

УДК [591.5+575.2]:594.141

## АЛЛОЗИМНАЯ И КОНХИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕРЛОВИЦ РОДА *UNIO* (BIVALVIA, UNIONIDAE) В УКРАИНЕ

С. В. Межжерин<sup>1</sup>, Л. А. Васильева<sup>2</sup>, Е. И. Жалай<sup>1</sup>, Л. Н. Янович<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: mezh@izan.kiev.ua

<sup>2</sup> Житомирский государственный университет им. Ивана Франко,  
ул. Б. Бердичевская, 40, Житомир, 10008 Украина

**Аллозимная и конхиологическая изменчивость перловиц рода *Unio* (Bivalvia, Unionidae) в Украине. Межжерин С. В., Васильева Л. А., Жалай Е. И., Янович Л. Н.** — Анализ аллозимной и конхиологической изменчивости перловицевых рода *Unio* Philipsson, 1788 проведен в популяциях с территории Украины. Подтверждена концепция, согласно которой в восточноевропейской фауне присутствуют только *U. tumidus*, *U. pictorum* и *U. crassus*, между которыми существует надежная репродуктивная изоляция. Виды перловиц отличаются уровнями аллозимной и морфологической изменчивости, причем генетически малоизменчивый *U. tumidus* имеет максимальный уровень варьирования индексов раковины. Виду *U. crassus* даже в пределах Украины свойственен мозаичный ареал и высокий уровень географической гетерогенности, что может стать основанием для его будущей ревизии. Характер аллозимной изменчивости и генетической дифференциации трех видов перловиц, отвечает особенностям этих видов в Западной и Южной Европе, что дает основание считать, полученные закономерности общими для европейских ареалов этих видов.

Ключевые слова: аллозимы, морфометрия, систематика, перловицы, *Unio*.

**Allozyme and Conchological Variability of Mussels Of The Genus *Unio* (Bivalvia, Unionidae) in Ukraine. Mezherin S. V., Vasilyeva L. A., Zhalay Ye. I., Yanovich L. M.** — Allozymic and conchological variability of the genus *Unio* Philipsson, 1788 unionids are analyzed in the populations from Ukraine. A conception according to which only *U. tumidus*, *U. pictorum* and *U. crassus* reliably isolated reproductively from each other are represented in the Eastern European fauna, is corroborated. Unioninae species differ in levels of allozymic and morphological variability and the genetically scarcely changeable *U. tumidus* has the highest level of shell indices variability. *U. crassus* species even within Ukraine, is characterized with mosaic areal and the high level of geographic heterogeneity that make reason for its future revision. The character of allozymic variability and genetic differentiation of these three unionid species correspond to these species peculiarities in the Western and Southern Europe and makes possible to consider obtained tendencies common over European area of distribution of these species.

Key words: allozymes, morphometry, taxonomy, unionids, *Unio*.

### Введение

Одной из самых запутанных в таксономическом отношении групп пресноводных моллюсков вполне можно считать двустворчатых семейства перловицевых Unionidae Rafinesque, 1820, в частности представителей рода перловиц *Unio* Philipsson, 1788. В 30–50-х годах для водоемов Центральной и Восточной Европы выделяли 4 вида этого рода (Жадин, 1938; 1952): перловица обыкновенная *U. pictorum* (Linnaeus, 1758); перловица клиновидная *U. tumidus* (Philipsson, 1788), перловица овальная *U. crassus* Philipsson, 1788 и перловица Стевена *U. stevenianus* Krynicki, 1837 (этот вид — для Крыма). В пределах каждого из них описан ряд форм. В 70–80-х годах XX ст. российскими малакологами под руководством Я. И. Старобогатова (Старобогатов, 1970, 1971, 1977; Затравкин, 1983; Затравкин, Лобанов, 1987) была проведена систематическая ревизия рода, связанная с использованием признаков формы раковины и сужением концепции вида. Большинству подвидов был придан статус вида и соответственно поднят систематический ранг категорий более высокого ранга. В результате только в фауне Украины стали выделять два рода и не менее 11 видов (Стадниченко, 1984).

Следует отметить, что узкую концепцию вида поддержали далеко не все исследователи. Западноевропейские малакологи (Haas, 1969; Piechoki, Dydach-Falniowska 1993; Nagel et al., 1998; Glöber, Meier-Brook, 1998; Juříčková et al., 2001) оставались приверженцами широкой концепции, согласно которой в Европе обитают три широко распространенных вида *U. pictorum*, *U. tumidus* и *U. crassus*. Тогда как восточноевропейские малакологи разделились на два лагеря: одни приняли узкую концепцию вида безоговорочно (Стадниченко, 1984; Shikov, Zatravkin, 1991), другие со временем отнеслись к ней критически (Корнюшин, 2002; Рижинашвили, 2007).

Проведенные на сегодня экспериментальные генетические исследования: анализ электрофоретических спектров мышечных белков (Кодолова, Логвиненко, 1973; Кодолова, 1977; Логвиненко, Кодолова, 1983), аллозимов (Nagel et al., 1998) и первичной структуры ДНК (Källersjö et al., 2005) подтверждают широкую концепцию вида и не дают основания для видового дробления. Дополнительным аргументом в пользу эволюционной консервативности рода *Unio* стали и кариологические исследования (Мельниченко, 2000), показавшие, что для представителей рода характерна константность кариотипа ( $2n = 38$ ;  $NF = 76$ ).

В этой связи перспективными выглядят дальнейшие комплексные генетические и морфологические исследования двустворчатых моллюсков, которые, в конечном счете, не только позволят решить таксономические проблемы, но и ряд спорных эволюционно-генетических вопросов, в частности, касающихся географической изменчивости моллюсков этой группы.

## Материал и методы

Основой исследования послужили серии трех видов моллюсков, которые согласно широкой концепции вида были определены как *U. tumidus* (308 экз.), *U. pictorum* (271 экз.) и *U. crassus* (120 экз.), собранные в основных водосборных бассейнах и зоогеографических регионах Украины (табл. 1). Весь материал разбит на 12 серий, представляющих одну или более выборок, сконцентрированных в одном речном бассейне. В дальнейшем эти выбоки анализировали как одну пробу.

