

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Алазнели Иван Давидович

**СОХРАНЕНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ МОДЕЛЬНЫХ
ВИДОВ ЖИВОТНЫХ НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ**

1.5.15 – Экология (Биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научные руководители:
доктор биологических наук
Смуров Андрей Валерьевич
доктор биологических наук
Макеева Вера Михайловна

Москва – 2024

Оглавление

Оглавление	2
Введение	5
Актуальность темы	5
Цель и задачи исследования	6
Объекты исследования	7
Предмет исследования.....	7
Научная новизна.....	7
Теоретическая и практическая значимость	8
Положения, выносимые на защиту	9
Степень достоверности и апробация исследования	9
Публикации.....	12
Структура и объем работы	12
Методология исследования.....	12
Личный вклад автора	13
Научные статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI.....	13
Другие работы	14
Благодарности.....	14
Глава 1. Обзор литературы	15
1.1. Современные методы сохранения биоразнообразия.....	15
1.2. Генетические процессы урбанизированных территорий.....	19
1.2.1. Фрагментация ландшафтов	19
1.2.2. Краткая история генетического мониторинга	21
1.2.3. Генетические процессы в популяциях.....	26
1.3. Модельные объекты.....	29
1.3.1. Кустарниковая улитка	29
1.3.2. Европейский лось.....	31
1.3.3. Дикий кабан и породы свиней	33
Глава 2. Материалы и методы.....	34
2.1. Территория исследования	34

2.1.1. Кустарниковая улитка	34
2.1.2. Европейский лось.....	37
2.1.3. Дикий кабан и породы свиней	37
2.2. Методика учета и сбора материала	37
2.2.1. Кустарниковая улитка	37
2.2.2. Европейский лось.....	37
2.2.3. Дикий кабан и породы свиней	38
2.3. Методика выделения размерно-возрастных групп.....	38
2.4. Методика оценки фенетических признаков	38
2.5. Методика изоферментного анализа	39
2.6. Методика анализа по микросателлитным локусам ДНК.....	41
2.7. Методы статистической обработки результатов	42
2.7.1. Методика оценки состояния генофонда популяции	42
2.7.2. Методика оценки уровня достоверности результатов	46
2.7.3 Методика прогнозирования длительности жизни популяций	47
Глава 3. Результаты и обсуждение	48
3.1. Результаты анализа структуры популяций кустарниковой улитки.....	48
3.1.1. Результаты анализа фенетических признаков	48
3.1.1.1. Частота аллеля полосатости.....	48
3.1.1.2. Окраска раковин.....	51
3.1.2. Результаты изоферментного анализа	51
3.1.2.1. Частоты аллелей полиморфных локусов.....	51
3.1.2.2. Уровень полиморфизма и гетерозиготности	60
3.1.2.3. Генетические дистанции	62
3.2. Результаты контроля эксперимента по оздоровлению популяций.....	63
3.2.1. Частота аллеля полосатости.....	63
3.2.2. Уровень гетерозиготности и полиморфизма.....	69
3.3. Прогнозирование длительности существования популяций улитки.....	71
3.4. Результаты оценки уровня жизнеспособности популяций.....	72
3.5. Результаты анализа других модельных популяций.....	74

3.5.1. Европейский лось.....	75
3.5.2. Дикий кабан и породы свиней	78
Заключение.....	80
Выводы.....	81
Практические предложения	82
Словарь терминов.....	83
Список литературы.....	85
Приложения.....	112

Введение

Актуальность темы исследования

Актуальность работы заключается в том, что в настоящее время антропогенно измененные территории составляют около 60% всех ландшафтов на планете (Макеева и др., 2013; Ellis et al 2013). Поэтому исследование популяций в районах, подвергающихся прогрессирующей урбанизации, представляет большую важность и высокий научный интерес. На урболандшафтах таких крупных городов как Москва под угрозой исчезновения находится более 50% обитающих на их территории видов (Самойлов, 2001).

Одна из основных проблем, сопутствующих урбанизации – это фрагментация ландшафтов (Акатов, 2013; Miles et al., 2021). Антропогенная фрагментация ландшафтов – созданные антропогенным воздействием барьеры, такие как дороги, пашни, гидротехнические сооружения и прочие, блокирующие обмен генетической информацией между частями популяций, разделённых такими барьерами (Виноградов, 1998). Фрагментация особо ярко выражена в быстро развивающемся Московском регионе. Сильная фрагментация, вследствие снижения численности популяций и нарушения обмена генофондами, выводит дрейф генов и сопутствующий ему инбридинг на первое место среди генетических процессов в популяциях и значительно снижает роль естественного отбора (Звездина, 2017; Hartl et al., 2007; Paril et al., 2022). Основные эволюционные процессы, происходящие в популяциях во время изоляции – это дрейф генов и инбридинг (Дубинин, 1966; Алтухов, 2003; Miles et al., 2021). Эти процессы могут служить как факторами эволюции в крупных природных популяциях, так и быть причинами снижения генетического и видового разнообразия в изолированных популяциях (Star et al., 2013). Отрицательное действие дрейфа генов приводит к обеднению генофонда, потере популяцией пластичности и снижению ее устойчивости к меняющимся условиям среды (Wright, 1922; Дубинин, 1931). Изолированные популяции фрагментированных ландшафтов с истощенным генофондом вымирают в течение нескольких поколений, до десятков поколений, в зависимости от скорости воспроизводства

(Макеева и др., 2013). Исчезновение видов, входящих в экосистему, оказывает на нее значительное влияние, нарушает информационные и пищевые связи и приводит к разрушению всей экосистемы (Алазнели и др., 2021). На фрагментированных ландшафтах урбанизированных территорий сокращению генофонда так или иначе подвержены все популяции всех видов животных и растений.

Разработка методов быстрой оценки генетического разнообразия популяций фрагментированных ландшафтов урбанизированных территорий необходима для своевременного ответа на изменения в генофонде.

Внедрение методов восстановления обедневшего генофонда популяций необходимо для сохранения генетического разнообразия (Алтухов, 1997).

Исследование раскрывает особенности популяционно-генетической структуры модельных видов и подтверждает эффективность ранее разработанного и запатентованного «Способа поддержания жизнеспособности популяций животных или растений на урбанизированных территориях» (далее – «Способ»; Макеева, Смуров, патент №2620079, 2017).

Цель и задачи исследования

Целью исследования является сравнительный анализ природных и экспериментально оздоровленных популяций кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum*, Mull.), обитающих в условиях фрагментированного ландшафта урбанизированных территорий Москвы и Подмосковья и оценка эффективности эксперимента, поставленного ранее В. М. Макеевой (Макеева и др., 2008; Макеева, Белоконь, Смуров, 2011). А также – проведение сравнительного анализа генетического разнообразия природных и искусственно созданных популяций лося (*Alces alces* L.), кабана (*Sus scrofa* L.) и некоторых наиболее распространённых пород свиней (*Sus scrofa domesticus*) для изучения действия дрейфа генов в изолятах.

Поставленные задачи заключаются в следующем:

1. Продолжение длительного эколого-генетического мониторинга и динамики состояния генофонда популяций кустарниковой улитки, начатого в 1975 году, и сравнительный анализ популяций в Москве и Московской области в 2017-2019 гг.;
2. Анализ эффективности и долговременного эффекта Способа оздоровления генофонда популяций после получения результатов эксперимента по обогащению генофонда городских популяций, поставленного В. М. Макеевой в 2003 году с оценкой генофонда популяций при помощи фенотипических и генотипических маркеров до и после оздоровления;
3. Сравнительный анализ генофонда естественных и искусственно созданных популяций лося, кабана и ряда пород свиней, как хозяйственно значимых видов фрагментированных территорий.

Объекты исследования

Объектами исследования являются популяции видов кустарниковая улитка (*Bradybaena fruticum*, Mull.), европейский лось (*Alces alces* L.), кабан (*Sus scrofa* L.) и некоторые породы свиней (*Sus scrofa domesticus*).

Предмет исследования

Предметом исследования является популяционно-генетическая структура популяций модельных видов, явление дрейфа генов в популяциях.

Научная новизна

Научная новизна исследования заключается в следующем:

1. Получены результаты длительного эколого-генетического мониторинга, начатого в 1975 Макеевой В.М. и результаты проведённого эксперимента по оздоровлению ряда популяций модельного вида – кустарниковой улитки с использованием фенотипических и генетических маркеров;

2. Произведена валидация эффективности оздоровления модельных популяций с использованием разработанного Способа путём внесения особей из эталонных популяций;

3. Подтверждена возможность расчёта количества аллелей и числа особей необходимых для внесения в популяции для их оздоровления из эталонных популяций;

4. Выявлена ведущая роль генетических процессов (дрейфа генов, инбридинга) в изменении генетической структуры в популяциях фрагментированных ландшафтов, в первую очередь на урбанизированных территориях;

5. Разработаны рекомендации по сохранению генетического разнообразия исследованных популяций, внедрение которых позволяет увеличить экономический эффект эксплуатации хозяйственно важных видов животных.

Теоретическая и практическая значимость работы

Теоретическая и практическая значимость работы состоит в освещении теоретически известных, но малоизученных на практике аспектов генетико-автоматических процессов на примере популяций модельного вида (кустарниковой улитки) и хозяйственно важных видов (лося, кабана, свиней) на фрагментированных территориях. Получены важные для сохранения биологического разнообразия данные, вносящие развитие в недавно сформированное научное практическое направление – Геноурбанологию (Макеева и др., 2013, 2005).

Данные исследования могут быть использованы для оздоровления популяций животных, в особенности видов-эдификаторов и хозяйственно-значимых видов, не только урбанизированных территорий, но и на любых фрагментированных ландшафтах, и в искусственно созданных местах обитания.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В условиях фрагментированных ландшафтов, в особенности на урбанизированных территориях, одним из условий сохранения биологического разнообразия является проведение эколого-генетического мониторинга и использование генетических методов восстановления и поддержания жизнеспособности популяций;
2. Возможно осуществлять эколого-генетический мониторинг экономически эффективными недорогостоящими методами: правильным подбором аллелей или фенетических признаков, кодируемых отдельными генами;
3. Способ поддержания жизнеспособности популяций животных или растений на урбанизированных территориях для оздоровления генофонда популяций эффективен и его последствия долговременны. Возможно рассчитывать требуемые аллели и количество особей, необходимых для изъятия из эталонных популяций и внесения в популяции с истощенным генофондом в качестве оздоровления;
4. В условиях антропогенной (в первую очередь) фрагментации ландшафтов при небольшой численности не действие отбора, а случайные генетические процессы (в первую очередь дрейф генов), играют основную роль в эволюционном процессе и изменении генофонда популяций.

Степень достоверности и апробация работы

Основные результаты работы доложены на научных и научно-практических конференциях, конгрессах и съездах международного, всероссийского и регионального значений:

XV Международная научно-практическая экологическая конференция "Биологический вид в структурно-функциональной иерархии Биосферы (г. Белгород, 8-12 октября 2018 г.);

Ежегодная Всероссийская научная конференция с международным участием: Наука в вузовском музее (г. Москва, 20-22 ноября 2018 г.);

8-я Международная научно-практическая конференция «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России» (г. Москва, 21-22 февраля 2019 г.);

VII Всероссийская научная конференция с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения», посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора Вячеслава Васильевича Никонова (г. Апатиты, 16-22 июня 2019 г.);

VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы (г. Санкт-Петербург, 18-22 июня 2019 г.);

Научная конференция "Экологические и биологические системы" (г. Москва, 25 июня 2019 г.);

VIII Международная научная конференция «Проблемы природопользования и экологическая ситуация в Европейской России и на сопредельных территориях» (г. Белгород, 22-25 октября 2019 г.);

Всероссийская научная конференция с международным участием "Наука в вузовском музее" (г. Москва, 12-14 ноября 2019 г.);

V международная конференция концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных (г. Томск, 26-28 октября 2020 г.);

Всероссийская научная конференция с международным участием "Наука в вузовском музее" (г. Москва, 17-19 ноября 2020 г.);

XVI Международная научно экологическая конференция "Пространственно-временные аспекты функционирования биосистем" посвященная памяти Александра Владимировича Присного (г. Белгород, 24–26 ноября 2020 г.);

9-я Международная научно-практическая конференция "Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России" (г. Москва, 18-19 февраля 2021 г.);

Ломоносовские чтения – 2021 (г. Москва, 20-29 апреля 2021 г.);

10-ая Международная научно-практическая конференция «Экологические проблемы промышленных городов» (г. Саратов, 26-28 апреля 2021 г.);

Ежегодная всероссийская научная конференция с международным участием «Наука в вузовском музее» (г. Москва, 23-25 ноября 2021 г.);

Ломоносовские чтения – 2022 (г. Москва, 18-20 апреля 2022 г.);

Всероссийская школа-семинар "Экологическая безопасность в условиях антропогенной трансформации природной среды" посвященная памяти Н. Ф. Реймерса и Ф. Р. Штильмарка (г. Пермь, 21-22 апреля 2022 г.);

Всероссийская научная конференция с международным участием “Научные основы устойчивого управления лесами”, посвященная 30-летию ЦЭПЛ РАН (г. Москва, 25-29 апреля 2022 г.);

Всероссийская научно-практическая конференция «Современный музей: традиции, инновации, стратегии» посвященная 100-летию Государственного биологического музея имени К. А. Тимирязева (г. Москва, 26-27 апреля 2022 г.);

XIX Всероссийское совещание по почвенной зоологии "Биота, генезис и продуктивность почв" (г. Улан-Удэ, Россия, 15-19 августа 2022 г.);

XVII Международная научная экологическая конференция "Организмы, популяции и сообщества в трансформирующейся среде" (Белгородский государственный национальный исследовательский университет НИУ БелГУ, г. Белгород, Россия, 22-24 ноября 2022);

Всероссийская научно-практическая конференция "Экологический мониторинг опасных промышленных объектов: современные достижения, перспективы и обеспечение экологической безопасности населения" (г. Саратов, Россия, 27-29 октября 2022);

Современные проблемы биологической эволюции 17-20 октября 2022 г., (г. Москва, Россия, 17-20 октября 2022);

10-я Международная научно-практическая конференция «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России» (г. Москва, Россия, 13-14 февраля 2023);

Ежегодная научная конференция МГУ Ломоносовские чтения. Секция музееведения, Научно-учебный музей землеведения МГУ (г. Москва, Россия, 6 апреля 2023);

Всероссийская научная конференция молодых ученых «Экологическая безопасность в условиях антропогенной трансформации природной среды», посвященная памяти Н.Ф. Реймерса и Ф.Р. Штильмарка (Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия, 20-21 апреля 2023);

Ежегодная всероссийская научная конференция с международным участием «Наука в вузовском музее» (г. Москва, 21-23 ноября 2023 г.);

Ломоносовские чтения – 2024. Секция музееведения (г. Москва, 26 марта 2024 г.).

Публикации

По результатам исследования опубликовано 9 печатных работ, в том числе 3 – в рецензируемых научных журналах из списков Scopus, Web of Science, RSCI.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, литературного обзора (Глава 1), материалов и методов (Глава 2), результатов и обсуждений (Глава 3), заключения с выводами, списка терминов, списка литературы и приложений. Диссертация изложена на 115 страницах, содержит 14 таблиц и 26 рисунков. Список литературы включает 220 источников, из которых 64 – на иностранных языках.

Методология исследования

Методология исследования основывается на применении *in situ* экспериментов, общебиологических, экологических, популяционно-генетических, аналитических методов и статистического анализа результатов по общепринятым методикам.

Личный вклад автора

Автором самостоятельно проведены все этапы научного исследования, включая проведение сбора и обработки генетического материала, а также анализ полученных результатов с помощью современного программного обеспечения. Вклад автора в работах составляет более половины.

Научные статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI

1. Результаты длительного мониторинга и эксперимента по обогащению генофонда популяций кустарниковой улитки *bradybaena fruticum* (Mull.) на урбанизированных территориях / В.М. Макеева, **И.Д. Алазнели**, А.В. Смуров, Д.В. Политов, Ю.С. Белоконь, М.М. Белоконь // Генетика. — 2021. — Т. 57, № 1. — С. 116–122. DOI: 10.1134/S1022795421010099 — Q4 — SJR (2023) – 0,19. Вклад автора 0,42 п.л. из 0,63 п.л.

2. Генетическое разнообразие популяции центральноевропейского кабана (*sus scrofa scrofa*) и пород домашних свиней (*sus scrofa domesticus*) на основе микросателлитных локусов ДНК / Э.А. Снегин, **И.Д. Алазнели**, В.М. Макеева, А.П. Каледин, А.М. Остапчук, А.В. Смуров // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2021. — Т. 25, № 8. — С. 822–830. DOI: 10.18699/VJ21.095 — Q2 — SJR (2023) – 0,33. Вклад автора 0,22 п.л. из 0,37 п.л.

Genetic diversity of the Central European wild boar (*Sus scrofa scrofa*) population and domestic pig (*Sus scrofa domesticus*) breeds based on a microsatellite DNA locus / E.A. Snegin, **I.D. Alazneli**, V.M. Makeeva, A.P. Kaledin, A.M. Ostapchuk, A.V. Smurov // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. — 2021 — Vol. 25 — №8 — P. 822–830. DOI: 10.18699/VJ21.095 — Q2 — SJR (2023) — 0,33. Вклад автора 0,22 п.л. из 0,37 п.л.

3. Сравнительный анализ генетического разнообразия естественных популяций лося (*alces alces* (L.)) из Европейской России и популяции Сумароковской лосефермы / В.М. Макеева, **И.Д. Алазнели**, А.В. Смуров, А.П. Каледин, А.М. Остапчук, Э.А. Снегин // Экологическая генетика. — 2021. — Т. 19, № 4. — С. 303–312. — Q4 — K1 — SJR (2023) – 0,19. Вклад автора 0,56 п.л. из 1,0 п.л.

Другие работы

Всего, включая работы по теме исследования, соискателем опубликовано 49 работ в трудах, материалах российских и международных конференций, в соавторстве составлена 1 книга. Полный список публикаций на странице соискателя в ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/workers/153667027/>

Благодарности

Настоящая работа была бы невозможна без помощи и активного участия многих коллег. Научных руководителей – д.б.н., проф. Смурова А.В., д.б.н., в.н.с. Макеевой В.М. Коллег из РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева – д.б.н. проф. Каледина А.П., к.б.н. Остапчука А.М. Сотрудников Лаборатории популяционной генетики Института общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН – д.б.н. Политова Д.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С. А также Э.А. Снегина из Научно-исследовательского центра геномной селекции НИУ Белгородского государственного национального исследовательского университета. Коллеги активно содействовали в анализе материала, отработке методик исследований, обсуждении результатов, подготовке рукописей. Также благодарность выражается всем сотрудникам кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета за обсуждение работы на кафедральных заседаниях и ценные советы. Всем выражаю мою искреннюю благодарность и признательность.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Современные методы сохранения биоразнообразия

Современный взгляд к охране природы предполагает сохранение всех элементов экосистем. В каждой отдельной экосистеме большую роль играют как совокупности абиогенных элементов и всех живых организмов, так и каждая отдельная популяция, составляющая живой мир экосистемы. Исчезновение одного элемента может дестабилизировать всю экосистему. Экосистемам и популяциям свойственен гомеостаз, при этом гомеостаз экосистем поддерживается состоянием составляющих ее популяций, а популяционный гомеостаз поддерживается разнообразием генофонда (Макеева, 2003). Таким образом, сокращение генофонда отдельных популяций прямо влияет на всю экосистему, что делает сохранение всех возможных популяций экосистемы не менее важной задачей, чем сохранение отдельных популяций редких/вымирающих видов.

Основным методом сохранения биоразнообразия на данный момент является создание охраняемых территорий, таких как биосферные заповедники, национальные парки, государственные заказники и т.д. Несмотря на эффективность метода для контроля и защиты популяций, невозможно заключить в рамки охраняемых территорий все дикие популяции и методы мониторинга на многих ООПТ не дают возможности отслеживать состояние генофонда. Общая доля мировых охраняемых территорий составляет только 12,5%, и большая часть из них находится в России, но это не решает проблему фрагментации, происходящей повсеместно (Rodrigues et al., 2004). Другими известными подходами являются реинтродукция и создание экологических коридоров, но они не подходят для многих ситуаций и ни один из широко распространенных подходов не позволяет направленно восстанавливать генетическое разнообразие изолированных популяций (Подрубный, 2022; Гусев, 2022).

На уровне видов и их популяций в данное время не существует разработанной стратегия для поддержания экосистем сохранением генофонда. Связано это с недостаточной проработкой практических моделей сохранения

популяций, основанных на уже существующей научной базе, посвящённой изолятам (Дубинин, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932; Fisher, 1930, 1949; Wright, 1931; Haldane, 1937; Грант, 1980).

Очевидно, что дрейф генов в последние годы начал привлекать к себе внимание в связи с появлением множества изолятов диких и сельскохозяйственных животных, человека. Поэтому мы уделили дрейфу генов большое внимание. В связи с небольшой численность населения изолятов при урбанизации быстро меняется генофонд. Вопрос сохранения генофонда в условиях урбанизации встал остро и стало ясно, что необходим метод восстановления генофонда таких изолятов с подготовленной научной базой, способный противодействовать высокой скорости истощения генофонда изолятов.

Выяснив роль дрейфа генов для жизнеспособности популяций, стоит рассмотреть какие существуют методы уменьшения последствий его негативного влияния и возможно ли справиться с этим процессом. Численность – один из важнейших параметров популяции в экологии. Она является одним из главенствующих предметов изучения в рамках экологии. Однако, при осуществлении деятельности по сохранению популяций и в рамках экологического мониторинга необходимо учитывать множество различных факторов, действующих на популяции. Таких как разнообразные биологические особенности вида, лимитирующие факторы, формы и механизмы воздействия человека на популяции. Исчезновение видов является результатом суммарного комплексного воздействия, сопровождаемого синергическим и кумулятивным эффектом. Разные аспекты этого комплексного воздействия можно рассматривать отдельно, и наша работа берёт своей целью презентацию важности генетической компоненты, которая в экологических работах освещается нечасто. Анализ изменений генофонда в динамике не встречается в классических экологических мониторингах в должной мере, что было бы большим подспорьем в качественной оценке состояния популяций и взаимодействия между ними. Исходя из этого, эколого-генетический мониторинг должен быть обязательной составной частью

современного экологического мониторинга. Подробнее о раскрытии важности генетического мониторинга и его необходимости в комплексном экологическом мониторинге будет рассказано далее.

Численность является ключевым фактором при изоляции – чем меньше численность изолированной группировки организмов, тем выше активность стохастических (случайных) процессов, приводящих к истощению генофонда. Основным случайным генетическим процессом является дрейф генов. При уменьшении численности он становится одним из преобладающих генетических процессов в популяциях при нарушении обмена генами между ними. Дрейф генов – это случайные изменения частот аллелей, не связанные с действием естественного отбора. Под случайным изменением частот понимается увеличение или уменьшение частоты встречаемости варианта гена (аллеля) в популяции из-за случайных событий, таких как мутации, смерть носителей специфических аллельных форм гена, потеря репродуктивной функции и прочих. Действие дрейфа может привести к закреплению в популяции редкой для вида в целом формы гена, но также к потере жизненно необходимых форм (аллелей) (Алазнели, Макеева, Смуров и др., 2023). Особенно заметно действие дрейфа на территориях, подвергающихся антропогенным изменениям, так как потеря части аллелей приводит к уменьшению устойчивости популяции к быстро меняемой человеком среде (Алазнели, Макеева, Смуров и др., 2023).

Минимальная численность популяций для поддержания генетического равновесия (*minimum viable population, MVP*) составляет от 500 до 1000 особей (Алтухов, 1983; Richard Frankham, 2014; Noelia Pérez-Pereira, 2022), в зависимости от вида и скорости его воспроизводства, частоты смены поколений. Численность, при которой истощение генофонда под действием дрейфа генов неизбежно, оценивается в 100 особей, и чем это число меньше, тем сильнее разрушается генетическая структура популяции. Было показано, что при численности менее 30 особей аллели могут исчезать менее чем за 20 поколений (Бьюри, 1954).

Ю.П. Алтухов ещё в 1983 предложил свою стратегию охраны природы на основе концепции оптимального эволюционно сложившегося генетического

разнообразие популяций рыб и его наработки были приняты во внимание при разработке нового метода сохранения генетического разнообразия популяций. Этим методом был сформулированный «Способ поддержания жизнеспособности популяций животных или растений на урбанизированных территориях», применённый на практике в 2003 году (Макеева, 2005; Макеева, Смуров, 2017). Способ разработан для восстановления генофонда изолированных популяций на практике. До разработки Способа на уровне видов и их популяций не существовало разработанной стратегии для поддержания экосистем и сохранением генофонда (Макеева, 2005, 2013, 2017).

Способ разработан для восстановления генофонда популяций животных и растений на основе ряда изолированных популяций в ООПТ в городе Москве (Макеева, 2009; Макеева, 2013; Макеева, 2021). Утерянное разнообразие изолированных популяций с малой численностью может быть восстановлено только человеком, т.к. в популяциях с низкой численностью естественным путём оно восстановлению не подлежит.

1.2. Генетические процессы урбанизированных территорий

1.2.1. Фрагментация ландшафтов

Последние исследования показывают, что успех эволюции зависит не столько от скорости размножения популяций, сколько от устойчивости их численности под действием изменяющейся окружающей среды (Смирязев, 2016; Истомин, 2016; Животовский, 2018; Barbora Gajdárová et al., 2023). Устойчивость же численности зависит от многих малозаметных факторов. На одном из первых мест среди них, в условиях изоляции, находится изменение генофонда под действием дрейфа генов, а именно рост гетерозиготности и потеря аллельного разнообразия. Влияние дрейфа генов и сопутствующего ему инбридинга становится тем сильнее, чем масштабнее фрагментация ландшафтов (Челомина, 2021).

Фрагментация местообитаний представляет собой разделение местообитаний на отдельные, мелкие, изолированные фрагменты. Как было отмечено исследованиями выше и во многих других работах, на фрагментированных

ландшафтах исчезают виды, меняется состав, встречаемость и численность видов. Это является причиной, почему вопрос фрагментация стал одним из наиболее дискуссионных в последние годы (Макеева, Смуров, 2017).

Любые ландшафты являются гетерогенными, но проблемы в структуре вида возникают тогда, когда деление территорий препятствует обмену генами между популяциями видов. Обусловленная урбанизацией фрагментация приводит к возникновению непреодолимых многими видами барьеров. Фрагментация увеличивается с уровнем урбанизации и чем активнее деятельность человека (количество возводимых коммуникаций, распашки земель, вырубок и проч.), тем мельче образуемые изоляты (Алазнели, Макеева, Смуров и др., 2023). Высокие темпы и масштабы фрагментации, приводящие к разрушению мест обитаний и создающих генетические барьеры, подтверждаются в том числе исследованиями с применением спутников (Choudhury, 2020). Фрагментация территорий приводит к дроблению популяций на изоляты с малой численностью населения и препятствует обмену генетическим материалом, что вызывает гибель популяций из-за элиминации аллелей важных генов и инбридинга. Если на диких территориях барьеры могут приводить к появлению достаточно крупных независимо эволюционирующих популяций, то с ростом уровня урбанизации растет и уровень фрагментации из-за большого числа антропогенных барьеров. Чем больше созданных человеком объектов на небольшой территории, тем меньше группы, на которые разделяется первичная популяция. В таких условиях растет вероятность сохранения негативных аллелей и исчезновения из генофонда жизненно необходимых, кроме того, снижается общее разнообразие и адаптационный потенциал.

Наглядная оценка влияния действия дрейфа генов на популяции урбанизированных территорий стала возможно лишь в несколько последних лет, когда стали появляться исследования, направленные на мониторинг таких популяций. Эколого-генетический мониторинг является ключевым аспектом в работе с проблемой уменьшения генетического разнообразия популяций.

Среди последних исследований, есть ряд работ, в которых показано нарушение репродуктивной функции и сигнальной функции в изолированных популяциях (Никольский, 2020; Никольский, Ванисова, 2020; Rachel H Toczydlowski, 2023). Особи отдельных, даже близкорасположенных, популяций теряют возможность осуществлять коммуникацию между собой и обмениваться генетическим материалом, что приводит к большему давлению инбридинга и дальнейшему обеднению генофонда (Никольский, Ванисова, 2020; Rachel H Toczydlowski, 2023). Исследования показали и то, что как особи каждой из близкорасположенных популяций, так и их редкие гибриды, взаимно неспособны воспринимать сигналы друг друга. Дрейф генов разрушает видоспецифическую структуру сигнала, а в зонах контакта популяций встречаются гибриды, со структурой сигнала, отличной от родительских видов и подвидов (Никольский, 2020). Также было выявлено подавление, под действием дрейфа, генов, ответственных за инстинкт размножения (Paril, Philips, 2022).

Ряд работ показал, что даже такая подвижная группа как птицы подвержена действию дрейфа генов. К примеру, длительный мониторинг популяций канарской дрофы выявил существенное обеднение генофонда в связи с действием дрейфа генов, обусловленным антропогенными факторами (Norreo, 2023). Схожие результаты наблюдаются и при изучении популяций растений (Холина, 2014; Макеева, Смуров, Политов и др., 2018; Rachel H Toczydlowski, 2023).

Помимо диких животных, дрейфу подвержены искусственно созданные популяции сельскохозяйственных животных, по большей части были изучены популяции копытных, везде отмечалось уменьшение аллельного разнообразия (Евдокимов, 2019; Попов, 2019; Попов, 2023; Алазнели, Макеева и др., 2023). Низкое изначальное генетическое разнообразие (из-за низкой начальной численности в искусственно созданных популяциях) и последующее действие дрейфа и инбридинга приводит к ухудшению продуктивных и иных хозяйственно значимых качеств животных, и жизнеспособности популяций (Смиряев, 2016; Храброва, 2018; Еремина, 2022; Попов, 2023). В последние годы вопросу

оздоровления генофонда сельскохозяйственных животных стало уделяться большое внимание (Еремина, 2022; Рембала, 2022; Попов, 2023).

В медицине это направление разработано несколько лучше, т.к. там изучать действие генов начали раньше и было больше возможностей по ведению мониторинга. Было выявлено также негативное влияние дрейфа генов на социально-экономический уровень и качество жизни населения (Саввина, 2022).

Как можно видеть, генетический компонент важно учитывать в экологических работах, однако даже в новейших учебниках, посвященных экологии, урбоэкологии, сохранению биологического разнообразия, природоохране отсутствуют разделы, посвященные этим вопросам (Ивантер, 2019; Прохорова, 2022). Проблема мониторинга состояния генофонда популяций животных, в первую очередь на урбанизированных территориях, и уровня дрейфа генов, освещается недостаточно. На наш взгляд следует внедрять в учебные пособия информацию о важности ведения такой деятельности.

1.2.2. Краткая история генетического мониторинга

Генетика, как наука, берет свое начало еще на разработанной более ста лет назад теории эволюции Ч. Дарвина, (Darwin, 1859) и широко известных опытах Менделя (Mendel, 1866). Развитие современной популяционной генетики и теории эволюции основывается на трудах: Вавилова (1920, 1922), Серебровского (1927, 1978), Четверикова (1924), Тимофеева-Ресовского, Майра (Популяции виды и эволюция, 1974 461-465), П. Эрлиха и Р. Холма (Процесс эволюции, 1966), Райта, Добржанского, Фишера, Дубинина, Ромашова.

Большой вклад в разработку основ понимания генетических процессов в популяциях внесла известнейшая работа Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926), в которой содержится три критически важных для популяционной генетики в целом, и нашего исследования в частности, положения:

- «мутационный процесс в природных условиях протекает точно так же, как и в условиях лаборатории. Поэтому мы вправе распространять по крайней мере некоторые выводы, полученные в лаборатории, на природные ситуации»;
- «один из таких выводов – непрерывное во времени возникновение новых мутаций у всех видов живых организмов, другой – рецессивность большинства вновь появляющихся мутаций по отношению к аллелям дикого типа, распространенным в природных популяциях»;
- «характернейшей чертой природных популяций является преобладание в них панмиксии, что делает возможным приложение закона Харди — Вайнберга».

Основной темой работы стала мысль, что видообразование происходит за счет того, что природные популяции обладают высоким уровнем наследственной изменчивости. Практически все последующие изыскания в популяционной и эволюционной генетике строились и продолжают строиться на этих постулатах.

