

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА *CORBICULA JAPONICA* PRIME, 1864 (BIVALVIA: CYRENIDAE) В ЭСТУАРНЫХ ВОДОЕМАХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ¹

© 2014 г. Н. О. Вороной¹, Н. И. Заславская^{1,2}

¹Дальневосточный федеральный университет (ДВФУ), Владивосток 690950;

²Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041

e-mail: voronoy_n@mail.ru

Статья принята к печати 21.11.2013 г.

Исследована популяционно-генетическая структура двустворчатого моллюска *Corbicula japonica* в 10 эстuarных поселениях Приморского края с использованием 9 аллозимных локусов в качестве маркеров генов. Выявлена пространственная генетическая гетерогенность поселений ($G_{st} = 0.05$), степень которой зависела от расстояния между поселениями. Не выявлено неравновесие по сцеплению ни по одной паре локусов. Показатель генетического сходства между парами поселений варьировал от 0.916 до 0.994. Генетическая неоднородность поселений корбикулы, очевидно, является результатом дрейфа генов, уравновешенного нерегулярным генным потоком. Такое равновесие может быть свидетельством относительно недавнего расселения *C. japonica*, которое, по-видимому, происходило во время климатического оптимума голоцен (около 7.5 тыс. лет назад).

Ключевые слова: аллозимы, *Corbicula japonica*, генетическая гетерогенность, дрейф генов.

Population genetic structure of *Corbicula japonica* Prime, 1864 (Bivalvia: Cyrenidae) in estuarine water bodies of the Primorsky Region. N. O. Voronoy¹, N. I. Zaslavskaya^{1,2} (¹Far Eastern Federal University, Vladivostok 690950; ²Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041)

The population genetic structure of the bivalve *Corbicula japonica* from 10 estuarine sites in the Primorsky Region was investigated using 9 allozyme loci as gene markers. This study revealed spatial genetic heterogeneity between the investigated populations ($G_{st} = 0.05$); its degree was dependent on the distance between populations. No linkage disequilibrium was found for any pair of loci. The index of genetic similarity between pairs of populations varied from 0.916 to 0.994. The genetic heterogeneity of the *C. japonica* populations is probably a result of genetic drift balanced by an irregular gene flow. Such an equilibrium may indicate a relatively recent dispersal of *C. japonica*, which may have occurred during the Holocene climatic optimum (about 7.5 kyr ago). (Biologiya Morya, 2014, vol. 40, no. 3, pp. 229–237).

Keywords: allozymes, *Corbicula japonica*, genetic heterogeneity, genetic drift.

Двустворчатые моллюски рода *Corbicula* представляют собой группу небольших по размеру солоновато- и пресноводных моллюсков, широко распространенных по всему миру (Morton, 1986). Юг российского Дальнего Востока составляет значительную (северную) часть ареала рода *Corbicula*. Корбикулы образуют крупные скопления в эстуариях, лиманах, лагунах, соленых озерах, опресненных бухтах и заливах Приморского и Хабаровского края, а также Сахалинской области (Явнов, Раков, 2002; Лабай и др., 2003). Благодаря своей пищевой ценности эти моллюски являются важными промысловыми объектами.

Для успешного промысла и сохранения биоразнообразия необходимо исследовать популяционно-генетическую структуру вида. Определение реальной подразделенности вида на дискретные единицы воспроизводства позволяет оценить общие сырьевые запасы вида и его запасы в отдельных частях ареала, а также равномерно распределить промысловую нагрузку на локальные группировки, сохраняя их способность к восстановлению. В Японии и Корее генетическая струк-

тура популяций основных коммерчески ценных видов корбикул изучена достаточно подробно (Hatsumi et al., 1995; Lee, Kim, 1997; Huh et al., 2005; Suzuki et al., 2006), тогда как в России такие исследования не проводились. Более того, несмотря на то, что в последние десятилетия дальневосточные корбикулы активно добываются и экспортуются в страны Юго-Восточной Азии, не ясен их видовой состав. В частности, Старобогатов с соавторами (Курсалова, Старобогатов, 1971; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Старобогатов, 1994, и др.) выделили и переописали 10 видов корбикул, обитающих на Дальнем Востоке России, из которых в настоящее время лишь 8 видов указываются как валидные, в том числе для Приморского края – 5 видов (Kantor et al., 2010).

Проведенные нами ранее исследования показали тождественность последовательности фрагмента первой субъединицы гена цитохромоксидазы (COI) у корбикул, населяющих эстuarные водоемы Приморья, и у *Corbicula japonica*, обитающей в Японии, и позволили заключить, что мы изучали именно этот вид (Voronoy et al., 2011). Для исследования популяционно-генетической

¹ Работа выполнена при поддержке грантов Правительства РФ № 11.G34.31.0010 и Министерства образования и науки РФ № 02.740.11.0678.