Электрофоретический анализ выполнен в 7,5%-ном полиакриламидном геле и непрерывной трис-ЭДТА-боратной рН 8,5 системе буферов. В исследовании задействован ряд ферментов, кодирующихся локусами, аллельная интерпретация изменчивости которых осуществлена в соответствии с ранними публикациями по этой группе видов (Nagel et al., 1998). В экстрактах, полученных из мышц ноги, анализировали малатдегидрогеназу (локус *Mdh*), аспаратаминотрансферазу (*Aat*), фосфоглюкомутазу (*Pgm*), супероксиддисмутазу (*Sod*) и ряд локусов неспецифических эстераз (*Es-1*, *Es-4*, *Es-5*). В экстрактах ткани печени проанализированы два локуса неспецифических эстераз (*Es-2*, *Es-3*).

Для морфометрии использована большая часть генетического идентифицированного материала, за исключением небольшого количества моллюсков с деформированной раковиной. Конхиологический анализ базировался на морфометрии левой створки. Для чего использованы следующие параметры: общая длина раковины (*L*), длина ее передней части (*L1*), длина от верхушки к максимально отдаленной точке нижнего края створки (*L2*), высота раковины (*H*), ее высота у верхушки (*H1*), высота крыла раковины (*H2*), толщина створки под передним мускульным отпечатком (*T*) и выпуклость раковины (*S*).

Математическая обработка результатов исследования проведена с помощью пакета программа «Statistica V.6».

## Результаты и обсуждение

### Аллозимный анализ

Среди 10 идентифицированных локусов, четыре оказались изменчивыми: *Mdh*, *Pgm*, *Es-3*, *Es-4*, причем три первых проявляли как внутри-, так и межвидовую изменчивость, последний у особей *U. crassus* имел фиксацию уникального аллеля. По гетерозиготности виды перловиц резко отличались друг от друга. Популяции *U. tumidus* были мономорфными или близкими к этому состоянию ( $H_{obs} = H_{exp} = 0,002$ ; табл. 2); *U. pictorum*, наоборот, — стабильно высоко полиморфными ( $H_{obs} = 0,075$ ;  $H_{exp} = 0,081$ ; табл. 3); *U. crassus* в целом оказались умеренно изменчивыми (средневыборочные показатели гетерозиготности  $H_{obs} = 0,022$  и  $H_{exp} = 0,024$ ), хотя популяции р. Северского Донца и р. Черная характеризовались достаточно высоким уровнем полиморфизма (табл. 4). Следует отметить, что полученные оценки генетической изменчивости соответствуют данным других исследований (Nagel et al., 1998), согласно которым *U. tumidus* на уровне аллозимов является крайне консервативным, *U. pictorum* — высоко полиморфным, а *U. crassus* умеренно изменчивым. Очевидно, разная степень генетическо-

Таблица 1. Серии выборок моллюсков под соответствующими номерами (№), речные системы из которых они были взяты, географические координаты выборок (Lat/Long) и их объемы (N)

Table 1. Mollusk sample series under corresponding numbers (№) river systems they were taken from, geographic coordinates (Lat/Long), and sample sizes (N)

Вид	№	Речные системы		Координаты	N			
		в общем	в частности	Lat/Long				
<i>U. tumidus</i>	1	Дунай	Нижний Дунай	45°23'58"/29°35'42"	37			
	3	Западный Буг	Шацкие озера	51°29'17"/23°55'53"	10			
				51°32'57"/24°56'46"	3			
	4	Днестр	Средний Днестр	48°38'53"/25°44'15"	16			
				р. Серет	49°33'23"/25°35'57"	4		
					49°18'25"/25°42'4"	1		
	5	Южный Буг	р. Южный Буг	49°25'2"/26°59'57"	5			
				6	Припять	р. Случь	50°17'38"/27°40'7"	14
	50°40'6"/27°37'28"	4						
	49°45'58"/27°20'4"	10						
	50°2'39"/27°47'33"	22						
	50°27'2"/28°8'20"	6						
	р. Уборть	51°27'38"/27°52'53"	6					
	7	Днепр (Киевское вдхр.)	р. Тетерев	50°14'32"/28°39'51"	4			
				50°13'52"/28°38'53"	44			
				50°29'35"/29°15'35"	7			
				50°48'4"/27°34'2"	8			
				50°14'49"/28°39'17"	5			
				р. Уж	50°54'14"/28°32'29"	3		
51°17'18"/28°58'29"				18				
8	Рось	р. Рось	49°48'44"/30°6'53"	6				
9	Десна	р. Десна	51°23'7"/31°11'37"	17				
			51°12'49"/31°4'32"	18				
10	Северский Донец	р. Северский Донец	р. Сейм	51°20'19"/32°52'44"	5			
			оз. Чернецкое	48°40'15"/39°28'25"	13			
			оз. Чернецкое	48°53'49"/37°46'34"	14			
			р. Карасевка	45°23'57"/34°45'30"	6			
			<i>U. pictorum</i>	1	Дунай	Нижний Дунай	45°23'58"/29°35'42"	25
							3	Западный Буг
				4	Днестр	р. Днестр		
							р. Серет	49°33'23"/25°35'57"
				5	Южный Буг	р. Южный Буг	49°25'2"/26°59'57"	4
							6	Припять
р. Случь	50°17'38"/27°40'7"	5						
50°6'28"/27°42'27"	14							
50°40'6"/27°37'28"	4							
49°45'58"/27°20'4"	10							
50°27'2"/28°8'20"	24							
50°12'3"/27°38'6"	6							
7	Днепр (бассейн Киевского вдхр.)	р. Тетерев		р. Уборть	51°27'38"/27°52'53"	6		
				50°14'32"/28°39'51"	4			
8	Рось	р. Рось		50°13'52"/28°38'53"	45			
				50°29'35"/29°15'35"	7			
				50°48'4"/27°34'2"	8			
				р. Уж	50°54'14"/28°32'29"	5		
				51°17'18"/28°58'29"	3			
			49°48'44"/30°6'53"	18				
			51°23'7"/31°11'37"	6				
9	Десна	р. Десна	51°12'49"/31°4'32"	16				
			р. Сейм	51°20'19"/32°52'44"	18			
10	Северский Донец	р. Северский Донец	оз. Чернецкое	48°40'15"/39°28'25"	5			
			оз. Чернецкое	51°29'17"/23°55'53"	13			

Окончание табл. 1

Вид	№	Речные системы		Координаты Lat/Long	N
		в общем	в частности		
<i>U. crassus</i>	2	Тиса	р. Боржава	48°15'49"/23°4'32"	18
	4	Днестр	р. Днестр	48°38'53"/25°44'15"	1
			р. Серет	49°18'25"/25°42'4"	1
	6	Припять	р. Случь	50°17'38"/27°40'7"	30
				50°12'3"/27°38'6"	1
	7	Днепр (Киевское вдхр.)	р. Уж	51°8'37"/28°44'2"	6
	9	Десна	р. Десна	51°12'49"/31°4'32"	2
			р. Сейм	51°20'19"/32°52'44"	14
	10	Северский Донец	р. Северский Донец	48°40'15"/39°28'25"	5
	12	Черная (Крым)	р. Черная	44°32'53"/33°39'23"	42

го полиморфизма, выявленная в популяциях Украины, для этих моллюсков является не региональной, а видоспецифичной характеристикой.

