

УДК 575.174:594.141

ГЕНОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЕВРОПЕЙСКОГО АРЕАЛА ПЕРЛОВИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ *UNIO PICTORUM* (LINNAEUS, 1758) (BIVALVIA, UNIONIDAE) ПО ДАННЫМ АЛЛОЗИМНОГО АНАЛИЗА

С.В. МЕЖЖЕРИН¹, Л.А. ВАСИЛЬЕВА², Е.И. ЖАЛАЙ¹, Л.Н. ЯНОВИЧ²

¹ Институт зоологии имени И.И. Шмальгаузена НАНУ

Украина, 01601, Киев, ул. Б. Хмельницкого, 15

e-mail: mezh@izan.kiev.ua

² Житомирский государственный университет имени Ивана Франко

Украина, 10008, Житомир, ул. Б. Бердичевская, 40

*Исследование геногеографической структуры европейского ареала перловицы обыкновенной *U. pictorum* выполнено на основе собственных и литературных данных путем анализа аллозимов. Установлено наличие южно- и североевропейских групп популяций, характеризующихся тенденциями к фиксации альтернативных аллелей. Ситуация отвечает модели двух викарных видов, соединенных достаточно широкой зоной генных интрогрессий. Можно предполагать, что южный алловид, изолированный от северного Альпами и Карпатами, берет начало из юноевропейского рефугиума, тогда как североевропейский — результат реколонизации из восточного, вероятнее всего, южноуральского рефугиума.*

*Ключевые слова: *Unio pictorum*, перловица, аллозимы, географическая изменчивость.*

Вступление. Одним из принципиальных аспектов эволюционно-генетических изысканий является географический анализ генетической структуры вида по ареалу [1–2]. Это связано с тем, что географическое видообразование, ключевым моментом которого являются существенные генетические изменения во времени изолированных групп популяций, считается основным путем микроэволюционных преобразований. Кроме того, особенности распределения генов в пространстве – это единственная на сегодня возможность воссоздания генетических процессов, отражающих историю расселения вида.

Одной из ключевых характеристик географической изменчивости является выраженная неравномерность распределения генофонда вида по ареалу, которая зачастую имеет “центробежный” характер. Это означает, что географические популяции не просто отличаются частотами аллелей полиморфных локусов, но имеют тенденции к фиксации альтернативных аллельных состояний, что обычно рассматривается как свидетельство тенденции к репродуктивной изоляции на протяжении исторически значимого периода времени [3]. Основными причинами гетерогенности вида по ареалу чаще всего считаются исторические факторы, хотя многие исследователи не исключают и адаптивные, обусловленные необходимостью приспособления к местным

условиям существования на молекулярном уровне.

Объектами геногеографических исследований обычно становятся широко распространенные виды. При этом, с одной стороны, история и образ жизни каждого вида неповторимы, а значит, его ареал и особенности изменения генетической структуры в пространстве – уникальны, с другой, существуют общие тенденции генетических преобразований в пространстве, определяемые общностью центров происхождения и особенностями географии регионов, в которых расселяются виды. Очевидно, что для получения достоверных географических закономерностей желательным является вовлечение новых объектов исследования, каждый из которых, будучи уникальным, вносит свой вклад в выяснение общих закономерностей.

Перспективными объектами филогенетических и геногеографических исследований являются пресноводные моллюски, среди которых на особое место претендуют двустворчатые семейства Unionidae. В частности, интерес вызывает перловица обыкновенная *Unio pictorum* – один из самых массовых и широко распространенных видов семейства, к тому же, как показали специальные исследования европейских популяций [4–6], характеризующийся высоким уровнем полиморфизма на уровне аллозимов. Поэтому целью настоящей работы было на основе оригинальных данных, полученных на популяциях *U. pictorum* с территории Украины, и добавлением материалов исследований популяций этого моллюска в Центральной, Западной и Южной Европе [4], установить тенденцию географической изменчивости на уровне аллозимов на протяжении ареала этого вида и, в особенности, определится – имеет ли она центробежный характер.