структуры данного вида (и уточнения видового состава) в качестве маркеров генов были использованы аллозимы (аллельные варианты ферментов), успешно применяющиеся для решения как систематических, так и популяционных задач при изучении моллюсков рода *Corbicula* (Huh et al., 2005; Suzuki et al., 2006). Целью данной работы являлось определение особенностей популяционно-генетической структуры эстuarных поселений двустворчатого моллюска *C. japonica* в Приморском крае с использованием аллозимов в качестве маркеров генов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюсков собирали гидробиологическим сачком в 10 эстuarных водоемах Приморского края в 2011 г. (рис. 1). Координаты мест сбора определяли при помощи GPS-навигатора Garmin Oregon 450 (табл. 1). Размер каждой выборки составлял 70–120 образцов. Для анализа брали свежие или глубоко замороженные образцы (при -85°C). При помощи горизонтального электрофореза в 14% крахмальном геле исследовали аллозимную изменчивость по 20 аллозимным локусам, кодирующими 17 ферментов. Детали крахмально-гелевого электрофореза были описаны ранее (Заславская, 1989). Для итогового анализа были отобраны 9 полиморфных локусов: эстераза (*EST**, КФ 3.1.1.1), маннозо-6-фосфатизомераза (*MPI**, КФ 5.3.1.8), малатдегидрогеназа (*MDH**, КФ 1.1.1.37), лейцинаминопептидаза (*LAP**, КФ 3.4.11.1), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (*6-PGD**, КФ 1.1.1.44), β -галактозидаза (*GAL**, КФ 3.2.1.23), аргининфосфаткиназа (*ARGK**, КФ 2.7.3.3), изоцитратдегидрогеназа (*IDH**, КФ 1.1.1.41), глюкозо-6-фосфатизомераза (*GPI**, КФ 5.3.1.9). Для разделения ферментов использовали две буферные системы: 1) исходный буфер –

0.9 М трил, 0.5 М H_3BO_3 , 0.02 М ЭДТА, 0.02 М $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, pH 8.6, исходный буфер для анодного отсека разбавляли в 7 раз, для катодного – в 5 раз, для геля – в 20 раз; 2) исходный буфер – 0.1 М трил, 0.02 М малеиновая кислота, 0.01 М ЭДТА, 0.01 М MgCl_2 , pH 7.4, для приготовления геля использовали электродный буфер, разбавленный в 10 раз.

Частоты аллелей, показатели изменчивости, коэффициенты генетического сходства I и расстояния D (Nei, 1978) рассчитаны с помощью статистического пакета программ BIOSYS (Swofford, Selander, 1981). Доверительный интервал для коэффициентов генетического сходства и расстояния рассчитан в программе DBOOT (Пудовкин и др., 1996).

Для оценки значимости различий между наблюдаемыми и теоретически ожидаемыми из уравнения Харди-Вайнберга частотами генотипов, для проведения χ^2 -теста на гетерогенность по частотам аллелей и для оценки неравновесия по скрещиванию использовали программу GENEPOL v1.2 (Raymond, Rousset, 1995). При проверке соответствия распределения генотипов равновесию Харди-Вайнберга и оценке существенности гетерогенности по аллельным частотам проводилась поправка на множественность сравнений по формуле Шидака (Sokal, Rohlf, 1981) с использованием программы MULTTEST (Зайкин, Пудовкин, 1991). Фенограмма, отражающая генетические связи между поселениями моллюсков, построена с помощью программы NTSYS-pc v.2.1 (Rohlf, 2000).

Зависимость генетических дистанций от географического расстояния оценивали, используя веб-приложение IBDWS (10000 пермутаций) (Jensen et al., 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По большинству локусов исследованные выборки имели одни и те же наиболее часто встречающиеся