Следует обратить внимание на близость значений наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготностей, полученных как для каждого из локусов, так и в целом по всем локусам для популяций и видов (табл. 2–4). С одной стороны, отсутствие дефицита гетерозигот дает основание считать, что у двустворчатых моллюсков отсутствует самооплодотворение. С другой стороны, это известные данные (Zougos et al., 1988) о том, что у морских двустворчатых моллюсков дефицит гетерозигот проявляется только у ювенильных экземпляров, тогда как у взрослых, вследствие элиминации инбредных особей на ранних стадиях постнатального развития, уже наблюдается равное соотношение гомо- и гетерозигот. Такую ситуацию вполне можно прогнозировать и у представителей рода *Unio*, у которых из-за распространенности гермафродитизма (Янович и др., 2010) вполне возможно самооплодотворение, а инбредные потомки еще на личиночных стадиях элиминируются.

Рассчитанные генетические дистанции (Nei, 1975) между популяциями трех видов этого рода показали, что они меняются в весьма широких пределах, по сути образуя непрерывный ряд от 0,084 до 0,261, в среднем составив 0,115. Наименьший уровень генетической дифференциации отмечен между *U. pictorum* и *U. tumidus*. Причем *U. pictorum* настолько дифференцирован, что его популяции бассейна Днестра оказались генетически ближе к *U. tumidus*, чем к популяциям своего вида Северского Донца и Дуная (рис. 1). Средние генетические дистанции составили 0,085 и 0,124 соответственно. Виды *U. pictorum* и *U. tumidus* однозначно диагностирует только локус Es-1, тогда как популяции перловицы обыкновенной днепровской и дунайской бассейнов друг от друга отличают устойчивые различия в частотах аллелей Pgm и Mdh, причем в первом случае различия близкие к фиксированным. Это обстоятельство подтверждает результаты геногеографического анализа (Межжерин и др., 2010), согласно которому различия северной (в данном случае днепровской) и южной (дунайской и северско-донской) выходят на уровень аллоидов.

Вид *U. crassus* в пределах этого рода выявляется самым дивергировавшим. Средняя генетическая дистанция по отношению к *U. tumidus* составила 0,452 (0,337–0,511), а по отношению к *U. pictorum* — 0,324 (0,216–0,397). Неслучайно этот вид традиционно рассматривают в качестве представителя отдельного подрода.

Интерес также вызывает географическая дифференциация перловицы овальной. Популяции горных рек, в частности Черной реки в Крыму, в которой обитает вид *U. Stevenianus* (Жадин, 1952), и р. Боржава (предгорья Карпат) несмот-

ря на максимальную удаленность, оказались ближе друг к другу, чем к равнинным популяциям Северского Донца и Днепра. Это связано с тем, что в горных популяциях практически фиксирован аллель  $Mdh^{100}$ , а в равнинных к этому состоянию близок альтернативный аллель  $Mdh^{110}$ .

#### Дискриминация и морфологическая изменчивость видов

Несмотря на то что форма раковины является ключевой диагностической характеристикой видов этого рода в понимании школы Я. И. Старобагацова, тем не менее диагностика перловиц по конхиологическим индексам даже на уровне трех классических видов вызывает затруднения из-за трансгрессий их значений (Кодолова, Логвиненко, 1973; Кодолова, 1977). Кроме того, пропорции раковины у разных видов меняются синхронно в зависимости от условий среды, в частности трофности водоема и жесткости воды. Не составили исключения и перловицы водоемов Украины, межпопуляционная изменчивость симбиотических видов которых четко сопряжена (рис. 2, 3).

Анализ изменчивости отдельных индексов раковины (табл. 5), так же как и дискриминация по их комплексу (табл. 6), не дали 100%-ной диагностики особей ни одного из трех исследованных видов по форме раковины. Средний уровень разделения, полученный при дискриминантном анализе, — 93,7% все же свидетельствует о вполне реальном различии особей по индексам раковины с незначительным числом ошибочных определений в зонах трансгрессий (рис. 4). При этом наибольшим в диагностику оказывается вклад индексов H2/L и L2/L, отражающих форму и размеры крыла раковины (табл. 7).

Выявленную трансгрессию особей по конхиологическим признакам можно было бы объяснить интрогрессивной или иной формой межвидовой гибридизации. Тем более что еще на заре популяционных исследований обосновывалась

Таблица 2. Аллозимная изменчивость популяций *U. tumidus* в пределах Украины  
Table 2. Allozyme variation of *U. tumidus* populations within Ukraine

Локус	Аллель	Серии выборок по бассейнам (см. табл. 1)									
		1	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Mdh</i>	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	110	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pgm</i>	100	1	1	1	1	1	1	1	1	0,90	1
	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0,10	0
	125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	128	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$H_{obs}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0,18	0	
$H_{exp}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0,18	0	
<i>Es-3</i>	98	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	105	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Es-4</i>	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	110	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$H_{obs}$ (в целом)	0	0	0	0	0	0	0	0	0,018	0	
$H_{exp}$ (в целом)	0	0	0	0	0	0	0	0	0,018	0	

Примечание. Гетерозиготности: наблюдаемая ( $H_{obs}$ ) и ожидаемая ( $H_{exp}$ ), а также мономорфные локусы (*Aat-1*, *Sod-1*, *Es-1*, *Es-2*, *Es-5*, *Es-6*).

