



УДК 575.22; 502.4

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *CHONDRULA TRIDENS* НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

GENETICAL AND MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF POPULATIONS OF TERRESTRIAL MOLLUSK *CHONDRULA TRIDENS* ON THE TERRITORY OF THE MIDDLE VOLGA REGION

Е.В. Комарова, Т.Г. Стойко, С.В. Титов
E.V. Komarova, T.G. Stojko, S.V. Titov

Пензенский государственный университет, 440062 Пенза, ул. Красная, 40
Penza State University, 40 Krasnaya St, Penza, 440026, Russia

E-mail: ekaterina-log@inbox.ru

Ключевые слова: наземный моллюск, популяции, лесостепное Поволжье, антропогенное влияние.
Key words: terrestrial mollusk, populations, forest-steppe Volga region, anthropogenic influence.

Аннотация. В работе приведены результаты исследований популяций наземного моллюска *Chondrula tridens* Müll. (хондрула трехзубая) из двух пунктов Жигулевских гор (Самарская обл.) и двух пунктов, расположенных на равнине (Пензенская обл.), которые отличаются, как климатическими условиями, так и уровнем антропогенного воздействия. В ходе исследований, проведенных на основе анализа изменчивости конхиологических признаков и ДНК-маркеров (метод ISSR), установлено, что самарские популяции *Ch. tridens* отличаются друг от друга, как по промерам раковин, так и по частотам аллелей, а пензенские группы, несмотря на значительные фенотипические отличия между собой, оказались генетически близки. Отмечено также, что изменчивость параметров раковины *Ch. tridens* выше у мелких улиток равнинных популяций, испытывающих значительное антропогенное влияние. Кроме того, в таких группах выявлена частичная редукция зубов устьевого аппарата, что связано с их обитанием в условиях повышенной влажности. У особой горных популяций устьевые зубы выражены лучше. Особенно хорошо развита устьевого аппарата у моллюсков наиболее полиморфной популяции *Ch. tridens*, обитающей на горе Верблюд. Данное явление, вероятно обусловлено более ксеротермическими и нестабильными условиями существования. Низкое генетическое разнообразие отмечено в популяции горы Попова, что, вероятно, является следствием значительного антропогенного воздействия, как в прошлом, так и в настоящем.

Resume. In the work the results of the study of the population of *Chondrula tridens* Müll from two points in the Zhiguli mountains (Samara region) and from two points located on the plain (Penza region) are given. These sites differed both in climate conditions and anthropogenic influence. In the course of studies based on the analysis of the variability of conchiological feature and DNA markers (method ISSR) it was determined that Samara populations *Ch. tridens* differ from each other, both on measurements of shells and allele frequencies. Penza group, despite significant phenotypic differences were genetically close. It was also noted that the variability of parameters of the shell *Ch. tridens* was higher in small snails plain populations, experiencing significant anthropologic influence. In addition, these groups showed a partial reduction of the teeth of wellhead equipment, associated with their dwelling in conditions of high humidity. Individuals of mountain populations have better expressed wellhead teeth. Especially well-developed wellhead teeth as well as high genetic variability are found in individuals of the most polymorphic populations *Ch. tridens*, inhabiting Mount Verblud. This phenomenon is likely due to more xerothermic and unstable conditions of existence. Low genetic diversity is noted in the population of Mount Popova. This is probably a consequence of the significant anthropogenic impacts, both in the past and in the present.

Введение

Внутривидовая структура ксеромезофильного вида *Chondrula tridens* (Müller, 1774), а также его реакция на экологические условия до сих пор продолжает вызывать интерес у исследователей. Морфометрические параметры раковины этой улитки детально исследованы на территории Украины [Крамаренко, Сверлова, 2003, 2006] и Среднерусской возвышенности [Николаев, 1974; Ермаков, Снегин, 2002; Снегин, Присный, 2008; Снегин, 2011]. В восточной части ареала конхиологические признаки этого вида были исследованы в Поволжье [Матеев, 1950; Сачкова, 2006; Стойко, Комарова, 2011] и на Урале [Снегин, Гребенников, 2011]. Популяционную структуру этого вида с помощью молекулярно-генетических маркеров стали изучать сравнительно недавно [Снегин, 2011а; Снегин, 2011б; Снегин 2013; Снегин, Гребенников, 2011].