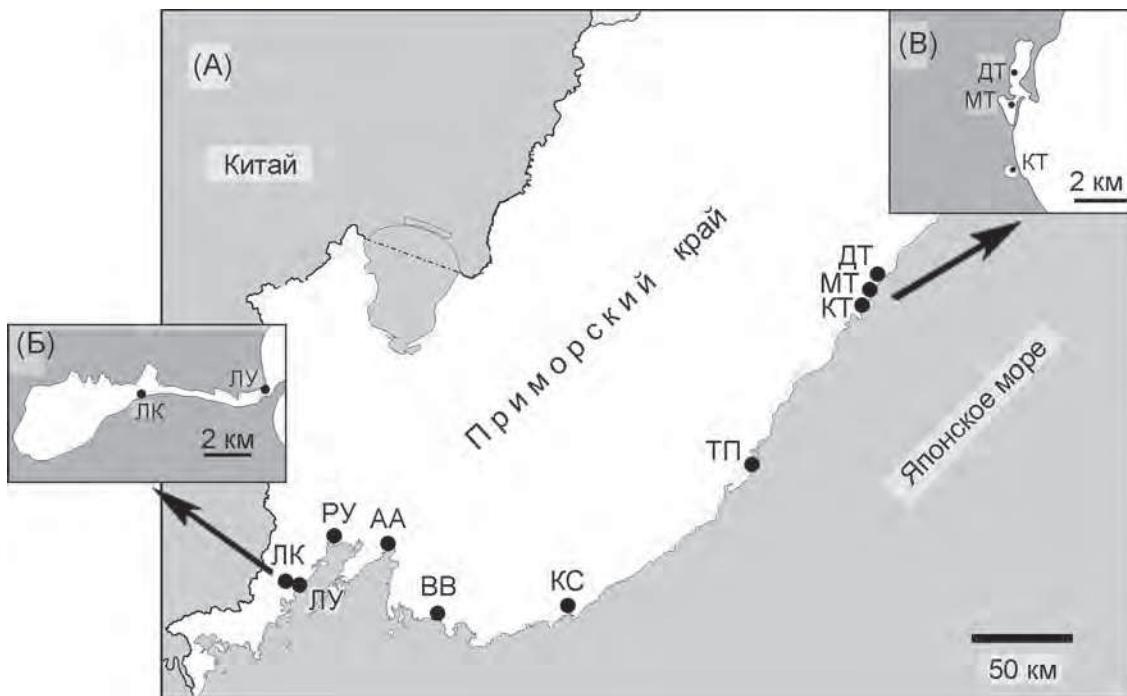


Рис. 1. Карта-схема расположения мест сбора *Corbicula japonica* в эстuarных водоемах Приморского края (А), в том числе: Б – в лагуне Лебяжья и В – в Духовских озерах. Условные обозначения выборок: ЛУ – лагуна Лебяжья, устье; ЛК – лагуна Лебяжья, кут; РУ – р. Раздольная; АА – р. Артемовка; ВВ – р. Волчанка; КС – р. Киевка; ТП – оз. Пресное; КТ – оз. Круглое; МТ – оз. Мраморное; ДТ – оз. Духовское.

Таблица 1. Исследованные поселения *Corbicula japonica* Приморского края

Выборка	Район	Координаты	
		широта	долгота
Лагуна Лебяжья, устье	Хасанский	42°58'56.32"	131°29'14.59"
Лагуна Лебяжья, кут	— " —	42°58'51.07"	131°27'23.91"
Р. Раздольная	Надеждин- ский	43°19'28.15"	131°49'56.94"
Р. Артемовка	Шкотов- ский	43°20'00.07"	132°17'26.25"
Р. Волчанка	Партизан- ский	42°54'44.82"	132°42'49.45"
Р. Киевка	Лазовский	42°51'42.60"	133°40'30.65"
Оз. Пресное	Ольгинский	43°52'10.31"	135°28'54.53"
Оз. Круглое	Тернейский	44°36'48.90"	136°12'46.92"
Оз. Мраморное	— " —	44°38'08.58"	136°12'23.34"
Оз. Духовское	— " —	44°38'50.88"	136°12'26.57"

Таблица 2. Частоты аллелей 9 полиморфных локусов в поселениях *Corbicula japonica* Приморского края

Локус, № аллели, число образцов	Выборка									
	ЛУ	ЛК	ВВ	ТП	ДТ	МТ	КТ	КС	РУ	АА
<i>EST*</i>										
1	0.06	0.05	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.04	0.06	0.08
2	0.81	0.81	0.74	0.86	0.98	0.99	1.00	0.78	0.78	0.90
3	0.13	0.15	0.24	0.14	0.02	0.01	0.00	0.18	0.15	0.03
N	117	101	66	100	68	71	73	69	78	78
<i>MDH*</i>										
1	0.13	0.11	0.30	0.04	0.13	0.10	0.12	0.12	0.08	0.26
2	0.03	0.05	0.03	0.05	0.01	0.00	0.01	0.01	0.01	0.00
3	0.85	0.84	0.67	0.91	0.87	0.90	0.87	0.88	0.91	0.74
N	71	66	70	86	68	71	73	69	78	78
<i>6-PGD*</i>										
1	0.16	0.18	0.36	0.01	0.04	0.05	0.14	0.17	0.21	0.17
2	0.74	0.72	0.59	0.96	0.96	0.95	0.86	0.77	0.74	0.76
3	0.01	0.02	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.03
4	0.09	0.07	0.04	0.02	0.00	0.00	0.01	0.05	0.03	0.05
5	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
N	71	65	70	69	68	71	73	69	78	78
<i>ARGK*</i>										
1	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
2	0.42	0.36	0.66	0.72	0.70	0.59	0.72	0.72	0.35	0.60
3	0.58	0.61	0.33	0.28	0.30	0.41	0.28	0.28	0.65	0.40
4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
N	117	103	70	102	68	71	73	69	78	78
<i>GPI*</i>										
1	0.07	0.10	0.11	0.18	0.05	0.04	0.04	0.11	0.10	0.10
2	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
3	0.91	0.89	0.89	0.82	0.94	0.94	0.96	0.87	0.90	0.90
4	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00
5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
N	120	88	70	103	68	71	73	69	78	78

аллели (табл. 2). Исключение составили следующие локусы: *ARGK** – в выборках из лагуны Лебяжья (устье) и р. Раздольная; *IDH** – в выборках из р. Раздольная; *GAL** – в выборках из р. Артемовка, лагуна Лебяжья (устье) и оз. Мраморное; *LAP** – в выборках из озер Духовское, Мраморное и р. Раздольная. Во всех выборках наблюдалось соответствие наблюдаемых и ожидаемых частот генотипов из уравнения Харди-Вайнберга, за исключением озерных популяций ($p < 0.01$): оз. Пресное – по локусу *GAL**, оз. Мраморное – по локусам *GAL** и *MPI**, оз. Круглое – по локусам *IDH** и *GAL** (табл. 3).