Как можно заметить из высказываний Четверикова, крупные природные популяции обладают определенными свойствами, которых в процессе урбанизации, и сопутствующей ей фрагментации, лишаются изолированные популяции. У них низкая численность, отсутствует панмиксия, в них не соблюдается равновесие Харди-Вайнберга, многие аллели важных генов переходят в рецессивное состояние. Все это приводит к снижению генетического разнообразия, что может привести к гибели всего вида в случае усиленной урбанизации, если этот вид широко подвергается антропогенному прессу.

Основной единицей микроэволюционного процесса является популяция, а суть этого процесса состоит в изменении генетической структуры популяций. Скорость микроэволюции зависит не только от силы отбора, но и от размера популяции, степени изоляции и т.д. Направление микроэволюционного процесса определяется не только отбором, но и случайными изменениями. Помимо таких случайных изменений структуры популяции, как ее численность и появление особей, несущих уникальные гены, можно отдельно выделить такой важный для эволюционного процесса фактор, как случайные изменения частот аллелей разных генов. В природных популяциях, со структурой близкой к равновесной по

Харди-Вайнбергу, случайные процессы могут играть роль одного из движителей эволюции, но они не вносят существенного вклада в сравнении с действием отбора. Однако, с уменьшением численности растет и влияние случайных процессов на генетическую структуру популяции. Так как стохастические процессы ненаправленны, результат подобных изменений может быть непредсказуемым и с высокой долей вероятности может привести к элиминации генов, ответственных за поддержание нормальной жизнедеятельности (Грант, 1980).

Известно, что в процессе эволюции посредством случайных генетических процессов во всех популяциях, даже природных с высокой численностью, откладываются негативные мутации, и последние данные на основе новых методик расчетов подтверждают это (Bräutigam et al., 2022). Число таких мутаций может быть очень велико, но степень их влияния на каждую конкретную популяцию оценить невозможно, пока мутации не начнут приводить к изменениям в важных генах. Было выявлено, что часть потенциально смертельных в условиях инбридинга мутаций элиминируется в процессе изоляции (Chen et al., 2021). Это обусловлено тем, что опасные признаки имеют полигенный характер, а часть аллелей, необходимых для комбинированной активации/деактивации признака выпадает из генофонда при резком уменьшении численности. Однако теми же авторами отмечается, что общий генетический груз от мутаций при изоляции и одомашнивании растет, что является потенциальной опасностью для последующих поколений (Samayoa et al., 2021). В популяциях с низкой численностью, обусловленной антропогенной изоляцией на урбанизированных территориях, количество отрицательных мутаций, в том числе из-за сопутствующего изоляции инбридинга, достигает критических показателей с большой скоростью – в течение нескольких поколений.

В отличие от крупных самоподдерживающихся популяций, в которых основным эволюционным процессом является естественный отбор и наследственная изменчивость, в популяциях фрагментированных территорий в разной степени начинают преобладать случайные генетические процессы (Miles et

al., 2019; Star et al., 2013; Балановский и др., 2011). Доминирующим случайным генетическим процессом является дрейф генов, т.е. случайные изменения частот аллелей. В крупных природных популяциях генетико-автоматические процессы (дрейф генов) приводят к большему генетическому разнообразию и стимулируют эволюцию, однако в изолированных популяциях, особенно с малой численностью, генетический дрейф становится основным фактором истощения генофонда и потери разнообразия (Макеева, Матекин, 1987).

На примере популяций человека уже было выявлено пагубное действие генетико-автоматических процессов (генетический дрейф и следующий за ним инбридинг) на изолированные популяции, в которых не происходит обновление генофонда и его смешение с другими популяциями (Рычков, 1969; Балановский и др., 2011; Star et al., 2013). Результаты длительных и многочисленных исследований показывают, что изоляция в популяциях малой численности приводит к физиологическим отклонениям вследствие случайных изменений частот аллелей и накопления мутаций, приводящими к снижению разнообразия и даже элиминации локусов (Макеева, Матекин, 1987; Labbe et al., 2005; Marks, Spencer, 1991; Hartl, Clark, 2007; Ginzburg, 1979; Champer et al., 2021).

Известно, что такие изолированные популяции могут эволюционировать при удачном стечении обстоятельств, но под действием антропогенных факторов и при ограниченных ресурсах, вызванных изоляцией, популяция недостаточно высокой численности не успевают пройти необходимые этапы и прийти к стабилизации частот генов (Hartl, Clark, 2007; Ginzburg, 1979; Champer et al., 2021; Paril, Philips, 2022). Эти популяции вымирают в течение нескольких поколений, еще до того, как в них могут начаться эволюционные процессы (Hartl, Clark, 2007; Paril, Philips, 2022).

Если рассматривать проблемы с точки зрения экологии, то несмотря на активное изучение антропогенного влияния на популяции животных и растений, недостаточно внимания уделяется генетическим процессам городских популяций и роли фрагментации. До сих пор не существует централизованной системы мониторинга генетической структуры даже крупных популяций, не говоря уже об

изоляциях, и исследования по этой теме проводятся разрозненно (Карабанов, 2013; Васильев, 2009; Григорьева и др., 2012; Chipps et al., 2020; Бархатов и др., 2021). Генетический аспект, несомненно, играет важную роль в экологии и доля влияния генетических процессов тем выше, в сравнении с другими экологическими факторами, чем ниже численность популяции.

В ходе урбанизации изменения происходят очень стремительно, фрагментация приводит к возникновению огромного количества изолятов на небольших по площади территориях и велико количество затронутых видов (Звездина, 2017). Основные генетические процессы малых изолированных популяций – дрейф генов и инбридинг могут служить причинами снижения генетического и видового разнообразия (Miles, 2019). В отличие от естественного отбора, в случаях действия случайных процессов на изолированные популяции более полезные для выживания популяции аллели могут быть элиминированы при разделении на отдельные изоляты (Макеева, 2008; Снегин, Снегина, 2019). Не говоря уже о проблеме потери аллелей в локусах, кодирующих жизненно важные процессы, такие как экспрессию основных ферментов. Для составления стратегии по сохранению таких изолятов необходимо проводить комплексный эколого-генетический мониторинг (Макеева, 2008; Балановский, 2011; Снегин, Снегина, 2019). Влияние действий эффекта основателя и «бутылочного горлышка» на природные популяции хорошо изучены, считается что они могут приводить к видообразованию, и известно, что снижение генетического разнообразия изолятов снижает их приспособленность к меняющимся условиям среды, но при быстрой фрагментации деление популяций на мелкие изоляты и действие случайных генетических процессов с высокой вероятностью приводят к гибели популяции (Майр, 1968; Макеева, 2005; Hartl, 2007; Clutton-Brock, Sheldon, 2010; Акатов, 2013). Для изучения влияния фрагментации требуется сравнивать генофонд изолятов с природными популяциями, мало затронутыми антропогенными факторами, и оценивать динамику изменений в нем, одновременно оценивая численность популяций. Ряд исследований показал, что, как и ожидалось, наблюдается тенденция к снижению аллельного разнообразия в городских

популяциях разных видов животных и растений даже при сохранении численности популяций, что зачастую приводит к быстрому исчезновению отдельных популяций с истощённым генофондом при воздействии множества неблагоприятных условий (Макеева, 2005; Макеева, Белоконь, Малюченко, 2006; Макеева, Смуров, Политов, 2017; Макеева, Смуров, Политов, 2018; Акатов, 2011; Звездина, 2013; Бархатов, 2021; Lettoof DC et al., 2021; Friis G et al., 2022).

Действие дрейфа генов, по последним данным, ввиду способности вызывать появление уникальных для популяции аллелей можно использовать для идентификации (Рембала, 2022). Как уже было упомянуто, это следствие случайного характера действия дрейфа и не связано с наследственной изменчивостью и действием отбора.

1.2.3. Генетические процессы в популяциях

В современных исследованиях, посвященных изменению качества генофонда популяций разных видов животных в результате антропогенного воздействия, можно выделить несколько направлений:

1) промысловая эксплуатация популяций многих видов животных, особенно рыб (Алтухов, 1974, 1977, 1989, Крогиус, 1960, Кирпичников, 1972, 1973, Салменкова и др. 1994, Ricker, 1981, Okazaki, 1982, 1983; Hindar et al, 1991, Carvalho, 1993, Altukhov et al, 2000);

2) хозяйственное использование генофонда пород домашних животных (кур, коров и др.) (Серебровский, 1976, Моисеева и др, 1993, Алтухов, 1995, Столповский, 1997, Никифоров и др., 1998, Loftus et al, 1994, Zakharov et al 1999, Troy et al, 2001);

3) акклиматизация многих видов рыб, млекопитающих и птиц (Алтухов, 1989, Казаков, 1990, Карпевич и др., 1991, Алексеев, Кулачкова, 1999, Kruger, May, 1991);

4) экспериментальные работы по моделированию процессов, происходящих в популяциях (Bun, 1956, Kojima, Yarbrought, 1967, Mac Arthure, Wilson, 1967,

Алтухов, Победоносцева, 1978) и их математическому моделированию (Бланк, Алтухов, 1995, Животовский и др., 1996);

5) слабо разработано направление, посвященное изучению деградации генофонда популяций вследствие фрагментации антропогенных и особенно урбанизированных ландшафтов (Логвиненко и др., 1975, Макеева и др., 1995, Снегин, 1999, Fraquedakis-Tsohs et al, 1997, Arguedas, Parker, 2000, Marques et al, 2001, Zippel, 2002, Makeeva, 2003).

Во всех направлениях наблюдается, что изменение качества генофонда связано главным образом с отрицательными генетическими процессами, уменьшающими гетерозиготность, такими как дрейф генов и инбридинг.

Изучение всех видов изоляции, как в дикой природе, так и в искусственных популяциях, и на сильно фрагментированных территориях необходимо для оценки действия генетических факторов и составления основ для анализа состояния популяций и прогнозирования длительности их жизни. Несмотря на успехи одомашнивания многих видов, оценка их генофонда показывает, что адаптационный потенциал и приспособленность к среде у изменённых видов и подвидов значительно слабее (Pilot et al., 2021). Известно, что многие породы разных одомашненных животных имеют низкую жизнеспособность и небольшую продолжительность жизни, которые очевидны при наблюдении за выведенными направленной селекцией линиями (Еремина, 2022). Но практически не упоминается, что изолированные популяции на урбанизированных территориях под действием случайных генетических процессов приобретают подобные негативные признаки и оказываются на грани исчезновения (Richard Frankham, 2014; Гусева, 2020; Choudhury, 2020; Акопьян, 2021; Rachel H Toczydlowski, 2023; Irene Cobo-Simón, 2023).

Отмеченные процессы в изученных популяциях показывают такие же результаты, как и наблюдаемые при действии случайных генетических процессов на генофонд изолированных популяций с малой численностью населения на урбанизированных территориях. Таким образом, у разных типов животных наблюдаются аналогичные фундаментальные процессы и ответные реакции,

наблюдаемые закономерности, в результате действия дрейфа и сопутствующего ему инбридинга. Следовательно, для оздоровления генофонда, восстановления продуктивных качеств и поддержания жизнеспособности популяций для таких разных групп допустимо использовать описываемый нами Способ.

Перечисленные примеры влияния случайных процессов поднимают вопрос о возможности контроля генофонда изолированных популяций на фрагментированных, в особенности урбанизированных территориях. На основе изученных данных в 2003 году В.М. Макеевой был поставлен эксперимент по оздоровлению генофонда модельных популяций животных с малой численностью, находящихся в быстро меняющейся урбанизированной среде. Уже через два года, в следующем поколении моллюсков, эксперимент по оздоровлению показал свою эффективность, но для оценки долговременности результатов, на наш взгляд, был необходим повторный контроль (Макеева, 2008; 2011). Данное исследование является вторым контролем, оно затрагивает вопрос оценки успешности применённого в поставленном эксперименте метода оздоровления популяций, а сведения о сходстве генетических процессов для животных, растений и человека в разных условиях позволяют сделать предварительные выводы об эффективности данного метода для исчезающих видов животных и растений, в следствие генетической изоляции под действием антропогенной фрагментации ландшафтов (Ч. Ли, 78; Майр, 1968; Эрлих, Холм, 1966).

В последние годы стало разрабатываться много схожих направлений, занимающихся изучением вопроса действия генетических процессов, в первую очередь дрейфа генов, на популяции на фрагментированных ландшафтах и урбанизированных территориях. Такие, например, как ландшафтная геномика (Челомина, 2021). Развитие генетического компонента в экологии в последние годы показывает острую необходимость изучения генетической структуры популяций и действующих на популяции процессов в экологических работах для возможности сохранения видов и поддержания биологического разнообразия под всё увеличивающимся уровнем урбанизации. Важность проведения эколого-генетических мониторингов сейчас уже не подвергается сомнениям.

1.3. Модельные объекты

1.3.1. Кустарниковая улитка

Кустарниковая улитка *Bradybaena fruticum* Müll. (1774), *Mollusca*, *Gastropoda* – лёгочная улитка, относящаяся к семейству *Bradybaenida*. Этот, считающийся реликтовым, наземный моллюск обитает в пойменных лесах на склонах сырых оврагов по всей Европейской части России и Западной Сибири (Лихарев, 1952). Основным субстратом для обитания и основным источником питания служит крапива двудомная *Urtica dioica* L. (1753). Крапива имеет широчайшее распространение по всему земному шару, чему послужила её особенность захвата антропогенно-изменённых территорий, предпочтительно почв богатых азотом, где, при помощи своего развитого корневища, она образует огромные скопления – крапивники (Лунева, 2020). Местообитание вида ограничено распространением крапивы на местности (Лихарев, 1952). Эти моллюски обладают высокими регенеративными способностями и могут восстанавливать потери даже 40% от объёма мускульной ноги (Лихарев, 1952). Питаются кустарниковые улитки почти исключительно крапивой и не совершают миграции в поисках корма (Снегин, 1999). Размножение происходит весной, а при температуре ниже +10°C улитки зарываются в землю до наступления потепления (Лихарев, 1952). Эти особенности биологии, и прежде всего малая подвижность и влаголюбивость, определяют картину расселения вида (Хохуткин, 1971).

Для вида характерен протандрический гермафродитизм, при котором каждая особь вначале формирует мужские половые органы и в возрасте три года становится половозрелой, а затем, в возрасте пяти лет — женские (Макеева, 2008). Заметными отличительными особенностями взрослых особей являются крупный размер (ширина раковины более 17 мм) и оформленность устья (Макеева, 2008). Продолжительность жизни кустарниковой улитки составляет в среднем 5-6 лет (Хохуткин, 1970). Минимальная эффективная численностью, в которой может поддерживаться постоянство генетической структуры, была оценена как 1000 особей (Макеева, Смуров, 2009; Макеева, Смуров, 2010). Раковины кустарниковой улитки полиморфны по цвету и наличию или

отсутствию полосы на раковине (Жигулева и др., 2020). С разнообразием фенотипов раковин можно ознакомиться в Приложениях 1-2. С основным подходом к измерению размера раковин – в Приложении 3

Выбор модельного объекта был обусловлен наличием у данного моллюска целого ряда факторов, удовлетворяющих требованиям задачи по генетико-экологическому мониторингу среды, изучению и оценке действия фрагментации и урбанизации на биоту (Макеева, 2008). На основе этого модельного объекта удалось проследить действие случайных генетических процессов в изолированных популяциях на фрагментированных ландшафтах. Среди важных для мониторинга факторов, отмеченных у *Bradybaena fruticum*:

1. Фенетические – наличие обусловленного генетически фенетического признака наличия или отсутствия полосы на раковине (с доминированием аллеля отсутствия полосы), полиморфность по цвету;
2. Экологические – быстрый ответ на антропогенное воздействие, быстрая смена поколений для возможности отслеживания нескольких поколений в мониторинге, эвритропность, широкий ареал, включающий всю Европейскую Россию, концентрация в местах произрастания крапивы;
3. Биологические – протандрический гермафродитизм, при котором все половозрелые особи проходят сначала стадию самцов, а затем становятся самками, хорошая регенерация, позволяющая производить отбор проб для генетического анализа.

Исследование генетики кустарниковой улитки освещается в ряде работ, среди которых основную долю составляет исследование популяционно-генетической структуры (Снегин, 2005, 2010, 2017, 2019) и оценку генетического разнообразия отдельных популяций, поэтому данное исследование существенно расширяет и дополняет изученную область. Среди открытий последних лет в изучении данного вида можно отметить обнаружение корреляции окраски раковины с интенсивностью накопления тяжёлых металлов в ней. В светлых

раковинах, как и в органах этих особей, наблюдалось больше тяжёлых металлов, чем у улиток с тёмной окраской (Камардин, 2020).

1.3.2. Европейский лось

Лось (*Alces alces* L.) — считается одним из основных охотничьих ресурсов в Российской Федерации, активно эксплуатируется на территориях многочисленных охотничьих хозяйств, населяет все естественные территории страны в пределах своего ареала и представляет интерес как перспективный хозяйственный вид. По данным последних учётов, на 1 апреля 2021 года в Российской Федерации числилось около 1 миллиона 263 тысяч лосей всех подвидов, а на 1 апреля 2022 года – около 1 миллиона 326 тысяч (ФГБУ «Центрохотконтроль»). Одним из главнейших факторов, определяющих предел распространения лоса к югу, является климат лета. Вследствие несовершенной терморегуляции этот вид тяжело переносит высокие летние температуры (Верещагин, 1979). Кроме того, максимальная преодолимая высота снежного покрова для лоса составляет около 70 см, что и составляет пищевую конкуренцию с мелкими животными, как и его способность преодолевать наст, который является лимитирующим фактором для других копытных, например пятнистых оленей. Характерна для лоса большая мозаичность обитания, при которой заселённые им угодья чередуются с пустующими, а места концентраций – с биотопами с низкой плотностью его населения (Верещагин, 1979).

Несмотря на основную ценность в качестве охотничьего вида, в последние годы начинает активно развиваться и хозяйственное направление, где лоса используют на фермах для производства полезного и питательного продукта – молока (Жигулева и др., 2020). Продолжительность дойки обычно составляет 100-135 дней, а средний удой с одной лосихи в среднем составляет 50-100 литров в месяц, но может достигать и более чем 150 литров (Соколов, 2005).

Ведущими селекционными признаками при одомашнивании лосей для нужд сельского хозяйства считаются величина удоя, живая масса особи, содержание жиров и белков в молоке, живая масса, морфологическая структура вымени,

устойчивость к заболеваниям и др. На территории Сумароковской лосефермы, где происходит одомашнивание лосей, ещё в начале работ с лосем фиксировались особи с отклонениями и было отмечено, что «дальнейшее изучение и развитие генетики и селекции лосей необходимо как с точки зрения популяционного анализа, так и в связи с проблемой одомашнивания» (Баранов, 2008). Это подтверждает необходимость ведения мониторинга генофонда таких искусственных популяций.

В связи с необходимостью сравнения генетических процессов, отмеченных в городских изолятах, с процессами природных и искусственно созданных популяций, данный вид, исходя из приведённых выше причин, был выбран как перспективный. В процессе одомашнивания можно будет отследить изменения в изначально богатом природном генофонде в процессе искусственной изоляции. Исследования искусственных популяций показывают накопление негативных изменений в сравнении с природными популяциями (Голубев, 2014; Голубев и др., 2018). Оценка взаимосвязи случайных генетических процессов с физиологическими изменениями представляет как высокую хозяйственную значимость для контроля показателей продуктивности, так и важность для экологии, для подтверждения единообразия генетических процессов, связанных со случайными изменениями частот аллелей в изменениях структуры популяций (Храброва, 2018; Еремина 2022). Такие изменения в природе выявлены и у других охотничьих копытных, например, косуль (Рембала, 2022). Негативное действие дрейфа оценивалось и для растений – было отмечено, что доля популяций с выявленным дрейфом в природе составляет около 5%, а в урбанизированной среде – около 60% (Rachel H Toczydlowski et al., 2023).

Методы оздоровления генофонда могут быть в перспективе применены не только для обогащения популяций урбанизированных территорий в целях сохранения биологического разнообразия, но и для восстановления генетического разнообразия хозяйственно значимых видов для поддержания высокого уровня продуктивности (Костюнина, 2018; Попов, 2019; Евдокимов, 2019; Попов, 2023).

1.3.3. Дикий кабан и породы свиней

Дикий кабан (*Sus scrofa* L.) — это один из важнейших охотничьих ресурсов в Российской Федерации, он распространён практически повсеместно на территории страны и имеет высокую хозяйственную и экономическую значимость. Одомашненный кабан положил начало домашней свинье (*Sus scrofa domesticus*), которая несомненно является одним из важнейших хозяйственных ресурсов России. Для сравнительного анализа искусственных популяций домашних свиней в качестве изолятов и сравнения данных с диким кабаном и другими изученными видами, мы выбрали несколько наиболее распространённых пород свиней (Большая белая, Ландрас, Дюрок, Йоркшир). Наша гипотеза состояла в том, что на свиноводческих фермах происходят те же самые экологические и генетические процессы, что в изолированных популяциях на фрагментированных территориях. Оценивалось как состояние природных популяций дикого кабана, так и состояние группировок разных пород на фермах. В условиях ферм действие дрейфа генов и сопутствующего ему инбридинга будет особенно заметно и удобно для изучения, а одним из важных индикаторов его действия послужит количество аллелей в популяциях. Снижение аллельного разнообразия может являться одной из основных причин жизнеспособности и продуктивных качеств свиней на фермах (Евдокимов, 2019)

Глава 2. Материалы и методы

2.1. Территории исследования

2.1.1. Кустарниковая улитка

В нашей работе рассматриваются результаты применения Способа восстановления генетического разнообразия. Нами была осуществлена валидация эффективности данного способа. Для подтверждения и оценки эффективности Способа поддержания жизнеспособности популяций животных, на основе эксперимента по оздоровлению ряда популяций кустарниковой улитки в 2003 году, был осуществлен анализ популяционно-генетической структуры 10 популяций кустарниковой улитки. Из десяти популяций шесть относятся к особо охраняемым природным территориям города Москвы и четыре – к территориям Подмосковья. Всего на этих десяти площадках за период 2017-2019 гг. было изучено 1198 особей кустарниковой улитки, из них 444 было отобрано для исследования по 13 изоферментным локусам. Учёт и сбор улиток происходил в период с 16.05.2017 по 26.08.2019.

Пункты сбора улиток в Подмосковье: природный заказник «Звенигородская биостанция МГУ и карьер Сима» (Рис. 1), деревня Городок на берегу Можайского водохранилища (Рис 2.), деревня Мешково (Киевское шоссе, 2 площадки) (Рис. 3).

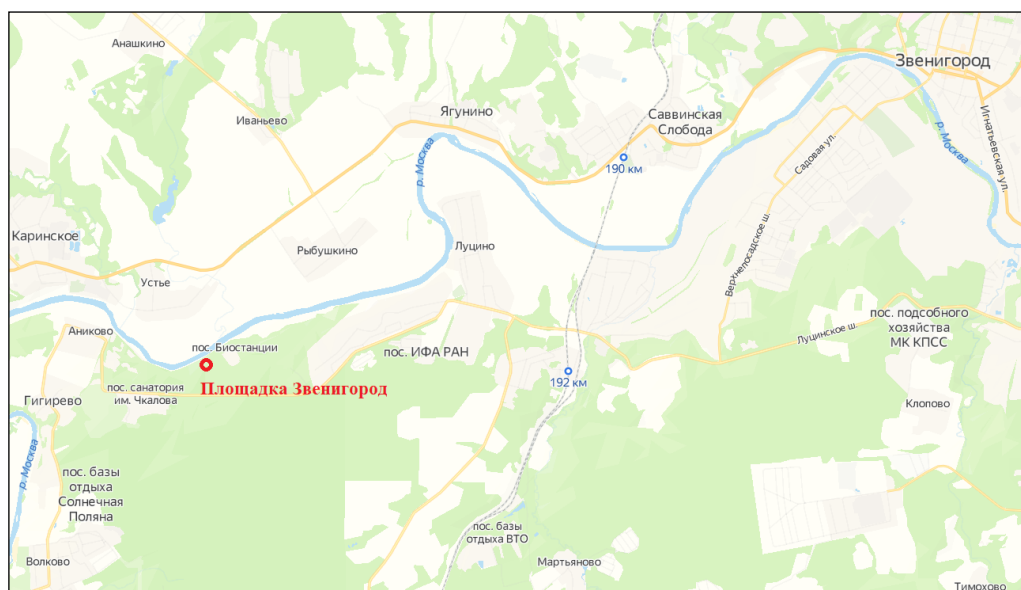


Рисунок 1. Пункт сбора «Звенигород»

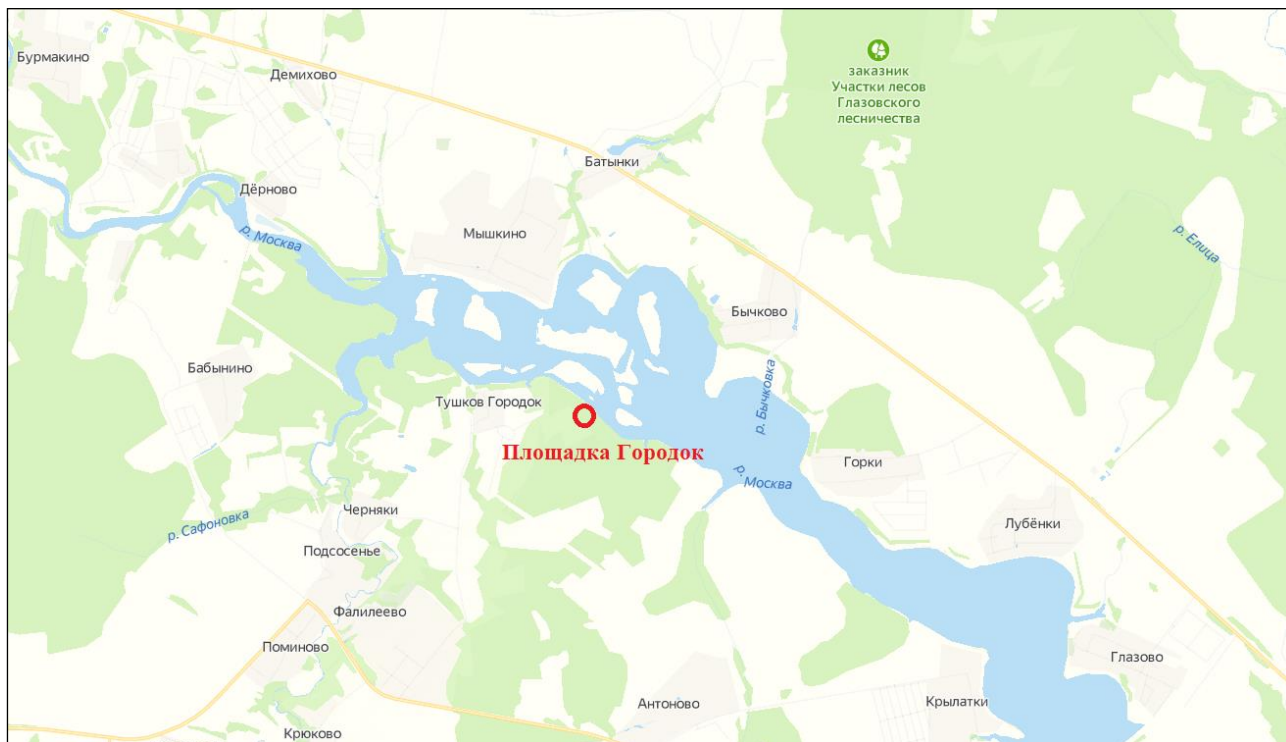


Рисунок 2. Пункт сбора «Городок»

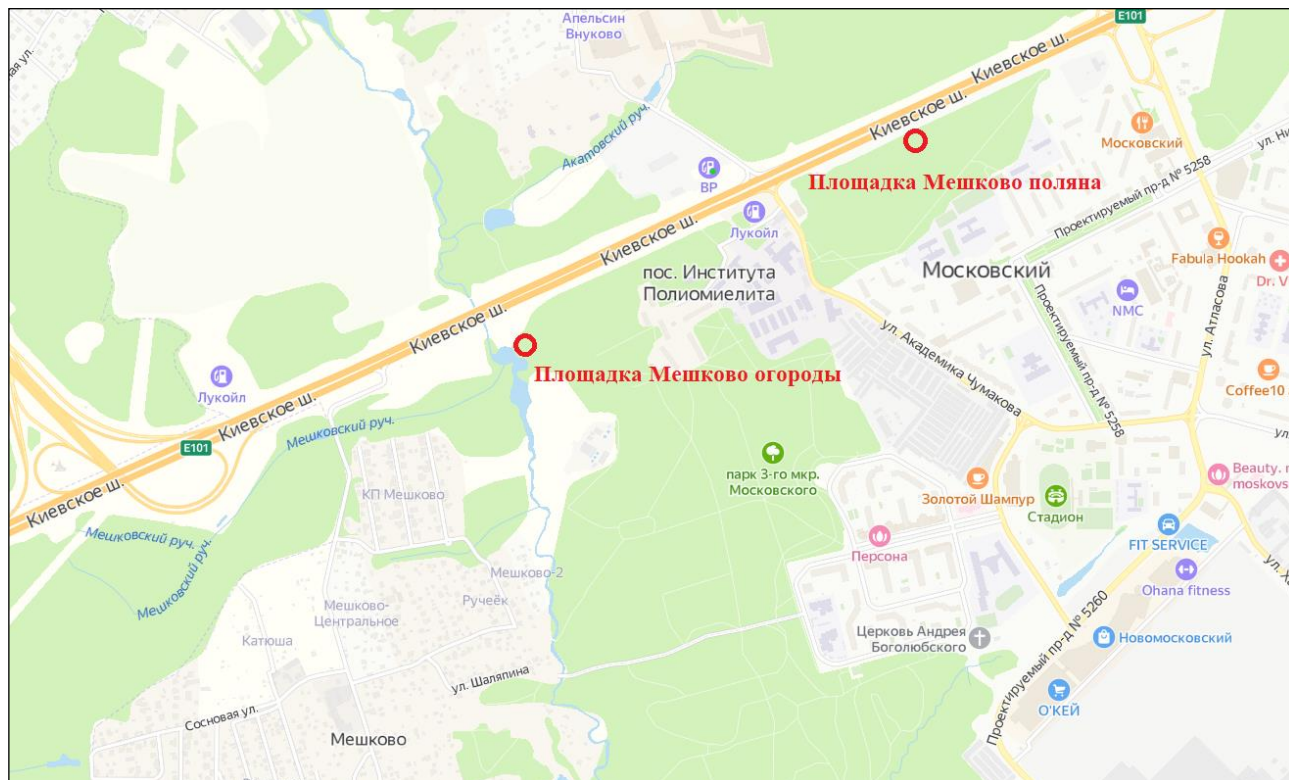


Рисунок 3. Пункты сбора «Мешково поляна» и «Мешково огороды».

Пункты сбора улиток в Москве: национальный парк Лосиный остров (она же площадка Сокольники), природно-исторические парки (Измайлово, Кузьминки–Люблино, Битцевский лес), природные заказники (Воробьевы горы, усадьба Узкое) (Рис. 4).