Указанные методы, позволили исследовать, как особенности эволюционных процессов, так и ответные реакции вида на антропогенное воздействие.

Цель исследования – изучить морфогенетические особенности популяций *Ch. tridens* в четырех различных биотопах лесостепного Поволжья.

Материал и методы

Для морфометрических исследований были взяты выборки по 30 особей *Ch. tridens* из четырех популяций. В с. Ухтинка (далее У), расположенной в окрестностях г. Пензы улиток собирали на участке, изрезанном балками и оврагами, где представлены различные станции типчаково-разнотравной степи с обедненной травянистой растительностью на черноземных почвах. Вторая пензенская популяция, из которой была взята выборка, населяет южный склон надпойменной террасы р. Сердоба с маломощными супесчаными черноземами в г. Сердобске (далее С).

Еще две исследованные популяции моллюсков обитают на правом берегу Волги в Жигулях. Первая популяция обитает в верхней части каменистых склонов горы Верблюды (Национальный парк Самарская Лука), покрытых смешанным лесом (далее Вг), а вторая – в средней части склона горы Попова (Жигулёвский государственный заповедник) (далее Пг). В верхней части склонов горы Верблюды преобладают дерново-карбонатные типичные (карбо-литоземные темногумусовые типичные) почвы. При движении вниз по склону горы Попова карболитоземы сменяются буроземами темными (подтип остаточно-карбонатные). Эти почвы были сформированы под влиянием специфических климатических условий, включающих более мягкий и влажный климат, терморегулирующее влияние Волги и более длительное сохранение снегового покрова.

Морфометрический анализ

Под бинокляром МБС-9 измеряли четыре основных параметра: высоту раковины (ВР), её ширину (ШР), высоту и ширину устья (ВУ, ШУ), и определяли индексы: $ВР/ШР$; $И_1 = (ВУ+ШУ)/(a+b+c)$; $И_2 = (angular+suprapalatal+colum)/3$ (рис. 1). Степень развития устьевой арматуры характеризовали в баллах (0 – зуб не развит, 1 – зуб развит плохо, 2 – зуб развит нормально).

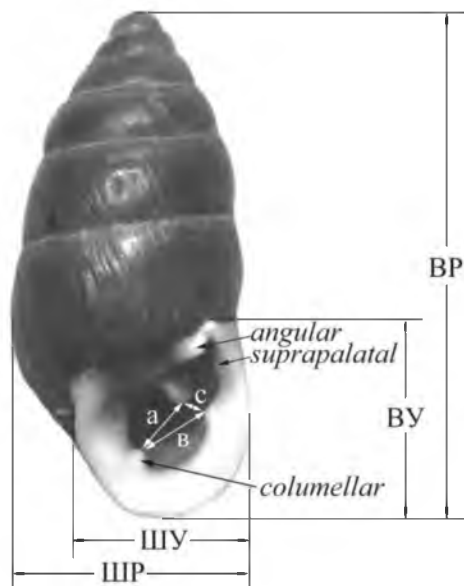


Рис. 1. Схема измерения раковины *Ch. tridens*: ВР – высота и ШР – ширина раковины, ВУ – высота и ШУ – ширина устья. Зубы: ангулярный – angular, супрапалатальный – suprapalatal. Буквами обозначено расстояние между: а – колумелярным (columellar) и париемальным (parietal), в – колумелярным и палатальным (palatal), с – париемальным и палатальным зубами

Fig. 1. The measurement scheme shell *Ch. tridens*: ВР – height and ШР – width of the shell, ВУ – height and ШУ – width of the mouth. Teeth: angular – angular, suprapubically – suprapalatal. The letters indicate the distance between: a – columellaris (columellar) and parietal (parietal), в – columellaris and platinum (palatal), с – parietal and platinum teeth

Анализ ДНК

Для выявления полиморфизма ДНК из шести опробованных нами праймеров были выбраны три наиболее информативных: ISSR-3 [(GAG)₉C], ISSR-5 [(AGC)₉G], ISSR-6 [(ACC)₆G].