Таблица 3. Аллозимная изменчивость популяций *U. pictorum* в пределах Украины  
 Table 3. Allozyme variation of *U. pictorum* populations within Ukraine

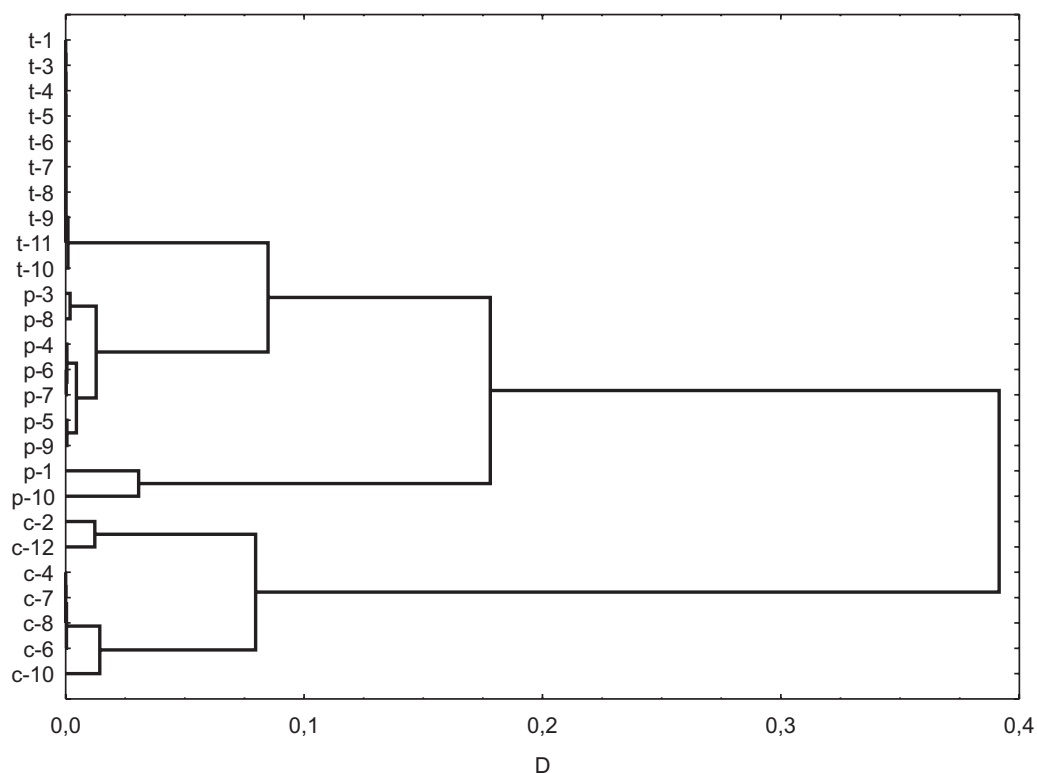
Локус	Аллель	Серии выборок по бассейнам (см. табл. 1)									
		1	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Mdh</i>	100	0,44	1,00	0,95	0,91	0,97	0,94	0,93	0,97	0,80	
	110	0,56	0	0,05	0,09	0,03	0,06	0,17	0,03	0,20	
<i>H<sub>obs</sub></i>	0,38	0	0,10	0	0,05	0,11	0,13	0,06	0,40		
<i>H<sub>exp</sub></i>	0,49	0	0,10	0,18	0,06	0,12	0,14	0,06	0,32		
<i>Pgm</i>	100	0,03	1,00	0,92	0,91	0,87	0,84	0,95	0,94	0	
	120	0,97	0	0,08	0,09	0,13	0,16	0,05	0,06	0,97	
	125	0	0	0	0	0	0	0	0	0,03	
	128	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H<sub>obs</sub></i>	0,06	0	0,15	0	0,26	0,32	0,10	0,11	0,06		
<i>H<sub>exp</sub></i>	0,06	0	0,16	0,18	0,23	0,27	0,10	0,12	0,06		
<i>Es-3</i>	98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	100	0,71	0,83	0,50	0,36	0,52	0,50	0,70	0,30	0,30	
	105	0,29	0,17	0,50	0,64	0,48	0,50	0,30	0,70	0,70	
<i>H<sub>obs</sub></i>	0,47	0,33	0,54	0,44	0,42	0,61	0,48	0,25	0,27		
<i>H<sub>exp</sub></i>	0,41	0,28	0,49	0,45	0,47	0,50	0,40	0,44	0,44		
<i>Es-4</i>	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	110	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H<sub>obs</sub></i> (в целом)	0,101	0,037	0,088	0,049	0,081	0,116	0,079	0,047	0,081		
<i>H<sub>exp</sub></i> (в целом)	0,107	0,031	0,083	0,090	0,084	0,101	0,071	0,069	0,091		

Примечание. Список мономорфных локусов представлен в подписи к таблице 2.

Таблица 4. Аллозимная изменчивость популяций *U. crassus* в пределах Украины  
 Table 4. Allozyme variation of *U. crassus* populations within Ukraine

Локус	Аллель	<i>U. crassus</i>							
		2	4	6	7	9	10	12	
<i>Mdh-1</i>	100	0,95	0	0,06	0	0	0,20	0,81	
	110	0,05	1	0,94	1	1	0,80	0,19	
<i>H<sub>obs</sub></i>	0,11	0	0,12	0	0	0,40	0,40		
<i>H<sub>exp</sub></i>	0,06	0	0,11	0	0	0,32	0,32		
<i>Pgm</i>	100	0	0	0	0	0	0	0	
	120	0	0	0	0	0	0	0	
	125	1	1	1	1	1	0,67	0,68	
	128	0	0	0	0	0	0,33	0,32	
<i>H<sub>obs</sub></i>	0	0	0	0	0	0,25	0,30		
<i>H<sub>exp</sub></i>	0	0	0	0	0	0,47	0,43		
<i>Es-3</i>	98с	0	0	0	0	0	0	0	
	100	1	1	1	1	1	1	1	
	105	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Es-4</i>	100	0	0	0	0	0	0	0	
	110	1	1	1	1	1	1	1	
<i>H<sub>obs</sub></i> (в целом)	0,011	0	0,012	0	0	0,065	0,068		
<i>H<sub>exp</sub></i> (в целом)	0,006	0	0,011	0	0	0,079	0,074		

Примечание. Список мономорфных локусов представлен в подписи к таблице 2.