Генетический профиль всех поселений, составленный по частотам наиболее часто встречающихся аллелей, заметно различался, за исключением пар: лагуна Лебяжья, устье – лагуна Лебяжья, кут; оз. Мраморное – оз. Духовское; оз. Мраморное – оз. Круглое; оз. Духовское – оз. Круглое (рис. 2). Показатель генетического сходства *I* (Nei, 1972) между выборками варьировал

Окончание табл. 2

Локус, № аллели, число образцов	Выборка									
	ЛУ	ЛК	ВВ	ТП	ДТ	МТ	КТ	КС	РУ	АА
<i>IDH*</i>										
1	0.28	0.20	0.02	0.02	0.06	0.03	0.07	0.04	0.46	0.17
2	0.60	0.67	0.54	0.66	0.53	0.58	0.62	0.61	0.44	0.70
3	0.13	0.12	0.44	0.32	0.41	0.39	0.31	0.33	0.09	0.13
4	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.03	0.01	0.00
N	71	65	68	66	68	70	54	69	76	78
<i>GAL*</i>										
1	0.02	0.03	0.05	0.11	0.00	0.00	0.00	0.12	0.14	0.16
2	0.30	0.28	0.27	0.35	0.31	0.51	0.37	0.22	0.20	0.37
3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.04	0.01
4	0.19	0.11	0.14	0.08	0.02	0.01	0.05	0.11	0.09	0.21
5	0.28	0.38	0.38	0.38	0.46	0.36	0.38	0.46	0.27	0.14
6	0.22	0.19	0.17	0.08	0.21	0.13	0.18	0.09	0.27	0.11
7	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00
N	54	59	66	56	54	52	61	61	43	43
<i>LAP*</i>										
1	0.19	0.23	0.13	0.04	0.10	0.15	0.13	0.17	0.12	0.17
2	0.43	0.44	0.45	0.55	0.33	0.37	0.41	0.57	0.49	0.56
3	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
4	0.36	0.32	0.40	0.31	0.54	0.44	0.40	0.25	0.39	0.26
5	0.01	0.02	0.02	0.10	0.02	0.05	0.06	0.00	0.00	0.01
N	67	66	69	68	68	71	73	69	78	78
<i>MPI*</i>										
1	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
2	0.15	0.08	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.16	0.09
3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
4	0.09	0.11	0.07	0.20	0.18	0.18	0.03	0.18	0.17	0.07
5	0.34	0.43	0.60	0.53	0.58	0.66	0.76	0.35	0.42	0.46
6	0.00	0.02	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00
7	0.13	0.09	0.06	0.02	0.03	0.02	0.03	0.06	0.05	0.12
8	0.29	0.26	0.13	0.25	0.21	0.15	0.19	0.33	0.17	0.26
9	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
N	69	66	67	67	63	68	70	69	78	78

Примечание. ЛУ – лагуна Лебяжья, устье; ЛК – лагуна Лебяжья, кут; ВВ – р. Волчанка; ТП – оз. Пресное; ДТ – оз. Духовское; МТ – оз. Мраморное; КТ – оз. Круглое; КС – р. Киевка; РУ – р. Раздольная; АА – р. Артемовка.

от 0.916 до 0.994, причем доверительные интервалы при попарных сравнениях выборок перекрывались (табл. 4). В выборках отмечена положительная корреляция между генетическими дистанциями и расстоянием между исследованными поселениями (Mantel $r = 0.51$; $t = 4.12$, $p = 1.00$) (рис. 3). В поселениях не обнаружено неравновесие по сцеплению ни по одной паре локусов. Однако χ^2 -тест на генетическую дифференциацию по частотам аллелей для всех пар популяций с поправкой на множественность сравнений показал существенность различий ($p < 0.05$) между всеми парами популяций, за исключением вышеупомянутых пар (лагуна Лебяжья, устье – лагуна Лебяжья, кут; оз. Мраморное – оз. Духовское; оз. Мраморное – оз. Круглое и оз. Духовское – оз. Круглое).

UPGMA-фенограмма, построенная на основе значений генетического сходства I (Nei, 1972), показала наличие двух группировок: так называемой южной, в которую вошли две выборки из лагуны Лебяжья (ЛУ и ЛК), рек Раздольная и Артемовка, а также северной, которая объединила выборки из рек Волчанка и Киевка, озер Пресное, Круглое, Мраморное и Духовское (рис. 1, 4). Выборки из лагуны Лебяжья кластеризовались с коэффициентом сходства, близким к единице. К ним присоединилась выборка из р. Раздольная, а затем и выборка из р. Артемовка. В северной группировке в отдельный кластер выделились выборки из озер Круглое, Мраморное и Духовское, также имеющие высокий коэффициент сходства. Кроме того, кластеризовались выборки из

Таблица 3. Генетическая изменчивость по 9 локусам в поселениях *Corbicula japonica*

Выборка	Средний размер выборки на локус	Среднее количество аллелей на локус	Средняя гетерозиготность	
			наблюдаемая	ожидаемая
Лагуна Лебяжья, кут	84.1±8.7	3.9±0.4	0.440±0.052	0.490±0.070
Лагуна Лебяжья, устье	75.4±5.7	4.3±0.5	0.437±0.044	0.485±0.065
р. Раздольная	73.9±3.9	3.9±0.7	0.464±0.068	0.478±0.075
р. Артемовка	74.1±3.9	3.6±0.4	0.428±0.056	0.463±0.067
р. Волчанка	68.4±0.6	3.7±0.5	0.484±0.047	0.503±0.051
р. Киевка	68.1±0.9	4.0±0.4	0.427±0.050	0.463±0.063
оз. Пресное	79.7±6.1	3.6±0.3	0.338±0.054	0.400±0.072
оз. Круглое	69.2±2.3	3.1±0.5	0.312±0.066	0.358±0.080
оз. Мраморное	68.4±2.1	3.1±0.3	0.284±0.066	0.353±0.083
оз. Духовское	65.9±1.6	3.1±0.4	0.355±0.077	0.363±0.083

Примечание. Указаны значения стандартных ошибок.