Для выделения ДНК использовали фрагмент тела моллюска, зафиксированный в 96% этаноле. ДНК выделяли по стандартной методике, включающей обработку додецилсульфатом натрия (SDS) и протеиназой К при 50°C с последующими фенольно-хлороформной очисткой и осаждением охлажденным абсолютным этиловым спиртом в сильно солевой среде [Sambrook et al., 1989].

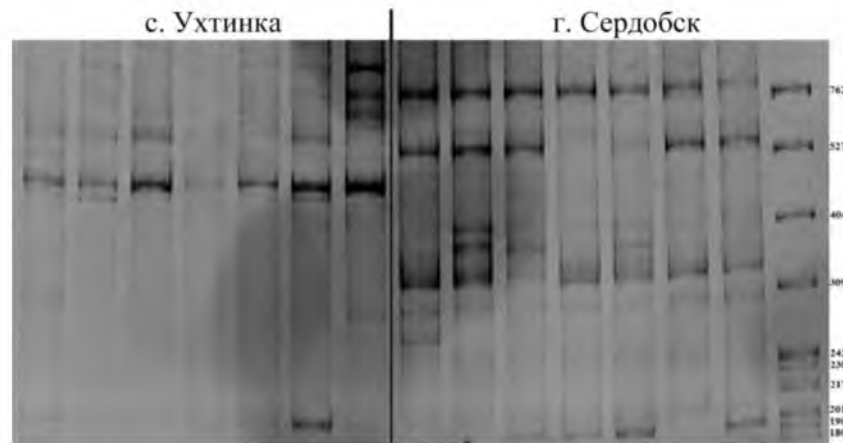


Рис. 2. ISSR-PCR спектры ДНК *Ch. tridens* при использовании маркера ISSR-6
 Fig. 2. ISSR-PCR spectra of DNA *Ch. tridens* when using ISSR marker-6

PCR-реакцию проводили в стандартной реакционной смеси (50 мМ трис-*HCl* (pH 8.9), 20 мМ сульфата аммония, 20 мкМ ЭДТА, 150 мкг/мл бычьего сывороточного альбумина, смесь дезоксинуклеозидтрифосфатов (200 мкМ каждого), 2 мМ хлористого магния, 15 пмоль праймера и 2 ед. акт. *Taq*-полимеразы) в течение 30 циклов в режиме: 94°C – 1 мин, 55°C – 1 мин, 72°C – 2 мин.

Продукты амплификации разделяли в ходе электрофореза в 6 % полиакриламидном геле с использованием 1x TBE буфера. Гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в проходящем ультрафиолетовом свете в системе Gel-Doc XR («Bio-Rad», США). Для компьютерной обработки полученные результаты были представлены в виде матрицы бинарных данных, где наличие полосы обозначали как «1» (аллель *p*), а отсутствие – как «0» (аллель *q*). По полученным данным рассчитывали индекс PIC (Pic), исходя из представлений о том, что по каждому локусу исследованная группа находится в состоянии, соответствующем равновесию Харди-Вайнберга. Для индивидуальных локусов значения индекса рассчитывали по формуле, предложенной для диаллельных локусов $PIC = 2f(1-f)$, где *f* – частота одного из двух аллелей [Botstein et al., 1980]. Ее вычисляли исходя из доли носителей рецессивных гомозигот по формуле – корень квадратный из *R/N*, где *R* – количество носителей рецессивных гомозигот, *N* – количество исследованных животных. Все расчеты производили при помощи пакета программ MS Excel 2002, Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Выбранные для исследования пензенские популяции испытывают различную антропогенную нагрузку. В окрестностях с. Ухтинка (У) территория изрезана оврагами и балками, на ней ежегодно выпасают скот и совершают весенние палы. На территории г. Сердобска (С) местообитание *Ch. tridens* расширилось за счет заброшенного участка, где лет пять назад, выращивали картофель. Средняя температура в г. Сердобске, расположенном южнее с. Ухтинка, выше на два градуса. В то же время по сравнению с более высокой частью города, в пойме реки температура немного ниже. Самарские популяции Жигулевских гор обитают на менее доступных для посещения туристами каменистых склонах горы Верблюды (Вг), а также в средней части горы Попова (Пг), испытывающей значительную антропогенную нагрузку. На Пг расположена смотровая площадка и проходит экскурсионный маршрут. Кроме того, в этой горе располагаются Ширяевские штольни, в которых добывался известняк. Из-за интенсивных горных разработок, проводимых в 30-х годах прошлого века, связанных с массивными взрывами внутри ее, а также обширными по всему склону горы отвалами пустой породы, гора подверглась сильному изменению. В результате этого ранее обитавшая на ней популяция могла деградировать, а затем вновь сформироваться, либо в ходе вселения особей из близ лежащих гор, либо из оставшихся немногочисленных особей.