Примечание. t — *U. tumidus*, p — *U. pictorum*, c — *U. crassus*. Номер выборки см. в таблице 1.

Рис. 1. UPGMA — фенограмма генетических дистанций (Nei, 1975) между видами и популяциями двустворчатых моллюсков.

Fig. 1. UPGMA — phenogram of genetic distances (Nei, 1975) between species and populations of bivalve mollusks.

возможность гибридизации между *U. pictorum* и *U. tumidus* (Kennard et al., 1927). В дальнейшем (Kat, 1986) генные интрогрессии в этом роде моллюсков была подтверждена анализом аллозимов у парapatрических видов американских унионид. Тем не менее как проведенный в данной работе анализ аллозимов особей, так и материалы, полученные по западноевропейским популяциям видов этого рода (Nagel et al., 1998), не дали прямых доказательств межвидовой гибридизации у симпатрически обитающих видов этого рода.

Тем не менее нельзя исключить того, что появление с невысокой частотой гена Pgm<sup>120</sup> в днепровских популяциях *U. pictorum* могло быть вызвано интрогрессиями от *U. tumidus* в отдаленном прошлом, поскольку этот ген отсутствует в популяциях *U. pictorum* Дуная и Северского Донца (табл. 2, 3). Однако проведенный дискриминантный анализ по конхиологическим признакам этих двух видов отдельно в бассейне Днепра и отдельно Дуная и Северского Донца показал, что эти 2 вида в разных бассейнах различаются в равной степени — 97,4%, и 96,2% соответственно. Чего не следовало ожидать в случае их гибридизации. Поэтому есть все основания считать, что симбиотопические виды *U. pictorum* и *U. tumidus* репродуктивно изолированы и между ними нет даже ограниченных генных потоков даже в виде интрогрессий отдельных генов.

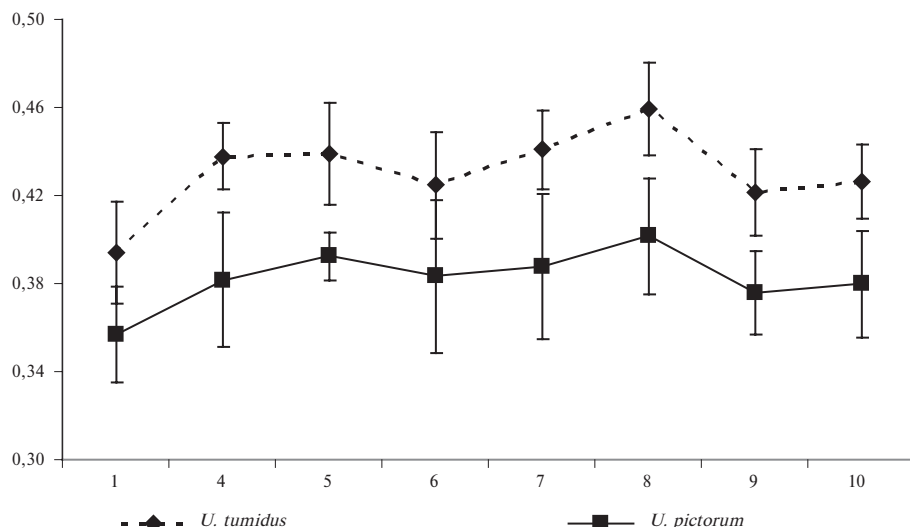
Оценивая индивидуальную изменчивость формы раковины, следует отметить ее разномасштабность у 3 видов. Причем генетически консервативный вид *U. tumidus* имеет уровень дисперсии индексов в совокупной выборке достоверно

выше, чем достаточно гетерозиготные на уровне аллозимов виды *U. crassus* и *U. pictorum* (табл. 7). При сравнении по отдельным признакам *U. tumidus* и *U. pictorum* становится очевидным, что различия затрагивают изменчивость индексов высоты, выпуклости и толщины стенок раковины, а при сравнении *U. tumidus* и *U. crassus* — как индексов высоты, так и показателей длины раковины. При сопоставлениях дисперсий *U. crassus* и *U. pictorum* первый вид явно сильнее варьирует по показателям высоты, второй — по характеристикам длины раковины, при этом средний уровень изменчивости у них не отличается.

### Широкая и узкая концепции в систематике рода *Unio*: за и против

Проведенные анализы аллозимной и морфологической изменчивости дают основания считать, что для европейских представителей рода *Unio* вполне адекватной является система начала XX ст., предполагающая наличие 3 видов, которая в отечественной систематике берет начало от В. И. Жадина (1938). В принципе она признается большинством современных европейских малакологов (Piechoki, Dyduch-Falniowski, 1993; Glöer, Meir-Brook, 1998; Nagel et al., 1998).

Такой вывод следует из того, что ни на уровне аллозимов, ни по отдельным индексам раковины, ни по их комплексу в пределах выборок трех анализируемых видов в широком смысле не обнаружены генетически или морфологически дискретные группы особей, которые могли бы рассматриваться сторонниками узкой концепции как доказательства наличия симбиотопических видов. Можно только отметить определенные различия в ряде морфометрических показателей и достаточно значимых частотах аллозимов между географическими популяциями, в частности в пределах *U. pictorum* и *U. crassus* (табл. 3, 4). По мере развития геногеографических исследований они могли бы стать предметом для более детального макрогеногеографического анализа с целью выделения алловидов, что кажется вполне реальным (Nagel et al., 1998; Межжерин и др., 2010). В частности это касается обособления дунайских популяций *U. pictorum* от популяций



По оси абсцисс — номера серий выборки (см. табл. 1), по оси ординат — значения индекса.

Рис. 2. Средние значения и доверительный интервал значений индекса  $H_2/L$  в поселениях обыкновенной *U. pictorum* и клиновидной *U. tumidus* перловиц различных речных бассейнов Украины.

Fig. 2. Mean values and interval of  $H_2/L$  index in populations of *U. pictorum* and *U. tumidus* unionids in different river basins of Ukraine. In absciss — the number of series (see table 1), in ordinate — index values.