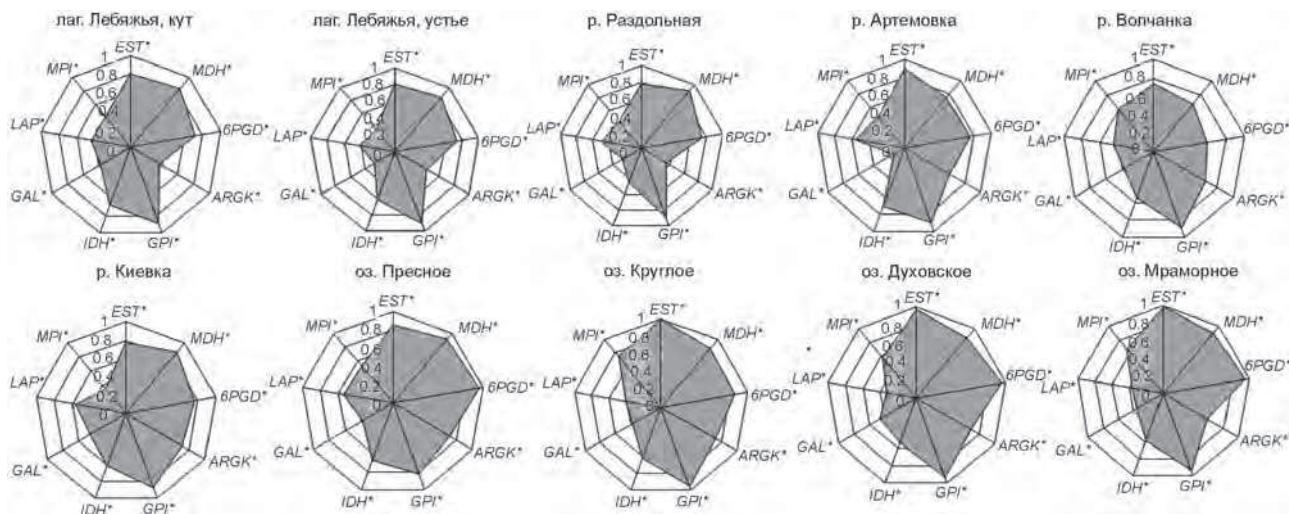


Рис. 2. Генетический профиль исследуемых популяций, составленный по частотам наиболее часто встречающихся аллелей.

р. Киевка и оз. Пресное. Внешнюю ветвь в этом кластере образовала выборка из р. Волчанка.

В среднем уровень генетической изменчивости всех выборок оказался высоким (табл. 3). Клинальная изменчивость не выявлена, однако наблюдалось заметное снижение изменчивости по локусам *EST** и *6-PGD** в выборках из Духовских озер. Так, например, в выборке из оз. Круглое отсутствовала изменчивость по локусу *EST**, тогда как в поселениях из южной группировки в этом локусе встречалось три аллеля (табл. 2).

Показатель генного разнообразия G_{st} , рассчитанный для всех выборок, составлял 0.05 (табл. 5). При этом разнообразие в южной группировке было ниже (0.02), чем в северной (0.03).

ОБСУЖДЕНИЕ

Из полученных нами результатов следует, что все изученные выборки принадлежат к единственному виду. В первую очередь об этом свидетельствуют высокие значения индекса генетического сходства I между выборками – 0.916–0.994. Такие значения свойственны популяциям одного вида у морских беспозвоночных (Thorpe,

Sole-Cava, 1994). Похожие коэффициенты были получены Сакаи с соавторами (Sakai et al., 1994) для популяций трех видов корбикул, обитающих у южного побережья о-ва Хонсю: *Corbicula japonica*, *C. sandai* Reinhardt, 1878 и *C. leana* (Prime, 1864) (соответственно 0.989, 0.998 и 1.000), а также Хатсуми с соавторами (Hatsumi et al., 1995) для 10 популяций этих же видов, обитающих у островов Хоккайдо, Хонсю и Кюсю (соответственно 0.940–0.995, 1.000 и 0.990–1.000). При этом коэффициент сходства I между популяциями *C. japonica* и *C. sandai* составлял 0.370–0.391, *C. japonica* и *C. leana* – 0.348–0.355 (Sakai et al., 1994), а между популяциями *C. japonica* и *C. sandai* – 0.179–0.190, *C. japonica* и *C. leana* – 0.188–0.233 (Hatsumi et al., 1995).

Кроме того, отсутствие неравновесия по сцеплению ни по одной паре локусов также свидетельствует о принадлежности исследованных популяций к одному виду. Ранее нами было показано, что последовательности фрагмента гена COI у корбикул из эстuarных водоемов Приморского края практически идентичны таковым у *C. japonica*, обитающей в Южной Корее и Японии (Voronoy et al., 2011).

