993; 1997], то оценка эффективной численности популяции моллюсков рода *Brephulopsis* составляет: $Ne = 24,0$ (с размахом: 17,3-51,8 особей).

Таким образом, полученные двумя различными способами оценки эффективной численности

популяции (генетический и демографический методы) оказываются достаточно близкими.

Обсуждение

Эволюционный потенциал вида зависит, прежде всего, от уровня и паттернов генетической изменчивости в его популяциях. Генетическая изменчивость определяется характером динамики популяции, эффективной численностью популяции, системой скрещивания и историей ее взаимодействия с другими популяциями. Взаимодействие между генетически отличающимися популяциями имеет важное значение в формировании генетической изменчивости в популяциях организмов с ограниченным вследствие географических причин потоком генов. Недавние исследования показали, что ослабление репродуктивной изоляции или неполная изоляция между симпатрическими видами животных оказываются более обычным явлением, чем считалось еще 20-30 лет назад, и такая гибридизация имеет большое влияние на генетическую изменчивость [Chiba, 1993, 1998; Falniowski *et al.*, 1993].

Благодаря ограниченной мобильности, наземные моллюски часто существуют в виде генетически (полу)изолированных популяций, которые населяют небольшие участки и часто формируют зоны гибридизации в местах контакта. Поэтому они могут рассматриваться как идеальные модельные системы при исследовании генетической структуры популяций [Gould, Woodruff, 1986, 1990; Woodruff, 1989]. В настоящей работе нами приведены результаты исследования аллозимной изменчивости в области межвидовой интрогрессивной гибридизации между наземными моллюсками *B. cylindrica* и *B. bidens*.

Как и ожидалось, в отношении размеров раковины гибридные особи занимают промежуточное положение между «родительскими» формами (табл. 1).

При этом в отношении ширины раковины размеры гибридов с точностью до статистической ошибки имеют размер, близкий к полусумме средних размеров «родительских» видов. Что касается высоты раковины, то гибридные особи имеют меньшие размеры, чем можно ожидать только на основании средних размеров «родительских» видов, т.е. оказываются в среднем ближе к виду *B. bidens*.

Как указано выше, выборка гибридных особей состояла наполовину из особей, имеющих палатальную складку в устье (видоспецифический признак *B. bidens*), тогда как вторая половина была лишена ее. На рисунке 1 приведено распределение особей из обеих групп в отношении высоты и ширины раковины. Ожидалось, что

гистограммы распределения в отношении этих признаков у гибридов из двух групп будут смещены относительно друг друга, однако, никакой существенной дискриминации между особями с палатальной складкой и особями, лишенными ее, не отмечается.

Таким образом, среди гибридов встречаются особи, имеющие типичные фенотипы — с крупной раковиной, но без палатальной складки (типичные *B. cylindrica*), а также с небольшой раковиной и с палатальной складкой (типичные *B. bidens*).

Однако кроме них, встречаются также особи, имеющие крупные размеры раковины, но с палатальной складкой и имеющие более мелкие размеры раковины, но без палатальной складки, т.е. особи, комбинирующие признаки обоих «родительских» видов. Формирование транзитивных («химерных») морфотипов, обладающих как свойствами «родительских» видов, так и новыми признаками, ранее уже отмечалось в области гибридизации наземных моллюсков рода *Mandarina* [Chiba, 2005].

В отношении признаков, характеризующих нейтральную генетическую изменчивость (в том числе и аллозимов), особи из областей гибридизации могут характеризоваться двумя различными генетическими паттернами.

Первый из них имеет место в тех случаях, когда частоты нейтральных маркеров (аллелей, фенотипов, гаплотипов) у гибридных особей имеют промежуточные величины в отношении соответствующих частот у «родительских» форм. Например, подобная ситуация отмечалась по некоторым аллозимным локусам у гибридных особей двустворчатых моллюсков рода *Mercenaria* [Dillon, Manzi, 1989] и нильских тилляпий рода *Oreochromis* [Bakhoum *et al.*, 2009]. Аналогичная ситуация отмечается и для гибридных особей *Brephulopsis* spp. в отношении локуса *Est-B* (табл. 2).