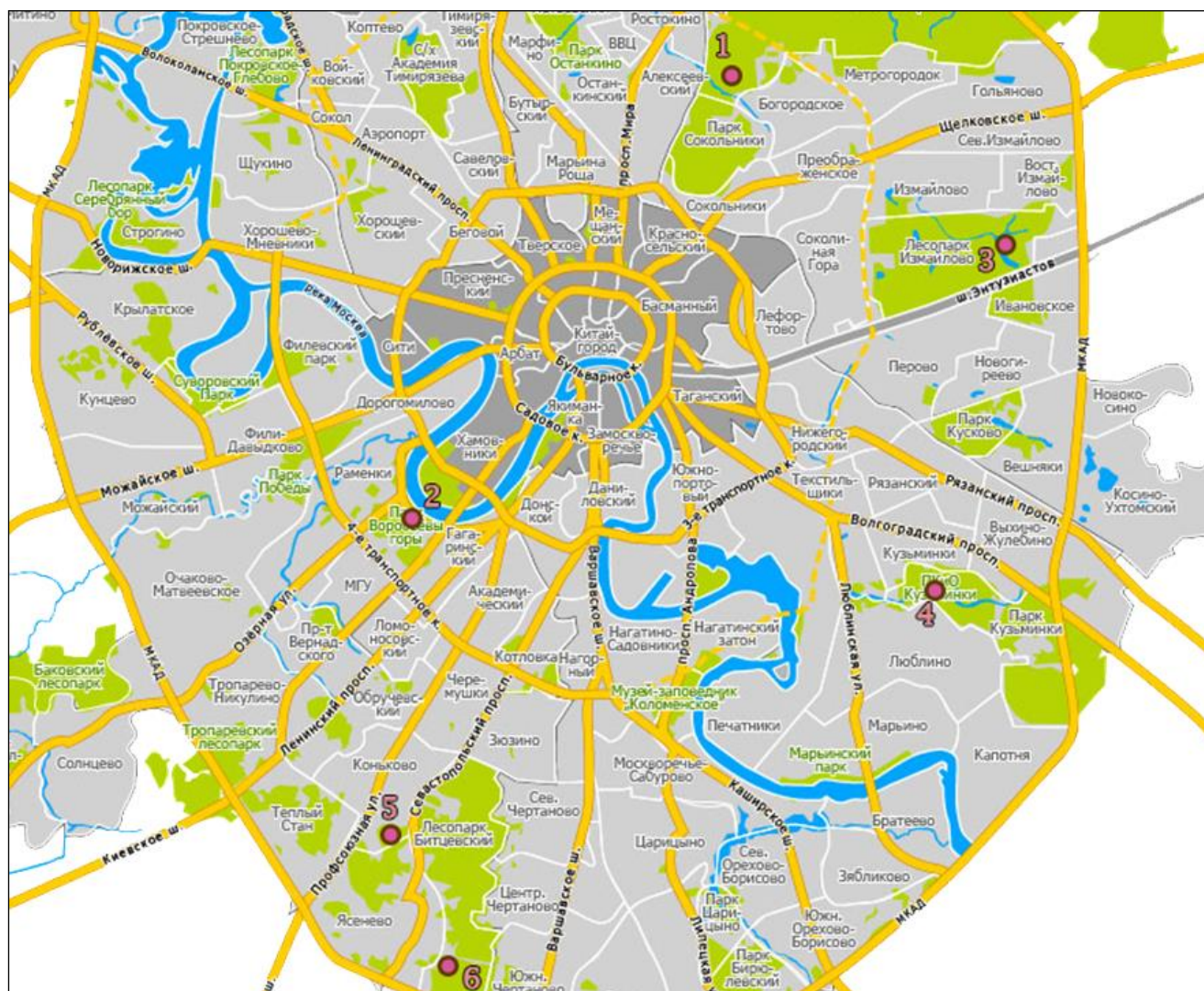


Рисунок 4. Пункты сбора кустарниковой улитки на территории Москвы: 1 – национальный парк Лосиный остров; 2 – природный заказник Воробьевы горы; 3 – природно-исторический парк Измайлово; 4 – природно-исторический парк Кузьминки-Люблино; 5 – усадьба Узкое; 6 – парк Битцевский лес.

2.1.2. Европейский лось

В рамках работы было исследовано 169 особей, отобранных из трёх популяций. Две популяции являются естественными и одна искусственно созданная для целей одомашнивания лося. Материал природных популяций был собран в охотничьих хозяйствах 12 районов Костромской и 10 районов Ярославской областей. Искусственная популяция относилась к лосеферме Государственного заказника «Сумароковский» в Костромской области.

2.1.3. Дикий кабан и породы свиней

Всего было изучено 320 особей кабана и домашних свиней. Особи дикого кабана изучались в районах Орловской области. Породы домашних свиней изучались в популяциях с ферм Центрально-Чернозёмной области: Белгородская область (Дюрок и Ландрас), Курская область (Йоркшир), и Воронежская область (Большая белая).

2.2. Методика учета и сбора материала

2.2.1. Кустарниковая улитка

Сбор моллюсков производился с листьев и стеблей крапивы, а также с земли, с других растений и камней. Одновременно со сбором осуществлялся учёт численности улиток на площадках в один квадратный метр. Средняя численность популяции определялась по средней численности на трёх участках площадью 1 м².

2.2.2. Европейский лось

Для анализа популяций лося было собрано 66 образцов мышечной ткани от особей, добытых в охотничьих хозяйствах Костромской области и 83 образца мышечной ткани от животных, добытых в хозяйствах Ярославской области (Макеева и др., 2021). Для анализа искусственной популяции было отобрано 20 образцов волосяных луковиц шерсти лосей из лосефермы (Макеева и др., 2021).

2.2.3. Дикий кабан и породы свиней

Для изучения популяций кабана и пород свиней всего было собрано 320 образцов мышечной ткани (для дикого кабана) и ткани ушных раковин (для домашних свиней). Образцы тканей 30 особей дикого кабана были добыты в районах Орловской области. Также для анализа были собраны образцы тканей ряда пород домашних свиней из 4 популяций с ферм Центрально-Чернозёмной области: Дюрок – 67 особей, Йоркшир – 108 особей, Ландрас – 50 особей, Большая белая – 65 особей (Снегин и др., 2021).

2.3. Методика выделения размерно-возрастных групп

В популяциях кустарниковой улитки выделяют наличие трёх основных размерно-возрастных групп. Первые две группы являются неполовозрелыми и различаются только диаметром и числом витков раковины, а третья группа, к которой относятся половозрелые особи, отличается чётко оформленным устьем раковины.

Первая группа: диаметр раковины до 9 мм и не больше 3,5 витков раковины;

Вторая группа: диаметр раковины от 9 до 17 мм, от 3,5 до 4 оборотов раковины;

Третья группа: больше 17 мм в диаметре и больше 3,5 витков раковины, оформленное устье раковины.

Улиток малого размера (до 3 мм), относимых к нулевой группе, не собирали, но учитывали в рамках первой группы.

2.4. Методика оценки фенотипических признаков

Для оценки популяционно-генетической структуры кустарниковой улитки особи отбирались случайным образом. Оценивались полиморфные фенотипические признаки, такие как цветовая морфа (красные, коричневые и желтые раковины), а также признак наличия или отсутствия полосы на раковине. В качестве основного показателя разнообразия использовалась частота аллеля

признака полосатых раковин. Частота аллеля определяется через стандартное уравнение генетического равновесия Харди-Вайнберга (Hardy, 1908; Weinberg, 1908):

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1, \quad (1)$$

где, p^2 – доля гомозиготных особей по аллелю p , q^2 – доля гомозиготных особей по аллелю q , $2pq$ – доля гетерозиготных особей.

Частоту аллеля полосатости p в таком случае получают извлечением корня из доли гомозиготных по полосатости особей p^2 .

Доля гомозиготных по полосатости особей вычислялась по формуле:

$$p^2 = N_1/N, \quad (2)$$

где, p^2 – доля гомозиготных особей по аллелю p , N_1 – количество особей с полосой на раковине, N – общее число особей в выборке.

2.5. Методика изоферментного анализа

В связи с тем, что фенотипические признаки генетически наследуются с доминированием и при анализе фенотипических признаков невозможно точно подсчитать количество гетерозигот, был проведён анализ полиморфных локусов ряда ферментов у кустарниковой улитки. Наследование данных ферментов происходит кодоминантно, поэтому на электрофореграмме ферментов можно видеть как доминантные, так и рецессивные аллели. Анализируемые ферменты были выбраны из-за их важности в метаболических процессах. Указанные ферменты жизненно необходимы большинству видов животных и потеря разнообразия в экспрессии этих ферментов может оказывать прямое влияние на адаптационные способности и выживаемость особей в популяции.

Был применён метод выделения белков электрофорезом в крахмальном геле. Использовались маркеры по 13 полиморфным локусам 10 ферментов.

Пробоподготовка заключалась в отрезании небольшого объёма (3-5 мг) мышечной ткани ноги улитки стерильным скальпелем и помещении образца в микропробирку типа Эппендорф объёмом 1,5 мл. Указанный объём мышечной

ткани не оказывал существенного вреда моллюскам. После отрезания образца тканей, улитки возвращались в место обитания и процесс отбора проб не нарушал биоэтических норм. Пробирки сохранялись в холоде при температуре не выше +4°C. В лабораторных условиях проводилась гомогенизация материала путём равномерного растирания мышечной ткани в растворе, состоящем из 100 мкл 0,05 М Трис-НСl буфера (рН=7,7) с добавлением 3% поливинилпирролидона.

Экстракция проводилась в холодильнике при $t=+4^{\circ}\text{C}$ на протяжении 6-8 часов. Гомогенаты образцов заносились в лунки на геле при помощи бумажных фитилей марки Whatman 3ММ.

Разделение ферментов электрофорезом проводилось в 13,5%-м крахмальном геле в двух буферных системах:

I – морфолин-цитратной, рН 7,8 (состав геля: 45 г крахмала, 5 г сахарозы, разбавленные H_2O до 340 мл, добавлялось 17 мл морфолин-цитрата) (Clayton et al., 1972);

II – литий-ОН-боратной, рН 8,1 (состав геля: 54 г крахмала и 6 г сахарозы, разбавленные H_2O до 400 мл, добавлялось 20 мл лития-ОН) (Clayton et al., 1972).

После проведения электрофореза гелевые блоки разрезались горизонтально вдоль для получения 13 срезов по количеству исследуемых локусов: 4 среза под буферный раствор I и 9 срезов под буферный раствор II.

Использованные ферментные системы, буферы и зоны активности ферментов представлены в таблице 1. Результаты обрабатывались с помощью программных комплексов PopGene 1.32 и GenAlEx V6.503 (Yeh et al., 1999; Peakall et al., 2012).

Таблица 1. Изученные ферментные системы для анализа генетической изменчивости кустарниковой улитки

Фермент	Аббревиатура	Номер по К.Ф.	Буферная система ¹	Число зон активности	Интерпретируемые локусы
Эстераза	EST	3.1.1...	II	6	<i>Est-2, Est-3, Est-4, Est-5</i>
Глутамат – оксалоацетат-трансаминаза	GOT	2.6.1.1	II	1	<i>Got-1</i>
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	I	2	<i>Idh-1</i>
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1	II	2	<i>Lap-2</i>

Продолжение Таблицы 1.

Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37	I	3	<i>Mdh-1</i>
Фосфоэнолпируват-карбоксилаза	PEPCase	4.1.1.31	I	1	<i>Pepcase</i>
6-Фосфоглюконат-дегидрогеназа	PGD	1.1.1.44	I	2	<i>6-Pgd-2</i>
Фосфоглюкоизомераза	PGI	5.3.1.9	II	2	<i>Pgi-1</i>
Фосфоглюкомутаза	PGM	2.7.5.1	II	2	<i>Pgm-1</i>
Супероксиддисмутаза	SOD	1.15.1.1	II	2	<i>Sod-2</i>

¹Буферные системы: **A** – морфолин-цитратная, pH 7,8 (Clayton et al., 1972); **B** – трис-цитрат-LiOH-боратная, pH 8,1 (Clayton et al., 1972)

2.6. Методика анализа по микросателлитным локусам ДНК

Образцы мышц (3–5 г) и ушной ткани полученные от особей европейского лося, дикого кабана и пород свиней были помещены в пробирки и хранились в холодильнике при 18 °С. Волосыные луковицы фиксировались в 70 % спирте. Образцы были собраны в период с 15 октября 2017 г. по 15 января 2018 г. ДНК выделяли с помощью набора DNA-Extran-2 (ООО «Синтол», Россия), согласно приложенному протоколу (Макеева и др., 2021; Снегин и др., 2021).

В качестве ДНК-маркеров для лося были использованы 9 микросателлитных локусов, скомпонованных в одну оригинальную мультиплексную панель: BL42, BM1225, BM4513, BM848 (Bishop et al., 1994); Map2C (BOVTAU) (Bishop et al., 1994; Moore et al., 1992); NVHRT21 (Roed, Midthjell, 1998); RT24, RT30, (Wilson et al., 1997; Glynis Price 2016). Праймеры для полимеразной цепной реакции (ПЦР) были подобраны с учетом проведения амплификации всех 9 локусов в одной пробирке. Размер всех амплифицируемых ПЦР-продуктов с учетом всех известных аллелей составил <400 пар нуклеотидов (Макеева и др., 2021).

В качестве ДНК-маркеров для кабана и свиней использовалось 12 микросателлитных локусов (S0101, S0155, S0228, S0355, S0386, SW24, SW240, SW72, SW857, SW911, SW936, SW951) (Снегин и др., 2021). Праймеры также были подобраны с учетом проведения амплификации всех 12 локусов в одной пробирке. Размер амплифицируемых ПЦР-продуктов в данном случае составил <300 пар нуклеотидов.

ПЦР-реакцию проводили на амплификаторе Verity (Applied Biosystems, США) в 20 мкл смеси, содержащей 20 нг геномной ДНК, ПЦР-буфер [45 ммоль трис-HCl (pH 8,3), 50 ммоль KCl, 2 ммоль MgCl₂), 0,25 ммоль dNTP, 0,5 мкмоль праймера, 1 ед. *Taq*-ДНК-полимеразы (ингибированной для горячего старта). Параметры ПЦР: 94 °C — 3 мин; 98 °C — 30 с; 59 °C — 120 с, 72 °C — 90 с, 4 цикла; 94 °C — 30 с, 59 °C — 120 с, 72 °C — 90 с, 6 циклов; 90 °C — 30 с, 59 °C — 120 с, 72 °C — 75 с, 20 циклов; 68 °C — 30 мин (Макеева и др., 2021).

Фрагментный анализ ПЦР-продуктов был проведен на автоматическом капиллярном ДНК-секвенаторе ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems, США). Праймеры были мечены четырьмя флуоресцентными красителями, детектируемыми в каналах Blue (FAM), Green R6G). Стандарт длины СД 450 (ООО «Синтол», Россия) был мечен третьим флуоресцентным красителем и детектировался в отдельном канале Orange одновременно с продуктами ПЦР (Макеева и др., 2021).

После амплификации к 1 мкл ПЦР-продукта было добавлено 9 мкл формамида Hi-Di™ и 0,5 мкл раствора размерного стандарта СД 450. Подготовленные таким образом образцы анализировали на ДНК-секвенаторе ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems, США). Размеры фрагментов анализировали с помощью программного обеспечения GeneMapper R Software ver. 4.1 (Applied Biosystems) (Макеева и др., 2021).

На основании полученных частот генотипов рассчитывали частоты аллелей в популяциях, а также показатели внутривидового разнообразия и межвидовой дифференциации в программах PopGene 1.32 и GenAlEx V6.503 (Yeh et al., 1999; Peakall et al., 2012).

2.7. Методика статистической обработки

2.7.1. Методика оценки состояния генофонда

Оценка генетического разнообразия популяций осуществлялась при использовании значений частот аллелей изученных локусов, которые являются количественным показателем для популяции.

Частота аллеля вычислялась по следующей формуле (Зайцев, 1973):

$$p(x) = \frac{\sum_{i=1}^L n_i}{N_{n_i}}, \quad (3)$$

где p – частота гена (доля отдельного аллельного гена в общем генофонде популяции), n_i – число особей, имеющих данный аллель в выборке, N – общий объём выборки, L – число изученных локусов.

Уровни генетического разнообразия популяций оценивались по следующим стандартным генетическим параметрам: доля полиморфных локусов (P), среднее и эффективное число аллелей на локус (N_A и N_E), средняя наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность (H_O и H_E) и по другим показателям, с использованием следующих формул (4-14):

Доля полиморфных локусов вычислялась по данной формуле (Левонтин, 1978):

$$P = \sum_{i=1}^L x \frac{l_i}{L}, \quad (4)$$

где P – доля полиморфных локусов, l – число полиморфных локусов в выборке, L – число изученных локусов;

Средняя наблюдаемая гетерозиготность по совокупности локусов вычислялась по этой формуле Райта (Wright, 1943):

$$H_O = \frac{1}{L} x \frac{\sum_{i=1}^L n_i}{N_i}, \quad (5)$$

где H_O – средняя наблюдаемая (эмпирическая) гетерозиготность по совокупности изученных локусов, L – число изученных локусов, n_i – число особей гетерозиготных по i -тому генотипу, N_i – общий объём выборки;

Средняя ожидаемая гетерозиготность по совокупности локусов вычислялась по формуле (Wright, 1943):

$$H_E = 1 - \sum_{i=1}^{n_i} \bar{p}_i^2, \quad (6)$$

где H_E – средняя ожидаемая гетерозиготность по совокупности изученных локусов, $\bar{p}_i$ – средняя частота аллеля в совокупной (подразделённой) популяции;

Среднее число аллелей на локус по совокупности локусов вычислялось по формуле Кимуры и Кроу (Kimura, Crow, 1963):

$$A_0 = \frac{1}{L} \times \sum_{i=1}^L n_i, \quad (7)$$

где n_i – число всех аллелей по этому локусу, гетерозиготность по совокупности изученных локусов, L – число изученных локусов, A_0 – среднее число аллелей на локус;

Среднее эффективное число аллелей на локус по совокупности локусов вычислялось по формуле (Kimura, Crow, 1963):

$$A_E = \frac{1}{1-H_i}, \quad (8)$$

где H_i – средняя гетерозиготность i -й популяции, при условии, что эффективная численность в панмиктической популяции соответствует обратной величине доли в ней гетерозиготных особей, A_e – среднее эффективное число аллелей на локус.

Для оценки **генетической дифференциации** исследуемых популяций использовались **F-статистики Райта**, включающие несколько F-коэффициентов (коэффициентов инбридинга) (Wright, 1951). Эти индексы количественно отражают отклонение от панмиксии (при $H_E \neq H_O$) и определяются соотношением гетерозиготных и гомозиготных генотипов (Макеева и др., 2005).

F_{IS} – коэффициент инбридинга особей относительно популяции (субпопуляции), к которой она принадлежит:

$$F_{IS} = \frac{1-H_O}{H_E}, \quad (10)$$

F_{ST} – индекс подразделённости популяций (коэффициент инбридинга субпопуляции относительно целой популяции):

$$F_{ST} = \frac{\sigma^2}{pq}, \quad (11)$$

где σ^2 – варианса аллельных частот по выборкам, p, q – взвешенные средние частоты аллелей;

F_{IT} – коэффициент инбридинга особей выборки относительно целой популяции (вида в целом). Соотношение между этими величинами задаётся равенством:

$$F_{IT} = F_{ST} + (1 - F_{ST})F_{IS}, \quad (12)$$

Дендрограммы генетического сходства между изученными популяциями кустарниковой улитки строились в соответствии со стандартными генетическими дистанциями (D) (Nei, 1972).

Генетическая расстояние (дистанция) – условная единица, которая вычисляется по следующей формуле (Nei, 1972):

$$D = -\ln I, \quad (13)$$

где D – генетическое расстояние (дистанция), I – генетическое сходство, то есть вероятность, идентичности (совпадения) аллельных генов в двух популяциях для i -того локуса.

$D = 0$ двух популяций с одинаковыми частотами аллелей, $I=1$ даже при различных соотношениях генотипов.

Идентичность аллельных генов для совокупности локусов вычисляется по следующей формуле (Nei, 1972):

$$I = \frac{\bar{J}_{xy}}{\sqrt{\bar{J}_x \bar{J}_y}}, \quad (14)$$

где $\bar{J}_x, \bar{J}_y$ – средние арифметические по всем локусам, x_i и y_i – частоты аллеля в популяциях x и y соответственно.

В пределах дендрограммы проведена кластеризация выборок, т.е. объединение их всех в иерархически соподчинённые группы (Sneath, Socal, 1973). Снит и Сокал ввели аббревиатуру UPGMA для ссылки на этот метод, как на метод невзвешенного попарного арифметического среднего: unweighted pair – group method using arithmetic averages (Sneath, Socal, 1973).

Для расчётов использованы программы PopGene 1.32 и GenAlEx V6.503 (Yeh et al., 1999; Peakall et al., 2012).

2.7.2. Методика оценки уровня достоверности результатов

Для оценки достоверности результатов применялось несколько статистических методов.

Для оценки различия выборок между собой применялся t-критерий Стьюдента (Student, 1908):

$$t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}, \quad (15)$$

где $\bar{x}_1$ и $\bar{x}_2$ – средние арифметические по выборкам, m_1 и m_2 – размеры выборки.

Для оценки достоверности результатов исследования применялась формула распределения хи-квадрат (Pearson, 1900):

$$\chi^2 = \sum \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}, \quad (16)$$

где O_i – наблюдаемая частота, E_i – ожидаемая частота.

Для оценки достоверности различия между показателями по выборкам использовался точный тест Фишера (Fisher, 1922):

$$\varphi = (\varphi_1 - \varphi_2) \times \sqrt{\frac{n_1 \times n_2}{n_1 + n_2}}, \quad (17)$$

где φ_1 и φ_2 – углы соответствующие выборкам, n_1 и n_2 – объёмы выборок. Значения углов φ_1 и φ_2 вычисляются по следующей формуле:

$$\varphi = 2 \times \arcsin \sqrt{p}, \quad (18)$$

где p – частота признака, по которому сравниваются выборки.

2.7.3. Методика прогнозирования длительности жизни популяций

Для прогнозирования времени существования популяций применялись формулы М. Э. Сулея (Сулей, 1983):

$$t = 1,5N_e, \quad (19)$$

где t – число поколений, N_e – эффективная численность популяции.

Для вычисления эффективной численности популяции использовалась формула Райта (Wright, 1922):

$$N_e = \frac{4N_m \times N_f}{N_m + N_f}, \quad (20)$$

где N_m – число самцов, N_f – число самок, N_e – эффективная численность популяции.

Для учёта увеличения коэффициента инбридинга за одно поколение, была применена следующая формула Райта (Wright, 1922):

$$\Delta F = \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f}, \quad (21)$$

где N_m – число самцов, N_f – число самок, ΔF – увеличение коэффициента инбридинга за одно поколение.

Пороговым значением ΔF Сулей взял $\Delta F = 0,5 - 0,6$. С учётом этих значений формула Сулея принимает такой вид (Сулей, 1983):

$$\Delta f = 1 - (1 - \frac{1}{2}N_e)^t, \quad (22)$$

Глава 3. Результаты и обсуждение¹

3.1. Результаты анализа структуры популяций кустарниковой улитки

3.1.1. Результаты анализа фенетических признаков

3.1.1.1. Частота аллеля полосатости

В данном исследовании оценивались изменения в частоте признака полосатости раковин кустарниковой улитки после проведения эксперимента по оздоровлению ряда популяций, а также проводилось сравнение текущего состояния популяций с контролями в течение всего мониторинга. Данные длительного эколого-генетического мониторинга частоты признака полосатости раковины за весь период наблюдений с 1975 по 2019 годы представлены в Таблице 2.

Таблица 2. Частота признака наличия полосы на раковине кустарной улитки и частота аллеля признака полосатости раковины (Макеева, Алазнели и др., 2019; Макеева, Смуров и др., 2019; Алазнели и др., 2019; Алазнели и др., 2021; Makeeva, Alazneli et al., 2021)

Пункт сбора	Год	Численность всех возрастов (N)		Частота полос на раковине	Частота аллеля полосатости
		Всего	Полосатых		
Городок	2003	171	75	0,4386	0,6623
	2017-2019	168	49	0,2917	0,5401
Звенигород	1977	2480	1010	0,4073	0,6382
	1989	497	238	0,4789	0,6920
	2003	102	44	0,4314	0,6568
	2017-2019	86	37	0,4302	0,6559

¹ Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в работах:

Результаты длительного мониторинга и эксперимента по обогащению генофонда популяций кустарниковой улитки *bradybaena fruticum* (Mull.) на урбанизированных территориях / В.М. Макеева, И.Д. Алазнели, А.В. Смуров и др. // Генетика. — 2021. — Т. 57, № 1. — С. 116–122. DOI: 10.1134/S1022795421010099 — Q4 — SJR — 0,19 — IF РИНЦ — 1,1 — 0,63 п.л., личный вклад — 0,42 п.л.

Генетическое разнообразие популяции центральноевропейского кабана (*sus scrofa scrofa*) и пород домашних свиней (*sus scrofa domesticus*) на основе микросателлитных локусов ДНК / Э.А. Снегин, И.Д. Алазнели, В.М. Макеева, А.П. Каледин и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2021. — Т. 25, № 8. — С. 822–830. DOI: 10.18699/VJ21.095 — Q2 — SJR — 0,33 — IF РИНЦ — 2,217 — 0,37 п.л., личный вклад — 0,22 п.л.

Сравнительный анализ генетического разнообразия естественных популяций лося (*alces alces* (L.)) из Европейской России и популяции Сумароковской лосефермы / В.М. Макеева, И.Д. Алазнели, А.В. Смуров, А.П. Каледин и др. // Экологическая генетика. — 2021. — Т. 19, № 4. — С. 303–312. — Q4 — K1 — SJR — 0,19 — IF РИНЦ — 1,185 — 1,0 п.л., личный вклад — 0,56 п.л.

Продолжение Таблицы 2.

Мешково огороды	1977	1906	227	0,1191	0,3451
	1989	465	52	0,1118	0,3344
	2003	53	8	0,1509	0,3885
Мешково поляна у Киевского шоссе	1977	3504	586	0,1672	0,4089
	1989	324	45	0,1389	0,3727
	2003	367	74	0,2016	0,4490
	2017-2019	188	50	0,2660	0,5157
Узкое	2003	436	163	0,3739	0,6114
	2017-2019	128	63	0,4922	0,7016
Измайловский парк	2003	195	29	0,1487	0,3856
	2017-2019	80	18	0,2250	0,4743
Лосиный остров	2003	320	24	0,0750	0,2739
	2017-2019	104	2	0,0192	0,1387
Кузьминки	1989	1276	330	0,2586	0,5085
	2003	94	4	0,0426	0,2063
	2005	170	37	0,2176	0,4665
	2017-2019	128	29	0,2266	0,4760
Битцевский лес	2003	160	48	0,3000	0,5477
	2005	129	23	0,1783	0,4222
	2017-2019	163	43	0,2638	0,5136
Воробьевы горы	2003	216	11	0,0509	0,2257
	2005	202	50	0,2475	0,4975
	2017-2019	97	21	0,2165	0,4653

Динамика частоты аллеля полосатости раковины в 10 популяциях кустарниковой улитки за весь период мониторинга с 1975 по 2019 гг. показывает следующие результаты (Рис. 5). Наблюдается достоверное ($p < 0,01$) постоянство генетической структуры в крупных природных популяциях (Звенигород, Городок), и достоверные ($p < 0,01$) сдвиги частот аллелей в мелких изолированных городских популяциях (Воробьевы горы, Кузьминки, Лосиный остров) (Макеева, Смуров и др., 2019; Алазнели и др., 2019). Закрепление частоты аллеля в популяции Битцевский лес объясняется равновесием между силами отбора и случайными генетическими процессами – дрейфом генов и инбридингом (Алазнели и др., 2021).

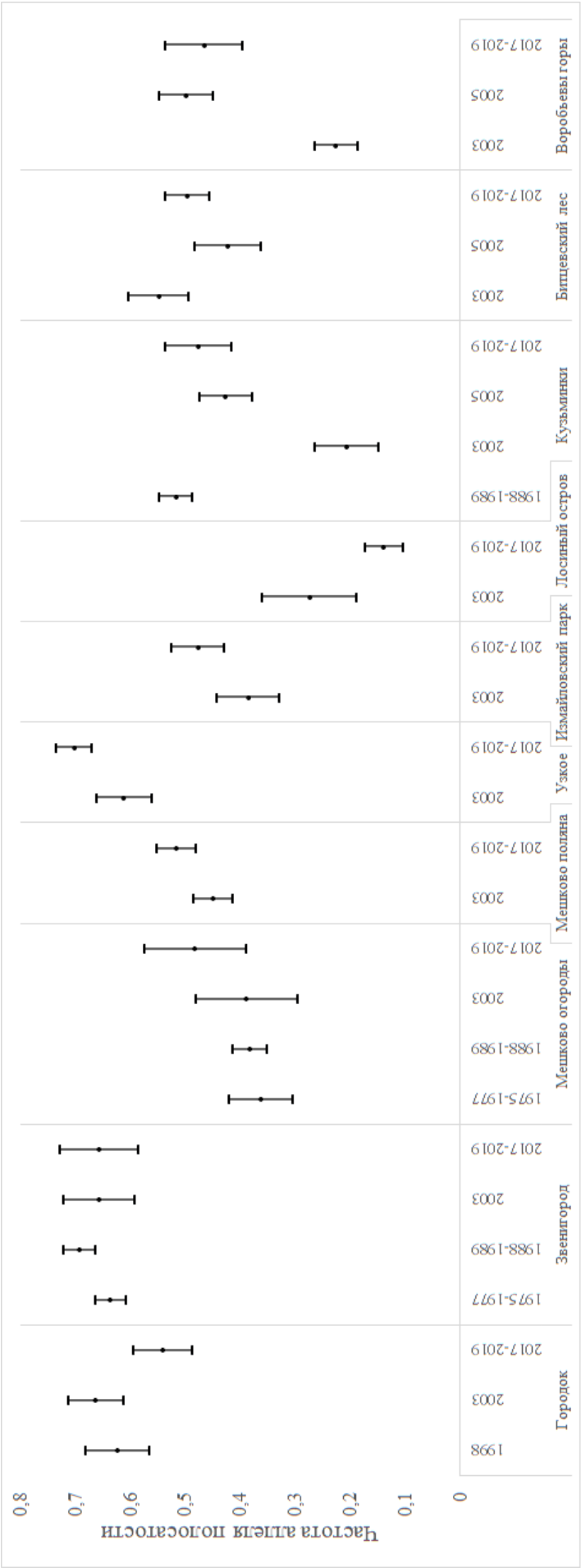


Рисунок 5. Динамика частоты аллеля полосатости в 10 популяциях кустарниковой улитки за 1975-2019 гг. (Makeeva, Alazneli et al., 2021)

3.1.1.2. Окраска раковин

Результаты оценки связи частоты светлых раковин улиток с биотопами показывают достоверное различие в частоте улиток с жёлтыми раковинами между затенёнными незатенёнными биотопами (Табл. 3). От общего числа улиток незатенённых биотопов 27% имеют жёлтую окраску раковины, а для затенённых биотопов доля улиток с жёлтым окрасом раковины составляет 23%. К затенённым биотопам отнесены популяции Городок, Звенигород, Узкое, Битцевский лес, а к незатенённым – все остальные (Макеева, 2008). Подтверждено увеличения частоты светлой формы в последующие года в сравнении с предыдущими контролями – в 2003 году доля улиток с жёлтыми раковинами составляла 12%, а в 2017-2019 годах она составляла уже 25%. Можно судить об отборе в сторону светлых форм в связи с осветлением ландшафта в процессе его антропогенной трансформации, так как это осветление явно наблюдалось с годами (Макеева, Смуров и др., 2019, Макеева и др., 2018, Макеева, Алазнели, Смуров и др., 2019).

Таблица 3. Различие в частоте улиток с желтыми раковинами в биотопах разным уровнем освещённости (Макеева и др., 2018, Макеева, Алазнели, Смуров и др., 2019)

Год	2003			2017-2019			V	F
Биотоп	Численность		Частота жёлтых раковин	Численность		Частота жёлтых раковин		
	Общая	Жёлтых		Общая	Жёлтых			
Затенённые биотопы	869	168	0,2294	545	125	0,2294	3635	93,807
Незатененные биотопы	1480	121	0,2692	743	200	0,2692		

Статистически достоверно ($p < 0,05$) при $V=1286$ и $F=2,668$ подтверждено различие в частоте жёлтых раковин в затенённых и незатенённых биотопах, и повышение доли жёлтых раковин в 2017-2019 гг. в сравнении с прошлыми годами ($V=3635$, $F=93,807$) (Макеева и др., 2005).

3.1.2. Результаты изоферментного анализа

3.1.2.1. Частоты аллелей полиморфных локусов

Данные по частотам аллелей тринадцати полиморфных локусов изоферментов из десяти популяций кустарниковой улитки были получены по

результатам проведения горизонтального электрофореза в крахмальном геле. Электрофорез проводился в Лаборатории популяционной генетики Института общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН.

Для точной оценки уровня гетерозиготности и анализа изменчивости жизненно важных ферментов, был проведён анализ по 13 полиморфным локусам. Универсальность и эффективность этого метода, а также его применимость к популяциям кустарниковой улитки были подтверждены последними исследованиями (Снегин и др., 2019). Результаты анализа 444 особей кустарниковой улитки из 10 популяций по 13 локусам приведены в Таблице 4. Помимо частоты аллелей локусов были получены данные по уровню гетерозиготности: в таблице приводятся ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность, являющиеся важными параметрами оценки генетической изменчивости и состояния генофонда популяции.