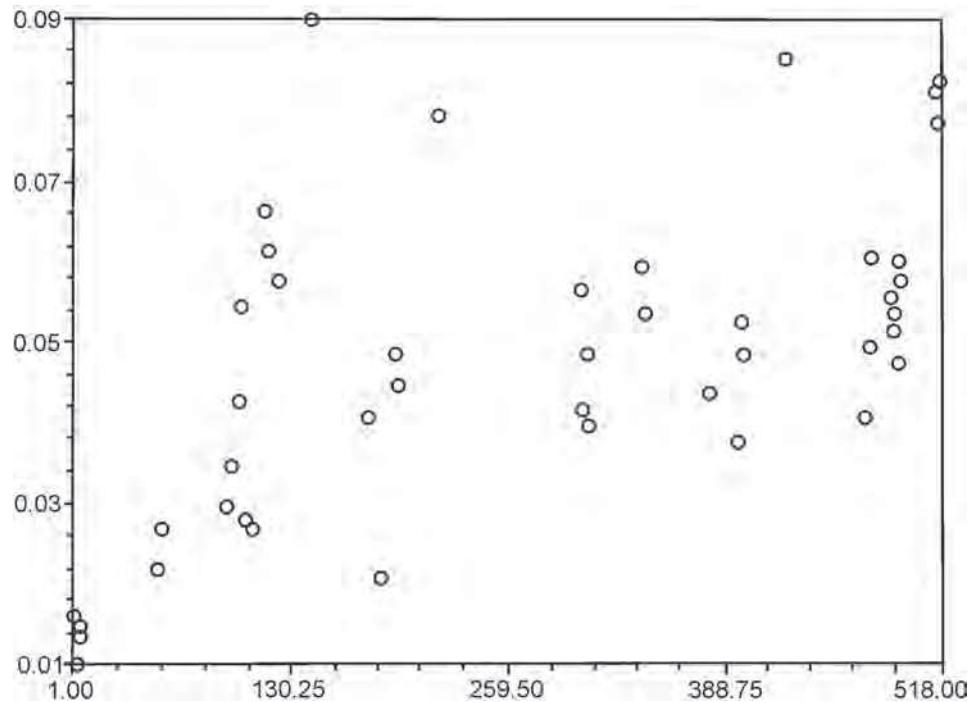


Рис. 3. Зависимость генетических дистанций от расстояния между эстуарными поселениями *Corbicula japonica* Приморского края. По оси абсцисс – расстояние в километрах, по оси ординат – генетические дистанции.

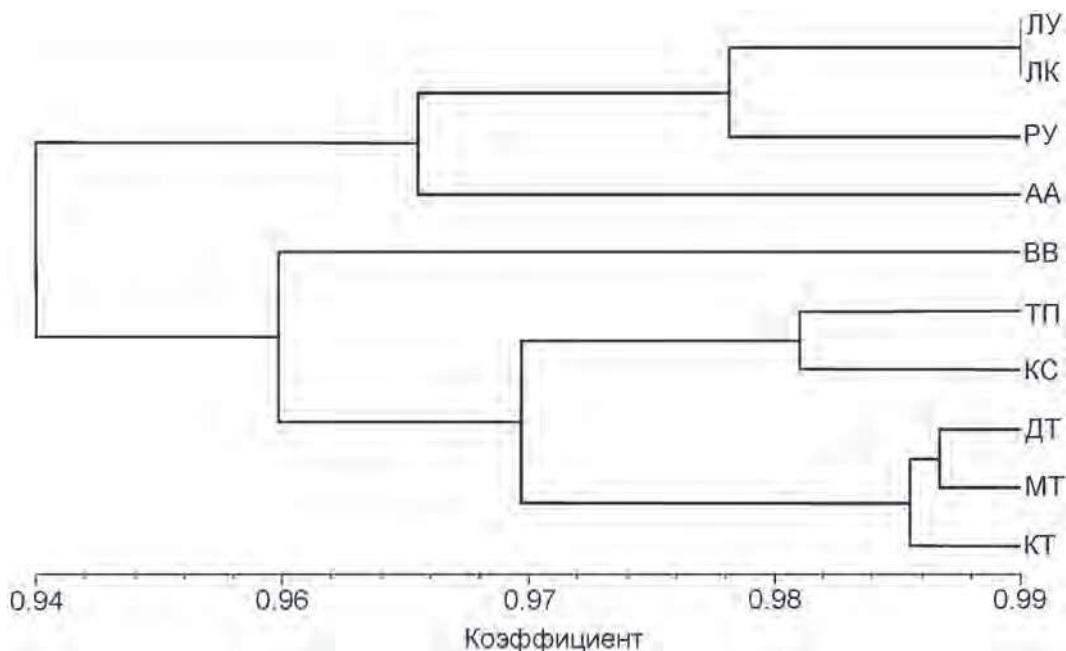


Рис. 4. UPGMA-фенограмма по индексу сходства I (Nei, 1972), отражающая генетические связи между 10 эстуарными поселениями *Corbicula japonica* Приморского края. Выборки: ЛУ – лагуна Лебяжья, устье; ЛК – лагуна Лебяжья, кут; РУ – р. Раздольная; АА – р. Артемовка; ВВ – р. Волчанка; ТП – оз. Пресное; КС – р. Киевка; ДТ – оз. Духовское; МТ – оз. Мраморное; КТ – оз. Круглое.