Из исследованных популяций раковины улитки *Ch. tridens* (С) самые крупные (12.0±0.11), что можно объяснить более высокой температурой в городской среде, несмотря на обитание этого поселения в пойме реки, и повышенной влажностью (табл.). По остальным параметрам габитуса они похожи на улиток из г. Верблюды (рис. 3). Самые мелкие улитки *Ch. tridens* отмечены нами в популяции из с. Ухтинка. К ним близки по большинству параметров са-



марские моллюски из г. Попова. При этом в популяции окрестностей с. Ухтинка отмечена самая высокая изменчивость показателей ВР (CV=8.62), ШР (CV=7.70), ВУ (CV=8.32).

Таблица
Table

Изменчивость конхиологических параметров *Ch. tridens*
Variability conchological parameters *Ch. tridens*

Микропопуляции*		У	С	Вг	Пг
1		2	3	4	5
ВР	Lim	7.8–0.50	10.6–13.0	10.1–12.7	9.1–11.4
	M±SE	9.1±0.14	12.0±0.11	11.3±0.10	9.6±0.09
	CV	8.62	5.03	4.78	5.22
ШР	Lim	3.8–4.60	4.8–5.3	4.6–5.5	4.2–4.6
	M±SE	4.0±0.06	5.0±0.02	5.0±0.03	4.7±0.02
	CV	7.70	2.36	3.74	2.24
ВУ	Lim	2.9–3.70	4.5–4.90	3.9–4.7	3.1–4.3
	M±SE	3.4±0.05	4.3±0.04	4.3±0.03	3.9±0.03
	CV	8.32	5.35	4.35	5.05
1		2	3	4	5
ШУ	Lim	2.6–3.10	3.5–3.90	3.5–4.1	2.4–3.7
	M±SE	2.8±0.04	3.6±0.03	3.7±0.03	3.5±0.03
	CV	6.51	3.95	3.81	4.28
ВР/ШР	Lim	1.8–2.56	2.1–2.63	2.0–2.5	2.0–2.7
	M±SE	2.3±0.03	2.4±0.02	2.3±0.02	2.1±0.02
	CV	6.64	5.18	4.57	4.32
Индекс 1 (И1)	Lim	1.2–2.82	1.7–2.26	1.6–2.4	1.5–2.2
	M±SE	1.9±0.04	1.9±0.03	2.2±0.03	1.8±0.03
	CV	11.29	8.44	7.58	9.33
Индекс 2 (И2)	Lim	0.00–0.67	0.7–1.33	1.0–2.0	0.1–1.6
	M±SE	0.1±0.04	0.7±0.03	1.1±0.05	1.1±0.06
	CV	37.26	19.65	23.22	31.7

Примечание: *Lim – колебания минимальных и максимальных значений, М – среднее арифметическое, SE – ошибка средней, CV – коэффициент вариации. Обозначения популяций: У – степной участок в окрестностях с. Ухтинка, С – в г. Сердобск, Вг – скальный участок на г. Верблюд, Пг – каменистая степь на г. Попова.

Значения индекса И1, характеризующего зазубленность устья, больше у хондрул из г. Верблюд (2.2±0.03) и самые низкие у моллюсков из г. Попова (1.8±0.03). У пензенских улиток этот параметр имеет промежуточное значение (У = 1.9±0.04 и С = 1.9±0.03). Большую закрытость устья улиток на горе Верблюд можно объяснить изменчивыми условиями обитания, вызванными постоянными ветрами и колебаниями температуры. П.В. Матекин (1950) показал, что функция устьевых зубов «... морфофункциональное приспособление, позволяющее виду существовать в местообитаниях, где резкие колебания температуры и относительной влажности вполне возможны».