Выявлять частоты аллелей и долю полиморфных локусов необходимо для проведения расчёта необходимости оздоровления популяции в соответствии со способом поддержания жизнеспособности популяций животных или растений на урбанизированных территориях (Макеева, Смуров, патент №2620079, 2017) с применением коэффициента жизнеспособности (Кж), который рассчитывается по следующей формуле:

$$Кж = \frac{P_{\Gamma}}{P_{\varepsilon}}, \quad (23)$$

где P_{Γ} – доля полиморфных локусов в городских популяциях; P_{ε} – доля полиморфных локусов в эталонных популяциях.

В оздоровлении нуждаются популяции с $Кж$ ниже 0,9, а в случае, если $Кж$ ниже 0,5, то такие популяции остро требуют восстановления генофонда.

Таблица 4. Частоты аллелей и уровни гетерозиготности полиморфных локусов в популяциях кустарниковой улитки в 2017-2019 гг.

Локус/аллель	Звенигород	Городок	Мешково поляна	Мешково огороды	Узкое	Измайловский парк	Битца	Кузьминки	Воробьевы горы	Сокольники
<i>N</i>	22	46	54	30	22	35	54	49	51	56
<i>Est-2-1</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,014	0,000	0,010	0,000	0,000
<i>Est-2-2</i>	0,659	0,957	0,944	0,967	0,659	0,986	0,935	0,867	0,961	0,893
<i>Est-2-3</i>	0,295	0,043	0,056	0,000	0,250	0,000	0,065	0,122	0,039	0,107
<i>Est-2-9</i>	0,045	0,000	0,000	0,033	0,091	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>H_o</i>	0,500	0,087	0,111	0,000	0,409	0,029	0,056	0,204	0,078	0,214
<i>H_E</i>	0,476	0,083	0,105	0,064	0,495	0,028	0,121	0,233	0,075	0,191
<i>F</i>	-0,050	-0,045	-0,059	1,000	0,173	-0,014	0,542	0,123	-0,041	-0,120
<i>N</i>	27	46	54	31	27	29	52	48	49	53
<i>Est-3-1</i>	0,000	0,043	0,028	0,016	0,000	0,000	0,029	0,021	0,010	0,066
<i>Est-3-2</i>	0,944	0,902	0,944	0,871	0,907	0,948	0,962	0,979	0,939	0,896
<i>Est-3-3</i>	0,056	0,054	0,028	0,113	0,093	0,017	0,010	0,000	0,051	0,038
<i>Est-3-4</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,034	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>H_o</i>	0,111	0,196	0,111	0,129	0,185	0,103	0,077	0,042	0,082	0,208
<i>H_E</i>	0,105	0,181	0,106	0,228	0,168	0,099	0,075	0,041	0,116	0,191
<i>F</i>	-0,059	-0,080	-0,043	0,435	-0,102	-0,042	-0,032	-0,021	0,296	-0,087
<i>N</i>	33	46	51	31	29	32	49	47	51	55
<i>Est-4-1</i>	0,015	0,033	0,000	0,000	0,000	0,266	0,041	0,074	0,010	0,000
<i>Est-4-2</i>	0,697	0,424	0,422	0,435	0,345	0,188	0,306	0,681	0,529	0,473
<i>Est-4-3</i>	0,015	0,000	0,010	0,016	0,000	0,078	0,031	0,021	0,010	0,009
<i>Est-4-4</i>	0,273	0,522	0,569	0,548	0,638	0,469	0,612	0,223	0,451	0,509
<i>Est-4-5</i>	0,000	0,022	0,000	0,000	0,017	0,000	0,010	0,000	0,000	0,009
<i>H_o</i>	0,364	0,391	0,275	0,258	0,552	0,500	0,347	0,447	0,412	0,455
<i>H_E</i>	0,439	0,547	0,499	0,509	0,474	0,668	0,529	0,481	0,516	0,517
<i>F</i>	0,172	0,284	0,450	0,493	-0,164	0,252	0,344	0,070	0,202	0,121
<i>N</i>	32	46	54	30	29	33	52	49	49	54
<i>Est-5-1</i>	0,000	0,011	0,028	0,050	0,017	0,000	0,029	0,000	0,031	0,009
<i>Est-5-2</i>	0,656	0,239	0,778	0,633	0,862	0,333	0,519	0,551	0,633	0,463
<i>Est-5-3</i>	0,313	0,652	0,130	0,300	0,121	0,636	0,279	0,337	0,296	0,352
<i>Est-5-4</i>	0,000	0,098	0,056	0,000	0,000	0,030	0,163	0,092	0,041	0,139
<i>Est-5-5</i>	0,031	0,000	0,009	0,017	0,000	0,000	0,010	0,020	0,000	0,037
<i>H_o</i>	0,375	0,522	0,333	0,233	0,207	0,364	0,558	0,490	0,469	0,463
<i>H_E</i>	0,471	0,508	0,374	0,506	0,242	0,483	0,625	0,574	0,510	0,641
<i>F</i>	0,203	-0,027	0,109	0,539	0,145	0,247	0,108	0,147	0,079	0,278

Продолжение таблицы 4.

Локус/аллель	Звенигород	Городок	Мешково поляна	Мешково огороды	Узкое	Измайловский парк	Битца	Кузьминки	Воробьёвы горы	Сокольники
<i>N</i>	36	46	54	31	32	36	54	48	51	55
<i>Pgm-1</i>	0,694	0,772	0,611	0,532	0,563	0,375	0,889	0,458	0,755	0,491
<i>Pgm-2</i>	0,306	0,228	0,389	0,468	0,438	0,625	0,111	0,500	0,235	0,509
<i>Pgm-3</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,042	0,010	0,000
<i>H_o</i>	0,389	0,109	0,444	0,613	0,188	0,417	0,148	0,375	0,412	0,436
<i>H_E</i>	0,424	0,352	0,475	0,498	0,492	0,469	0,198	0,538	0,375	0,500
<i>F</i>	0,084	0,691	0,065	-0,231	0,619	0,111	0,250	0,303	-0,099	0,127
<i>N</i>	31	46	54	31	31	36	53	49	51	55
<i>Mdh-1</i>	0,000	0,130	0,074	0,145	0,048	0,125	0,038	0,000	0,069	0,127
<i>Mdh-2</i>	0,629	0,837	0,870	0,774	0,823	0,792	0,868	0,969	0,843	0,718
<i>Mdh-3</i>	0,371	0,033	0,056	0,081	0,129	0,083	0,094	0,031	0,088	0,155
<i>H_o</i>	0,355	0,261	0,185	0,387	0,323	0,333	0,189	0,061	0,275	0,418
<i>H_E</i>	0,467	0,281	0,234	0,373	0,304	0,351	0,236	0,059	0,277	0,444
<i>F</i>	0,240	0,073	0,208	-0,038	-0,060	0,050	0,202	-0,032	0,008	0,058
<i>N</i>	34	46	36	10	27	29	33	43	40	45
<i>6-Pgd-1</i>	0,044	0,087	0,014	0,100	0,037	0,172	0,288	0,151	0,175	0,044
<i>6-Pgd-2</i>	0,956	0,891	0,986	0,700	0,833	0,707	0,682	0,767	0,725	0,944
<i>6-Pgd-3</i>	0,000	0,022	0,000	0,200	0,130	0,121	0,030	0,081	0,100	0,011
<i>H_o</i>	0,088	0,217	0,028	0,500	0,333	0,276	0,273	0,349	0,400	0,111
<i>H_E</i>	0,084	0,198	0,027	0,460	0,287	0,456	0,451	0,382	0,434	0,106
<i>F</i>	-0,046	-0,100	-0,014	-0,087	-0,160	0,395	0,396	0,086	0,078	-0,049
<i>N</i>	28	37	36	13	30	36	51	48	49	55
<i>Lap-2-1</i>	0,000	0,432	0,056	0,038	0,000	0,125	0,078	0,156	0,031	0,200
<i>Lap-2-2</i>	0,661	0,554	0,944	0,962	0,950	0,861	0,716	0,792	0,969	0,791
<i>Lap-2-3</i>	0,339	0,014	0,000	0,000	0,017	0,014	0,206	0,052	0,000	0,009
<i>Lap-2-9</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>H_o</i>	0,250	0,459	0,111	0,077	0,033	0,167	0,275	0,417	0,061	0,218
<i>H_E</i>	0,448	0,506	0,105	0,074	0,096	0,243	0,439	0,346	0,059	0,334
<i>F</i>	0,442	0,092	-0,059	-0,040	0,653	0,313	0,375	-0,204	-0,032	0,348
<i>N</i>	36	46	54	30	32	36	54	49	51	55
<i>Idh-1-1</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,042	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Idh-1-2</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,958	0,972	0,969	1,000	1,000
<i>Idh-1-3</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,028	0,031	0,000	0,000
<i>H_o</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,028	0,056	0,061	0,000	0,000
<i>H_E</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,080	0,054	0,059	0,000	0,000
<i>F</i>	-	-	-	-	-	0,652	-0,029	-0,032	-	-

Продолжение таблицы 4.

Локус/аллель	Звенигород	Городок	Мешково поляна	Мешково огороды	Узкое	Измайловский парк	Битца	Кузьминки	Воробьёвы горы	Сокольники
<i>N</i>	31	41	49	29	26	30	44	30	43	36
<i>Рерса-1</i>	0,016	0,171	0,031	0,069	0,038	0,033	0,091	0,067	0,012	0,014
<i>Рерса-2</i>	0,919	0,720	0,939	0,897	0,942	0,950	0,841	0,800	0,872	0,750
<i>Рерса-3</i>	0,065	0,110	0,031	0,034	0,019	0,017	0,068	0,133	0,116	0,167
<i>Рерса-4</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,069
<i>H_o</i>	0,161	0,341	0,122	0,207	0,115	0,100	0,250	0,200	0,256	0,306
<i>H_E</i>	0,150	0,441	0,117	0,190	0,110	0,096	0,280	0,338	0,226	0,405
<i>F</i>	-0,073	0,226	-0,048	-0,088	-0,047	-0,040	0,107	0,408	-0,133	0,245
<i>N</i>	36	46	54	31	32	36	54	49	51	55
<i>Sod-2-1</i>	1,000	1,000	0,991	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>Sod-2-2</i>	0,000	0,000	0,009	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>H_o</i>	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>H_E</i>	0,000	0,000	0,018	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>F</i>	-	-	-0,009	-	-	-	-	-	-	-
<i>N</i>	35	46	54	31	30	36	54	48	51	55
<i>Got-1</i>	0,829	1,000	1,000	0,984	0,967	0,917	0,954	0,990	0,961	0,982
<i>Got-2</i>	0,171	0,000	0,000	0,016	0,033	0,014	0,000	0,000	0,010	0,000
<i>Got-3</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,069	0,046	0,010	0,029	0,018
<i>H_o</i>	0,343	0,000	0,000	0,032	0,067	0,139	0,093	0,021	0,078	0,036
<i>H_E</i>	0,284	0,000	0,000	0,032	0,064	0,155	0,088	0,021	0,076	0,036
<i>F</i>	-0,207	-	-	-0,016	-0,034	0,102	-0,049	-0,011	-0,033	-0,019
<i>N</i>	36	46	54	31	32	36	54	49	51	55
<i>Pgi-1</i>	0,111	0,000	0,000	0,000	0,172	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Pgi-2</i>	0,889	1,000	1,000	0,758	0,781	0,722	0,935	0,898	0,892	0,955
<i>Pgi-3</i>	0,000	0,000	0,000	0,242	0,047	0,278	0,065	0,102	0,108	0,045
<i>H_o</i>	0,222	0,000	0,000	0,290	0,438	0,389	0,130	0,163	0,176	0,091
<i>H_E</i>	0,198	0,000	0,000	0,367	0,358	0,401	0,121	0,183	0,192	0,087
<i>F</i>	-0,125	-	-	0,209	-0,222	0,031	-0,069	0,109	0,083	-0,048
<i>N</i>	31	41	49	29	26	30	44	30	43	36
<i>Рерса-1</i>	0,016	0,171	0,031	0,069	0,038	0,033	0,091	0,067	0,012	0,014
<i>Рерса-2</i>	0,919	0,720	0,939	0,897	0,942	0,950	0,841	0,800	0,872	0,750
<i>Рерса-3</i>	0,065	0,110	0,031	0,034	0,019	0,017	0,068	0,133	0,116	0,167
<i>Рерса-4</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,069
<i>H_o</i>	0,161	0,341	0,122	0,207	0,115	0,100	0,250	0,200	0,256	0,306
<i>H_E</i>	0,150	0,441	0,117	0,190	0,110	0,096	0,280	0,338	0,226	0,405
<i>F</i>	-0,073	0,226	-0,048	-0,088	-0,047	-0,040	0,107	0,408	-0,133	0,245

На основе данных полученных в 2017-2019 гг. были составлены графики частот аллелей по локусам (Рис. 6-18).