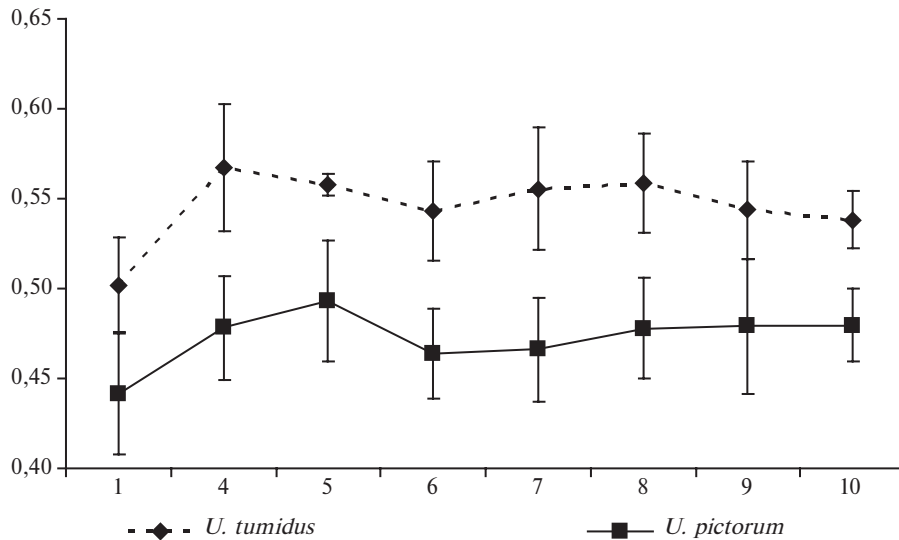


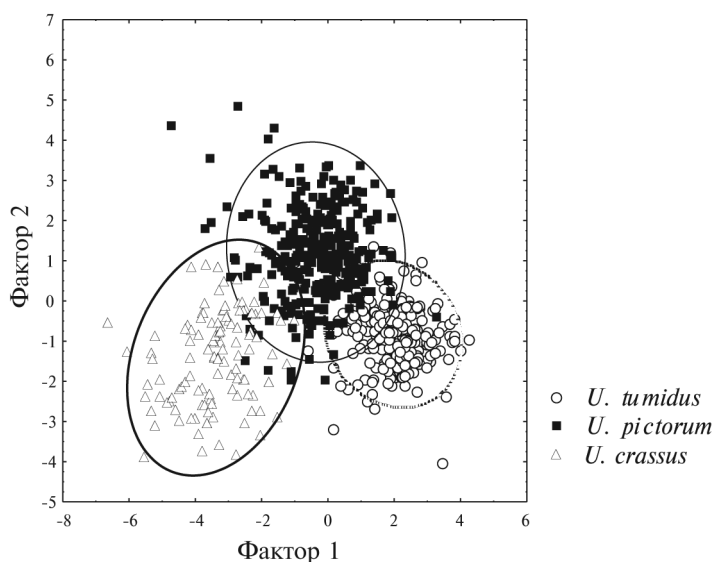
Рис. 3. Средние значения и доверительный интервал значений индекса L<sub>2</sub>/L в поселениях обыкновенной *U. pictorum* и клиновидной *U. tumidus* перловиц различных речных бассейнов Украины. По оси абсцисс — номера серий (см. табл. 1), по оси ординат — значения индекса.

Fig. 3. Mean values and interval of L<sub>2</sub>/L index in populations of *U. pictorum* and *U. tumidus* unionids in different river basins of Ukraine. In absciss — the number of series (see table 1), in ordinate — index values.

**Таблица 5. Статистические показатели проанализированных индексов раковины: средние значения (M), их стандартная ошибка (m), дисперсия (σ<sup>2</sup>) и пределы (lim) изменчивости и объемы (N) исследованных выборок**

**Table 5. Statistical parameters of analysed indexes of of shell indices variation: average values (M), sample error (m), variance (σ<sup>2</sup>), limits (lim) and sample sizes (N)**

Индекс	Показатель	<i>U. pictorum</i>	<i>U. tumidus</i>	<i>U. crassus</i>
L <sub>1</sub> /L	M ± m	0,27 ± 0,002	0,29 ± 0,002	0,25 ± 0,003
	σ <sup>2</sup> (x10 <sup>4</sup> )	11,19	12,80	7,63
	lim	0,16–0,37	0,21–0,45	0,17–0,29
L <sub>2</sub> /L	M ± m	0,47 ± 0,02	0,54 ± 0,002	0,60 ± 0,003
	σ <sup>2</sup> (x10 <sup>4</sup> )	9,68	9,64	8,1
	lim	0,38–0,58	0,43–0,67	0,50–0,66
H/L	M ± m	0,45 ± 0,001	0,52 ± 0,002	0,54 ± 0,003
	σ <sup>2</sup> (x10 <sup>4</sup> )	5,11	9,52	8,50
	lim	0,37–0,53	0,42–0,65	0,47–0,66
H <sub>1</sub> /L	M ± m	0,43 ± 0,001	0,50 ± 0,002	0,51 ± 0,002
	σ <sup>2</sup> (x10 <sup>4</sup> )	4,49	9,40	6,75
	lim	0,36–0,51	0,42–0,64	0,45–0,57
H <sub>2</sub> /L	M ± m	0,38 ± 0,001	0,43 ± 0,002	0,52 ± 0,003
	σ <sup>2</sup> (x10 <sup>4</sup> )	5,00	11,20	7,89
	lim	0,32–0,46	0,35–0,54	0,46–0,60
S/L	M ± m	0,33 ± 0,002	0,38 ± 0,002	0,37 ± 0,003
	σ <sup>2</sup> (x10 <sup>4</sup> )	5,58	8,70	7,43
	lim	0,27–0,40	0,29–0,47	0,31–0,43
T/L	M ± m	0,03 ± 0,001	0,03 ± 0,001	0,03 ± 0,001
	σ <sup>2</sup> (x10 <sup>4</sup> )	9,29	11,98	10,33
	lim	0,01–0,04	0,01–0,06	0,02–0,06
N	261	308	118	???



Примечание. Экстраполяция распределений проведена на уровне вероятности  $p > 0,95$ .

Рис. 4. Распределение особей трех видов рода *Unio* в пространстве канонических переменных, построенных по конхиологическим признакам.

Fig. 4. The distribution of *Unio* genus three species in the space of canonical variables constructed on conchological characters.