Материалы и методы

Основой исследования послужили 17 выборок перловицы обыкновенной, собранных в основных речных системах Украины: Нижнем Дунае, Среднем Днестре, Верхнеднепровской водосборной системе (бассейны рек Припять, Десна, Тетерев), Южного Буга и Северского Донца, генетическая структура которых исследована на уровне аллозимов локусов *Mdh-1*, *Pgm-2*, *Es-1*. Два первых исследованы в мышцах ноги, а последний экспрессировался в печени. Материалы с территории Украины были дополнены данными по географической изменчивости частот аллелей этих же локусов, полученными в выборках этого моллюска из Европы [4] вне восточной ее части. Обозначения аллелей и локусов сделаны в соответствии с номенклатурой, разработанной ранее [4].

Анализ аллозимной изменчивости проведен методом электрофореза в 7,5% полиакриламидном геле в непрерывной трис-ЭДТА-боратной системе буферов [5]. Окрашивание гелей проведено по стандартным методикам [6].

Для статистического анализа распределений частот аллелей использован программный пакет Statistica. V. 6, а построение геногеографических карт осуществлено с помощью пакета геоинформационных программ Diva GIS.

Результаты и их обсуждение

Pgm-2. В пределах изученного европейского ареала локус представлен двумя аллелями. Средняя ожидаемая гетерозиготность популяций составила 0,17 при варьировании от 0 до 0,49. Подразделенность поселений, оцененная по коэффициенту *Fst* *F*-статистики Райта, составила 0,639, что свидетельствует о весьма высокой внутривидовой дифференциации. Это находит подтверждение в тенденции к фиксации альтернативных аллелей в южно- и североευропейских популяциях

(рис. 1). Так, аллель *Pgm-2*⁹⁴ преобладал или был фиксирован в выборках из водоемов, располагающихся южнее Альп и Карпат, – горных систем, являющихся важным климатообразующим фактором в Европе, на юг от которых располагаются области Европы с достаточно мягким (Среднедунайская низменность) или даже близким к субтропическому (Апеннины, Южная Франция) климатом. Тогда как на север от этих горных хребтов, где условия достаточно континентальны, были представлены популяции, в которых численно доминировали особи с альтернативным аллелем *Pgm-2*⁸⁸ (рис. 1).

Ситуация с географической изменчивостью аллелей локусов, выявленная в водоемах Украины, в целом достаточно хорошо вписывалась в общеевропейскую. Аллель *Pgm-2*⁹⁴ был близок к фиксации в поселениях этого моллюска на Нижнем Дунае, а также, что весьма неожиданно, на Северском Донце, тогда как в более северных популяциях бассейнов верхней части Днестра, Днпра и Южного Буга, а также Припяти он присутствовал с очень незначительной частотой, уступая место *Pgm-2*⁸⁸ (рис. 1).

Анализируя распределение аллелей этого локуса на изученном ареале, можно отметить центробежный, так называемый U-образный его характер (рис. 2), обусловленный явным дефицитом выборок, в которых аллели этого локуса были бы представ-

лены в равном соотношении, что четко отражается в существенном значении отрицательного эксцесса ($E_x = -1,69 \pm 0,62$; $p < 0,001$).

Mdh-1. В популяциях этого моллюска представлен двумя аллелями, распределяющимися по ареалу вида достаточно неравномерно. Средняя ожидаемая гетерозиготность популяций в среднем выше, чем по локусу *Pgm-2*, – 0,20 при варьировании от 0 до 0,50. Тогда как межпопуляционная гетерогенность, согласно коэффициенту *Fst*, была ниже и составила 0,496.