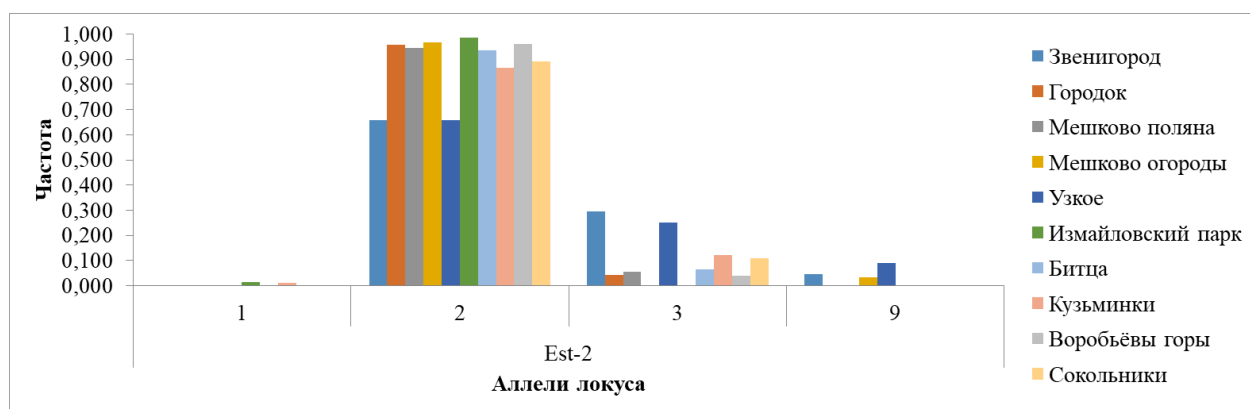


Рисунок 6. Частота аллелей локуса Est-2 по популяциям

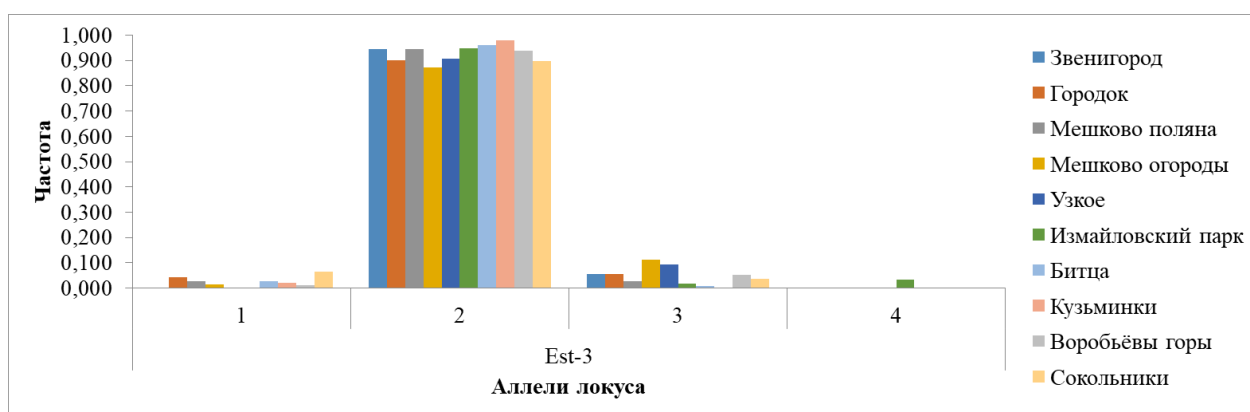


Рисунок 7. Частота аллелей локуса Est-3 по популяциям

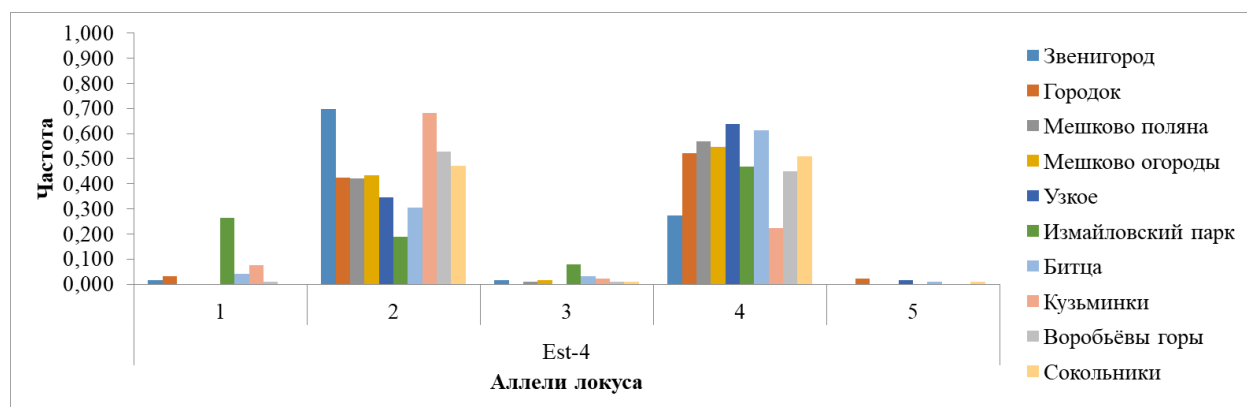


Рисунок 8. Частота аллелей локуса Est-4 по популяциям

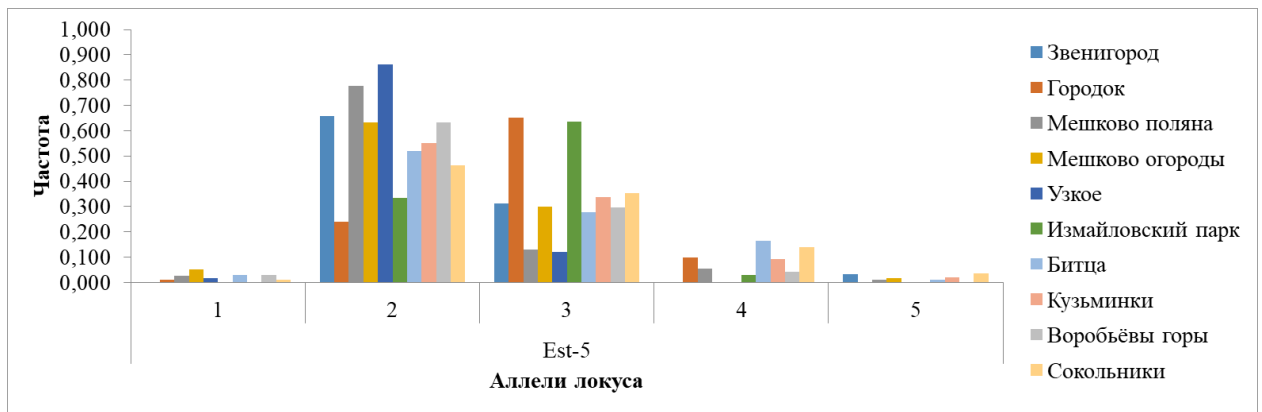


Рисунок 9. Частота аллелей локуса Est-5 по популяциям

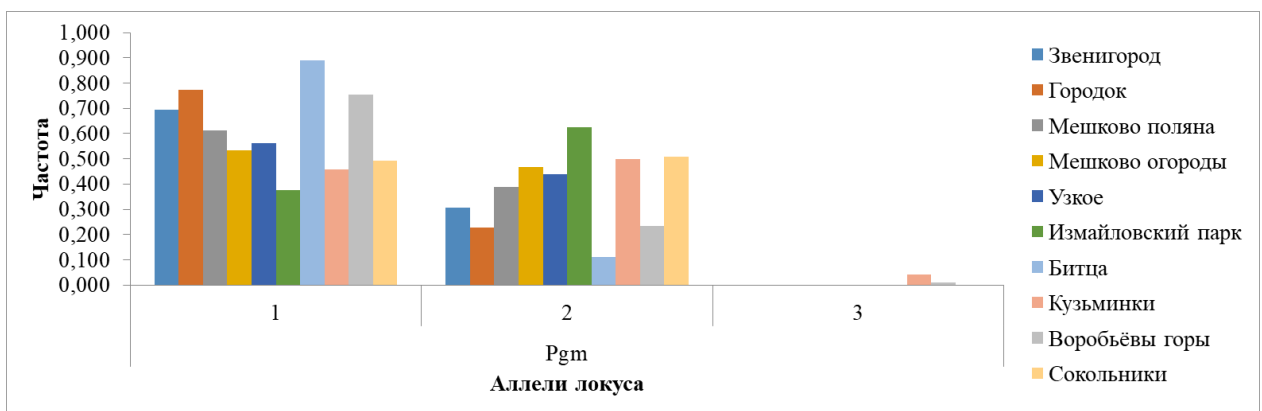


Рисунок 10. Частота аллелей локуса Pgm по популяциям

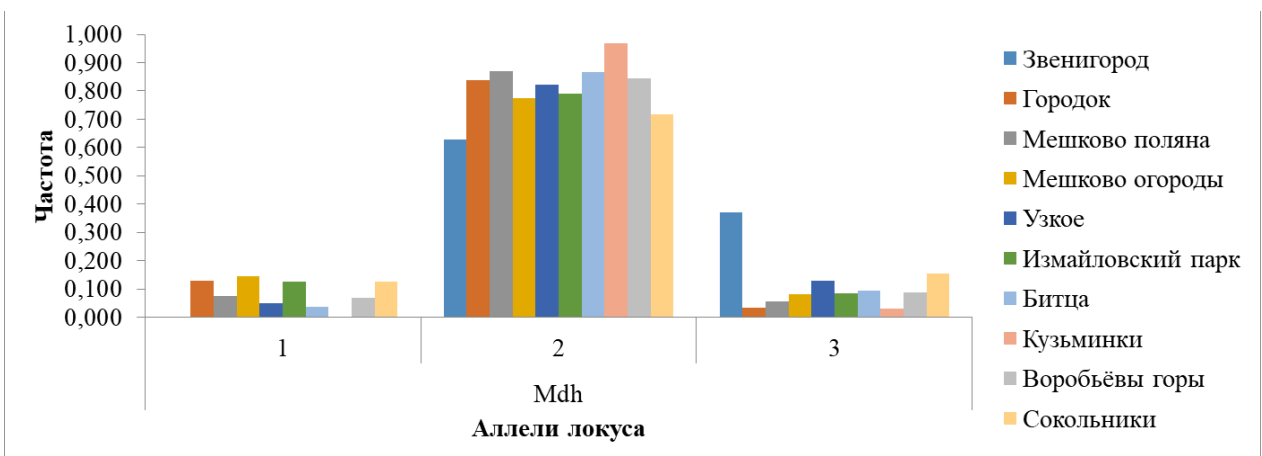


Рисунок 11. Частота аллелей локуса Mdh по популяциям

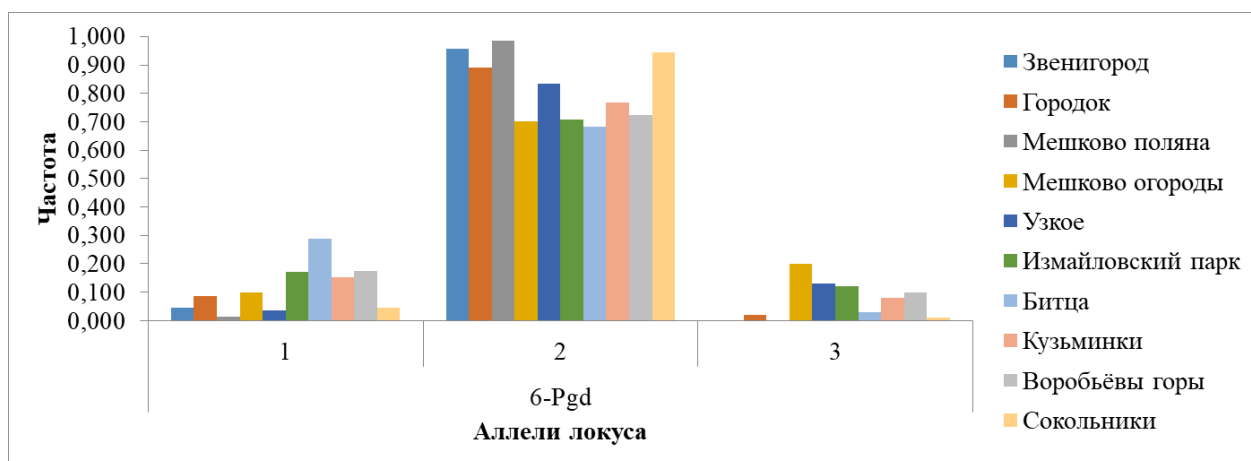


Рисунок 12. Частота аллелей локуса 6-Pgd по популяциям

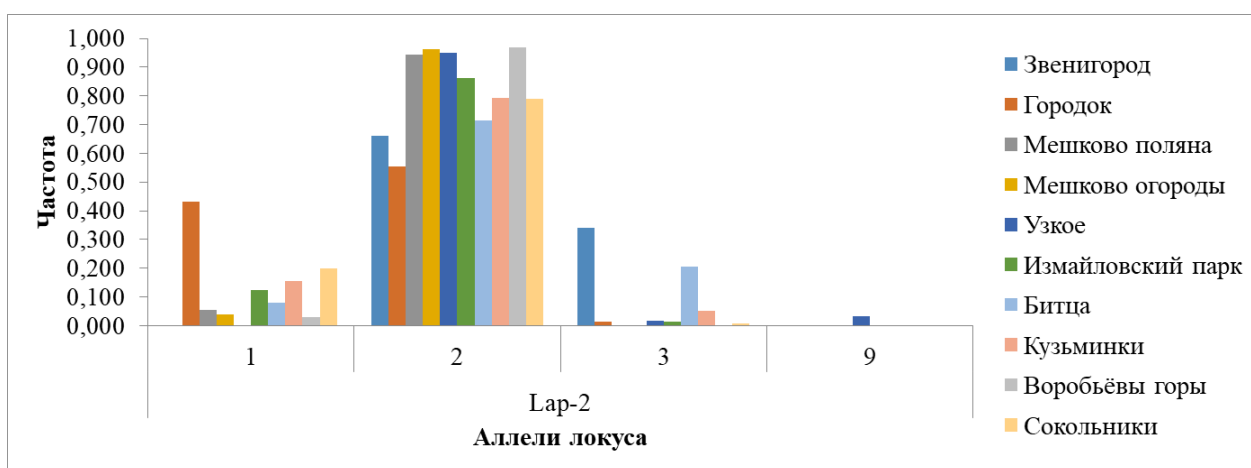


Рисунок 13. Частота аллелей локуса Lar-2 по популяциям

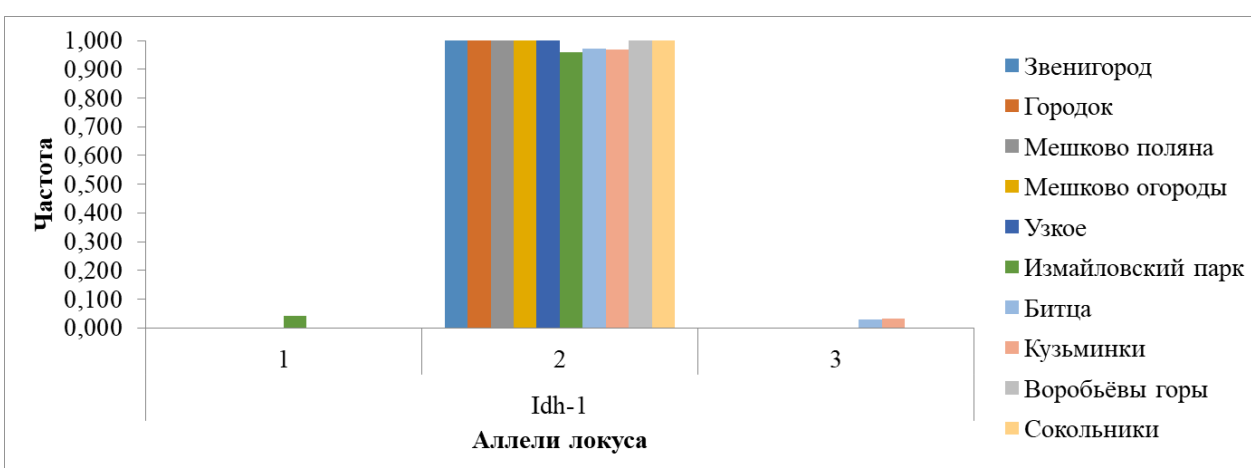


Рисунок 14. Частота аллелей локуса Idh-1 по популяциям

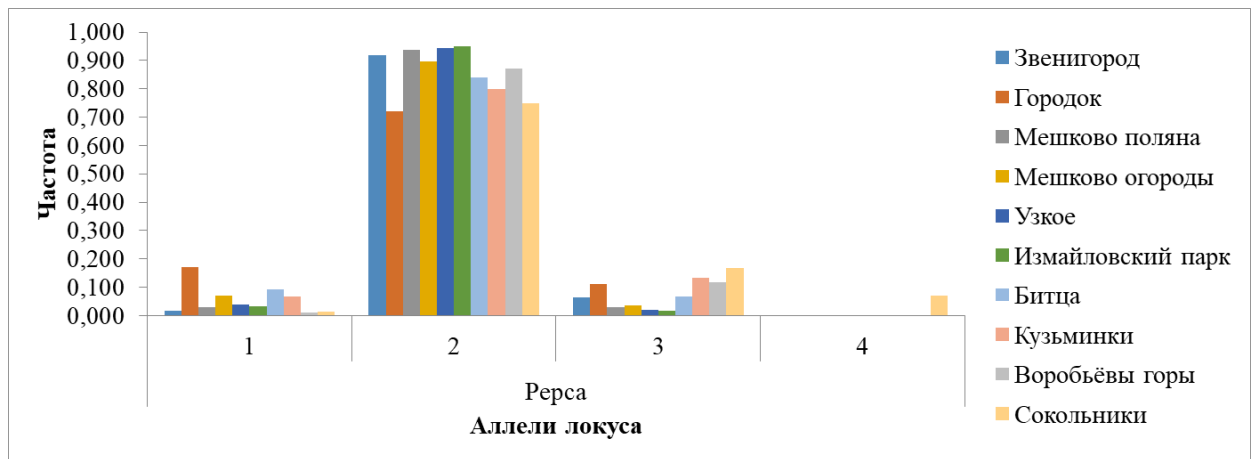


Рисунок 15. Частота аллелей локуса Rpsa по популяциям

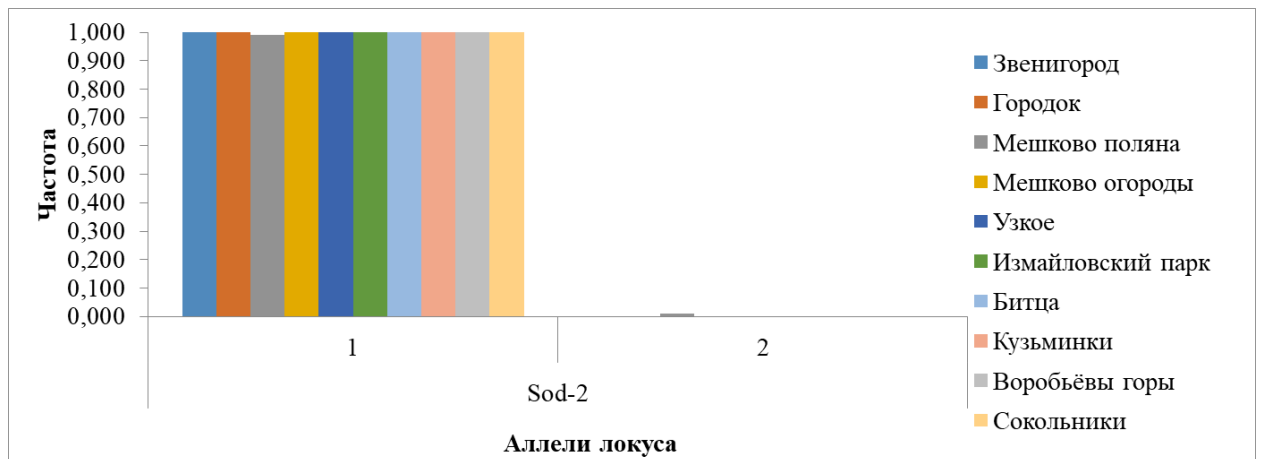


Рисунок 16. Частота аллелей локуса Sod-2 по популяциям

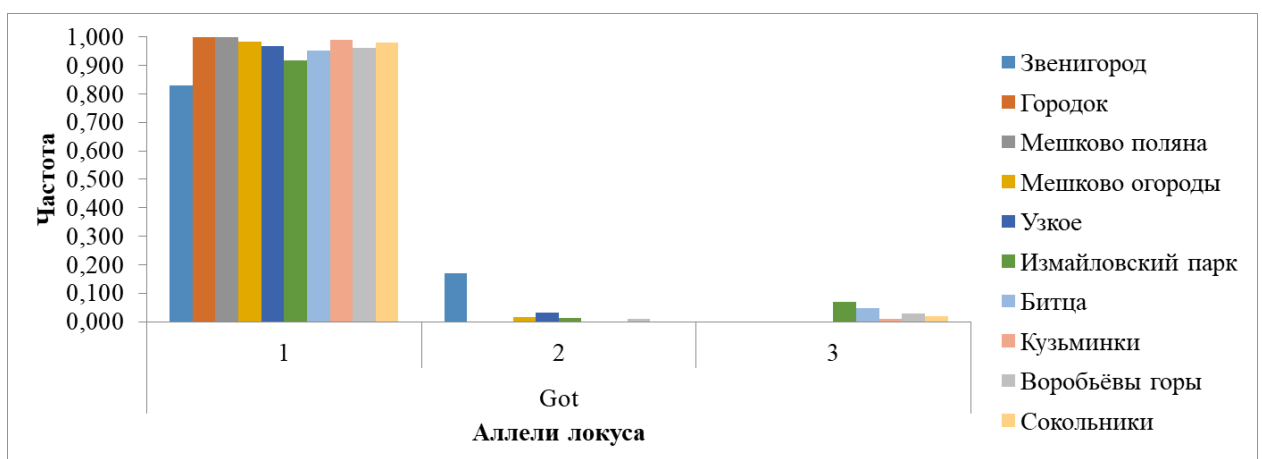


Рисунок 17. Частота аллелей локуса Got по популяциям

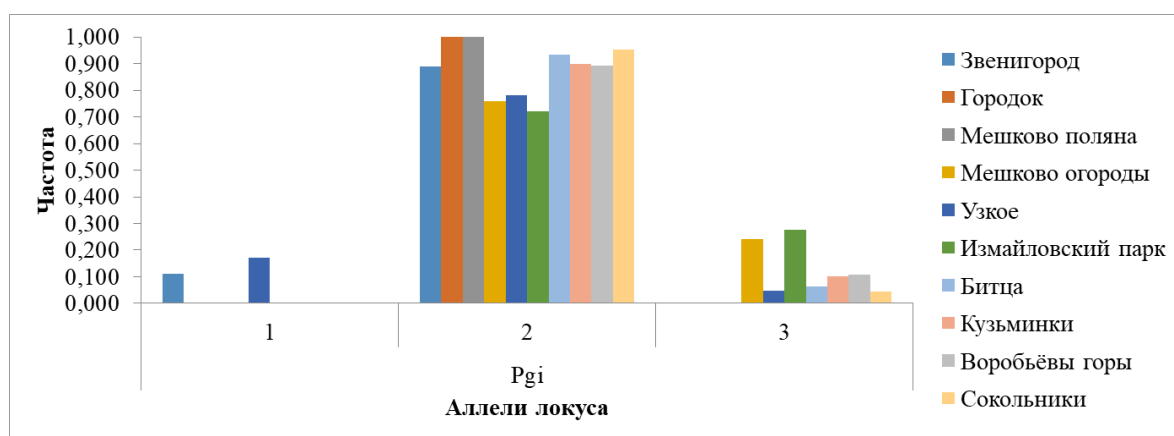


Рисунок 18. Частота аллелей локуса Pgi по популяциям

3.1.2.2. Уровень полиморфизма и гетерозиготности

На общем графике можно увидеть распределение частот аллелей по всем локусам и различие в уровне полиморфизма популяций. Как видно на графике, наибольший уровень полиморфизма проявляют локусы Est-4 и Est-5 фермента эстераза, а также локус Pgm фермента фосфоглюкомутаза, что заметно по более равномерной высоте пиков, тогда как в локусах с низким уровнем полиморфизма, таким как Idh-1, выделяется только один пик на локус, то есть аллели 1 и 3 этого локуса практически не встречаются в популяциях (Рис. 19).

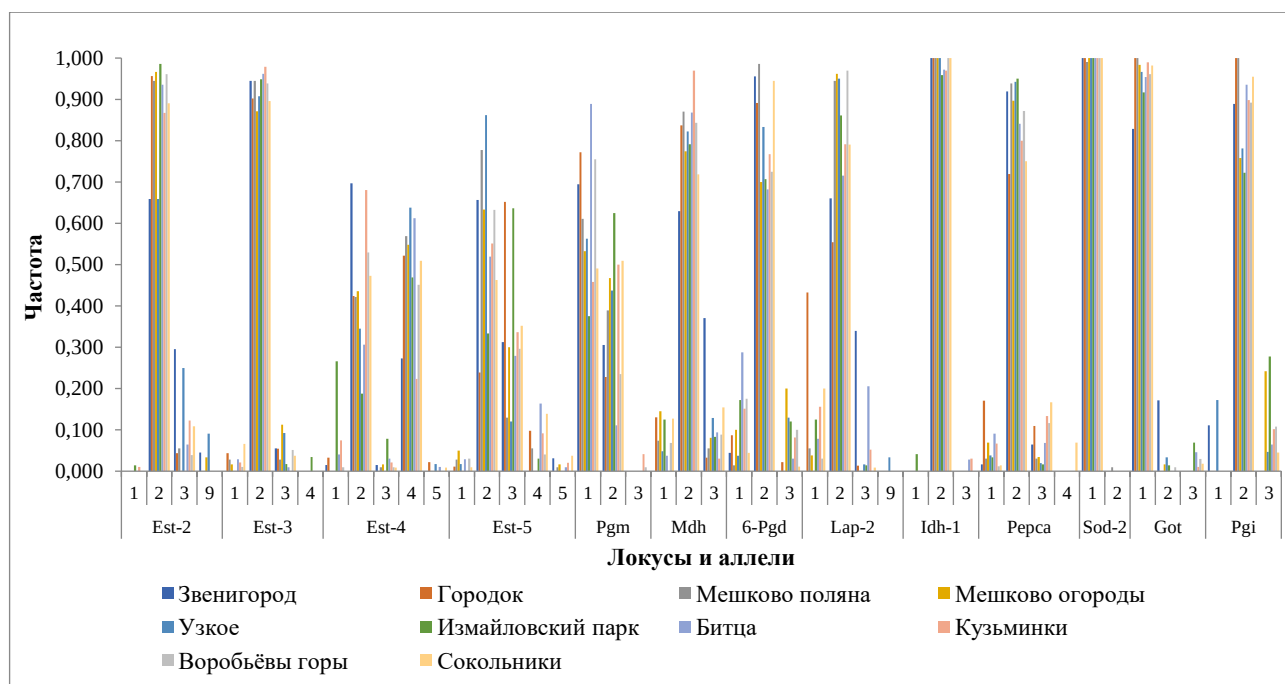


Рисунок 19. Частоты аллелей 13 полиморфных локусов в популяциях кустарниковой улитки за 2017-2019 гг.

Точная доля полиморфных локусов всех исследованных ферментов, а также показатели генетической изменчивости приводятся в Таблице 5. Для наглядного сравнения изменений генофонда исследованных популяций в Таблице 6 приводятся данные за 2003 год.

Таблица 5. Показатели генетической изменчивости в популяциях кустарниковой улитки за 2017-2019 гг. по 13 изоферментным локусам (Макеева и др., 2022)

Выборка	N	N _A	N _e	P (95%)	H _o	H _e
Звенигород	36	2,23±0,23	1,46±0,10	76,92 (10)	0,243±0,044	0,273±0,053
Городок	46	2,38±0,31	1,43±0,12	61,54 (8)	0,199±0,051	0,238±0,059
Мешково поляна	54	2,31±0,31	1,26±0,10	61,54 (8)	0,134±0,039	0,159±0,050
Мешково огороды	31	2,38±0,24	1,45±0,12	61,54 (8)	0,210±0,055	0,254±0,057
Узкое	32	2,46±0,22	1,39±0,10	76,92 (10)	0,219±0,050	0,238±0,050
Измайловский парк	36	2,62±0,21	1,52±0,16	76,92 (10)	0,219±0,047	0,271±0,059
Битцевский лес	54	2,77±0,32	1,45±0,14	76,92 (10)	0,188±0,042	0,247±0,056
Кузьминки	49	2,62±0,24	1,45±0,13	61,54 (8)	0,218±0,049	0,250±0,057
Воробьевы горы	51	2,62±0,27	1,36±0,11	61,54 (8)	0,208±0,048	0,220±0,052
Лосиный остров	55	2,69±0,33	1,50±0,15	76,92 (10)	0,227±0,048	0,266±0,061
Среднее		2,53±0,08	1,44±0,04	69,87 (9)	0,202±0,014	0,245±0,017

Примечание: N – размер выборки; N_A – среднее число аллелей на локус; N_e – эффективное число аллелей, P (95%) – процент полиморфных локусов по 95%-ному критерию полиморфизма, H_o – средняя наблюдаемая гетерозиготность, H_e – средняя ожидаемая гетерозиготность.

Таблица 6. Показатели генетической изменчивости в популяциях кустарниковой улитки за 2003 г. по 13 изоферментным локусам (Макеева и др., 2013)

Выборка	N	N _A	N _e	P (95%)	H _o	H _e
Звенигород	71	2,31±0,21	1,45±0,16	61,54 (8)	0,162±0,040	0,232±0,060
Городок	182	2,54±0,29	1,49±0,16	61,54 (8)	0,204±0,051	0,254±0,062
Мешково поляна	255	2,15±0,34	1,35±0,15	46,15 (6)	0,154±0,054	0,178±0,062
Мешково огороды	37	1,92±0,24	1,20±0,08	53,85 (7)	0,123±0,041	0,138±0,042
Узкое	149	2,92±0,29	1,22±0,07	61,54 (8)	0,113±0,023	0,155±0,038
Измайловский парк	216	2,62±0,21	1,28±0,10	53,85 (7)	0,156±0,048	0,172±0,050
Битцевский лес	158	2,85±0,27	1,26±0,09	38,46 (5)	0,131±0,035	0,267±0,034
Кузьминки	237	2,38±0,27	1,25±0,12	46,15 (6)	0,130±0,042	0,146±0,049
Воробьевы горы	68	2,00±0,28	1,27±0,16	30,77 (4)	0,113±0,047	0,132±0,058
Лосиный остров	145	2,69±0,29	1,28±0,10	53,85 (7)	0,148±0,039	0,173±0,050
Среднее		2,44±0,27	1,31±0,12	50,77	0,148±0,004	0,185±0,005

Примечание: N – размер выборки; N_A – среднее число аллелей на локус; N_e – эффективное число аллелей, P (95%) – процент полиморфных локусов по 95%-ному критерию полиморфизма, H_o – средняя наблюдаемая гетерозиготность, H_e – средняя ожидаемая гетерозиготность.

Во время эксперимента нами наблюдалось активное уничтожение мест обитания кустарниковой улитки человеком. Места обитания были сильно раздроблены за счёт освоения территорий человеком. Нами также было отмечено, что была затронута действием человека и эталонная популяция в Звенигородской биостанции МГУ. Сильные колебания частот в популяциях Мешково объясняются этим фактором. Доля полиморфных локусов в популяции Кузьминки после оздоровления выросла с 46,15% (6 локусов) до 61,54% (8 локусов), в популяции Битцевский лес 38,46% (5 локусов) до 76,92% (10 локусов), а в популяции Воробьёвы горы с 30,77% (4 локуса) до 61,54% (8 локусов). Рост числа полиморфных локусов с 30-40% до 60-70% показывает успешность оздоровления и увеличение генетического разнообразия.

3.1.2.3. Генетические дистанции

Анализ генетических дистанций по Неи показал, что даже между близкорасположенными и граничащими друг с другом популяциями генетические расстояния могут быть велики (Табл. 7). Заметно, что иерархичность изолированных популяций нарушена в условиях фрагментированных ландшафтов (Рис. 20). Это данные ещё раз доказывают преобладающее действие случайных генетических процессов (дрейфа генов, инбридинга) в изолированных популяциях фрагментированных территорий.

Таблица 7. Генетические расстояния по Неи

Звенигород	Городок	Мешково поляна	Мешково огороды	Узкое	Измайловский парк	Битца	Кузьминки	Воробьёвы горы	Сокольники	
0,000										Звенигород
0,066	0,000									Городок
0,038	0,049	0,000								Мешково поляна
0,052	0,051	0,015	0,000							Мешково огороды
0,040	0,077	0,013	0,020	0,000						Узкое
0,084	0,050	0,049	0,025	0,058	0,000					Измайловский парк
0,048	0,031	0,026	0,032	0,041	0,054	0,000				Битца
0,038	0,041	0,024	0,023	0,038	0,038	0,039	0,000			Кузьминки
0,037	0,039	0,012	0,010	0,024	0,041	0,014	0,018	0,000		Воробьёвы горы
0,037	0,026	0,015	0,020	0,031	0,033	0,033	0,017	0,020	0,000	Сокольники

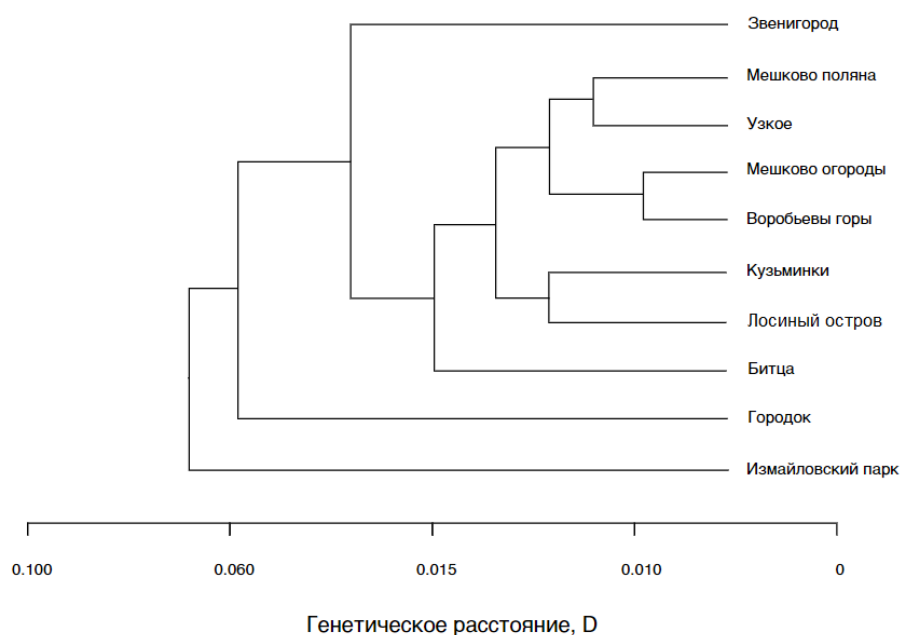


Рисунок 20. Дендрограмма генетических расстояний по Неи (UPGMA)

*Лосиный остров – старое наименование популяции Сокольники

Наибольшая дивергенция наблюдается между популяциями Измайловский парк и Звенигород ($D = 0,084$), а также между популяциями Городок и Узкое ($D = 0,077$). Наименее разобщены Воробьевы горы и Мешково огороды ($D = 0,010$), Мешково поляна и Воробьевы горы ($D = 0,012$), Мешково поляна и Узкое ($D = 0,013$). Наблюдаемая картина позволяет судить о высокой скорости изменения генофонда под действием случайных процессов, которые изменяют картину иерархической структуры вида, выявленную ранее (Макеева и др., 2011).

3.2. Результаты контроля эксперимента по оздоровлению популяций

3.2.1. Частота аллеля полосатости

В 2003 году на основе рассчитанного коэффициента жизнеспособности был осуществлён эксперимент по оздоровлению четырех городских популяций (Кузьминки, Воробьевы горы, Ботанический сад, Битцевский лес) и в 2005 году был проведён первый контроль успешности оздоровления (Макеева и др., 2005). Для подтверждения успешности способа оздоровления в 2017-2019 гг. был осуществлён тщательно проведённый повторный контроль.

Эксперимент состоял в реализации Способа поддержания жизнеспособности популяций животных или растений на урбанизированных территориях путём расчёта необходимого числа аллелей и количества особей для внесения в модельные популяции (Макеева, Смуров, патент №2620079, 2017). После расчётов необходимое число особей было изъято из крупных природных популяций с высоким генетическим разнообразием и внесено в изолированные популяции с наиболее бедным генофондом и малой численностью населения (Макеева и др., 2005). В популяцию Битцевский лес было внесено 150 особей, в популяцию Кузьминки – 130, а в популяцию Воробьёвы горы было внесено 210 особей (Макеева, Белоконь и др., 2011). Всего в эти три популяции было выпущено 490 кустарниковых улиток.

«Способ поддержания жизнеспособности популяций животных или растений на урбанизированных территориях» (патент № 2620079) относится авторами к области популяционной генетики (Макеева, Смуров, патент №2620079, 2017). Этот способ обеспечивает восстановление жизнеспособности популяций путём определения «коэффициента жизнеспособности», вычисления необходимого числа особей с определёнными признаками и внесения их в обеднённые популяции для реставрации генофонда. Значение коэффициента жизнеспособности позволяет определить необходимость в оздоровлении популяции. Оценка состояния генофонда и жизнеспособности популяций требуется для выявления необходимости их оздоровления. В способ входит расчёт количества аллелей, необходимых для внесения в популяцию, и особей, необходимых для изъятия из популяции-донора.

Проведённый в 2005 году контроль показал успешное закрепление частот аллеля полосатости и восстановление генофонда за время жизни одного поколения кустарниковых улиток (Макеева и др., 2005). Для подтверждения долговременного эффекта в 2017-2019 гг. был осуществлён повторный контроль частоты аллеля полосатости, результаты которого показали успешность эксперимента и действительную эффективность разработанного и применённого способа оздоровления генофонда популяций (Макеева, Смуров, патент №2620079,

2017). На Рисунке 21 показана динамика частоты аллеля полосатости за время наблюдений, где видно повышение частоты аллеля в популяциях Кузьминки и Воробьёвы горы после оздоровления в 2003 году и небольшое понижение частоты в популяции Битцевский лес. В таблице 8 приводятся данные оценки уровня достоверности различия частоты аллеля полосатости до (2003) и после эксперимента по оздоровлению (2005, 2017-2019 гг.) (Макеева и др., 2018; Макеева, Смуров и др., 2019; Макеева, Алазнели, Смуров и др., 2019; Алазнели и др., 2019; Снегин и др., 2019; Алазнели и др., 2021; Makeeva, Alazneli et al., 2021).

Результаты показывают, что частота аллеля 0,2063 в Кузьминках после оздоровления приняла значение 0,4665 к 2005 году и находилась на уровне 0,4760 при последнем контроле в 2017-2019 гг. То есть частота аллеля увеличилась, и была закреплена, как в крупных природных популяциях. В Воробьёвых горах наблюдалась частота 0,2257, которая после оздоровления достигла значения 0,4975 и к 2017-2019 годам осталась на высоком уровне (0,4653). Частота аллеля полосатости для популяции Битцевский лес после оздоровления уменьшилась с 0,5477 до 0,4222, однако к 2017-2019 гг. практически вернулась к прежним показателям – 0,5136.

Различие между частотой аллеля полосатости раковины до оздоровления и при контроле в 2005 году достоверно подтверждено для всех популяций, а в контроле 2017-2019 гг. не наблюдается достоверного различия с контролем 2005 года, то есть частоты в контролях оказались практически одинаковы, что говорит о долговременном закреплении частоты после оздоровления (Макеева и др., 2018; Макеева, Смуров и др., 2019; Макеева, Алазнели, Смуров и др., 2019; Макеева, Алазнели, Смуров и др., 297-300, 2019; Алазнели и др., 2019; Макеева, Смуров, Белоконь, Алазнели и др., 2019; Снегин и др., 2019; Алазнели и др., 2021; Makeeva, Alazneli et al., 2021). Отсутствие заметных изменений после оздоровления популяции Битцевский лес объясняется её крупными размерами, что показывает и высокая частота аллеля полосатости до оздоровления. Достоверное снижение частоты аллеля полосатости в этой популяции объясняется действием отбора и закреплением равновесного значения частоты аллеля.

Закрепление частоты аллеля полосатости раковин достоверно и статистически подтверждено ($p < 0,05$). Популяция «Ботанический сад», проходившая оздоровление в 2003 году, на момент 2017 года была уничтожена в связи с полным разрушением места обитания.

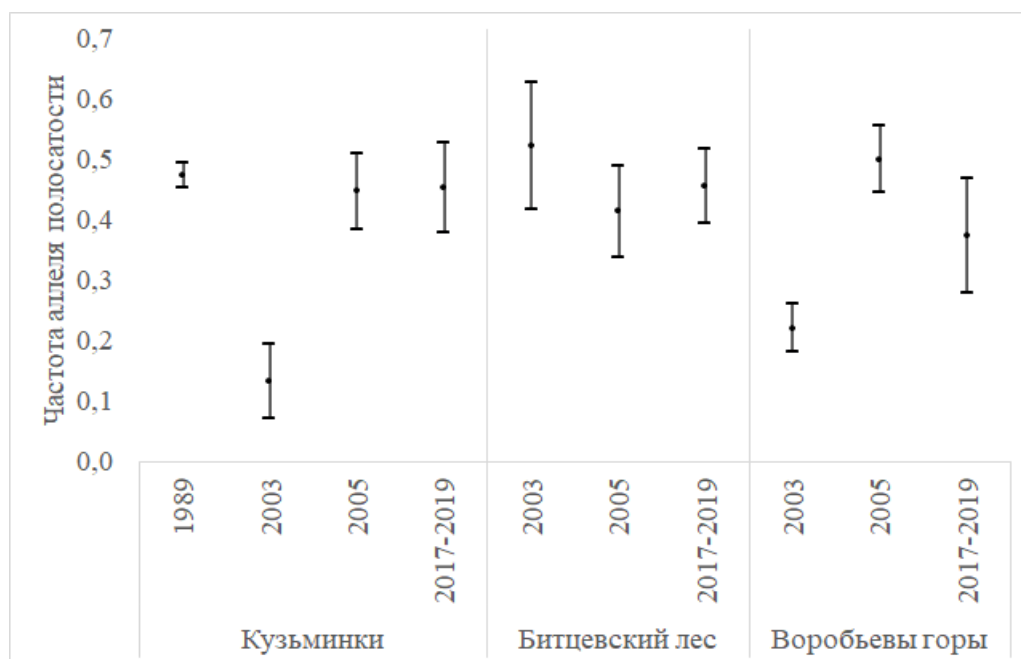
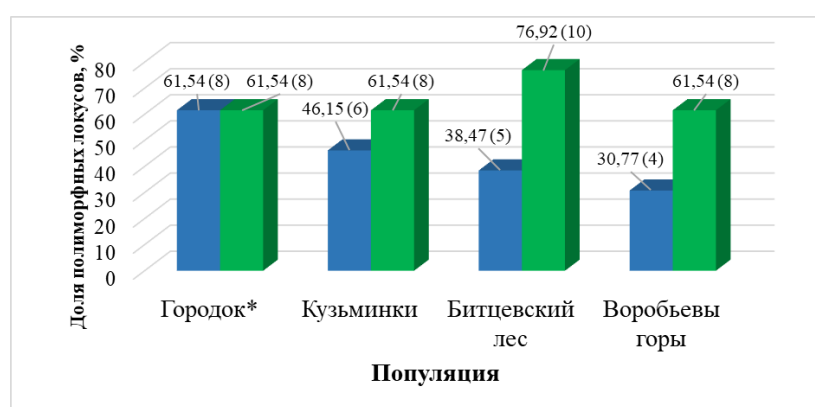


Рисунок 21. Динамика частоты аллеля полосатости до эксперимента по оздоровлению и после него в контролях 2005 и 2017-2019 гг. (Makeeva, Alazneli et al., 2021)

Таблица 8. Достоверность различия частоты аллеля полосатости до и после эксперимента по оздоровления (2003, 2005, 2017-2019 гг.) (Макеева и др., 2005; Алазнели и др., 2019; Makeeva, Alazneli et al., 2021)

Пункт сбора	Год	Численность		Частота		Достоверность различия года с 2005
		Всего	Полосатых	Полосатых	Аллеля	
Кузьминки	2003	94	4	0,0426	0,2063	0,999
	2005	170	37	0,2176	0,4665	–
	2017-2019	128	29	0,2266	0,4760	Различия нет
Битцевский лес	2003	160	48	0,3000	0,5477	0,95
	2005	129	23	0,1783	0,4222	–
	2017-2019	163	43	0,2638	0,5136	Различия нет
Воробьевы горы	2003	216	11	0,0509	0,2257	0,999
	2005	202	50	0,2475	0,4975	–
	2017-2019	97	21	0,2165	0,4653	Различия нет

Помимо оценки успешности эксперимента за счёт частоты аллеля полосатости, было проведено исследование частот аллелей полиморфных локусов ряда ферментов и оценены уровни полиморфизма и гетерозиготности в популяциях за 2017-2019 гг. для сравнения результатов с данными прошлых контролей. На Рисунке 22 приведена доля полиморфных локусов изоферментов по 95%-ному критерию в оздоровленных популяциях кустарниковой улитки за 2017-2019 гг. в сравнении с 2003 годом, которая демонстрирует увеличение генетического разнообразия (Макеева, Смулов, Белоконов, Алазтели и др., 2019).



* Примечание: Городок – природная популяция.

Синий – 2003 год, зелёный – 2017-2019 гг.

Рисунок 22. Доля полиморфных локусов изоферментов и их число по 95%-ному критерию в оздоровленных популяциях кустарниковой улитки за 2017-2019 гг. (зелёный) в сравнении с 2003 годом (синий), %

По результатам оценки количества гетерозигот по аллелю полосатости наблюдается достоверное постоянство числа гетерозигот в эталонных (Звенигород, Городок) и крупных (Битцевский лес) популяциях и достоверное снижение их числа в изолированных популяциях небольшой численности с высоким антропогенным прессом (Кузьминки, Воробьевы горы) (Табл. 9). Также наблюдается восстановление уровня гетерозиготности этих популяций после эксперимента по оздоровлению (Рис. 23).

Таблица 9. Частота гетерозигот в ряде популяций кустарниковой улитки с 1975 по 2019 гг. (Макеева и др., 2005; Алазнели и др., 2019; Makeeva, Alazneli et al., 2021)

Пункт сбора	Годы	Численность		Частота			Достоверность различия доли гетерозигот с 2003
		Всего	Полосатых	Аллеля полосатости	Гетерозигот	Гомозигот	
Кузьминки	1988-1989	1276	330	0,5085	0,4999	0,5001	0,999
	2003	94	4	0,2063	0,3275	0,6725	—
	2005	170	37	0,4665	0,4890	0,5110	0,999
	2017-2019	128	29	0,4760	0,4989	0,5011	0,999
Воробьевы горы	2003	216	11	0,2257	0,3495	0,6505	—
	2005	202	50	0,4975	0,5000	0,5000	0,999
	2017-2019	97	21	0,4653	0,4976	0,5024	0,999
Битцевский лес	2003	160	48	0,5477	0,4954	0,5046	—
	2005	129	23	0,4222	0,4879	0,5121	Различия нет
	2017-2019	163	43	0,5136	0,4996	0,5004	Различия нет
Звенигород	1975-1977	4250	1672	0,6382	0,4618	0,5382	Различия нет
	1988-1989	567	229	0,6920	0,4263	0,5737	Различия нет
	2003	102	44	0,6568	0,4508	0,5492	—
	2017-2019	86	37	0,6559	0,4514	0,5486	Различия нет
Городок	1998	134	52	0,6230	0,4698	0,5302	Различия нет
	2003	171	75	0,6623	0,4473	0,5527	—
	2017-2019	168	49	0,5401	0,4968	0,5032	Различия нет

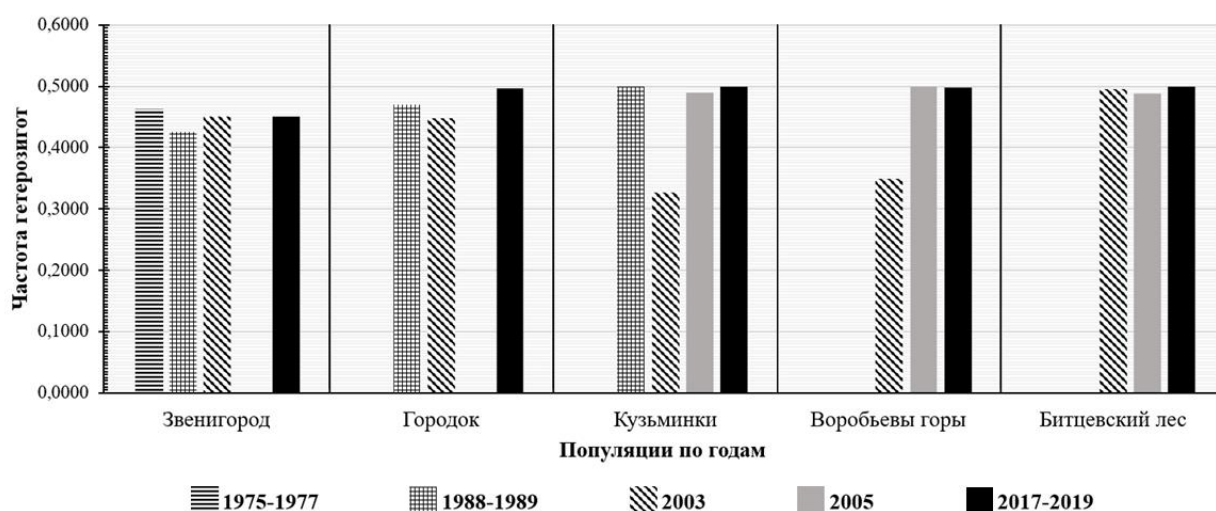


Рисунок 23. Частота гетерозигот по аллелю полосатости раковины кустарниковой улитки по годам (Макеева и др., 2005; Алазнели и др., 2019; Makeeva, Alazneli et al., 2021)

3.2.2. Уровень гетерозиготности и полиморфизма

Помимо увеличения гетерозиготности было обнаружено появление новых аллелей в оздоровленных популяциях после эксперимента.

Проведённый анализ данных по аллелям изоферментных локусов показал появление в оздоровленных популяциях новых аллелей в локусах Est-2 (*Est-2-9*, Мешково огороды и Узкое), Est-3 (*Est-3-4*, Измайловский парк), Pgm (*Pgm-3*, Кузьминки и Воробьевы горы), Lap-2 (*Lap-2-9*, Узкое) и Pepsa (*Pepsa-4*, Сокольники).

Для наглядности наблюдаемых изменений были составлены круговые диаграммы, на которых тёмным цветом показаны аллели, зафиксированные в 2003 году, а светлым цветом – аллели, появившиеся только после оздоровления (Рис. 24-26) (Макеева, Смуров и др., 2022).