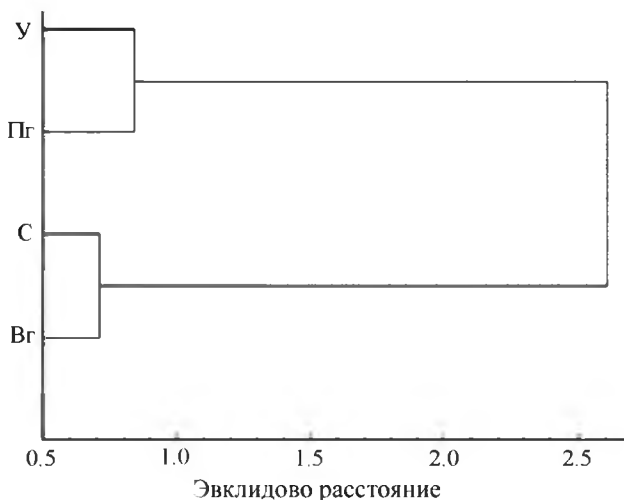


Рис. 3. Дендрограмма сходства популяций *Ch. tridens* по параметрам (ВР, ШР, ВУ, ШУ) раковины

Fig. 3. The dendrogram of similarity of populations *Ch. tridens* parameters (ВР, ШР, ВУ, ШУ) shell

Индекс И2 показывает изменчивость ангулярного, супрапалатального и колумеллярного зубов, развитие которых зависит от внешних факторов. Известно, что в условиях более сухого и теплого климата эти зубы хорошо выражены [Крамаренко, Сверлова, 2006]. Украинские малакологи предлагают использовать его для выделения форм и подвидов у *Ch. tridens* [Крамаренко, Сверлова, 2003, 2006]. В наших исследованиях значения индекса И2 в самарских популяциях оказались выше (1.1 ± 0.05 ; 1.1 ± 0.06), чем у пензенских (рис. 4). Самое низкое значение этого индекса у моллюсков из с. Ухтинка (0.1 ± 0.04), у них полностью отсутствует супрапалатальный и практически не представлен ангулярный зуб. Обусловлено это тем, что на северо-западе Приволжской возвышенности выше влажность и ниже средние температуры [Мильков, 1953]. Следовательно, наблюдаемые нами отличия популяций по степени развития устьевой арматуры, вероятно, обусловлены различными условиями обитания.

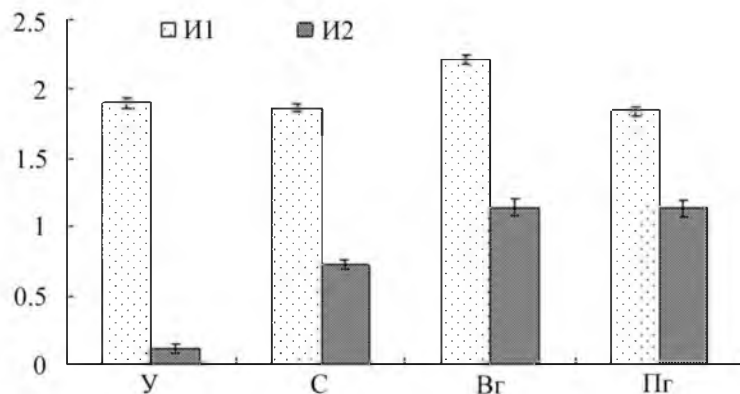


Рис. 4. Параметры средних значений индексов устья раковины *Ch. tridens*

Fig. 4. The parameters of the average values of indices of the mouth of the shell *Ch. tridens*

Результаты генетических исследований с помощью ISSR-маркеров представлены на рисунке 5. Проанализированы спектры фрагментов, включающие 8 локусов (ISSR-3, ISSR-5, ISSR-6), у семи особей из каждой популяции. Уровень гетерозиготности улиток по всем трем маркерам оказался наибольшим у *Ch. tridens* с г. Верблюд. Однако эти отличия не всегда достоверны. По праймеру ISSR-3 гетерозиготность популяции *Ch. tridens* на г. Верблюд достоверно отличается от популяции из рядом расположенной г. Попова (Пг) и от пензенской городской популяции (С), а по праймеру ISSR-6 – от популяции Пг. Различия средних значений гетерозиготности по трем праймерам между пензенскими популяциями с. Ухтинка (0.19 ± 0.03) и г. Сердобск (0.16 ± 0.04) не достоверны. В тоже время в Жигулях популяции горы Верблюд (0.26 ± 0.04) и горы Попова (0.08 ± 0.03) достоверно отличаются, как между собой, так и от пензенских популяций.