Таблица 6. Результаты дискриминатного анализа: количество правильно определенных особей каждого вида (%), а также абсолютное количество особей (N), отнесенных по совокупности индексов раковины к каждому из трех видов

Table 6. The results of the discriminant analysis: of correctly established specimens of each species (%), and absolute number of specimens (N), attributed according to shell indices to each of three species

Вид	Показатель дискриминации			
	%	<i>U. pictorum</i> N, ос.	<i>U. tumidus</i> N, ос.	<i>U. crassus</i> N, ос.
<i>U. pictorum</i>	95,78	250	11	0
<i>U. tumidus</i>	92,04	17	289	8
<i>U. crassus</i>	93,22	0	8	110
В целом	93,65	267	308	118

Таблица 7. Дискриминационная способность отдельных индексов, выраженная в процентах правильно идентифицированных особей, для трех видов рода *Unio*

Table 7. Discriminating capability of certain indices in % to correctly identified specimens for three species of *Unio* genus

Вид	Индекс раковины						
	$L_1/L$	$L_2/L$	H/L	$H_1/L$	$H_2/L$	S/L	T/L
<i>U. pictorum</i>	51,0	86,9	93,9	94,6	81,6	83,5	70,1
<i>U. tumidus</i>	68,5	79,0	86,3	93,0	70,1	82,5	74,8
<i>U. crassus</i>	25,4	61,0	12,7	0,0	92,4	0,0	0,0
В целом	54,5	78,9	76,6	77,8	78,2	68,8	60,3

остальных рек (рис. 2). Тем более что на значительную генетическую обособленность южноевропейских популяций *U. pictorum* уже указывалось в литературе (Nagel et al., 1998). Определенный таксономический интерес вызывает обособленность популяции *U. crassus* из р. Черной. Так, В. И. Жадин (1938, 1952) считал, что в Крыму обитает не *U. crassus*, а *U. stevenianus*.

Тем не менее для обоснованного вывода о неприменимости узкой концепции следовало бы проанализировать аллозимную и конхиологическую изменчивость спорных видов.

Согласно критериям, предложенным для диагностики видов этого рода Я. И. Старобогатовым (1977), исследованных на уровне аллозимов особей *U. tumidus* s. l. можно разделить на две группы: собственно *U. tumidus* s. str. и «*U. ovalis*», на долю последнего пришлось около 56% особей. Анализ распределения биохимических генных маркеров у этих двух форм показал, что все исследованные биохимические локусы *U. tumidus* s. l. были практически мноморфны (табл. 2). Не дает объективных оснований для такого разделения и дискриминантный анализ, осуществленный по совокупности конхиологических признаков. Средний уровень различимости этих предполагаемых сторонами узкой концепции видов составил 72%. При этом для *U. tumidus* s. str. он оказался равным 67,1%, для «*U. ovalis*» — 75,6% (табл. 8). Это ненамного превышает уровень дискриминации географических популяций *U. tumidus* s. l. (табл. 9) и существенно уступает различиям видов в широком понимании, которые достаточно надежно диагностируются даже по форме раковины.

**Таблица 8. Результаты дискриминатного анализа по индексам раковины: количество правильно определенных особей (%), а также абсолютное количество особей (N), «видов» перловиц в узком понимании**  
**Table 8. The results of discriminant analysis according to shell indices: of correctly established specimens (%) and absolute number of specimens (N) of unio “species” in narrow sense**

Вид и форма		Показатель дискриминации		
		%	N <sub>1</sub>	N <sub>2</sub>
<i>U. tumidus</i>	« <i>U. tumidus</i> s. str.»	« <i>U. conus</i> »		
1	« <i>U. tumidus</i> s. str.»	67,1	94	46
2	« <i>U. conus</i> »	75,6	42	130
В целом	71,8	136	176	
<i>U. pictorum</i>	« <i>U. pictorum</i> »	« <i>U. rostratus</i> »		
1	« <i>U. pictorum</i> s. str.»	67,8	80	38
2	« <i>U. rostratus</i> »	58,8	42	60
В целом	63,6	122	98	
<i>U. crassus</i> s. l.	« <i>B. nana</i> »	« <i>B. musiva</i> »		
1	<i>B. nana</i>	92,5	49	4
2	<i>B. musiva</i>	95,5	4	58
В целом	93,0	53	62	

**Таблица 9. Показатели надежности дискриминации (%) особей видов рода *Unio* разных бассейнов**  
**Table 9. The discrimination (%) reliability indices of *Unio* genus species specimens of different pools**

№ *	<i>U. pictorum</i>	<i>U. tumidus</i>	<i>U. crassus</i>
1	60,0	82,2	—
2	—	—	83,3
3	0,0	27,3	—
4	28,0	40,9	50,0
5	27,3	0,0	—
6	59,0	52,3	68,3
7	70,3	65,2	83,3
8	50,0	66,7	—
9	27,8	69,2	75,0
10	31,6	48,1	0,0
11	—	0,0	—
12	—	—	95,1
В целом	51,3	58,9	79,0

\* Бассейны, из которых были взяты пробы, приведены в таблице 1.

В пределах исследованных особей *U. pictorum* согласно критериям сторонников узкой концепции вида можно идентифицировать три вида: «*U. pictorum* s. str.», «*U. rostratus*» и «*U. limosus*», последний обнаружен единичными экземплярами. Проведенный аллозимный анализ показывает, что по составу аллелей эти «виды» не отличаются. Более того частоты аллелей в популяциях этих псевдовидов синхронно меняются в зависимости от географического положения популяции, чего не может быть в принципе у разных видов. Генетические маркеры, напрямую неадаптивны, а потому в отличие от формы раковины не могут изменяться параллельно. Дискриминантный анализ конхиологических признаков также показал незначительные различия между «*U. pictorum* s. str.» и «*U. rostratus*». Средний уровень дискриминации составил только около 63% (табл. 8), что незначительно выше, чем при попытках идентифицировать отдельные географические популяции (табл. 9) *U. pictorum* s. l.