Отмечено появление двух новых аллелей в популяции Битцевский лес (Рис. 24), семь новых аллелей в популяции Кузьминки (Рис. 25) и 10 новых аллелей в популяции Воробьевы горы (Рис. 26). Как можно видеть из приведённых круговых диаграмм, большая доля наблюдаемых аллелей для популяций Кузьминки и Воробьевы горы (истощённых и малочисленных) состоит из новых, внесённых во время эксперимента. При сравнении количества аллелей с Битцевским лесом, отмечается, что в Кузьминках и Воробьевых горах до оздоровления отсутствовало множество аллелей, существующих в более крупной популяции. Появление новых аллелей способствовало поддержанию численности наиболее истощённых популяций, подверженных наиболее сильному антропогенному воздействию.

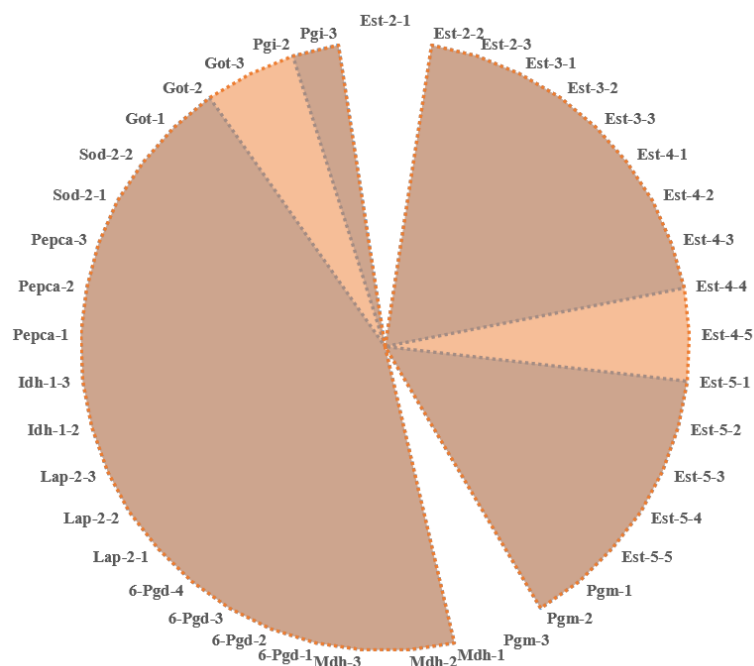


Рисунок 24. Новые аллели в популяции Битцевский лес после оздоровления

Примечание: коричневый «■» – аллели до оздоровления в 2003 году, оранжевый «■» – новые аллели, появившиеся после оздоровления (2017-2019 гг.)

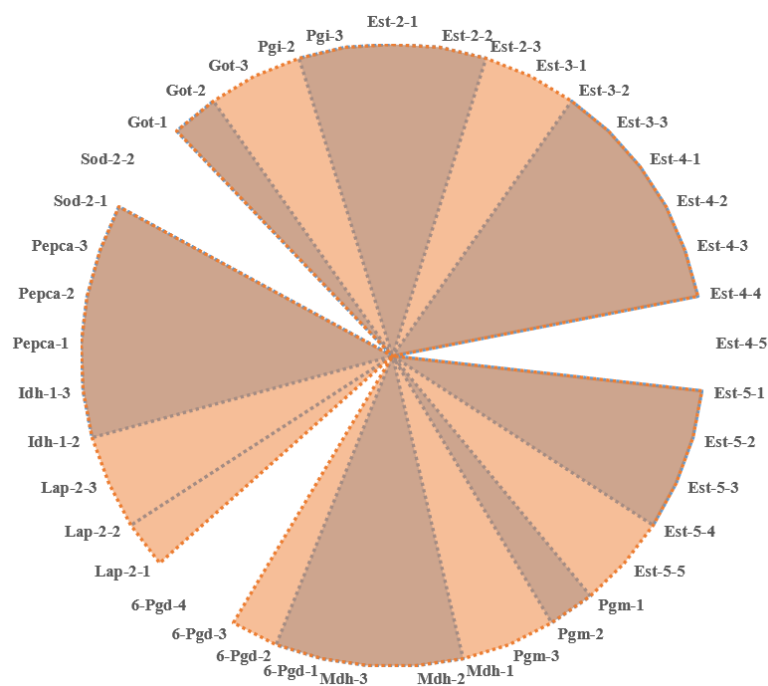


Рисунок 25. Новые аллели в популяции Кузьминки после оздоровления

Примечание: коричневый «■» – аллели до оздоровления в 2003 году, оранжевый «■» – новые аллели, появившиеся после оздоровления (2017-2019 гг.)

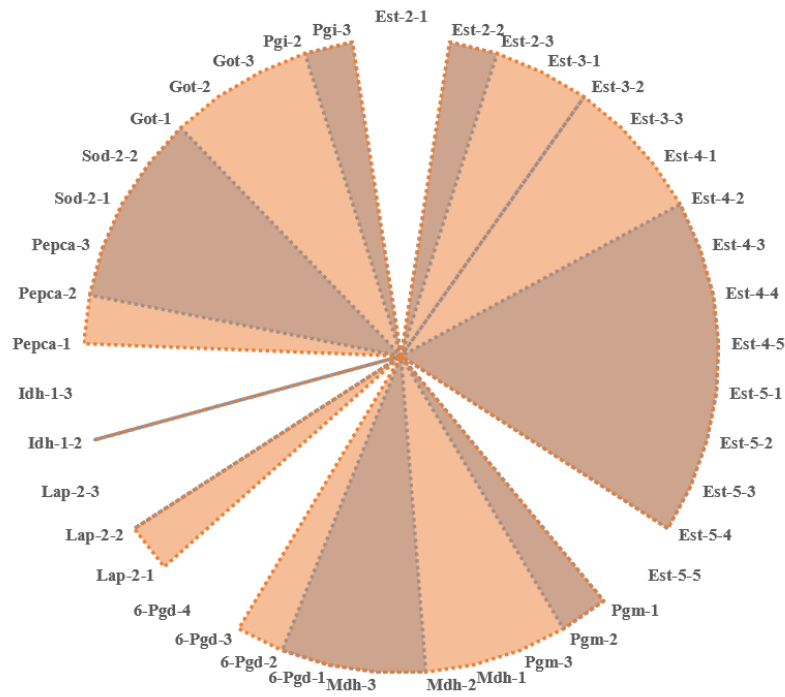


Рисунок 26. Новые аллели в популяции Воробьевы горы после оздоровления

Примечание: коричневый «■» – аллели до оздоровления в 2003 году, оранжевый «■» – новые аллели, появившиеся после оздоровления (2017-2019 гг.)

3.3. Прогнозирование длительности существования популяций улитки

В качестве наглядной демонстрации пагубного действия фрагментации и случайных генетических процессов на изолированные популяции, а также эффективности методов оздоровления генофонда для изолятов, нами была рассчитана длительность существования популяций до и после эксперимента по оздоровлению популяций (Табл. 10). В большинстве даже относительно крупных популяций из-за антропогенного пресса и действий генетико-автоматических процессов прогнозируемый срок жизни уменьшился с 2003 года, в то время как изоляты с низкой численностью населения, прошедшие оздоровление (Кузьминки, Воробьевы горы), по расчётам, получили прибавку к длительности существования. Это служит наглядной демонстрацией того, что природная популяция (Городок) не подверглась сильному действию фрагментации.

Таблица 10. Прогноз длительности существования модельных популяций кустарниковой улитки по данным 2002-2003 и 2017-2019 гг. (Макеева, 2008)

Популяция	Число поколений		Длительность жизни популяции, лет	
	2002-2003	2017-2019	2002-2003	2017-2019
Городок	120	201	600	1005
Звенигород	81	16	505	80
Мешково огороды	1	1	5	5
Мешково поляна	165	23	825	115
Узкое	226	50	1130	250
Измайловский парк	127	22	635	110
Лосиный остров	150	5	750	25
Кузьминки	53	59	265	295
Битцевский лес	162	55	810	275
Воробьевы горы	5	31	25	155

Также необходимо отметить, что в обогащённых популяциях было зафиксировано увеличение плотности в 3-5 раз: в Воробьёвых горах – с 1 особи на м² до 4 особей на м², в Кузьминках с 2 до 6 особей на м², а в Битцевском лесу с 2 особей на м² до 9.

3.4. Результаты оценки уровня жизнеспособности популяций

Для дальнейшего подтверждения успешности эксперимента по оздоровлению и оценки необходимости в обогащении генофонда уже оздоровленных популяций была проведена оценка с использованием коэффициента жизнеспособности (Макеева, Смуров, патент №2620079, 2017).

Как было упомянуто ранее, для расчёта с помощью коэффициента $K_{ж}$ необходимо знать долю полиморфных локусов. Популяция не требует оздоровления при $K_{ж} \geq 0,9$; популяция требует оздоровления при $0,9 > K_{ж} > 0,5$; популяция требует срочного оздоровления при $K_{ж} \leq 0,5$ (Макеева, Смуров, патент №2620079, 2017). Поэтому, на основе полученных результатов, была составлена таблица со значениями коэффициентов (Табл. 11).

Таблица 11. Оценка необходимости оздоровления популяций по состоянию на 2019 г. после эксперимента по обогащению их генофонда в 2003 г. и сравнение результатов с данными 2003 года.

Популяция	Доля полиморфных локусов		Коэффициент жизнеспособности	
	2003	2019	2003	2019
Звенигород (эталон)	61,54	76,92	1,0	1,0
Битцевский лес	38,47	76,92	0,6	1,0
Кузьминки	46,15	61,54	0,7	0,8
Воробьевы горы	30,77	61,54	0,5	0,8

Примечание: популяция не требует оздоровления при $Kж \geq 0,9$; популяция требует оздоровления при $0,9 > Kж > 0,5$; популяция требует срочного оздоровления при $Kж \leq 0,5$

Из таблицы наглядно видно, что если раньше популяции относились к остро нуждающимся в оздоровлении, то теперь они перешли в другую категорию.

Исходя из полученных данных, на данный момент остро нуждающиеся в оздоровлении популяции отсутствуют, и может потребоваться оздоровление популяций Кузьминки и Воробьевы горы. Повышение значения коэффициента жизнеспособности у оздоровленных популяций говорит о том, что эксперимент по оздоровлению помог внести достаточное количество новых аллелей для обеспечения генетического разнообразия и жизнеспособности практически на уровне природных популяций. Это служит прямым подтверждением эффективности разработанного «Способа сохранения жизнеспособности...».

Для вычисления минимально необходимого количества особей, требуемых для внесения новых аллелей в истощенные изоляты, в соответствии со «Способом...», используется следующая формула (24) (Макеева, Смуров, патент №2620079, 2017):

$$n = \log_{(1-p^1)} 0,05 + \log_{(1-p^2)} 0,05 + \log_{(1-p^3)} + \dots + \log_{(1-p^i)} 0,05 \quad (24)$$

При этом следует руководствоваться строгим научным подходом и проводить предварительный анализ структуры генофонда популяции-донора, так

как в ней должно наблюдаться достаточное высокое аллельное разнообразие, в сравнении с популяцией-реципиентом. Внесение особей из популяции со схожим аллельным составом без новых аллелей не увеличит в должной мере генетическое разнообразие оздоравливаемой популяции, лишь увеличит её численность.

В точном расчёте необходимых для внесения аллелей и состоит фундаментальное отличие изобретённого «Способа...» от обычного подпуска особей, проводимого без оценки состояния генофонда популяций доноров и реципиентов, в который может приводить к дальнейшему истощению генофонда и росту инбридинга. Стабильное увеличение генетического разнообразия после валидации двумя контролями даже в изолированных популяциях с низкой численностью, подверженных сильному антропогенному воздействию, свидетельствует об успешности работы «Способа...», долговременном эффекте и обоснованности его использования в условиях фрагментированных ландшафтов урбанизированных территорий.

Ранее было отмечено наличие «эталонных» природных популяций — эталонными популяциями, которые рациональнее всего использовать как индикаторы и донорские, мы считаем природные популяции, обитающие на ненарушенных или малонарушенных территориях, с численностью более 1000 особей, с наличием всех аллелей, которые могут лишь встречаться в изолированных популяциях, и в которых на протяжении нескольких лет поддерживаются относительно постоянные частоты аллелей. Чтобы определить, какая популяция является эталонной, необходимо вести мониторинг как городских, так и искусственно созданных и природных популяций, и анализировать их генофонд.

3.5. Результаты анализа других модельных популяций

В качестве дополнения к эксперименту с кустарниковой улиткой и подтверждения универсальности законов популяционной генетики, которые можно распространять как на беспозвоночных, так и на, к примеру, копытных, проведено исследование хозяйственно и охотничье значимых видов —

европейского лося *Alces alces*, кабана *Sus scrofa* и пород домашних свиней *Sus scrofa domesticus*.

3.5.1. Европейский лось

В качестве расширения принципа комплексного эколого-генетического мониторинга была проведена оценка генетических параметров трёх популяций европейского лося. Две популяции относились к природным (Костромская и Ярославская), а одна популяция – искусственная, относящаяся к лосеферме Сумароковская в Костромской области (Макеева, Смулов, Каледин и др., 2021; Makeeva et al., 2020).

Лось является одним из основных охотничьих ресурсов на территории охотничьих хозяйств Костромской и Ярославской областей, однако до настоящего времени не был решен практически важный вопрос: являются ли обитающие в этих двух областях лоси единой популяцией или они являются популяциями со своими собственными миграционными путями. Пролить свет на этот вопрос позволили результаты исследования (Макеева, Смулов, Каледин и др., 2021).

Анализ показателей внутривидовой изменчивости 169 особей лосей двух группировок Ярославской и Костромской областей, ранее считавшихся единой популяцией, обнаружил существенное различие в генетическом разнообразии, которое позволяет предположить, что две группировки лосей из этих граничащих областей могут относиться к двум разным изолированным популяциям (Макеева, Смулов, Каледин и др., 2021; Makeeva et al., 2020). Анализ генетических показателей особей в лосеферме демонстрируют сильное снижение генетического разнообразия на лосеферме в сравнении с двумя природными популяциями (Табл. 12). Такое различие между граничащими природными популяциями, по нашим предположениям, может быть обусловлено как разными историческими путями миграции, так и строительством Рыбинского водохранилища, но может включать и множество дополнительных факторов, требующих отдельного изучения. Это может служить индикатором того, что без генетического анализа невозможно с уверенностью говорить о составе популяций и их взаимоотношениях.

Таблица 12. Показатели внутривидовой изменчивости 3 изученных популяций лоса из Костромской и Ярославской областей по 9 микросателлитным локусам (Макеева, Смуров, Каледин и др., 2021; Makeeva et al., 2020)

Популяция	N	N _A	N _e	H _o	H _e	F
Костромская природная	83	9,000 (0,943)	4,099 (0,512)	0,691 (0,066)	0,712 (0,051)	0,053 (0,056)
Костромская лосеферма	20	5,889 (0,696)	3,605 (0,275)	0,606 (0,080)	0,711 (0,020)	0,165 (0,100)
Ярославская природная	66	8,556 (0,530)	3,909 (0,408)	0,605 (0,061)	0,711 (0,043)	0,167 (0,060)
В целом	169	7,815 (0,492)	3,871 (0,492)	0,634 (0,039)	0,711 (0,022)	0,128 (0,043)

Примечание: N – размер в выборке; N_A – среднее число аллелей на локус; N_e – эффективное число аллелей, H_o – значение наблюдаемой гетерозиготности, H_e – значение ожидаемой гетерозиготности, F – коэффициент инбридинга, в скобках приведены ошибки по показателям SE.

Основными показателями являлись уровень гетерозиготности среднее число аллелей на локус. В Костромской природной популяции было отмечено 9 аллелей на локус, а в Ярославской чуть ниже – 8,556. Анализ также показал снижение аллельного разнообразия искусственной популяции, число аллелей на локус в которой составляло 5,889, что значительно ниже в сравнении с природными популяциями. Наблюдаемый уровень гетерозиготности 0,691 для Костромской популяции, 0,605 для Ярославской и 0,606 для лосефермы ниже ожидаемого (0,712 и по 0,711 соответственно) и примерно одинаков для всех популяций. Коэффициент инбридинга оказался близок к нулю, для Костромской популяции (0,053), для Ярославской составил 0,167, а для Сумароковской лосефермы – 0,165, что высоко в сравнении с Костромской популяцией (Макеева, Смуров, Каледин и др., 2021; Makeeva et al., 2020). Тест на гетерогенность аллельных частот показал, что все популяции достоверно различаются по 6 локусам, а природные достоверно отличаются между собой по 5 локусам, а искусственная отличается от природных по 5 локусам. Анализ потока генов показал Nm = 16,7 сохраняется генетическое своеобразие двух природных популяций, что позволяет предположить, что они не являются генетически единой популяцией. Можно

сделать вывод о том, что в искусственно созданной популяции генетическое разнообразие ниже и уровень разнообразия аллелей в 1,5 раза ниже, она нуждается в оздоровлении генофонда путём внесения материала из природных популяций.

Таблица 13. Тест на гетерогенность аллельных частот между исследованными выборками популяций лося из Костромской и Ярославской областей (Макеева, Смуров, Каледин и др., 2021; Makeeva et al., 2020)

Локус	Все выборки		Костромская природная – ярославская природная		Костромская природная – костромская лосеферма		Костромская лосеферма – ярославская природная	
	χ^2 (d.f.)	<i>p</i>	χ^2 (d.f.)	<i>p</i>	χ^2 (d.f.)	<i>p</i>	χ^2 (d.f.)	<i>p</i>
BL42	45,671 (20)	0,001***	14,008 (10)	0,173	33,427 (8)	0,000***	17,415 (6)	0,008**
BM1225	39,073 (16)	0,001***	10,991 (8)	0,202	21,066 (5)	0,001***	23,89 (7)	0,001**
BM4513	38,339 (18)	0,004**	22,741 (9)	0,007**	9,493 (7)	0,219	15,272 (9)	0,084
BM848	15,109 (14)	0,371	11,084 (7)	0,135	8,53 (6)	0,202	3,054 (7)	0,880
Map2C	14,747 (10)	0,142	8,61 (5)	0,126	7,317 (5)	0,198	4,666 (5)	0,458
NVHRT21	45,573 (18)	0,000***	32,071 (9)	0,000***	10,401 (8)	0,238	15,919 (9)	0,069
RT24	139,131 (30)	0,000***	98,284 (15)	0,000***	23,816 (14)	0,048*	55,27 (13)	0,000***
RT30	33,025 (22)	0,062	25,018 (11)	0,009**	10,266 (10)	0,417	3,668 (7)	0,817
RT9	39,444 (22)	0,013*	26,677 (11)	0,005**	7,5 (9)	0,585	14,653 (8)	0,066
В целом	411,983 (170)	0,000***	249,483 (85)	0,000***	131,815 (72)	0,000***	153,808 (71)	0,000***

Примечание: N – размер в выборке; N_A – среднее число аллелей на локус; N_e – эффективное число аллелей, H_o – значение наблюдаемой гетерозиготности, H_e – значение ожидаемой гетерозиготности, F – коэффициент инбридинга, в скобках приведены ошибки по показателям SE.

Исследование показало, что, при уровне потока генов (N_m) 16,7 особей за поколение, доля межпопуляционной изменчивости (F_{st}) находилась на уровне 3,2 %, а оставшиеся 96,8 % являлись внутрипопуляционной изменчивостью (Макеева, Смуров, Каледин и др., 2021; Makeeva et al., 2020). То есть, при высоком уровне потока генов, две граничащие популяции всё равно имели высокий уровень генетического своеобразия. В то же время, изолированные городские популяции улиток, между которыми поток генов практически отсутствует из-за расстояния и наличия большого количества разного рода барьеров, должны демонстрировать ещё большее различие и расхождение с крупными природными популяциями, что и наблюдалось во время мониторинга.

Хи-квадрат тест показал достоверное отклонение от равновесного по Харди-Вайнбергу: по 6 локусам в Костромской популяции, по 8 в Ярославской и по 3 в Сумароковской лосеферме, что связано с повышенным уровнем гетерозигот. В искусственной популяции также было отмечено отсутствие 45 аллелей из 96 присутствующих в природных, что позволяет рекомендовать контролировать генетические показатели в таких искусственных популяциях, чтобы вовремя определять необходимость внесения новых особей в популяцию. Несомненно, завозить следует особей из популяций, в которых встречается большое разнообразие аллелей, то есть из крупных и желательно природных, с заранее оцененным генофондом.

Растущее антропогенное давление, включающее прокладку автомобильных и железных дорог, возведение зданий, вырубки, устройство пашен и создание водохранилищ, относящиеся к процессам урбанизации, вызывает фрагментацию ландшафтов и, совместно с неконтролируемой добычей, приводит к изменению генетических параметров: росту гетерозиготности и уровня инбридинга, снижению аллельного разнообразия.

Исходя из этого, эксплуатация лосей в охотничьих хозяйствах областей, где плотность населения регулируется без учёта, должна включать мероприятия по контролю и восстановлению разнообразия генофонда, для чего можно использовать разработанную технологию («Способ поддержания жизнеспособности...»). Несомненно, также, что следует провести оздоровление искусственной популяции Сумароковской лосефермы, в которой аллельное разнообразие в 1,5 раза ниже, чем в природных популяциях.

3.5.2. Дикий кабан и породы свиней

В качестве дальнейшего изучения необходимости применения комплексного эколого-генетического мониторинга были оценены генетические параметры ряда популяций дикого кабана, как эталонных природных, и пород свиней, как ближайших родственников в условиях изоляции со многими сходными аллелями. Ожидаемо, в популяциях кабана наблюдались значительно

более высокие показатели генетического разнообразия чем у одомашненных свиней. У кабана было выявлено 16 приватных аллелей (не встречающихся у одомашненных свиней вариаций гена). Применяя критерий χ^2 ($p < 0,05$) мы оценили различие в разнообразии и выявили низкий уровень инбридинга, что было следствием более высокого показателя наблюдаемой гетерозиготности в сравнении с ожидаемой гетерозиготностью (Табл. 14). Также у всех пород свиней были обнаружены большие отклонения от равновесия по Хайди-Вайнбергу.

Таблица 14. Показатели генетического разнообразия кабана и 4 пород домашних свиней (по 12 микросателлитным локусам ДНК) (Снегин и др., 2021)

Популяция	N	N_A	N_e	P	H_o	H_e	N_{ra}	F	I
Дюрок	67	6,917±0,802	2,913±0,396	91,7	0,525±0,079	0,569±0,068	1,083±0,336	0,076±0,076	1,191±0,157
Йоркшир	108	5,667±0,847	3,452±0,384	91,7	0,716±0,086	0,642±0,065	0,083±0,083	-0,128±0,104	1,287±0,156
Крупная белая	65	6,167±0,534	3,350±0,241	100,0	0,660±0,060	0,680±0,029	0,417±0,193	0,022±0,075	1,362±0,074
Ландрас	50	5,250±0,978	3,124±0,336	91,7	0,713±0,081	0,618±0,062	0,000	-0,175±0,101	1,201±0,147
Кабан	30	8,583±0,712	4,702±0,444	100,0	0,844±0,038	0,763±0,026	1,333±0,414	-0,106±0,033	1,717±0,091

Примечание: N – число особей в выборке; N_A – среднее число аллелей на локус; N_e – эффективное число аллелей, P – процент полиморфных локусов, H_o – средняя наблюдаемая гетерозиготность, H_e – средняя ожидаемая гетерозиготность, N_{ra} – среднее число приватных аллелей на локус, F – коэффициент инбридинга, I – индекс Шеннона.

Для поддержания породности животноводы на свинофермах поддерживают определённый состав аллелей и определённый уровень инбридинга (не выше 5%). Для контроля генетического состава популяций на фермах ведётся постоянный генетический мониторинг с применением ДНК-маркеров и других методов для строгого соответствия породе.

Заключение

Экология – это наука о взаимодействиях популяций между собой и с окружающей средой, а одной из основ взаимодействия популяций является обмен генофондом. Который нарушается на урбанизированных территориях из-за изоляции, вызванной фрагментацией ландшафтов. В своей работе мы пытаемся показать, что современная экология невозможна без применения методов генетики. В урбанизированных условиях происходит сильное изменение структуры и свойств популяций, которые можно выявлять и контролировать только генетическими методами.

Несмотря на важность эволюционного развития популяций, обеднение генофонда изолятов, которое в крупных природных популяциях может привести к видообразованию, в популяциях с низкой численностью может иметь негативные последствия на урбанизированных территориях. В условиях высокой фрагментированности и сильного антропогенного пресса популяции становятся слишком малыми и слабо приспособленными к изменяющимся условиям среды (Макеева, Алазнели, Смуров, 2020).

В условиях ускоряющейся урбанизации у популяций нет времени необходимого для полноценного видообразования и приобретения нужных признаков, поэтому богатый генофонд необходим для выживаемости под давлением человека (Макеева, Алазнели, Смуров, 2020).

Вместе с урбанизацией растет скорость фрагментации ландшафтов, а чем выше скорость фрагментации, тем меньше у разделяемых популяций времени на восстановление численности. Изоляты с малой численностью особей будут неспособны выживать в течение большого числа поколений. Поэтому в работе стоял вопрос не о вмешательстве в процессы видообразования популяций фрагментированных ландшафтов, а об обогащении их генофонда для увеличения пластичности и компенсации действия антропогенного пресса.

Обеднение генофонда служит одним из основных факторов снижения устойчивости и снижения выживаемости в условиях антропогенного воздействия. В то же время оздоровление изолятов с малой численностью населения помогает

поддержать их численность, разнообразие генофонда и жизнеспособность за счёт получения новых аллелей, что было доказано успешностью и долговременностью эксперимента по результатам исследования. Отдельно отметим, что под жизнеспособностью популяции здесь понимается срок её жизни в годах, который зависит от наличия аллелей, необходимых для поддержания разнообразия и для нормальной жизнедеятельности.

Сходное действие случайных генетических процессов (дрейфа генов и инбридинга) как на изолированные городские, так и на природные, и на искусственно созданные популяции, подтверждает, что генетические процессы проходят едино для всех видов в разных условиях и приводят к аналогичным результатам (Макеева, Алазнели, Погожев и др., 2019; Макеева, Алазнели, Смуров, 2020; Макеева, Смуров, Алазнели, Каледин, 2022). Это ещё раз подчёркивает необходимость осуществления эколого-генетического мониторинга и важность оздоровления генофонда изолированных популяций, в первую очередь на урбанизированных территориях, где действует сильное антропогенное воздействие на все популяции и высок сопутствующий ему уровень фрагментации ландшафтов (Макеева, Алазнели, Погожев и др., 2019; Макеева, Смуров, Алазнели, Каледин, 2022).

Выводы

По результатам проведенного исследования можно сделать следующие **выводы**:

1. Анализ популяционно-генетической структуры кустарниковой улитки в 2017-2019 гг., выявил постоянство частот аллелей фенотипических и генотипических признаков в крупных природных (эталонных) популяциях кустарниковой улитки, и хаотичность сдвига частот аллелей в изолятах с низкой численностью населения на урбанизированных территориях;
2. Выявлена ведущая роль генетико-автоматических процессов (дрейфа генов и сопутствующего ему инбридинга) в изменении структурно-функционального состояния генофонда популяций на фрагментированных территориях;

3. Экспериментально доказана эффективность и долговременный эффект предложенного ранее Способа поддержания жизнеспособности популяций на фрагментированных территориях, путём внесения рассчитанного количества особей из донорских эталонных популяций животных, по результатам проведённого в 2003 году эксперимента по оздоровлению популяций кустарниковой улитки и контроля в 2017-2019 годах;

4. Результаты исследования позволяют полагать, что считавшаяся ранее единой популяция европейского лося на самом деле представлена двумя, поэтому контроль и обогащение популяций охотничьих животных в охотничьих хозяйствах, подвергшихся фрагментации их территорий из-за антропогенного воздействия, очевиден и необходим для их устойчивости;

5. Генетическое разнообразие природных популяций лося и кабана находится на высоком уровне, тогда как генофонд искусственной популяции лося на Сумароковской лосеферме истощён и нуждается в оздоровлении – разнообразие аллелей ниже природных популяций более чем в 1,5 раза. Разнообразие на свинофермах поддерживается на уровне, необходимом для сохранения породности.

Практические предложения

Для сохранения биологического разнообразия необходимо включить эколого-генетический мониторинг на фрагментированных территориях и ООПТ в систему мероприятий по экологическому мониторингу.

Выявленное уменьшение генетического разнообразия популяции Сумароковской лосефермы указывает на необходимость её оздоровления путём внесения генетического материала. Увеличение уровня инбридинга в природных популяциях вследствие фрагментации требует осуществления контроля состояния генофонда природных популяций, особенно в охотничьих хозяйствах.

Словарь терминов

1. **Аллельное разнообразие** – описывает наличие и число форм аллелей определённого локуса. Заключается в оценке присутствия разных аллелей для каждого локуса. Важные параметры аллельного разнообразия – среднее число аллелей (среднее на локус в популяции) и эффективное число аллелей (число аллелей с одинаковой частотой);
2. **Генетико-автоматические процессы** – то же самое, что и *генетический дрейфт*, *дрейф генов*, но термин введён Дубининым и Ромашовым в 1932 году;
3. **Генетический дрейфт** или **дрейф генов** – это случайные изменения частот аллелей, происходящие при смене поколений;
4. **Жизнеспособность** – количественный показатель, характеризующий уровень выживаемости популяции по сравнению с другой популяцией в данных условиях внешней среды. Это вероятность популяции избежать инбридинга и успешно просуществовать. Зависит от уровня гетерозиготности популяции – чем она ниже и чем выше уровень инбридинга, тем ниже жизнеспособность, и наоборот;
5. **Информативные аллели** – не мономорфные (неодинаковые аллели), встречающиеся с частотой $\geq 5\%$;
6. **Микросателлитные маркеры** – маркеры коротких tandemных повторов ДНК. Участки локусов, состоящие из коротких (менее 9 пар оснований) повторов, растягивающихся на большую длину (до 1000 пар оснований). Распространённые маркеры для качественной оценки генетического разнообразия. Поскольку микросателлиты являются селективно-нейтральными, они не подвержены действию естественного отбора и потому служат уникальной характеристикой для каждой особи;
7. **Наблюдаемая гетерозиготность (H_o)** – это доля гетерозиготных генов в популяции. Рассчитывается как общее число гетерозигот по локусу, поделённое на размер выборки. Гетерозиготность оценивается от 0 (отсутствие гетерозиготности) до практически 1. Если H_e и H_o статистически не различаются,

то в популяции происходит свободное скрещивание, если $H_o < H_e$, то популяция инбредная (последствие инбридинга, происходит от скрещивания близкородственных особей), а если $H_o > H_e$, то случайное скрещивание преобладает над инбридингом (близкородственным скрещиванием);

8. **Ожидаемая гетерозиготность (H_e)** – это ожидаемая вероятность того, что особь будет гетерозиготна по соответствующему локусу в мультилокусных системах (системах, где локус может быть как гомозиготным, так и гетерозиготным). Это важный показатель генетического разнообразия для популяций диплоидных особей, так как каждая особь несёт разный набор аллелей. Рассчитывается как вычтенная из единицы сумма аллелей во всех локусах, умноженная на квадрат частоты выбранного локуса (p^2). $H_e = 1 - \sum_i^n p_i^2$ (где p_i – частота i -го аллеля, n – общее число аллелей во всех локусах). Ожидаемая гетерозиготность малочувствительна к размеру выборки, поэтому часто используется для оценки генетического разнообразия.

Список литературы

1. Айяла, Ф. Введение в популяционную генетику / Ф. Айяла – М.: Мир, 1984.
2. Акатов, В. В. Антропогенная фрагментация природных ландшафтов и эффект отложенного вымирания видов / В. В. Акатов // Прикладные аспекты геологии, геофизики и геоэкологии с использованием современных информационных технологий: Материалы II Международной научно-практической конференции, посвященной 20-летию МГТУ, Майкоп, 14–17 мая 2013 года. – Майкоп: Издательство "Магарин Олег Григорьевич", 2013. – С. 44-49.
3. Акопян, М. В. Человек и биосфера: положительное и отрицательное воздействие / М.В. Акопян, Н.В. Звонарева // Международный демографический форум "Демография и глобальные вызовы": Материалы форума, Воронеж, 30 сентября 2021 года. — Воронеж: Общество с ограниченной ответственностью "Цифровая полиграфия", 2021. — С. 852-855.
4. Алазнели, И. Д. Влияние дрейфа генов на охотничьих животных на примере диких копытных / И.Д. Алазнели, В.М. Макеева, А.В. Смуров, А.П. Каледин // Наука в вузовском музее: Материалы ежегодной Всероссийской научной конференции с международным участием: Москва, 21–23 ноября 2023 г. / Отв. ред. А. В. Смуров; Музей землеведения Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова / Под ред. Е. П. Дубинин, Н. И. Крупина, Н. И. Крупина и др. Т. 1 из Материалы ежегодной Всероссийской научной конференции с международным участием: Москва, 21–23 ноября 2023 г. М.: ООО МАКС Пресс, 2023.
5. Алазнели, И. Д. Дрейф генов как фактор сокращения разнообразия генофонда популяций на урбанизированных территориях / И.Д. Алазнели, В.М. Макеева, А.В. Смуров, А.П. Каледин // Сборник материалов XVII Международной научной экологической конференции Организмы, популяции и сообщества в трансформирующейся среде. Белгород: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования Белгородский государственный национальный исследовательский университет, 2022. С. 3.