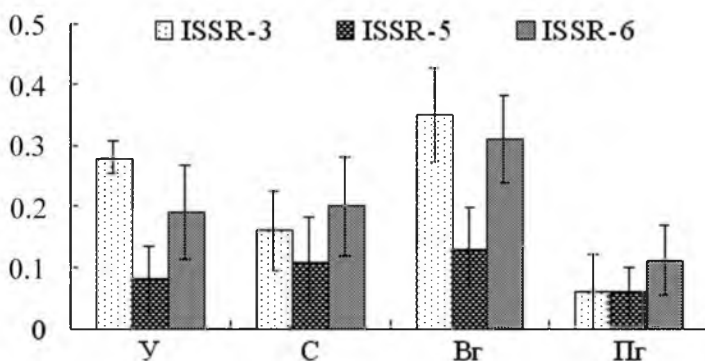


Рис. 5. Показатели индекса гетерозиготности (Pic) из разных популяций *Ch. tridens*

Fig. 5. The index of heterozygosity (Pic) from different populations *Ch. tridens*

Пониженная гетерозиготность популяции из г. Попова, вероятно, вызвана генетическим дрейфом из-за резкого снижения численности. Согласно исследованиям Э.А. Снегина [2011а], на уровень аллельного и фенотипического разнообразия популяций *Ch. tridens* влияют не только современные геоморфологические процессы, но и исторические аспекты. Например, в период расселения данного вида по Среднерусской возвышенности происходило дробление населения на изолированные группы. При этом усиливалась их мономорфность вследствие «эффекта бутылочного горлышка» и «эффекта основателя». Можно предположить, что на формирование генофонда популяции *Ch. tridens* из г. Попова повлияли масштабные горные разработки, проводимые здесь в 30-х годах прошлого века, когда большая часть особей (в основном более крупных) была уничтожена, а вместе с ними из генофонда была утрачена значи-



тельная часть аллелей. Оставшиеся в живых немногочисленные мелкие особи, после прекращения разработок, сформировали новую, но более мономорфную популяцию.

Результат кластерного анализа, проведенного на основе генетических расстояний [Nei, 1987], показал, что наиболее мономорфная популяция из г. Попова дистанцируется от других популяций. Кроме того, по совокупности всех ДНК-локусов популяция *Ch. tridens* из г. Верблюд оказалась ближе к пензенским популяциям, чем к расположенной рядом группе, обитающей на г. Попова (рис. 6).

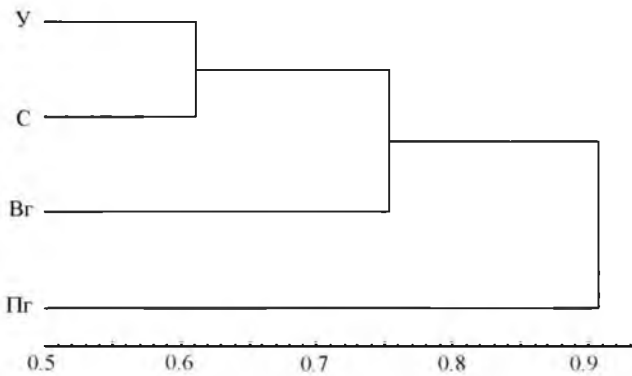


Рис. 6. Дендрограмма генетических расстояний по Неи (Nei, 1972) (UPGMA)
Fig. 6. The dendrogram of genetic distances of Nei (Nei, 1972) (UPGMA)

Заключение

Таким образом, в результате проведенного исследования установлены различия конхиологических показателей и генофондов двух горных и двух равнинных популяций *Ch. tridens*, обитающих в условиях, различающихся как микроклиматическими особенностями (ксеротермностью, непостоянством температуры и влажности биотопов), так и уровнем антропогенной нагрузки их местообитания. Установлено, что генофонд горных популяций более вариабельный, чем равнинных групп. Показана высокая значимость устьевых параметров в изменчивости от микроклиматических условий, а габитуальных характеристик и аллельных частот также и от антропогенного влияния.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 12-04-97073-р-Поволжье-а) и Министерства образования и науки РФ в рамках государственного задания ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2014–2016 годы (проект 1315).