С другой стороны, отмечаются случаи асимметричной интрогрессии, когда гибридные особи оказываются близки к одной из родительских форм, как, например, наблюдалось у моллюсков рода *Mandarina* [Chiba, 1998] или жаб рода *Bufo* [Green, Parent, 2003]. Причем гибриды оказываются генетическими «химерами», т.е. в отношении одних генетических маркеров подобны одному «родительскому» виду, а в отношении других — другому. Например, гибридные формы двух видов гольцов (род *Salvelinus*) в отношении аллозимов характеризовались фиксацией тех же аллелей, что и американский голец, а в отношении фрагментов мтДНК, напротив, имели те же фрагменты, что и арктический голец [Bernatchez *et al.*, 1995]. Аналогичная картина асимметричной интрогрессии была отмечена также для моллюсков рода *Mandarina* [Chiba,

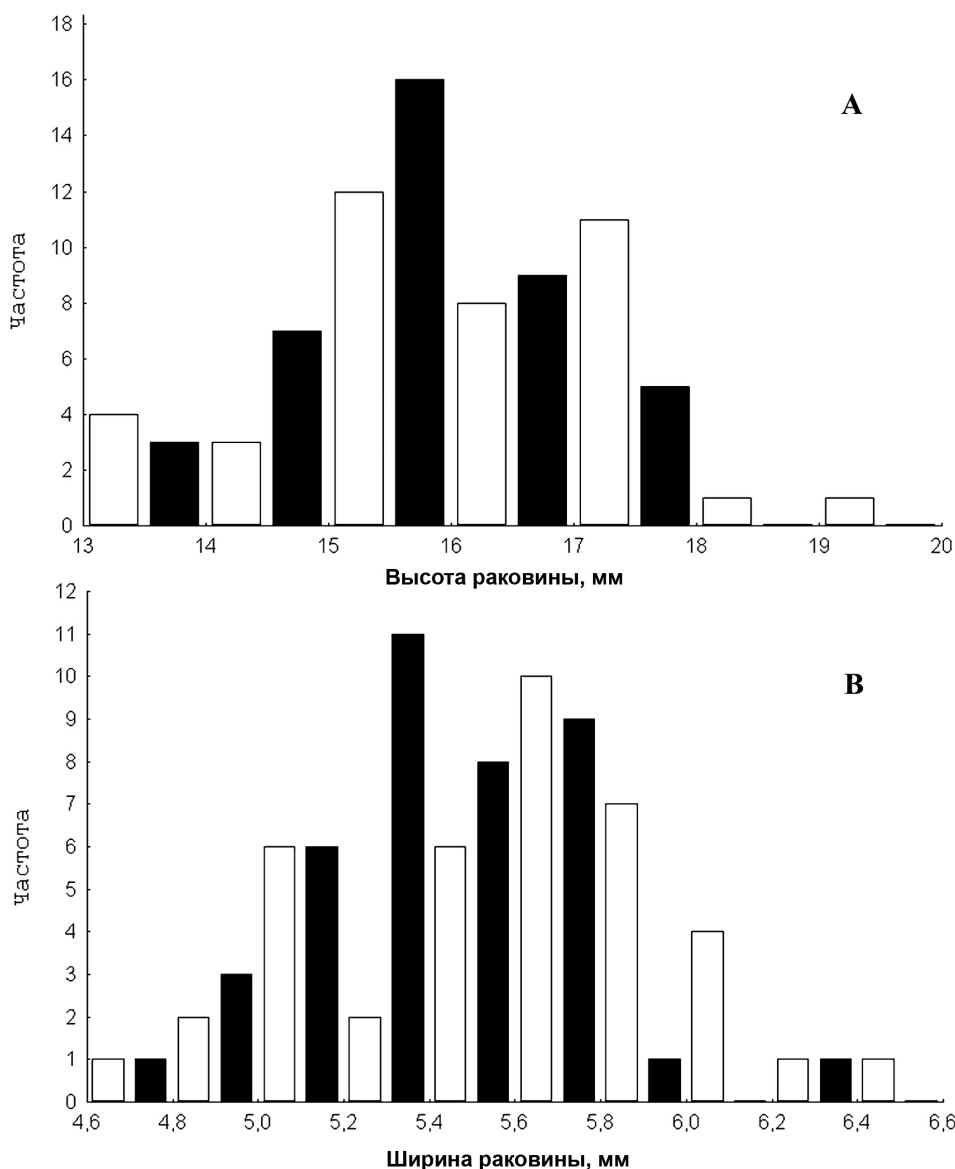


РИС. 1. Гистограммы распределения особей *Brepulopsis* spp. имеющих (черный сектор) и не имеющих (белый сектор) палатальную складку в устье в отношении высоты раковины (А) и ширины раковины (В).

FIG. 1. Shell height (A) and shell width (B) histograms distribution of the land snail *Brepulopsis* spp. with plica palatalis in aperture (open bar) and without plica palatalis in aperture (black bar)

1998]. Практически близкая ситуация и для моллюсков *Brepulopsis* spp.: гибриды характеризуются полным отсутствием у них фенотипа «4» для локуса *Est-A* и присутствием аллеля «1» для локуса *Est-B*.