Исследованные нами поселения оказались генетически неоднородными. Об этом свидетельствуют различающийся генетический профиль поселений из разных рек и озер, а также статистически существенные ($p < 0.05$) различия при попарных сравнениях по исследованным локусам. При этом различия отсутство-

вали между выборками корбикулы из одного водоема: лагуна Лебяжья, устье – лагуна Лебяжья, кут. Не выявлено также различий между выборками из Духовских озер: Мраморное – Духовское, Мраморное – Круглое и Духовское – Круглое (рис. 1Б, В). Таким образом, возможность обмена генами является определяющей для

Таблица 4. Значения генетического расстояния D (выше диагонали) и генетического сходства I (Nei, 1978) (ниже диагонали) между исследуемыми выборками *Corbicula japonica*

Выборка	ЛУ	ЛК	ВВ	ТП	ДТ	МТ	КТ	КС	РУ	АА
Лагуна Лебяжья, устье (ЛУ)	—	0.006 (0.095)*	0.063 (0.095)	0.056 (0.096)	0.056 (0.099)	0.050 (0.099)	0.052 (0.099)	0.045 (0.099)	0.018 (0.099)	0.026 (0.095)
Лагуна Лебяжья, кут (ЛК)	0.994 (0.003)	— (0.087)	0.058 (0.089)	0.050 (0.092)	0.054 (0.089)	0.044 (0.091)	0.048 (0.091)	0.041 (0.092)	0.023 (0.093)	0.031 (0.090)
Р. Волчанка (ВВ)	0.938 (0.022)	0.944 (0.021)	— (0.072)	0.053 (0.075)	0.045 (0.074)	0.049 (0.073)	0.034 (0.073)	0.039 (0.076)	0.087 (0.089)	0.051 (0.080)
Оз. Пресное (ТП)	0.946 (0.019)	0.951 (0.02)	0.948 (0.019)	— (0.087)	0.023 (0.085)	0.023 (0.085)	0.024 (0.082)	0.017 (0.082)	0.082 (0.098)	0.040 (0.083)
Оз. Духовское (ДТ)	0.946 (0.020)	0.947 (0.022)	0.956 (0.017)	0.977 (0.011)	— (0.092)	0.010 (0.089)	0.012 (0.089)	0.036 (0.089)	0.079 (0.103)	0.057 (0.099)
Оз. Мраморное (МТ)	0.951 (0.019)	0.957 (0.015)	0.952 (0.016)	0.978 (0.007)	0.990 (0.006)	— (0.089)	0.011 (0.089)	0.045 (0.089)	0.074 (0.101)	0.046 (0.093)
Оз. Круглое (КТ)	0.949 (0.023)	0.953 (0.023)	0.967 (0.009)	0.977 (0.007)	0.988 (0.006)	0.989 (0.004)	— (0.086)	0.038 (0.086)	0.078 (0.098)	0.037 (0.091)
Р. Киевка (КС)	0.956 (0.021)	0.959 (0.024)	0.962 (0.015)	0.983 (0.006)	0.964 (0.015)	0.956 (0.017)	0.963 (0.019)	— (0.019)	0.075 (0.101)	0.037 (0.086)
Р. Раздольная (РУ)	0.982 (0.009)	0.977 (0.014)	0.916 (0.038)	0.922 (0.036)	0.924 (0.033)	0.928 (0.032)	0.925 (0.033)	0.928 (0.038)	— (0.100)	0.054 (0.100)
Р. Артемовка (АА)	0.975 (0.009)	0.970 (0.015)	0.950 (0.018)	0.961 (0.009)	0.945 (0.024)	0.955 (0.017)	0.964 (0.015)	0.963 (0.016)	0.947 (0.019)	— (0.019)

*В скобках здесь и далее указан доверительный интервал.

отсутствия или наличия подразделенности в пределах водоема.

Полученные результаты также показывают, что между всеми исследованными популяциями корбикулы может существовать слабый и/или нерегулярный приток генов. Об этом свидетельствует сравнительно низкое генное разнообразие ($G_{st} = 0.05$) во всех поселениях. Кроме того, выявленная зависимость генетических дистанций от расстояния между поселениями *C. japonica*, очевидно, тоже может быть результатом притока генов. Похожую зависимость для японских поселений этого вида обнаружили Хатсуми с соавторами (Hatsumi et al., 1995). Авторы высказали предположение о существовании обмена генами между отдельными поселениями корбикулы, находящимися на значительно большем расстоянии друг от друга, чем исследованные нами поселения.

Обмен генами не может осуществляться за счет взрослых особей *C. japonica*. Эстuarные скопления корбикулы из разных водоемов разделены между собой морем. Взрослые моллюски не могут попадать из одного эстuarного водоема в другой через море, так как не способны более пяти дней переносить морскую соленость (Комендантова, Орлова, 2003). Логично предположить, что обмен генами связан с перемещением личинок корбикулы.