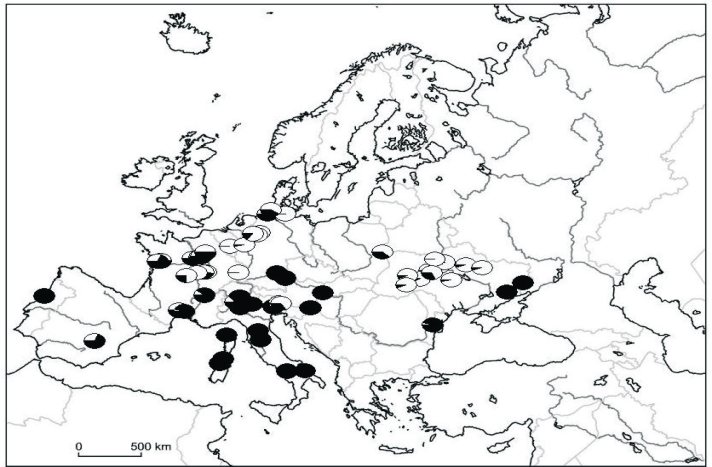


Рис. 1. Географическая изменчивость частот аллелей локуса *Pgm-2* в популяциях перловицы обыкновенной *U. pictorum* в Европе. С добавлением данных [4]. Аллели: *Pgm-2*⁹⁴ – заполнение черным цветом; *Pgm-2*⁸⁸ – белым

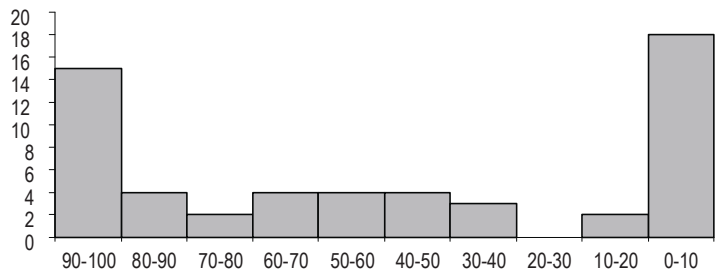


Рис. 2. Распределение частоты аллеля *Pgm-2*⁸⁸ в популяциях перловицы обыкновенной *U. pictorum* на исследованном ареале (статистические показатели: $M = 0,48$; $Var = 0,16$; $As = -0,03 \pm 0,31$; $E_x = -1,69 \pm 0,62$). По оси абсцисс – частота аллеля, по оси ординат – число популяций

Эти отличия между локусами, связанные с относительными несоответствиями внутри- и межпопуляционной изменчивости, обусловлены тем, что южные и северные популяции перловицы по локусу *Mdh-1* отличаются не фиксациями альтернативных аллелей, как по *Pgm-2*, а только преобладанием тех или иных аллелей. В частности, в южных популяциях доминируют особи с аллелем *Mdh-1*¹³⁰, тогда как в северных речных бассейнах этот аллель практически отсутствует (рис. 3). Исследования, проведенные на территории Украины, подтверждают панъевропейскую тенденцию аллозимной изменчивости: в популяциях Нижнего Дуная преобладает аллель *Mdh-1*¹³⁰, тогда как на север от Карпат (в Среднем Днестре, Верхнем Южном Буге и Верхнем Днепре) его частота в среднем не превышает 5%.

Распределение частоты аллеля *Mdh-1*¹⁰⁰ в популяциях моллюска в пределах Европы явно асимметрично (рис. 4).

Es-1. По имеющимся данным [4, 7–8] локус неспецифических эстераз, экспрессирующийся в печени, в западноев-

ропейских популяциях представлен тремя аллелями. Один из них был идентифицирован в межвидовых сравнениях особей *U. pictorum*, *U. crassus* и *U. tumidus* как *Es-1*¹⁰⁰ и его присутствие установлено для популяций с территории Украины. Тогда как вместо двух аллелей *Es-1*¹⁰⁷ и *Es-1*¹¹⁵, кодирующих быстро мигрирующие продукты, здесь был обнаружен только один, с промежуточной для этих двух аллелей подвижностью и обозначенный в этой работе как *Es-1*¹¹⁰. Поэтому во избежание