6. Алазнели, И. Д. Результаты длительного мониторинга и эксперимента по обогащению генофонда популяций кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Mull.) на урбанизированных территориях / В.М. Макеева, И.Д. Алазнели, А.В. Смуров и др. // Генетика. — 2021. — Т. 57, № 1. — С. 116–122.
7. Алазнели, И. Д. Воздействие антропогенной трансформации экосистем на генетическое разнообразие животных как необходимый элемент экспозиции естественнонаучных и краеведческих музеев / И.Д. Алазнели, В.М. Макеева, А.В. Смуров и др. // Наука в вузовском музее: Материалы ежегодной Всероссийской научной конференции с международным участием: Москва, 17–19 ноября 2020 г. / Отв. ред. А. В. Смуров; Музей землеведения Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова / Под ред. Е. П. Дубинин, Н. И. Крупина, Л. В. Попова и др. — М., 2020. — С. 11-13.
8. Алазнели, И. Д. Популяционно-генетическая структура кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Mull.) в условиях антропогенного ландшафта Москвы и Подмосковья по результатам анализа фенетических признаков / И.Д. Алазнели, В.М. Макеева, А.В. Смуров // Материалы 8-й Международной научно-практической конференции Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. — М.: РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2019. — С. 7–9.
9. Алазнели, И. Д. Последствия антропогенной трансформации экосистем в динамике генофонда популяций животных / И.Д. Алазнели, В.М. Макеева, А.В. Смуров и др. // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: материалы 9-й международной научно-практической конференции, 18-19 февраля 2021 года. — ЛАРГО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева Москва, 2022. — С. 8–11.
10. Алазнели, И. Д. Эколого-генетический мониторинг популяций животных урбанизированных экосистем / И.Д. Алазнели, В.М. Макеева, А.В. Смуров, Д.В. Политов, Ю.С. Белоконь, А.П. Каледин // Экологические проблемы промышленных городов: сборник трудов / Под редакцией д-ра биол. наук, профессора Е.И. Тихомировой. — Саратов: ООО «Амирит», 2021. — С. 141–145.

11. Алтухов, Ю. П. Вид и видообразование / Ю.П. Алтухов // Соросовский образовательный журнал — 1997. — № 4. — С. 2-10.
12. Алтухов, Ю. П. Вид и видообразование // Соросовский образовательный журнал — 1997. — № 4. — С. 2—10.
13. Алтухов, Ю. П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения / Ю.П. Алтухов // Генетика. — 1995. — Т. 31. — № 10. — С. 1333-1357.
14. Алтухов, Ю. П. Генетические процессы в популяциях — 3-е изд. — М.: Академкнига, 2003. — 432 с.
15. Алтухов, Ю. П. Динамика в популяционных генофондах при антропогенных воздействиях / под ред. Алтухова — М.: Наука, 2004 — 619 с.
16. Алтухов, Ю. П. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость / Ю.П. Алтухов, Ю.Г. Рычков // Журнал общей биологии — 1970. — Т. 31. — № 5. — С. 507-525.
17. Артемьев, Ю. Т. О роли общей элиминации в эволюции — Журнал общей биологии, 1970. — Т. 31. — №6. — С.672-678.
18. Астауров, Б. Л. Проблемы общей биологии и генетики — М.: Наука, 1979. — 290 с.
19. Астауров, Б. Л. Экспериментальная полиплоидия у животных — Сб.: Полиплоидия и селекция. — М.-Л. — 1965. — С. 43-56.
20. Базыкин, А. Д. Модель динамики численности вида и проблема сосуществования близких видов // Журнал общей биологии — 1969. — Т. 30. — №3. — С. 259-264.
21. Балановский, О. П. Эколого-генетический мониторинг в популяциях человека: гетерозиготность, гаплотипическое разнообразие мтДНК и генетический груз / О. П. Балановский, С. М. Кошель, В. В. Запорожченко [и др.] // Генетика. — 2011. — Т. 47. — № 11. — С. 1523-1535.
22. Банников, А.Г. Охрана природы /А.Г. Банников, А.К. Рустамов — М.: Колос, 1977. — 208 с.

23. Бархатов, А. С. Генетическая структура популяций комплекса зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) на территории юга Среднерусской возвышенности / А. С. Бархатов, Э. А. Снегин, С. Р. Юсупов // Экологическая генетика. – 2021. – Т. 19. – № 2. – С. 107-119. – DOI 10.17816/ecogen48555
24. Беклемишев, В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюллетень МОИП — 1960. — Т. 65. — Выпуск 2. — С. 41-50.
25. Береговой, В. Е. Исследования полиморфизма как путь познания хронологической структуры вида // Журнал общей биологии — 1971. — Т. 32. — №2. — С. 143-151.
26. Букин, Ю. С. Индивидуально ориентированная модель для имитации популяционно-генетических процессов у видов, населяющих одномерный ареал / Ю.С. Букин, А.Л. Горбылев // Математическая биология и биоинформатика. — 2014. — Т. 9. — № 2. — С. 438-452. DOI 10.17537/2014.9.438.
27. Васильев, А. Г. Феногенетический мониторинг импактных популяций растений и животных в условиях антропогенного пресса / А. Г. Васильев, И. А. Васильева // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. – 2009. – № 3(58). – С. 5-12.
28. Верещагин, Н. К. Копытные Северо-Запада СССР / Н.К. Верещагин, О.С. Русаков — Л.: Наука, 1979. — 308 с.
29. Виноградов, Б. В. Основы ландшафтной экологии / Б.В. Виноградов. — М.: ГЕОС, 1998. — 418 с.
30. Воронцов, Н. Н. Сборник: Проблемы эволюции — Т. 1. — Новосибирск: «Наука», 1968. — 275 с.
31. Гаузе, Г. Ф. Проблема стабилизирующего отбора // Журнал общей биологии — 1941. — Т. 2. — № 2. — С. 193-209.
32. Гексли, Дж. Естественный отбор и эволюционный процесс // Успехи современной биологии — 1947. — № 7.
33. Гиляров, М. С. Закономерности и направление филогенеза // Журнал общей биологии — 1970. — Т. 31. — № 2. — С. 171-188.

34. Голубев, О. В. Изменение поведения и некоторых морфофизиологических признаков лося (*Alces alces* L.) при длительном полувольном разведении: специальность 06.02.09 "Звероводство и охотоведение": автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Голубев Олег Валерьевич. — Москва, 2014. — 22 с.
35. Голубев, О. В. Изучение условий разведения и воспроизводства диких жвачных животных в Костромской области / О. В. Голубев, А. А. Жигулева, А. М. Коновалов // Ветеринария, зоотехния и биотехнология. — 2018. — № 3. — С. 78-82.
36. Грант, В. Эволюция организмов / В. Грант — М.: Мир, 1980. — 408 с.
37. Григорьева, О. О. Генетическая структура изолированной популяции обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) по данным изменчивости микросателлитных локусов / О. О. Григорьева, М. Л. Опарин, С. Г. Потапов, В. Н. Орлов // Доклады Академии наук. — 2012. — Т. 446. — № 2. — С. 232.
38. Гроссман, А. И. К вопросу о симпатрическом видообразовании / А.И. Гроссман, М.Б. Евгеньев // Журнал общей биологии — 1969. — Т. 30. — № 5.
39. Гусев, А. В. Восстановление биоразнообразия природных сообществ / А.В. Гусев, Е. И. Гусева // Интродукция, сохранение и использование биологического разнообразия флоры: Материалы международной научной конференции, посвященной 90-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси. В 2-х частях, Минск, 28 июня 2022 года / Редколлегия: В.В. Титок [и др.]. Том Часть 1. — Минск: Белтаможсервис, 2022. — С. 95-97.
40. Гусева, М. В. Воздействие транспортной инфраструктуры на окружающую среду / М.В. Гусева, Л.В. Блохин // Молодежь, наука, творчество — 2020: Материалы XVIII Всероссийской научно-практической конференции студентов и аспирантов, Омск, 21–22 мая 2020 года. — Омск: Омский государственный технический университет, 2020. — С.562-566.
41. Дубинин, Н. П. Генетико-автоматические процессы и их влияние на механизмы эволюции // Журнал экспериментальной биологии — 1931. — Т. 7. — № 5/7. — С. 463-478.

42. Дубинин, Н. П. Генетические основы строения вида и его эволюция / Н.П. Дубинин, Д.Д. Ромашов // Биологический журнал — 1932. — Т. 1. — № 2.
43. Дубинин, Н. П. Дарвинизм и генетика популяций // Успехи современной биологии — 1940. — Т. 13. — № 2. — С. 463-478.
44. Дубинин, Н. П. Эволюция популяций и радиация / Н.П. Дубинин — М.: Атомиздат, 1966. — 744 с.
45. Евдокимов, Н. В. Проблема малочисленной породы свиней и разработка методов сохранения ее генофонда / Н.В. Евдокимов, А.В. Никитина // Актуальные проблемы и перспективы развития ветеринарной и зоотехнической наук: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, Чебоксары, 22 ноября 2019 года. — Чебоксары: Чувашская государственная сельскохозяйственная академия, 2019. — С. 217-224.
46. Еремина, И. Ю. Генетический мониторинг: анализ причин выбытия быков-производителей / И.Ю. Еремина, Е.В. Четвертакова // Вестник КрасГАУ. — 2022. — № 11(188). — С. 131-137. DOI 10.36718/1819-4036-2022-11-131-137.
47. Животовский, Л. А. Две ветви исследований популяционной структуры вида — экологическая и генетическая: история, проблемы, решения / Л.А. Животовский // Генетика. — 2017. — Т. 53. — С. 1244–1253.
48. Животовский, Л. А. Модель динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* / Л.А. Животовский, В.В. Храмцов, М.К. Глубоковский // Вопросы ихтиологии. — 1996. — Т. 36. — Вып. 3. — С. 369-385.
49. Животовский, Л. А. Популяционная биометрия / Л.А. Животовский — М.: Наука. — 1991. — 271 с.
50. Животовский, Л. А. Популяционная структура вида: Экогеографические единицы и генетическая дифференциация популяций / Л.А. Животовский // Биология моря. — 2016. — Т. 42. — С. 323–333.
51. Животовский, Л. А. Эколого-географический подход к выявлению популяционной структуры вида / Л.А. Животовский // Advances of science: Proceedings of articles the IV International scientific conference, Karlovy Vary -

Moscow, 29–30 марта 2018 года / Editor G.G. Babalova. – Karlovy Vary — Moscow: Международный центр научно-исследовательских проектов, 2018. — С. 25-30.

52. Жигулева, А. А. Изучение основных признаков domestikации и продуктивности лосей (*Alces alces*) в условиях лосефермы / А.А. Жигулева, О.В. Голубев, Н.С. Марзанов // Проблемы биологии продуктивных животных. — 2020. — № 1. — С. 111-117.

53. Завадский, К. М. Вид и видообразование — Л.: Наука, 1968. — 404 с.

54. Завадский, К. М. Вид как форма существования жизни. Структура вида. Видообразование // Сборник: Современные проблемы эволюционной теории — Л.: Наука, 1967.

55. Завадский, К. М. Учение о виде — Л.: Изд. Ленинградского университета, 1961. — 256 с.

56. Зайцев, Г. Н. Методика биометрических расчётов / Г.Н. Зайцев. — М.: Наука, 1973. — 255 с.

57. Звездина, Т. Н. Вид: особенности генетической изоляции / Т. Н. Звездина // Вестник Приднестровского университета. Серия: медико-биологические и химические науки. — 2017. — № 2 (56). — С. 78-83.

58. Звездина, Т. Н. Вид: особенности генетической изоляции / Т.Н. Звездина // Вестник Приднестровского университета. Серия: Медико-биологические и химические науки. — 2017. — № 2(56). — С. 78-83.

59. Зеликман, А. М. Важнейшие предпосылки естественного отбора. Естественный отбор – определяющая сила органической эволюции. Органическая целесообразность и естественный отбор // Сборник: Современные проблемы эволюционной теории — Л.: Наука, 1967.

60. Ивантер, Э. В. Основы прикладной экологии: учебник для обучающихся по направлениям подготовки бакалавриата «Техносферная безопасность» и «Общая и прикладная биология» / Э.В. Ивантер // М-во науки и высш. образования Рос. Федерации, Федер. гос. бюджет. образоват. учреждение высш. образования Петрозавод. гос. ун-т. — Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2019. — 248 с.

61. Истомин, А. В. Фенетическая гетерогенность биотопических группировок континуальной популяции *Myodes (Clethrionomys) glareolus* на разных фазах динамики численности / А.В. Истомин // Вестник Псковского государственного университета. Серия: Естественные и физико-математические науки. — 2016. — №9. — С. 14-20.
62. Каледин, А. П. Сравнительный анализ генетического разнообразия акклиматизированных популяций уссурийского пятнистого оленя (*Cervus nippon hortulorum*) из Калужской и Тверской областей и материнской дальневосточной популяции / А.П. Каледин, В.М. Макеева, С.В. Бекетов и др. // Материалы 10-й Международной научно-практической конференции Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России (13-14 февраля 2023 г., Москва). ПрессСто Москва-Иваново: 2023. С. 115–117.
63. Камардин, Н. Н. Полиморфизм окраски раковин (*Littorina obtusata*, *Bradybaena fruticum*, *Limecola baltica*) и накопление ТМ / Н.Н. Камардин, Е. Козминский // Материалы VII Всероссийской конференции по водной экотоксикологии, посвященной памяти Б. А. Флерова «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» школы-семинара «Современные методы исследования и оценки качества вод, состояния водных организмов и экосистем в условиях антропогенной нагрузки», Борок, 16-18 сентября 2020 г. — Ярославль: Филигрань, 2020. — С.87-89.
64. Камшилов, М. М. Организованность и эволюция // Журнал общей биологии — 1970. — Т. 31. — № 2.
65. Карабанов, Д. П. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (*Actinopterygii: Clupeidae*) [Текст]: Монография / Д. П. Карабанов. Воронеж: Издательство «Научная книга», 2013. 179 с.
66. Карабанов, Д. П. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (*Actinopterygii: Clupeidae*) [Текст]: Монография / Д. П. Карабанов. – Воронеж: Издательство «Научная книга», 2013. – 179 с.

67. Касимов, Н. С. Серия учебных пособий «Сохранение биоразнообразия» (научный руководитель серии Касимов Н.С., отв. редактор Смуров А.В.). Раздел III: «Мониторинг биоразнообразия» / Н.С. Касимов, А.В. Смуров, В.Н. Максимов, В.С. Тикунов — М., НУМЦ, 2002. — 432 с.
68. Ковалев, Ю. Ю. Международная политика защиты и использования мирового биологического разнообразия: цели, этапы развития, проблемы реализации / Ю.Ю. Ковалев, А.В. Степанов, А.С. Бурнасов // Известия Уральского федерального университета. Серия 3, Общественные науки. — 2019. — Т. 14, № 4 (194). — С. 119-133.
69. Костюнина, О. В. Генетическое разнообразие российской популяции европейского зубра (*Bison bonasus*) / О.В. Костюнина, В.В. Волкова, И.И. Землянко [и др.] // Актуальная биотехнология. — 2018. — № 3(26). — С. 236-238.
70. Крамаренко, С. С. Генетическая структура континуальных и эфемерных популяций наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda; Pulmonata; Enidae) / С.С. Крамаренко, Э.А. Снегин // Экологическая генетика. — 2014. — №2. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/geneticheskaya-struktura-kontinualnyh-i-efemernyh-populyatsiy-nazemnogo-mollyuska-brephulopsis-cylindrica-gastropoda-pulmonata> (дата обращения: 13.11.2023).
71. Криппа-Франчески, Т. Длительны модификации // Журнал общей биологии — 1970. — Т. 31. — № 5.
72. Левонтин, Р. Генетические основы эволюции / Р. Левонтин. — М.: Мир, 1978. — 351 с.
73. Ли, Ч. Введение в популяционную генетику / Ч. Ли — М.: Мир, 1978. — 560 с.
74. Лихарев, И. М. Наземные моллюски фауны СССР // И.М. Лихарев, Е.С. Раммельмейер. — М.-Л.: Академия наук СССР, 1952. — 512 с.
75. Лунева, Н. Н. Распространение крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.) и к жгучей (*U. urens* L.) на территории Российской Федерации // Н.Н. Лунева, Т.Ю. Закота, Ю.А. Федорова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 2020. — 181 (4). — СС. 144-155. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-144-155

76. Майр, Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр – М.: Мир, 1968. – 598 с.
77. Майр, Э. Систематика и происхождение видов / Э. Майр — М.: ИЛ, 1947. — 334 с.
78. Макеева, В. М. Геноурбаноология как основа устойчивого сохранения биоразнообразия и экосистем в условиях глобальной урбанизации / В.М. Макеева, М.М. Белокоп, А.В. Смуров // Успехи современной биологии. — М, 2013. — Т. 133. — № 1. — С. 19–34. DOI: 10.1134/S207908641304004X
79. Макеева, В. М. Кустарниковая улитка (*Bradybaena fruticum* (Mull.)) как модельный объект для изучения фундаментальных и прикладных аспектов зоологии беспозвоночных / В.М. Макеева, И.Д. Алазтели, А.В. Смуров // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных: сборник статей V Международной конференции, 26-28 октября 2020 г. — Томск, 2020. — С. 103–107. DOI: 10.17223/978-5-94621-931-0-2020-25
80. Макеева, В. М. Необходимость отображения в музейной экспозиции результатов экспериментального исследования антропогенных изменений генофонда популяций животных и растений / В.М. Макеева, А.В. Смуров, И.Д. Алазтели и др. // Тезисы Всероссийской научно-практической конференции Современный музей: традиции, инновации, стратегии К 100-летию музея 26—27 апреля 2022 года Москва. — Государственный биологический музей имени К. А. Тимирязева, 2022. — С. 60–61.
81. Макеева, В. М. О необходимости контроля состояния генофонда и жизнеспособности посадочного материала при воспроизводстве лесов / В.М. Макеева, А.В. Смуров, И.Д. Алазтели // Сборник материалов Четвертой международной научно-технической конференции: Леса России: политика, промышленность, образование. СПб. 22-24 мая 2019 г. — СПб.: С.-Петербург. ун-т, 2019. — С. 130–132.
82. Макеева, В. М. О необходимости контроля состояния генофонда естественных популяций лося (*alces alces* L.) и восстановления генетического разнообразия популяции сумароковской лосефермы из Европейской России / В.М.

Макеева, А.В. Смуров, А.П. Каледин и др. // Материалы 10-й Международной научно-практической конференции Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России (13-14 февраля 2023 г., Москва). ПрессСто Москва-Иваново Москва-Иваново: 2023. С. 126–128.

83. Макеева, В. М. О необходимости создания экспозиции с современным научным подходом к сохранению биоразнообразия (стенд Природные ресурсы тундровой и лесной зон) / В.М. Макеева, И.Д. Алазтели, Е.Ю. Погожев, А.В. Смуров // Наука в вузовском музее: Материалы ежегодной Всероссийской научной конференции с международным участием: Москва, 12-14 ноября 2019 г. /отв. ред. Е.П. Дубинин / Под ред. Н. И. Крупина, В. В. Снакин, П. А. Чехович. — М., 2019. — С. 72–74.

84. Макеева, В. М. Оценка состояния генофонда природных популяций беспозвоночных животных в условиях фрагментированного ландшафта Москвы и Подмосковья (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) / В.М. Макеева, М.М. Белоконь, О.П. Малюченко // Генетика. — 2005. — № 11. — С. 1495–1510.

85. Макеева, В. М. Оценка состояния генофонда природных популяций позвоночных животных в условиях фрагментированного ландшафта Москвы и Подмосковья (на примере бурых лягушек) / В. М. Макеева, М. М. Белоконь, О. П. Малюченко, О. А. Леонтьева // Генетика. — 2006. — Т. 42. — № 5. — С. 628–642.

86. Макеева, В. М. Популяционная структура видов в условиях урбанизированного ландшафта / В.М. Макеева, А.В. Смуров, Д.В. Политов, И.Д. Алазтели и др. // Материалы XV Международной научно-практической экологической конференции Биологический вид в структурно-функциональной иерархии биосферы. — Белгород, 2018. — С. 75–76.

87. Макеева, В. М. Популяционная структура кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (mull.) в условиях урбанизированного ландшафта Москвы и Подмосковья по результатам длительного эколого-генетического мониторинга / В.М. Макеева, И.Д. Алазтели, А.В. Смуров и др. // Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун: тезисы докладов

Всероссийской научной конференции с международным участием. — Ярославль: Филигрань, 2019. — С. 52.

88. Макеева, В. М. Результаты контроля состояния генофонда популяций при воспроизводстве лесов / В.М. Макеева, А.В. Смуров, И.Д. Алазтели, А.П. Каледин // Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием “Научные основы устойчивого управления лесами”, посвященной 30-летию ЦЭПЛ РАН 25–29 апреля 2022 г., Москва, Россия. — 2022. — С. 72–74.

89. Макеева, В. М. Решение проблемы сохранения биоразнообразия антропогенно нарушенных и особо охраняемых территорий (эколого-генетический аспект) / В.М. Макеева, И.Д. Алазтели, А.В. Смуров и др. // Экологические проблемы промышленных городов: сборник научных трудов по материалам 9-й Международной научно-практической конференции. — Саратов: Сарат. гос. техн. ун-т, 2019. — С. 297–300.

90. Макеева, В. М. Роль естественного отбора в формировании генотипической структуры популяций в Подмосковье / В.М. Макеева, П.В. Матекин // Моллюски, результаты и перспективы их исследований, авторефераты докладов 8 всесоюзного совещания по изучению моллюсков. — Л.: «Наука», Ленинградское отделение, 1987. — С. 475–476.

91. Макеева, В. М. Роль естественного отбора в формировании генотипической структуры популяций в Подмосковье / В.М. Макеева, П.В. Матекин // Моллюски, результаты и перспективы их исследований, авторефераты докладов 8 всесоюзного совещания по изучению моллюсков. — Л.: «Наука», Ленинградское отделение, 1987. — С. 475–476.

92. Макеева, В. М. Состояние генофонда и степень пораженности короедом-типографом (*Ips typographus* L.) естественных популяций и лесопосадок ели европейской (*Picea abies* (L.) karst.) в Подмосковье / В. М. Макеева, А. В. Смуров, Д. В. Политов и др. // Генетика. — 2017. — Т. 53. — № 3. — С. 1–10. DOI: 10.7868/S0016675817030079

93. Макеева, В. М. Способ поддержания жизнеспособности популяций животных или растений на урбанизированных территориях: пат. 2620079 Рос.

Федерация: МПК G 01 N 33/573, G 06 F 19/24 / Макеева В.М., Смуров А.В.; заявитель и патентообладатель Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова» (МГУ). № 2015141570; заявл. 30.09.2015; опубл. 22.05.2017, Бюл. № 15. 22 с.

94. Макеева, В. М. Способ поддержания жизнеспособности популяций животных или растений на урбанизированных территориях как результат нового научно-практического направления – геноурбанонологии / В.М. Макеева, А.В. Смуров, М.М. Белоконов, И.Д. Алазнели и др. // Сборник тезисов международного конгресса VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы. Санкт-Петербург, 18-22 июня 2019 г. — СПб.: ООО Издательство ВВМ (WM Publishing Ltd.), 2019. — С. 1015–1015.

95. Макеева, В. М. Сравнительный анализ генетического разнообразия естественных популяций лоса (*Alces alces* (L.)) из Европейской России и популяции Сумароковской лосефермы / В.М. Макеева, А.В. Смуров, А.П. Каледин, И.Д. Алазнели и др. // Экологическая генетика. — 2021. — Т. 19, № 4. — С. 303–312.

96. Макеева, В. М. Эколого-генетические основы охраны антропогенных экосистем (на примере Москвы и Подмосковья): Дис. докт. биол. наук. — М., МГУ, 2008. — 216 с.

97. Макеева, В. М. Контроль состояния генофонда популяций в целях сохранения биоразнообразия на урбанизированных территориях (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Mull.)) / В.М. Макеева, И.Д. Алазнели, А.В. Смуров и др. // Материалы 8-й Международной научно-практической конференции Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. — РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева Москва, 2019. — С. 43–46.

98. Макеева, В. М. Сравнительная оценка состояния генофонда и жизнеспособности лесопосадок из парков города Москвы и естественных

популяций из Подмосковья на примере ели европейской (*Picea abies* (l.) karst) / В. М. Макеева, А. В. Смуров, Д. В. Политов и др. // Генетика. — 2018. — Т. 54. — № 9. — С. 1015–1025. DOI: 10.1134/S0016675818090096

99. Макеева, В. М. Судьба диких животных в городе: теория неизбежности их вымирания / В.М. Макеева // Материалы второй научно-практической конференции «Животные в городе» 15-17 апреля 2002 г. — М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова, 2003. — С. 7-9.

100. Макеева, В. М. Эколого-генетические принципы сохранения разнообразия и численности животных антропогенных экосистем (на примере модельных видов животных в Москве и Подмосковье) / В.М. Макеева, А.В. Смуров // Сборник трудов 3-й Международной научно-практической конференции Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России (19-20 февраля 2009 г.). — Москва, 2009. — С. 58–61.

101. Макеева, В. М. Эколого-генетический мониторинг на урбанизированных территориях и его роль в сохранении биоразнообразия (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Mull.) / В.М. Макеева, И.Д. Алазнели, А.В. Смуров и др. // Проблемы природопользования и экологическая ситуация в Европейской России и на сопредельных территориях: материалы VIII Междунар. науч. конф. Белгород, 22–25 октября 2019 г. / под ред. М.А. Польшиной. — Белгород: Изд. дом Белгород. НИУ БелГУ, 2019. — С. 148–151.

102. Макеева, В. М. Эколого-генетический подход к охране животных антропогенных экосистем (на примере модельных видов в Москве и Подмосковье) / В.М. Макеева, М.М. Белоконь, А.В. Смуров. — М.: Изд-во МГУ, 2011. — 160 с.

103. Макеева, В. М. Эколого-генетический подход к охране животных урбанизированных ландшафтов (на примере модельных видов в городе Москве) / В.М. Макеева, А.В. Смуров // Известия Самарского научного центра РАН. — 2010. — Т. 12. — № 33. — С. 1401–1406.

104. Макеева, В. М. Экосистемный подход к изучению животного мира природных зон / В.М. Макеева, М.И. Непоклонова, Д.В. Панфилов — М.: Изд-во МГУ, 1994. — 80 с.
105. Макеева, В. М. Эксперимент по подтверждению эффективности эколого-генетического подхода к сохранению биологического разнообразия городских особо охраняемых природных территорий / В.М. Макеева, А.В. Смуров, И.Д. Алазнели, А.П. Каледин // Материалы Всероссийской школы-семинара Экологическая безопасность в условиях антропогенной трансформации природной среды посвященной памяти Н. Ф. Реймерса и Ф. Р. Штильмарка. — Пермь: Пермь, 2022. — С. 112–115.
106. Муллагулов, Р. Ю. Использование параметров генетической структуры природных популяций растений в выборе принципов охраны / Р. Ю. Муллагулов // Актуальные проблемы генетики и молекулярной биологии: Материалы Всероссийской молодежной конференции в рамках Федеральной целевой программы "Научные и научно-педагогические кадры инновационной России" на 2009-2013 годы. Уфа, 2012. — Уфа: Башкирский государственный аграрный университет, 2012. — С. 80-85.
107. Мюнтцинг, А. Генетические исследования — М.: Изд. Иностранной литературы, 1963. — 488 с.
108. Наумов, С. П. Динамика полового состава и при изменении численности млекопитающих / С.П. Наумов, Л.А. Гибет, С.П. Шаталова // Журнал общей биологии — 1969. — Т. 30. — № 6. — С. 673-680.
109. Неронов, В. М. Изучение и сохранение биоразнообразия Южной Сибири и Центральной Азии на трансграничных территориях: [монография] / В.М. Неронов, В. Б. Оюунгэрэл, А.А. Луцкекина и др; под редакцией В.В. Рожнова]; Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук. — Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2018. — 122 с.: ил., цв. ил.
110. Никольский, А. А. Дрейф генов и гибридизация разрушают структуру средств коммуникации животных (на примере звукового сигнала наземных

беличьих Marmotinae) / А.А. Никольский // Пространственно-временные аспекты функционирования биосистем: Сборник материалов XVI Международной научной экологической конференции, посвященной памяти Александра Владимировича Присного, Белгород, 24–26 ноября 2020 года / Отв. редактор Ю.А. Присный. — Белгород: Белгородский государственный национальный исследовательский университет, 2020. — С. 159-163.

111. Никольский, А. А. Разрушение структуры звукового сигнала в краевой популяции (на примере серого сурка *Marmota baibacina*) / А.А. Никольский, Е.А. Ванисова // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. — 2020. — Т. 493, № 1. — С. 389-394. DOI 10.31857/S2686738920040198

112. Новоженков, Ю.И. Соотношение полов – специфический параметр элементарной природной популяции // Журнал общей биологии — 1971. — Т. 32. — № 1. — С. 37-44.

113. Парамонов, А. А. Изменчивость и наследственность в их связи с эволюционным процессом. Пути и закономерности эволюционного процесса // Сборник: Современные проблемы эволюционной теории — Л.: Наука, 1967.

114. Подрубный, Д.Г. Связь открытых пространств и коридоров и коридоров биоразнообразия (на примере городского округа Балашихи Московской области) / Д.Г. Подрубный, К.В. Корнев // Сохранение экосистем и биоразнообразия: материалы всероссийской научно-практической конференции с международным участием, 29 ноября 2022 г., Владимир. — Владимир: Владимирский государственный университет имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых, 2022. — 38 с.

115. Попов, Н. А. Генетический мониторинг и селекция признаков в молочном скотоводстве: [монография] / Н.А. Попов — Москва: [б. и.], 2023. — 469 с.

116. Попов, Р. Г. Проблема сохранения и использования генофонда якутского скота / Р.Г. Попов, Н.В. Попова // Устойчивый Север: общество, экономика, экология, политика: сборник трудов V всероссийской научно-практической конференции в рамках Северного форума по устойчивому развитию, Якутск, 24–

- 26 сентября 2019 года. — Якутск: Общество с ограниченной ответственностью "Аэтерна", 2019. — Часть II. — С. 86-97.
117. Прохорова, Н. В. Урбоэкология: учебное пособие. — Самара: Самарский университет, 2022. — 140 с.
118. Реймерс, Н. Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы / Н.Ф. Реймерс — М.: «Россия молодая», 1994. — 366 с.
119. Рембала, К. STR-типирование европейского лося и европейской косули с использованием новых криминалистических наборов выявило различные паттерны генетической структуры двух видов оленевых в Беларуси / К. Рембала, Д.Э. Недзвецкая, С.А. Котова, Т.В. Забавская, В.И. Рыбакова, М.В. Холодова, И.С. Цыбовский // Генетика. — 2022. — Т. 58. — № 12. — С. 1431-1441. DOI: 10.31857/S0016675822120104
120. Рычков, Ю. Г. Система древних изолятов человека в Северной Азии в свете проблем стабильности и эволюции популяций / Ю.Г. Рычков // Вопросы антропологии. — 1969. — 33. — С. 16-33.
121. Саввина, М. Т. Наследственные болезни и программы молекулярно-генетического скрининга в генетически изолированных популяциях / М.Т. Саввина, Н.Р. Максимова, А.Л. Сухомясова, И.Н. Лебедев // Медицинская генетика — 2022. — 21(1). — 3-13. <https://doi.org/10.25557/2073-7998.2022.01.3-13>
122. Саввина, М. Т. Наследственные болезни и программы молекулярно-генетического скрининга в генетически изолированных популяциях / М.Т. Саввина, Н.Р. Максимова, А.Л. Сухомясова, И.Н. Лебедев // Медицинская генетика. — 2022. — Т. 21, № 1. — С. 3-13. DOI 10.25557/2073-7998.2022.01.3-13.
123. Самойлов, Б. Л. Красная книга города Москвы / Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова. М.: АБФ, 2001. 624 с.
124. Серебровский, А. С. Генетический анализ домашних кур горцев Дагестана / А.С. Серебровский // Журнал экспериментальной биологии. — 1927. — Т.3. — № 2. — С. 62-146.
125. Серебровский, А. С. Избранные труды по генетике кур / А.С. Серебровский — М.: Наука, 1976. — 404 с.