Особое место занимает вопрос о возможных механизмах формирования подобных областей межвидовой интрогрессивной гибридизации. Одним из возможных объяснений может служить гипотеза Чибя [Chiba, 1998] о «частотно-зависимом» характере формирования таких областей. Если один из видов встречается достаточно редко (с низкой плотностью) в данном месте обитания и не может встретить конспеци-

фичных особей, то ему выгодно копулировать с особями другого симпатрического вида. Аналогичная ситуация могла иметь место при заносе небольшого числа особей *B. cylindrica* в описываемую область гибридизации при проведении строительных работ.

С другой стороны, Факон и соавторы [Facon *et al.*, 2005] отмечали, что большая часть преимуществ гибридизации для пресноводного брюхоногого моллюска рода *Melanoides* возникает благодаря явлению гетерозиса. Характерно, что в отношении локуса *Est-B* у *B. cylindrica* отмечался избыток гетерозигот ($Fis = -0,481$), а у *B. bidens*, напротив, дефицит гетерозигот ($Fis = 0,441$).

Тогда как особи из области гибридизации в отношении данного локуса находились в состоянии генетического равновесия.

Как известно из теоретических расчетов и оценок, величина эффективной численности популяции в 50-200 особей, в целом свидетельствует об угрожающем статусе популяции (вида), а при снижении этой величины ниже 50 особей — о ее скором исчезновении. Более того, Франклин и Франкхам [Franklin, Frankham, 1998] считают, что эффективная численность популяции должна быть не меньше, чем 500 особей для того, чтобы генотипическая изменчивость (особенно, ее аддитивная компонента) не снижалась долгое время.

Таким образом, полученными нами оценки эффективной численности популяции моллюсков рода *Brephulopsis* (порядка 20-60 особей) свидетельствует о том, что популяции этих моллюсков обитают в виде небольших, пространственно и генетически (полу)изолированных колоний с высоким риском локального вымирания и низким потоком мигрантов, что соответствует метапопуляционной модели [Levins, 1969]. Метапопуляция — это набор дискретных популяций одного вида, расположенных в одной и той

же общей географической зоне, способных обмениваться своими особями благодаря активной миграции или пассивному распространению, в том числе и благодаря деятельности человека. В наиболее крайней степени эти особенности проявляется при обитании организмов с ограниченными миграционными способностями (например, наземных моллюсков) в урбанизированной среде обитания (в условиях города).

Как и следовало ожидать, исходя из метапопуляционной модели, суммарная численность генетически уникальных особей из трех групп моллюсков рода *Brephulopsis*, использованных в анализе, оказывается практически в два раза выше, чем для всей выборки в целом.

Благодарности

Автор выражает благодарность к.б.н. Симчуку А.П. (ТНУ им. В.И. Вернадского, г. Симферополь) за помощь в проведении лабораторных исследований моллюсков. Также благодарю д.б.н. Довгала И.В. (Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, г. Киев) за ряд ценных замечаний, которые способствовали улучшению рукописи.

Литература

- Вичалковська Н.В., Крамаренко С.С. 2006. Репродуктивна стратегія наземного молюска моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata; Buliminidae) Північно-Західного Причорномор'я. *Вісник Львівського університету, Серія біологічна*, 42: 89-96.
- Гааль Э., Медьеша Г., Верецкеи Л. 1982. *Электрофорез в разделении биологических макромолекул*. Москва, Мир, 642 с.
- Крамаренко С.С. 1993. Сезонная изменчивость размерно-возрастной структуры популяции *Brephulopsis bidens* из окрестностей г. Симферополя. В кн.: *Актуальные вопросы экологии Азово-Черноморского региона и Средиземноморья*. Симферополь, СГУ: 195-199.
- Крамаренко С.С. 1997. Некоторые аспекты экологии наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda; Buliminidae). *Вестник зоологии*, 31(4): 51-54.
- Крамаренко С.С. 2002. О межвидовой гибридизации между наземными моллюсками рода *Brephulopsis* Lindholm, 1925 (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae). *Вісник Житомирського педагогічного університету*, 10: 47-49.
- Крамаренко С.С. 2009. Анализ генетической структуры популяции наземного моллюска *Cerpaea vindobonensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) с использованием RAPD-маркера. *Вестник зоологии*, 43(5): 433-439.
- Крамаренко С.С., Попов В.Н. 1994. Изменчивость морфологических признаков наземных моллюсков рода *Brephulopsis* Lindholm, 1925 (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) в зоне интродуктивной гибридизации. *Журнал общей биологии*, 54(6): 682-690.
- Лакин Г.Ф. 1980. *Биометрия*. Москва, Высшая школа, 293 с.
- Ли Ч. 1978. *Введение в популяционную генетику*. Москва, Мир, 557 с.
- Шилейко А.А. 1984. *Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila)*. Фауна СССР. Моллюски, 3, вып. 3 (№ 130). Ленинград, Наука, 399 с.
- Bakhoun S.A., Sayed-Ahmed M.A., Ragheb E.A. 2009. Genetic evidence for natural hybridization between Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*; Linnaeus, 1757) and blue tilapia (*Oreochromis aureus*; Steindachner, 1864) in lake Edku, Egypt. *Global Veterinaria*, 3(2): 91-97.
- Barton N.H., Slatkin M. 1986. A Quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population. *Heredity*, 56: 409-415.
- Bernatchez L., Glemet H., Wilson S.S., Danzmann R.G. 1995. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 179-185.
- Chao A., Shen T.-J. 2006. User's guide for program SPADE v. 3.1. Taiwan, 47 p.
- Chiba S. 1993. Modern and historical evidence for