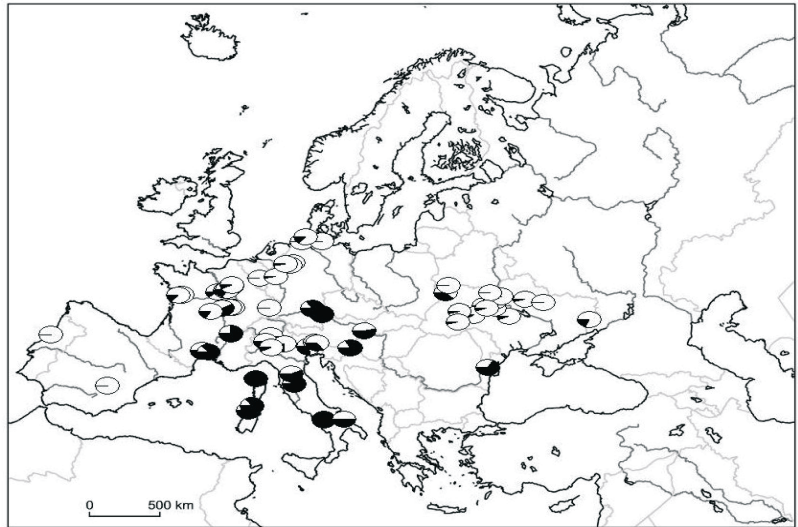


Рис. 3. Географическая изменчивость частот аллелей локуса *Mdh-1* в популяциях перловицы обыкновенной *U. pictorum* в Европе. С добавлением данных [4]. Аллели: *Mdh-1*¹⁰⁰ – заполнение белым цветом; *Mdh-1*¹³⁰ – черным

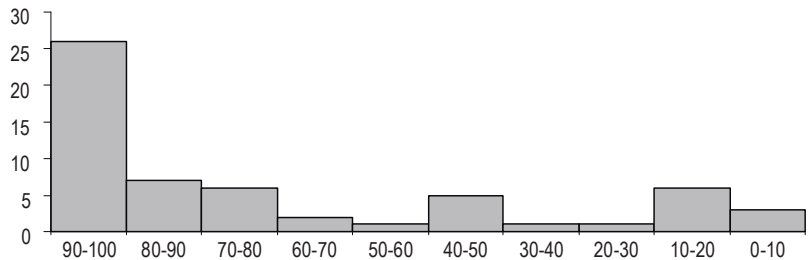


Рис. 4. Распределение частоты аллеля *Mdh-1*¹⁰⁰ в популяциях перловицы обыкновенной *U. pictorum* на исследованном ареале (статистические показатели: $M = 0,48$; $Var = 0,16$; $As = -0,03 \pm 0,31$; $Ex = -1,69 \pm 0,62$). По оси абсцисс – частота аллеля, по оси ординат – число популяций

путаницы геногеографический анализ этого локуса проводился только по аллелю $Es-1^{100}$. По уровню средней гетерозиготности это был самый вариабельный локус, средняя ожидаемая гетерозиготность составила 0,28, тогда как F_{st} -индекс Райта оказался на уровне 0,392, что является самым низким значением оценки гетерогенности поселений, полученным для трех локусов. Географический анализ показывает (рис. 5), что в случае с этим локусом, в отличие от двух других, нет такого четкого деления на южные и северные популяции, да и в целом распределение частот аллелей локуса $Es-1$ по исследованным выборкам имеет характер, близкий к нормальному (рис. 6) – без экстремов и асимметрий.

Таким образом, аллозимы распределяются неравномерно по ареалу, хотя их изменчивость по разным локусам носит сопряженный характер, что, в частности, подтверждает высокая степень корреляции частот аллелей локусов $Pgm-2$ и $Mdh-1$ в исследованных популяциях ($r = 0,72$; $N = 57$; $p < 0001$). При этом вектор дифференциации проявляется, прежде всего, между северным и южным полюсами европейского ареала этого вида, на протяжении которого отчетливо видна тенденция к фиксации альтернативных аллелей. Особо следует подчеркнуть, что популяции с

промежуточными значениями частот аллелей находятся в меньшинстве.

U-образную форму распределения частот аллелей (рис. 1) в популяциях одного вида на большом пространственном протяжении обычно связывают с наличием двух аллоидов, имеющих фиксации альтернативных аллелей, но связанных друг с другом зоной генных интрогрессий [9–10]. В данном случае эта модель впол-