Список литературы References

1. Ермаков А.М., Снегин Э.А. 2002. Особенности фенотипической изменчивости *Chondrula tridens* в условиях лесостепного ландшафта. В кн.: Биология – наука XXI века. Сборник тезисов 6-ой Пущинской школы-конференции молодых ученых (Пущино, 20–24 мая 2002 г.). Т. 2. Тула, Изд-во Тульского гос. пед. ун-та им. Толстого: 56–57.
Ermakov A.M., Snegin E.A. 2002. Features of Phenotypic Variability of *Chondrula tridens* in Conditions of Forest-steppe Landscape. In: *Biologiya – nauka XXI veka: 6-ya Pushinskaya shkola konferenciya molodyh uchenyh* [Biology is the Science of the 21 Century. Book of Abstracts of the 6th Pushchino School-Conference of Young Scientists (Pushchino, 20–24 May 2002). Vol. 2.]. Tula, Izd-vo Tul'skogo gos. ped. un-ta im. Tolstogo: 56–57. (in Russian)
2. Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. 2003. До вивчення внутрішньовидової мінливості *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) на захід України та з'ясування таксономічного статусу окремих форм. Наукові записки Державного природознавчого музею, 18: 93–110.
Kramarenko S.S., Sverlova N.V. 2003. To the Study of Intraspecific Variation of *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) in the West Ukraine and Clarify the Taxonomic Status of the Individual Forms. *Naukovi zapiski Derzhavnogo prirodnavchogo muzeyu* [Scientific Notes of State Natural History Museum], 18: 93–110. (in Russian)
3. Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. 2006. Міжпопуляційна мінливість конхологічних ознак наземного моллюска *Chondrula tridens* (Buliminidae) Північно-Західного Причорномор'я. Наукові записки Державного природознавчого музею, 22: 105–118.
Kramarenko S.S., Sverlova N.V. 2006. Interpopulational Variability of Conchological Characteristics of Terrestrial Mollusk *Chondrula tridens* (Buliminidae) in the North-Western Black Sea Region. *Naukovi zapiski Derzhavnogo prirodnavchogo muzeyu* [Scientific Notes of State Natural History Museum], 22: 105–118. (in Russian)