Самый высокий уровень дискриминации был получен при диагностике внутривидовых форм *U. crassus* — 93,0 % (табл. 8), что существенно выше, чем при анализе географических популяций этого вида (79%; табл. 9), и ненамного меньше видового уровня дискриминации, полученном при анализе трех «основных» видов рода *Unio*. Во многом это связано с тем, что анализируются формы, приуроченные к разным типам речных систем. Та форма, которую сторонники узкой концепции именуют «*Batavusiana musiva*», выявлена, главным образом, в быстрых речках предгорий Крыма и Карпат (р. Черная и р. Боржава соответственно). В реках равнинной Украины явно преобладала «*B. nana*». Кроме того, в р. Сейм собраны 2 экз. «*B. musiva*», а в р. Случь — столько же «*B. fuscula*». Горно-равнинному вектору направленности генетической дифференциации отвечают различия в частотах аллозимов: в популяциях предгорных рек Карпат и Крыма явно доминирует аллель  $Mdh^{100}$ , тогда как на равнине он практически не встречается, уступая место алелю  $Mdh^{110}$ . Отсутствие четких фиксированных генных различий все же не дает на современном уровне знаний оснований считать крымскую форму *U. crassus* s. l. (которую В. И. Жадин рассматривал как отдельный вид *U. stevenianus*) отдельным видом.

## Заключение

Таким образом, при анализе изменчивости аллозимов и морфометрических признаков раковины получены результаты, доказывающие неприменимость узкой концепции вида к систематике европейских представителей рода *Unio*. При этом дальнейшее развитие систематических исследований этих видов имеет перспективу только в плане изучения географической неоднородности генетической структуры популяций на протяжении ареала и должно быть акцентировано на выделение алловидов — генетически дискретных групп популяций, связанных друг с другом переходами, которые обычно трактуются как гибридные зоны.

Жадин В. И. Фауна СССР. Моллюски. Сем. Unionidae. — М. ; Л. : Наука, 1938. — Т. 4, вып. 1. — 169 с.

Жадин В. И. Моллюски пресных вод СССР. — М. ; Л. : Наука, 1952. — 374 с.

Затравкин М. Н. *Unio kalmukorum* в реке Оке и система рода *Unio* Европейской части СССР // Зоол. журн. — 1983. — 62. — С. 1577–1580.

Затравкин М. Н., Лобанов А. Л. Морфометрические границы видов рода *Unio* (*Bivalvia*, *Unioniformes*) фауны СССР // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1987. — 92, вып. 6. — С. 42–50.

Кодолова О. П. Сравнительный анализ моллюсков семейства Unionidae по системам миогенов и морфологии раковин : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1977. — 21 с.

Кодолова О. П., Логвиненко Б. М. Сравнение разных популяций двустворчатых моллюсков *Unio pictorum* и *U. tumidus* (Unionidae) по системам миогенов и морфологии раковин // Зоол. журн. — 1973. — 52, вып. 7. — С. 988–999.

- Корнюшин А. В.* О видовом разнообразии пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии его охраны // Вестн. зоологии. — 2002. — **36**, № 1. — С. 9–23.
- Логвиненко Б. М., Кодолова О. П.* Об уровне сходства электрофоретических спектров миогенов разных видов и родов моллюсков семейства Unionidae // Зоол. журн. — 1983. — **62**, вып. 3. — С. 447–451.
- Мельниченко Р. К.* Сравнительно-кариологический анализ двух видов рода *Unio* (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) // Вестн. зоологии. — 2000. — **34**, № 1–2. — С. 85–88.
- Рижинашвили А. Л.* К морфологии перловиц (Bivalvia: Unionidae) пресных вод Европейской части России // Моллюски: морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология : Сб. материалов Седьмого (XVI) совещ. по изучению моллюсков. — СПб. : ЗИН РАН, 2007. — С. 217–220.
- Стадниченко А. П.* Моллюски. Перлівниці, кулькові (Unionidae, Cycludidae). — Київ : Наук. думка, 1984. — 382 с. — (Фауна України ; Т. 29, вип. 9).
- Старобогатов Я. И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. — Л. : Наука, 1970. — 371 с.
- Старобогатов Я. И.* Тип Mollusca — моллюски. Определитель пресноводных беспозвоночных (кроме насекомых) Европейской части СССР. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1971. — С. 50–65.
- Старобогатов Я. И.* Класс Двустворчатые моллюски Bivalvia. Определитель беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). — Л. : Гидрометеиздат, 1977. — С. 123–152.
- Янович Л. Н., Пампура М. М., Васильева Л. А., Межжерин С. В.* Массовый гермафродитизм перловицевых (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) Центрального Полесья // Доп. НАН України. — 2010. — № 6. — С.
- Glöer P., Meier-Brook C.* Süßwassermollusken. — Hamburg : DJN, 1998. — 136 S.
- Haas F.* Superfamilia Unionacea. — Berlin : Gruyter, 1969. — 663 S.
- Juříčková L., Horsák M., Beran L.* Check-list of the molluscs (Mollusca) of the Czech Republic // Acta Soc. Zool. Bohem. — 2001. — **65**. — P. 25–40.
- Kat P. W.* Hybridization in a Unionid faunal suture zone // Malacologia. — 1986. — **27**, N 1. — P. 107–125.
- Källersjö M., Proschwitz T., Lundberg S. et al.* Evaluation of ITS rDNA as a complement to mitochondrial gene sequences for phylogenetic studies in freshwater mussels: an example using Unionidae from north-western Europe // Zoologica Scripta. — 2005. — **34**, N 4. — P. 415–424.
- Kennard A. S., Salisbary A. E., Woodward B. D.* Notes on British post-Pliocene Unionidae. II. The hybrids between *Unio pictorum* Linn. and *Unio tumidus* Retz. from Repton Park, Derbyshire // Proc. Mal. Soc. — 1927. — **27**. — P. 5–6. — P. 191–197.
- Nagel K.-O., Badino G., Celebrano G.* Systematics of European naiades (Bivalvia: Margaritiferidae and Unionidae): a review and some new aspects // Malacological Review. — 1998. — Suppl. 7. — P. 83–104.
- Nei M.* Molecular population genetic and evolution. — Amsterdam : North-Holland, 1975. — 275 p.
- Piechocki A., Dyduch-Falniowska A.* Mięczaki. Małże. — Warszawa : Wyd. Naukowa PWN, 1993. — 204 s.
- Shikov E. V., Zatravkin M. N.* The comparative method of taxonomic study of Bivalvia used by Soviet malacologist // Malakol. Abh. — 1991. — **15**, N 17. — P. 149–159.
- Zouros E., Romero-Dorey M., Mallet A. L.* Heterozygosity and growth in marine bivalves: further data and possible explanations // Evolution. — 1988. — **42**. — P. 1332–1341.