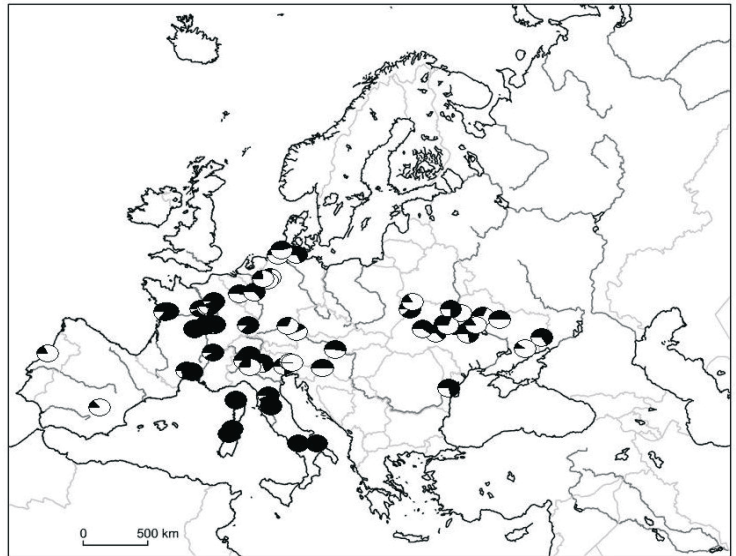


Рис. 5. Географическая изменчивость частот аллелей локуса $Es-1$ в популяциях перловицы обыкновенной *U. pictorum* в Европе. С добавлением данных [4]. Аллели: $Es-1^{100}$ – заполнение черным цветом; $Es-1^{110}$ – белым

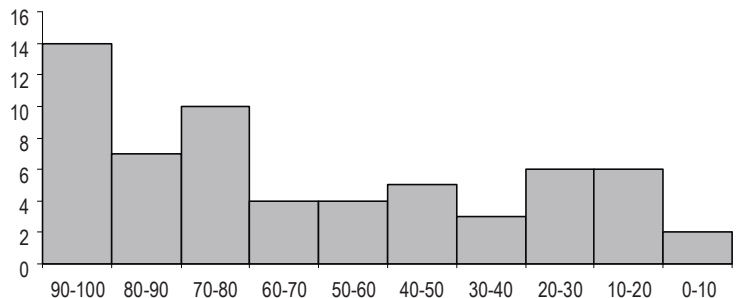


Рис. 6. Распределение частоты аллеля $Es-1^{100}$ в популяциях перловицы обыкновенной *U. pictorum* на исследованном ареале (статистические показатели: $M = 0,61$; $Var = 0,09$; $As = -0,37 \pm 0,31$; $Ex = -1,14 \pm 0,60$). По оси абсцисс – частота аллеля, по оси ординат – число популяций

не адекватна и речь может идти о достаточно древней изоляции южных и северных групп популяций и вызванной этим обстоятельством фиксациями альтернативных аллелей в южно- и северо-европейских поселениях перловицы обыкновенной. Можно предположить, что южный аллоид видового комплекса *U. pictorum* s. lato, изолированный от северного Альпами и Карпатами, расселился из южноевропейского рефугиума, тогда как северо-европейский — результат реколонизации из южноуральского очага переживания плейстоценовых оледенений. Наличие двух полярных (западного и восточного) очагов реколонизации вида, в конечном счете, и обуславливает такой двухполюсный характер генетической изменчивости популяций *U. pictorum* в пределах его ареала.

Выводы

Географическая изменчивость полиморфных локусов в европейских популяциях перловицы обыкновенной *U. pictorum* отвечает ситуации гибридизации северного и южного аллоидов, изолированных Альпами и Карпатами, но между которыми проходит достаточно широкая зона генных интрогрессий. Причиной появления аллоидов и гибридизации стали: вначале плейстоценовые оледенения, которые привели к образованию двух основных рефугиумов (южноевропейского и южноуральского), в которых образовались генетически отличные формы; а затем реколонизация ареала, которая началась из рефугиумов и привела к встрече этих аллоидов.