- natural hybridization between sympatric species in *Mandarina* (Pulmonata: Camaenidae). *Evolution*, 47: 1539-1556.
- Chiba S. 1998. Genetic variation derived from natural gene flow between sympatric species in land snail (*Mandarina*). *Heredity*, 80: 617-623.
- Chiba S. 2005. Appearance of morphological novelty in a hybrid zone between two species of land snail. *Evolution*, 59(8): 1712-1720.
- Cowie R.H. 1984. Density, dispersal and neighbourhood size in the land snail *Theba pisana*. *Heredity*, 52: 391-401.
- Dillon R.T., Manzi J.J. 1989. Genetic and shell morphology in a hybrid zone between the hard clams *Mercenaria mercenaria* and *M. campechiensis*. *Marine Biology*, 100: 217-222.
- Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction sites. *Genetics*, 131: 479-491.
- Facon B., Jarne P., Pointier J.P., David P. 2005. Hybridization and invasiveness in the freshwater snail *Melanoides tuberculata*: hybrid vigour is more important than increase in genetic variance. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(3): 524-535.
- Falniowski A., Kozik A., Szarowska M. 1993. Two common European viviparid species hybridize. *American Malacological Bulletin*, 10: 161-164.
- Franklin I. R., Frankham R. 1998. How large must populations be to retain evolutionary potential? *Animal Conservation*, 1: 69-70.
- Gould S.J., Woodruff D.S. 1986. Evolution and systematics of *Cerion* (Mollusca: Pulmonata) on New Providence Island: a radical revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 182: 389-490.
- Gould S.J., Woodruff D.S. 1990. History as a cause of area effects: an illustration from *Cerion* on Great Islands, Bahamas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 40: 67-98.
- Green D.M., Parent C. 2003. Variable and asymmetric introgression in a hybrid zone in the toads, *Bufo americanus* and *Bufo fowleri*. *Copeia*, 1: 34-43.
- Kohn M.H., York E.C., Kamradt D.A., Haught G., Sauvajot R.M., Wayne R.K. 1999. Estimating population size by genotyping faeces. *Proceeding the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 266: 657-663.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15: 237-240.
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GenAIEx 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6: 288-295.
- Slatkin M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*, 39: 53-65.
- Woodruff D.S. 1989. Genetic anomalies associated with *Cerion* hybrid zones: the origin and maintenance of new electromorphic variants called hybridzymes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 36: 291-294.

РЕЗЮМЕ. Популяционно-генетическая структура наземных моллюсков рода *Brephulopsis* (*B. cylindrica* и *B. bidens*) и их гибридов была изучена с использованием трех полиморфных локусов эстеразы тканей ноги. Генетические паттерны аллозимной изменчивости гибридных форм были сходны с таковыми для моллюсков *B. bidens*. Аналогичная картина получена и при использовании мультилокусных генотипов аллозимов. С другой стороны, гибридные формы характеризовались промежуточной («химерной») морфологией раковины между двумя родительскими видами. Величины эффективной численности популяции были оценены методом «приватных» аллелей Слаткина и методом кривой разрежения Кона. Эти величины варьируют в пределах от 20 до 60 особей.

This paper is published on a CD-ROM to comply with the Article 8.6 of the International Code of Zoological Nomenclature. The copies of the CD-ROM were mailed on the date mentioned on the front page to: Department of biological literature of the Library on Natural Sciences of Russian Ac. Sci., Library of Zoological Institution of Russian Ac. Sci., Malacology library of Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), Malacology library of the Natural History Museum (London, UK), Library of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (publishers of Zoological Record).

Эта статья опубликована на CD-ROM, что соответствует требованиям статьи 8.6 Международного Кодекса Зоологической номенклатуры. Копии CD-ROM разосланы в день, указанный на первой странице в следующие библиотеки: Библиотеку биологической литературы РАН (Москва), которая является отделом Библиотеки по естественным наукам Российской академии наук (БЕН РАН); библиотеку Зоологического института РАН; малакологическую библиотеку Muséum National d'Histoire Naturelle (Париж, Франция); малакологическую библиотеку Natural History Museum (London, UK), библиотеку National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (издатели Zoological Record).