4. Матекин П.В. 1950. Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории современных лесов района. Зоологический журнал, 29 (3): 193–205.
Matekin P.V. 1950. Fauna of Terrestrial Mollusks of the Lower Volga Region and its Meaning for the Ideas about the History of Modern Forest District. Zoologicheskii zhurnal [Russian Journal of Zoology], 29 (3): 193–205. (in Russian)
5. Мильков Ф.Н. 1953. Среднее Поволжье. Физико-географическое описание. М., Изд-во АН СССР, 262.
Mil'kov F.N. 1953. Srednee Povolzh'e. Fiziko-geograficheskoe opisanie [The Middle Volga Region. Physical-geographical Description]. Moscow, Izd-vo AN SSSR, 262. (in Russian)
6. Николаев В.А. 1973. Наземные моллюски Среднерусской возвышенности. Дисс. канд. биол. наук. Орел, 240 с.
Nikolaev V.A. 1973. Nazemnye mollyuski Srednerusskoi vozvyshehnosti [Terrestrial Mollusks of the Central Russian Upland]. Dis. ... cand. biol. sciences. Orel, 240. (in Russian)
7. Сачкова Ю.В. 2006. Фауна и экология наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) лесостепного Поволжья (на примере Самарской области). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Тольятти, 26.
Sachkova Yu.V. 2006. Fauna i ekologiya nazemnyh mollyuskov (Gastropoda, Pulmonata) lesostepnogo Povolzh'ya (na primere Samarskoi oblasti) [Fauna and Ecology of Terrestrial Mollusks (Gastropoda, Pulmonata) in the Forest-steppe Region (on the example of Samara region)]. Abstract. dis. ... cand. biol. sciences. Togliatti, 26. (in Russian)
8. Снегин Э.А. 2011а. Генетическая структура популяций модельных видов наземных моллюсков в условиях урбанизированного ландшафта на примере *Chondrula tridens* Müll. (Gastropoda, Pulmonata). Экологическая генетика, 9 (2): 54–64.
Snegin E.A. 2011a. Genetical Structure of Populations of Modeling Species of Terrestrial Mollusks in Conditions of the Urbanized Landscapes on the example of *Chondrula tridens* Müll (Gastropoda, Pulmonata). Ekologicheskaya genetika [Ecological genetics], 9 (2): 54–64. (in Russian)
9. Снегин Э.А. 2011б. К вопросу о роли принципа основателя в формировании генофондов адвентивных колоний на примере *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata). Зоологический журнал, 90 (6): 643–648.
Snegin E.A. 2011b. On the Role of the Founder Principle in the Formation of Gene Pools of Adventive Colonies from the Example of *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata). Zoologicheskii zhurnal [Russian Journal of Zoology], 90 (6): 643–648. (in Russian)
10. Снегин Э.А. 2013. Анализ генетической изменчивости популяций наземного моллюска *Chondrula tridens* Müll. (Gastropoda, Pulmonata) с использованием *RAPD* и *ISSR* маркеров. Экологическая генетика, 11 (3): 37–47.
Snegin E.A. 2013. Analysis of the Genetic Variability of Populations of Land Snail *Chondrula tridens* Müll. (Gastropoda, Pulmonata) *RAPD* and *ISSR* markers. Ekologicheskaya genetika [Ecological Genetics], 11 (3): 37–47. (in Russian)
11. Снегин Э.А., Присный А.В. 2008. Новые сведения о наземных моллюсках Среднерусской возвышенности. Научные ведомости БелГУ. Естественные науки, 6 (3): 101–105.
Snegin E.A., Prisnyi A.V. 2008. New Data on the Terrestrial Mollusks of the Central Russian Upland. Nauchnye vedomosti BelGU. Estestvennye nauki [Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences], 6 (3): 101–105. (in Russian)
12. Снегин Э.А., Гребенников М.Е. 2011. Анализ изменчивости модельных видов наземных моллюсков в популяциях Урала и юга Среднерусской возвышенности. Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки, 15 (9) (104): 67–75.
Snegin E.A., Grebennikov M.E. 2011. Analysis of the Variability of Model Species of Terrestrial Mollusks in the Populations of Ural and South of Mid-Russia Upland. Nauchnye vedomosti BelGU. Estestvennye nauki [Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences], 15 (9): 67–75. (in Russian)
13. Стойко Т.Г., Комарова Е.В. 2011. Распространение наземной улитки *Chondrula tridens* Müller, 1774 в Пензенской области. В кн.: Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны. Материалы Всероссийской научной конференции (Тулская область, с. Монастырщина, 14–18 июня 2011 г.). Вып. 2. Тула, Государственный военно-исторический и природный музей заповедник «Куликово поле»: 181–185.
Stoiko T.G., Komarova E.V. 2011. The Distribution of Land Snails *Chondrula tridens* Müller, 1774 in the Penza Region. In: Problemy izuchenija i vosstanovlenija landshaftov lesostepnoj zony. Materialy Vserossijskoj nauchnoj konferencii (Tul'skaja oblast', s. Monastyrshhina, 14–18 ijunja 2011 g.). Vyp. 2 [Problems in the Study and Landscape Restoration in Forest-steppe Zone. Proceedings of the Scientific Conference (Tula Region, p. Monastyrshchina, 14–18 June 2011). Vol. 2]. Tula, Gosudarstvennyj voenno-istoricheskij i prirodnyj muzej zapovednik «Kulikovo pole»: 181–185.. Tula, Nauka: 181–187. (in Russian)
14. Botstein D., White R.L., Scolnick M.H., Davis R.W. 1980. Construction of the genetic linkage map using restriction fragment length polymorphism. Amer. J. Hum. Genet., 32: 314–331.
15. Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. New York, Columbia Univ. press, 512.
16. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular cloning: A laboratory manual. New York, Cold Spring Harbor Lab. Press, 1626.