Список литературы

1. Воронцов Н.Н. Генетика и география // Чтения памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского. — Ереван: Изд-во АР АрмССР. — 1983. — С. 200–222.
2. Алтухов Ю.П. Вклад А.С. Серебровского в генетику популяций // Генетика. — 1992. — Т. 28. №1. — С. 8–19.
3. Межжерин С.В. Мыши Северной Евразии: систематика и сравнительная молекулярная эволюция: // Автореф. доктора биол. наук. — Киев. — 1997. — 48 с.
4. Nagel K.-O., Badino G., Celebrano G. Systematics of European naiads (Bivalvia: Margaritidae and Unionidae): a review and some new aspects // Malacol. Rev. — 1998. — Supl. 7 (Bivalvia I). — P. 83–104.
5. Peacock F.C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrilamide gel patterns from normal human subjects // Science. — 1965. — Vol. 147. — P. 1451–1455.
6. Harris H, Hopkinson D. A. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. — Amsterdam: North-Holland, 1976. — 257p.
7. Nagel K.-O., Badino G. Population genetics and systematics of European Unionoidea // Ecol. Stud. 2001. — Т. 145. — P. 51–79.
8. Nagel K.-O., Badino G., Alessandria B. Population genetics of European Anodontinae (Bivalvia: Unionidae) // J. Moll. Stud. — 1996. — Т. 62. — P. 343–357.
9. Межжерин С.В., Котенкова Е.В., Михайленко А.Г. Гибридные зоны / Домовая мышь: происхождение, распространение, систематика, поведение. — М.: Наука. — 1994. — С. 37–50.
10. Межжерин С.В., Гарбар А.В. Коршунова Е.Д., Гарбар Д.А., Жалай Е.И. Генетическая изменчивость и филогеография двух видов пресноводных легочных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины // Вісник укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. — 2008. — Т. 6, № 1. — С. 82–87.

Представлено І.О. Андрєєвим
Надійшла 11.05.2010

ГЕНОГЕОГРАФІЧНА СТРУКТУРА
ЄВРОПЕЙСЬКОГО АРЕАЛУ ПЕРЛІВНИЦІ
ЗВИЧАЙНОЇ *UNIO PICTORUM*
(LINNAEUS, 1758) (BIVALVIA, UNIONIDAE)
ЗА ДАНИМИ АЛОЗИМНОГО АНАЛІЗУ

С.В. Межжерін¹, Л.А. Васильєва², О.І. Жалай¹,
Л.М. Янович²

¹ Інститут зоології НАН України імені І. І. Шмальгаузена
Україна, 01601, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15
e-mail: mezh@izan.kiev.ua

² Житомирський державний університет імені Івана Франка
Україна, 10008, Житомир, вул. В. Бердичівська, 40

Дослідження геногеографічної структури європейського ареалу перлівниці звичайної *U. pictorum* здійснено на базі власних і літературних даних шляхом аналізу алозимів. Встановлена наявність південно- та північноєвропейських груп популяцій, що характеризуються тенденціями до фіксації альтернативних алелів. Ситуація відповідає моделі двох вікаруючих видів, сполучених відносно вузькою зоною генних інтрогресій. Можна припустити, що південний аловид, ізольований від північного Альпами та Карпатами, бере початок із південноєвропейського рефугіуму, тоді як північноєвропейський — результат реколонізації зі східного, найімовірніше, південноуральського рефугіуму.
Ключові слова: *Unio pictorum*, перлівниця, алозими, географічна мінливість.

GENO GEOGRAPHIC STRUCTURE
OF EUROPEAN PART OF AREA
OF FRESHWATER MUSSEL: *UNIO PICTORUM*
(LINNAEUS, 1758) (BIVALVIA, UNIONIDAE):
ANALYSIS OF ALLOZYME DATA

S.V. Mezhzherin¹, L.A. Vasilyeva², E.I. Zhalay¹,
L.M. Yanovich²

¹ Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine
Ukraine, 01601, Kyiv, B. Khmelnytsky str., 15
e-mail: mezh@izan.kiev.ua

² Ivan Franko Zhytomyr State University
Ukraine, 10008, Zhytomyr, V. Berdychivska str., 40

The investigation of *U. pictorum* European area genogeographic structure was carried out using our own and literature data on allozymic variation. South- and North-European population groups, characterized with tendencies to alternative allele fixation were established. The situation corresponds to the model of two allospecies connected with comparatively wide zone of gene introgressions. The southern allospecies, isolated from northern one with the Carpathians and the Alps, is supposed to have its origin from the South-European refugium, whereas the North-European one is the result of recolonization from the eastern, most probably, South-Urals refugium.

Key words: *Unio pictorum*, allozymes, geographic variation.