126. Синская, Е. Н. Динамика вида — М.: Сельхозгиз, 1948. — 526 с.
127. Сковрон, С. Развитие теории эволюции — Варшава, Польское гос. мед. изд-во, 1965. — 314 с.
128. Смирязев, А. В. Влияние корреляции приспособленностей генотипов на жизнеспособность популяции / А.В. Смирязев // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. — 2016. — № 2. — С. 22-31.
129. Смуров, А. В. Основы экологической диагностики. Биологические и информационные аспекты — М.: Ойкос, 2003. — 188 с.
130. Снегин, Э. А. Генетическое разнообразие популяции центральноевропейского кабана (*Sus scrofa scrofa*) и пород домашних свиней (*Sus scrofa domestica*) на основе микросателлитных локусов ДНК / Э.А. Снегин, В.М. Макеева, А.П. Каледин, И.Д. Алазтели и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2021. — Т. 25. — № 8. — С. 822–830. DOI: 10.18699/VJ21.095
131. Снегин, Э. А. К вопросу об эволюции видов в условиях техногенных ландшафтов / Э. А. Снегин, Е. А. Снегина // Современные проблемы биологии, экологии и почвоведения: материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию высшего биологического образования в Восточной Сибири, Иркутск, 19–20 сентября 2019 года. – Иркутск: Иркутский государственный университет, 2019. – С. 207-208.
132. Снегин, Э. А. Структура расселённости *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга лесостепной зоны Русской равнины // Автореф. кандидатской диссертации. — М. — 1999. — 25 с.
133. Снегин, Э. А. Оценка генетической структуры популяций кустарниковой улитки (*Fruticicola fruticum*) на основе локусов неспецифических эстераз / Э. А. Снегин, Е. А. Снегина, О. Ю. Артемчук // Экологическая генетика. – 2019. – Т. 17. – № 4. – С. 15-26. – DOI 10.17816/ecogen17415-26
134. Соколов, А. М. Особенности лактации одомашниваемых лосих, количество и качество их молока в зависимости от различных факторов: Дис. канд. с.-х. наук. — Кострома: КГСХА, 2005. — 141 с.

135. Столповский, Ю. А. Консервация генетических ресурсов сельскохозяйственных животных: проблемы и принципы их решения // Ю.А. Столповский, отв. ред.: И.А. Захаров — М.: Ребус, 1997. — 112 с.
136. Сулей, М. Э. Пороги для выживания: поддержание приспособленности и эволюционного потенциала / М.Э. Сулей // Биология охраны природы. — М.: Мир, 1983. — С. 177-197.
137. Сутягин, В. В. Генетический дрейф и поток генов в популяциях большой песчанки / В.В. Сутягин // Acta Biomedica Scientifica. — 2018. — №4. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/geneticheskiy-dreyf-i-potok-genov-v-populyatsiyah-bolshoy-peschanki> (дата обращения: 13.11.2023).
138. Сычев, М. М. Внутривидовая дифференциация *Chorthippus biguttulus* (Л.) в Западном Копетдаге (К проблемы ранних стадий видообразования) // Журнал общей биологии — 1969. — Т. 30. — № 2.
139. Тимофеев-Ресовский, Н. В. Краткий очерк теории эволюции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, И.И. Воронцов, А.В. Яблоков — М.: Наука, 1969. — 297 с.
140. Тимофеев-Ресовский, Н. В. Микроэволюция, элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса // Ботанический журнал — № 43.
141. Хедрик, Ф. Генетика популяций / Ф. Хедрик — М.: Техносфера, 2003. — 592 с.
142. Холина, А. Б. Генетическая изменчивость реликтового вида *Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. Et Maxim.) Seem. (Araliaceae) в Приморском крае / А.Б. Холина, О.В. Наконечная, О.Г. Корень, Ю.Н. Журавлев // Генетика. — 2014. — Т. 50. — №12. — С. 1418. DOI 10.7868/S0016675814120042.
143. Хохуткин, И. М. Некоторые аспекты популяционной экологии моллюсков рода *Bradybaena* (Gastropoda, Bradybaenidae): Автореф. дис. канд. биол. наук. — Л., 1970. — 18 с.
144. Хохуткин, И. М. Полиморфизм и границы популяций наземных моллюсков из рода *Bradybaena* // Экология. — 1971. — № 4. — С. — 73-80.

145. Храброва, Л. А. Генетический мониторинг чистокровной верховой породы лошадей по локусам микросателлитов ДНК / Л.А. Храброва, Н.В. Блохина // Генетика и разведение животных. — 2018. — № 3. — С. 11-16. DOI 10.31043/2410-2733-2018-3-11-16.
146. Челомина, Г.Н. Ландшафтная геномика (краткий обзор) / Г.Н. Челомина // Биота и среда природных территорий. — 2021. — № 4. — С. 122-134.
147. Четвериков, С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журнал экспериментальной биологии — 1926. — Т. 2. — № 1. — С. 170-226.
148. Шварц, С. С. Рецензия на книгу К.М. Завадского «Вид и видообразование» // Журнал общей биологии — 1969-а. — Т. 32. — № 2.
149. Шварц, С. С. Эволюционная экология животных — Свердловск: АН СССР, 1969. — 200 с.
150. Шкорбатов, Г. Л. Основные черты адаптаций биологических систем // Журнал общей биологии — 1971. — Т. 32. — № 2.
151. Шмальгаузен, И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды — М.: Наука, 1982. — 386 с.
152. Шмальгаузен, И. И. Проблемы дарвинизма — Л.: Наука, 1969. — 15 с.
153. Шмальгаузен, И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса — М. Либроком, 2012. — 282 с.
154. Шмальгаузен, И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора) — М.-Л.: Изд. АН СССР, 1946. — 396 с.
155. Эрлих, П. Процесс эволюции / П. Эрлих, Р. Холм; перевод с английского Ю. И. Лашкевич. — М.: Мир, 1966. — 330 с.
156. Яблоков, А.В. Морфология и микроэволюция // Журнал общей биологии — 1970. — Т. 31. — № 1.
157. Alazneli, I.D. The results of a long-term monitoring and experiment to enrich gene pool of populations of the bush snail *Bradybaena fruticum* (Mull.) in the urbanized territories on the basis of analysis of phenetic features / V.M. Makeeva, I.D. Alazneli,

- A.V. Smurov et al., // Russian Journal of Genetics. — 2021. — Vol. 57. — № 1. — PP. 120–125. DOI: 10.1134/S1022795421010099
158. Angst, P Genetic Drift Shapes the Evolution of a Highly Dynamic Metapopulation / Angst P, Ameline C, Haag CR, Ben-Ami F, Ebert D, Fields PD // Molecular biology and evolution. — 2022. — Vol. 39 (12). — URL: <https://academic.oup.com/mbe/article/39/12/msac264/6874788?login=false>
159. Barbora Gajdárová Long-term genetic monitoring of a reintroduced Eurasian lynx population does not indicate an ongoing loss of genetic diversity / Barbora Gajdárová, Elisa Belotti, Luděk Bufka et al., // Global Ecology and Conservation. — 2023. — Vol. 42. — e02399. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02399>
160. Barton, Nicholas H. Evolution / Derek E.G. Briggs, Eisen, Jonathan A. Goldstein, David B. Patel, Nipam H. — Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. — 837 p.
161. Begon, M. Ecology: Individuals Populations and Communities 4th Edition / Michael Begon, John L. Harper, Colin R. Townsend — New Jersey: Wiley-Blackwell, 2005. — 752.
162. Bishop, M.D. A genetic linkage map for cattle / M.D. Bishop, S.M. Kappes, J.W. Keele, et al., // Genetics. — 1994. — № 136. — PP. 619–639. DOI: 10.1093/genetics/136.2.619
163. Bräutigam, C. Diffusion approximations in population genetics and the rate of Muller's ratchet / C. Bräutigamm M. Smerlak // Journal of Theoretical Biology — V. 550. — 2022. — 111236. DOI: 10.1016/j.jtbi.2022.111236
164. Buri, P. Gen frequency in small populations of mutant *Drosophila* / P. Bury // Evolution. — 1956. — Vol. 10. — PP. 367-402.
165. Champer, J. Suppression gene drive in continuous space can result in unstable persistence of both drive and wild-type alleles / J. Champer, I. K. Kim, S.E. Champer, A.G. Clark, P.W. Messer // Molecular Ecology. — 2021. — 30(4)/ — PP. 1086-1101. DOI: 10.1111/mec.15788
166. Chen, Q. A conserved genetic architecture among populations of the maize progenitor, teosinte, was radically altered by domestication / Chen Q, Samayoa LF,

- Yang CJ, Olukolu BA, York AM, Sanchez-Gonzalez JJ, Xue W, Glaubitz JC, Bradbury PJ, Romay MC, Sun Q, Buckler ES, Holland JB, Doebley JF. // *Proc Natl Acad Sci U S A*. — 2021. — 118 (43). — e2112970118. DOI: 10.1073/pnas.2112970118
167. Chipps, A. S. Genetic diversity, population structure, and effective population size in two yellow bat species in south Texas / A. S. Chipps, A. M. Hale, D. A. Williams, S. P. Weaver // *PeerJ*. — 2020. — Vol. 8. — P. e10348. — DOI 10.7717/peerj.10348
168. Choudhury, T. Habitat destruction and its probable impact on Wildlife in Mahananda Wildlife Sanctuary / T. Choudhury, P.P. Roy // *Ecobiotech*. — 2020. — Vol. 3. — №. 3. — PP. 549-562. DOI 10.31163/2618-964X-2020-3-3-549-562.
169. Clayton, J. W. Amino-citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis / J.W. Clayton, D.N. Treliak // *J. Fish. Res. Board Canada*. — 1972. — Vol. 29. — PP. 1169–1172.
170. Clutton-Brock, T. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology / T. Clutton-Brock, B.C. Sheldon // *Trends in Ecology & Evolution*. — 2010. — V. 25. — № 10. Sp. Iss. SI. — PP. 562–573.
171. Darwin, C., *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* / C. Darwin — London: John Murray, 1859. — 502 P.
172. Ellis, E. C. et al., *Used planet: a global history*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 110, 7978–7985 (2013).
173. Elshire, RJ. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species / Elshire RJ, Glaubitz JC, Sun Q, Poland JA, Kawamoto K, Buckler ES, et al., // *PLoS ONE*. — 2011. — 6. — PP. 1–10. DOI: 10.1371/journal.pone.0019379 (эффективный метод анализа ДНК с пониженной стоимостью).
174. F.P.G. Princée *Wildlife Conservation, Population Management and Wildlife Conservation*, East Rudham, United Kingdom / F.P.G. Princée — Springer Cham, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-50032-4>

175. Fisher, R. A. On the interpretation of χ^2 from contingency tables, and the calculation of P / R.A. Fisher // Journal of the Royal Statistical Society. — 1922. — 85(1). — PP. 87-94.
176. Frankham, R. Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses / Richard Frankham, Corey J.A. Bradshaw, Barry W. Brook // Biological Conservation — Vol. 170. — 2014. — PP. 56-63. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.036>
177. Friis, G. Rapid evolutionary divergence of a songbird population following recent colonization of an urban area / Friis G, Atwell JW, Fudickar AM, Greives TJ, Yeh PJ, Price TD, Ketterson ED, Milá B. // Mol Ecol. — 2022. — 31(9). — PP. 2625-2643. DOI: 10.1111/mec.16422. Epub 2022 Mar 17. PMID: 35253305.
178. Ginzburg, L. R. Why are heterozygotes often superior in fitness? / L.R. Ginzburg // Theor. Popul. Biol. — 1979. — 15. — PP. 264–267.
179. Glynis Price, N. R. Phylogeography and structuring of Moose (*Alces alces*) populations in Ontario, Canada: dissertation / Glynis N.R. Price. — Canada, Ontario: Trent University Peterborough, 2016. — 136 p.
180. Haldane, J.B. The effect of variation of fitness / J.B. Haldane // Amer. Natur. — 1937. — Vol. 71. — PP. 337-349.
181. Hardy, G.H. Mendelian Proportions in a Mixed Population // Science — 1908. — 28 (706). — PP. 49–50.
182. Hartl, D. L. Principles of Population Genetics, Ed. 4 / D.L. Hartl, A.G. Clark — Sinauer, Sunderland, 2007. — 672 P.
183. Hofman S Two new pseudocryptic species in the medium-sized common European land snails, *Fruticicola* Held, 1838; as a result of phylogeographic analysis of *Fruticicola fruticum* (O. F. Müller, 1774) (Gastropoda: Helicoidea: Camaenidae) / Sebastian Hofman, Robert A.D. Cameron, Małgorzata Proćków, Ioan Sîrbu et al., // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2022. — V. 168. — 107402. DOI: 10.1016/j.ympev.2022.107402
184. Horreo, Jose L. Human decimation caused bottleneck effect, genetic drift, and inbreeding in the Canarian houbara bustard / Jose L. Horreo, Alberto Ucero, Carlos

- Palacín, López-Solano et al., // Journal of Wildlife Management. — 2023. — Vol. 87. — Issue 2. — PP. 1-15. DOI: 10.1002/jwmg.22342
185. Irene Cobo-Simón Understanding genetic diversity of relict forests. Linking long-term isolation legacies and current habitat fragmentation in *Abies pinsapo* Boiss / Irene Cobo-Simón, Belén Méndez-Cea, Alistair S. Jump et al., // Forest Ecology and Management. — 2020. — Vol. 461. — 117947. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.117947
186. Jarne P, Theron A. Genetic structure in natural populations of flukes and snails: a practical approach and review // Parasitology. — 2001. — 123. — PP. 27–40. DOI: 10.1017/S0031182001007715
187. Kimura, M. The measurement of effective population number / M. Kimura, J.F. Crow // Evolution. — 1963. — Vol. 17. — № 2. — PP. 279-288.
188. Labbe, P. On the worldwide spread of an insecticide resistance gene: a role for local selection / P. Labbe, N. Lenormand, M. Raymond // J. Evol. Biol. — 2005. — 18. — PP. 1471–1484.
189. Lettoof, DC Bioindicator snake shows genomic signatures of natural and anthropogenic barriers to gene flow / Lettoof DC, Thomson VA, Cornelis J, Bateman PW, Aubret F, Gagnon MM, von Takach B // PLoS One. — 2021. — 16(10) — e0259124. DOI: 10.1371/journal.pone.0259124.
190. MacArthur, Robert H. Biology of Populations / Robert H. MacArthur, J. H. Connell. — John Wiley & Sons, 1966. — 200 p.
191. Maes, T A call for standardized snail ecological studies to support schistosomiasis risk assessment and snail control efforts / Maes T, Hammoud C, Volckaert FAM, Huyse T // Hydrobiologia. — 2021. — 848. — PP. 1773–1793. DOI: 10.1007/s10750-021-04547-4
192. Makeeva, V.M. On the necessity of monitoring the gene pool of elk populations (*Alces alces* L.) in elk farms / V.M. Makeeva, A.V. Smurov, A.P. Kaledin, I.D. Alazneli et al., // Concepts of Dairy & Veterinary Sciences. — 2020. — Vol. 3. — Issue 5. — PP. 356-358. DOI: 10.32474/CDVS.2020.03.000175

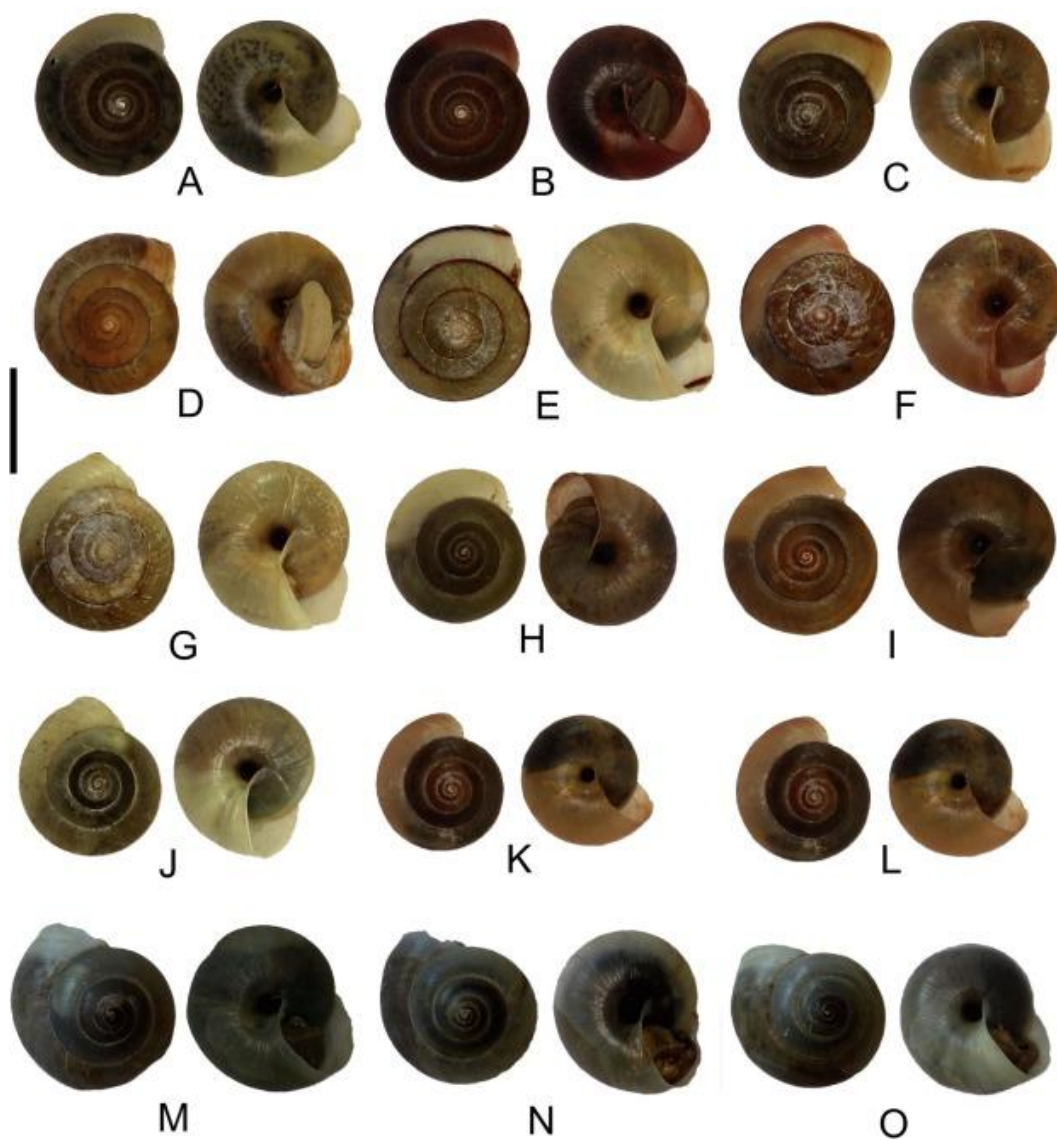
193. Marks, R. W. The maintenance of single-locus polymorphism. 2. The evolution of fitnesses and allele frequencies / R.W. Marks, H.G. Spencer // *Am. Nat.* 1991. — 138. — PP. 1354–1371.
194. Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden / G. Mendel // *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn.* — Brünn, 1866. — Bd. IV (Abhandlungen 1865). — S. 3-47.
195. Miles, L.S. Gene flow and genetic drift in urban environments / LS Miles, LR Rivkin, MTJ Johnson, J Munshi-South, BC Verrelli // *Molecular Ecology.* — 2019. — V.28. — I.18. — PP. 4138–4151. DOI: 10.1111/mec.15221
196. Moore, S.S. Bovine and ovine DNA microsatellites from the EMBL and GENBANK databases / S.S. Moore, W. Barendse, K.T. Berger, et al., // *Animal Genetics.* — 1992. — № 23. — PP. 463–467. DOI: 10.1111/j.1365-2052.1992.tb02168.x
197. Nei, M. Genetic Distance between Populations / M. Nei // *American Naturalist.* 1972. — 106. — PP. 283-292.
198. Paril, J.F. Slow and steady wins the race: Spatial and stochastic processes and the failure of suppression gene drives / J.F. Paril, B.L. Philips // *Mol Ecol.* — 2022. — 31 (17). — PP. 4451-4464. DOI: 10.1111/mec.16598
199. Peakall, R. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update / R. Peakall, P.E. Smouse // *Bioinformatics.* — 2012. — № 28. — PP. 2537–2539. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts460
200. Pearson, K. "On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling" / K. Pearson // *Philosophical Magazine.* — 1900. — Series 5. — 50 (302). — PP. 157–175.
201. Pérez-Pereira, N. Prediction of the minimum effective size of a population viable in the long term / Pérez-Pereira, N., Wang, J., Quesada, H. et al., // *Biodiversity and Conservation.* — 2022. — Vol. 31. — PP. 2763–2780. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02456-z>

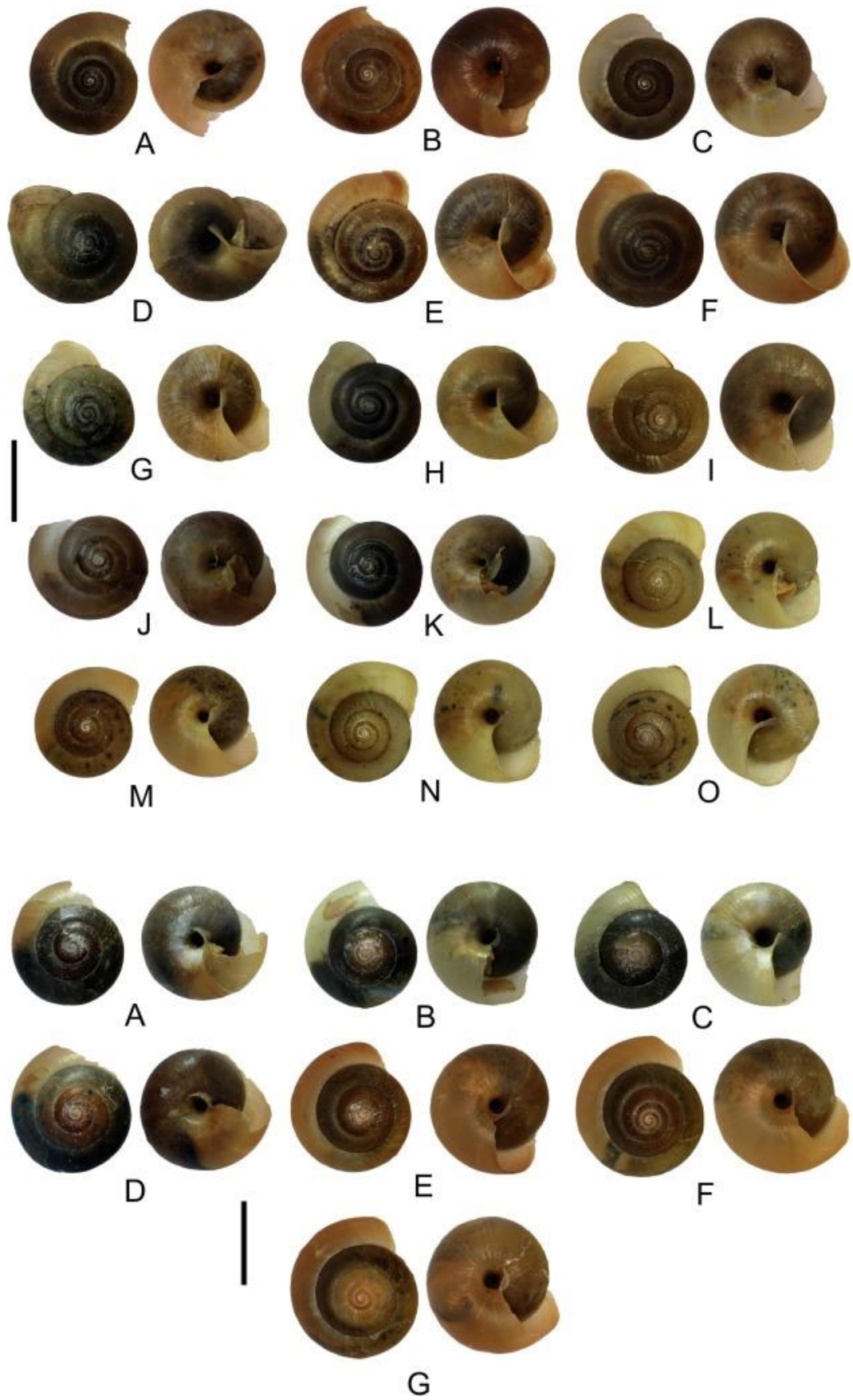
202. Pilot, M. Human-modified canids in human-modified landscapes: The evolutionary consequences of hybridization for grey wolves and free-ranging domestic dogs / Pilot M, Moura AE, Okhlopkov IM, Mamaev NV, Manaseryan NH, Hayrapetyan V, Kopaliani N, Tsingarska E, Alagaili AN, Mohammed OB, Ostrander EA, Bogdanowicz W. // *Evol Appl.* — 2021. — 14 (10). — PP. 2433-2456. DOI: 10.1111/eva.13257.
203. Rachel H Toczydlowski Failure to purge: Population and individual inbreeding effects on fitness across generations of wild *Impatiens capensis* / Rachel H Toczydlowski, Donald M Waller // *Evolution.* — 2023. — 77(6) — PP. 1315-1329. doi: 10.1093/evolut/qpad047.
204. Ridgway, G. J. Polymorphism in the esterases of atlantic herring / G.J. Ridgway, S.W. Sherburne, R.D. Lewis // *Trans. Amer. Fish. Soc.* — 1970. — Vol. 99. — PP. 147–151.
205. Rodrigues, Ana S. L. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity / Ana S.L. Rodrigues, Sandy J. Andelman, Mohamed I. Bakarr, Luigi Boitani, Thomas M. Brooks, et al., *Nature.* 2004. 428 (6983): 640–3. doi: 10.1038/nature02422 Roed, R. H. Microsatellites in reindeer, *Rangifer tarandus*, and their use in other cervids / R.H. Roed, L. Midthjell // *Mol Ecol.* — 1998. — № 7. — PP. 1773–1776. DOI: 10.1046/j.1365-294x.1998.00514.x
206. Samayoa, LF. Domestication reshaped the genetic basis of inbreeding depression in a maize landrace compared to its wild relative, teosinte / Samayoa LF, Olukolu BA, Yang CJ, Chen Q, Stetter MG, York AM, Sanchez-Gonzalez JJ, Glaubitz JC, Bradbury PJ, Romay MC, Sun Q, Yang J, Ross-Ibarra J, Buckler ES, Doebley JF, Holland JB // *PLoS Genet.* 2021 Dec 20;17(12):e1009797. doi: 10.1371/journal.pgen.1009797
207. Sneath, P. H. A. Numerical taxonomy / P.H.A. Sneath, R.R. Socal // San Francisco: Freeman. — 1973. — 573 p.
208. Star, B. Effects of genetic drift and gene flow on the selective maintenance of genetic variation / B. Star, H.G. Spencer // *Genetics.* — 2013. — May; 194 (1) — PP. 235-44. DOI: 10.1534/genetics.113.149781

209. Student. The probable error of a mean / Student // *Biometrika*. — 1908. — № 6 (1). — PP. 1-25.
210. Wei, W Rapid evolution of mutation rate and spectrum in response to environmental and population-genetic challenges / Wei W, Ho WC, Behringer MG, Miller SF, Bcharah G, Lynch M. // *Nat Commun*. — 2022. — 13 (1). — 4752. DOI: 10.1038/s41467-022-32353-6.
211. Weinberg, W. Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahresh. Ver. Vaterl. Naturkd.* — Württemb, 1908. — 64. — PP. 369–382.
212. Wilson, G.A. Characterization of microsatellite loci in caribou *Rangifer tarandus*, and their use in other Artiodactyls / G.A. Wilson, C. Strobeck, L. Wu, J.W. Coffin // *Mol Ecol*. — 1997. — № 6. — PP. 697–699. DOI: 10.1046/j.1365-294X.1997.00237.x
213. Wright, S. Coefficient of inbreeding and relationship / S. Wright // *Amer. Natur.* — 1922. — Vol. 56. — PP. 330-338.
214. Wright, S. Evolution and the genetics of population. Variability within and among natural populations / S. Wright — Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1978. — 590 p.
215. Wright, S. Evolution in Mendelian populations / S. Wright // *Genetics*. — 1931. — V. 16. — PP. 97–109.
216. Wright, S. Isolation by distance / S. Wright // *Genetics*. — 1943. — V. 28. — Issue 2. — PP. 114–138.
217. Wright, S. Isolation by distance / S. Wright // *Science*. — 1938. — V. 87 — PP. 430–431.
218. Wright, S. On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetics of population / S. Wright // *Evolution*. — 1938. — V. 2. — PP. 279–294.
219. Wright, S. The Genetical Structure of Populations / S. Wright // *Annals of Eugenics*. — 1951. — 15. — PP. 323-354.
220. Yeh, F.C. POPGENE (version 1.32): Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis / F.C. Yeh, R. Yang, T. Boyle // Univ Alberta, Center Int Forest Res: Edmonton, 1999.

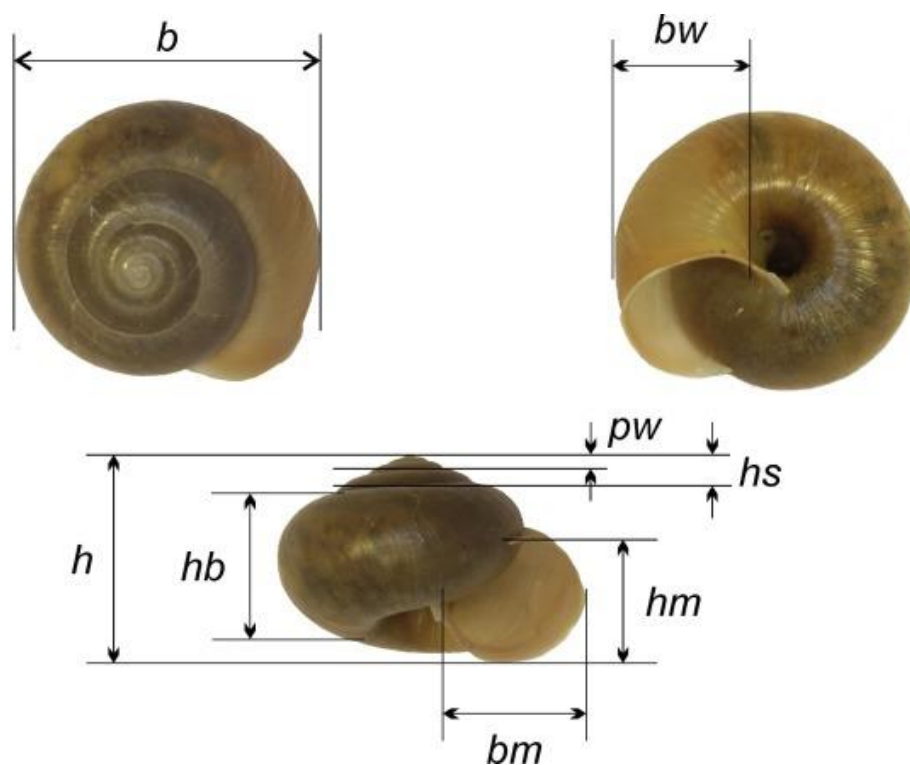
ПРИЛОЖЕНИЯ**Приложение 1. Варианты окраски раковин кустарниковой улитки – жёлтые и красные (авторские фотографии)**

Приложение 2. Полиморфизм встречающихся раковин кустарниковой улитки (Hofman et al., 2022)





Приложение 3. Измерения раковин кустарниковой улитки (Hofman et al., 2022)



Примечание: b – границы измерения ширины раковины