Как и большинство двустворчатых моллюсков, *C. japonica* имеет свободноплавающую планктонную личинку. Длительное (до двух недель) пребывание в планктоне (Baba, 2006), зависимость от приливо-отливных течений (Roegner, 2000) и соленостно-избирательное по-

ведение личинок корбикулы (Najime et al., 2005; Baba, 2006; Lee et al., 2011) делают возможным их перенос между отдельными эстuarными системами в нерегулярно возникающих, но относительно стабильных линзах пресной воды. Этому может способствовать также тот факт, что нерест корбикулы происходит с июля по сентябрь (Maru, Nakai, 2006; Рыбалкина и др., 2013), когда наблюдается значительное опреснение прибрежных вод, вызванное ливневыми дождями.

Однако в данном случае обмен генами не может быть постоянным. Выявленная нами дифференциация, в первую очередь, должна определяться дрейфом генов. Популяционная структура эстuarных поселений *C.*

Таблица 5. Полокусные показатели генного разнообразия для исследованных выборок *Corbicula japonica*

Локус	Ht	Hs	D _{st}	G _{st}
EST*	0.24	0.23	0.02	0.07
MDH*	0.27	0.26	0.01	0.04
6-PGD*	0.33	0.31	0.02	0.07
ARGK*	0.49	0.45	0.04	0.08
GPI*	0.18	0.18	0.00	0.02
IDH*	0.56	0.52	0.04	0.07
GAL*	0.75	0.72	0.03	0.05
LAP*	0.63	0.62	0.02	0.03
MPI*	0.66	0.63	0.03	0.04
Всего	0.46	0.43	0.02	0.05

П р и м е ч а н и е. Ht – общее генное разнообразие; Hs – внутрипопуляционное генное разнообразие; D_{st} – межпопуляционное генное разнообразие; G_{st} – доля генетического разнообразия, распределенного между популяциями.

japonica Приморского края соответствует лестничной модели Кимуры и Вайса (Wright, 1943). Для этой модели наличие положительной коррелированности между генетическими дистанциями и расстоянием свидетельствует о равновесном (между дрейфом генов и миграцией) состоянии в исследованных поселениях корбикулы (Hutchinson, Templeton, 1999). Такое равновесие может быть свидетельством относительно недавнего расселения корбикулы. По данным раскопок раковинных куч было показано, что *C. japonica* в водоемах Приморья отсутствовала в раннем голоцене до рубежа периода бореал-атлантик и появилась в самом начале атлантического периода (около 7.3–7.4 тыс. лет назад), а через несколько сот лет корбикула имела уже довольно большую численность (Раков и др., 2011). Появление и широкое распространение корбикулы в водах Приморского края связывают с климатическим оптимумом голоцена, сопровождавшегося повышением уровня моря на 3–4 м выше современного (Короткий, 1994). Очевидно, столь небольшое время существования поселений корбикулы недостаточно для преобладания дрейфа генов над миграцией.

Более северные озера (Пресное, Круглое, Духовское, Мраморное), вероятно, были заселены позже, чем водоемы на юге Приморского края. В пользу этого предположения, в первую очередь, говорят снижение гетерозиготности по четырем из девяти исследованных локусов, а также выявленное несоответствие наблюдаемых и ожидаемых из уравнения Харди-Вайнберга частот генотипов по трем локусам, выражавшееся в дефиците гетерозигот, что может быть обусловлено эффектом основателя. Несмотря на то, что оз. Круглое является изолированным (рис. 1В), поселения корбикулы статистически существенно не отличаются от выборок из озер Мраморное и Духовское. Это также свидетельствует о сравнительно недавнем заселении корбикулы в северные озера.

Таким образом, исследованные поселения *C. japonica* уникальны по генетическому составу, что необходимо учитывать при организации промысла данного вида.

Авторы выражают благодарность С.В. Явнову (ТИНРО-центр) и А.А. Семенченко (ДВФУ) за помощь в подготовке и проведении экспедиций, а также К.А. Винникову (University of Hawaii at Manoa) за ценные советы и замечания при обсуждении материалов статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Корбикулы (*Corbicula*, *Corbiculidae*) реки Амур // Ruthenica. 1994. Т. 4, № 2. С. 147–150.
 Зайкин Д.В., Пудовкин А.И. Программа МУЛТТЕСТ – расчет показателей статистической существенности при множественных тестах // Генетика. 1991. Т. 27, № 11. С. 2034–2038.
 Заславская Н.И. Генетическая изменчивость четырех тихоокеанских видов литорин (Mollusca; Littorinidae) // Генетика. 1989. Т. 25, № 9. С. 1636–1644.

- Затравкин М.Н., Богатов В.В. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1987. 152 с.
 Комендантov A.YU., Орлова M.I. Экология эстuarных двустворчатых моллюсков и полихет южного Приморья // Исслед. фауны морей. 2003. Т. 52 (60). 164 с.
 Короткий А.М. Колебания уровня моря и ландшафты прибрежной зоны (этапы и тенденции) // Вестн. ДВО РАН. 1994. № 3. С. 29–42.
 Курсалова В.И., Старобогатов Я.И. Моллюски рода *Corbicula* антропогена северной и западной Азии и Европы // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука. 1971. Сб. 4. С. 93–96.
 Лабай В.С., Заварзин Д.С., Мотылькова И.В., Коновалова Н.В. Корбикула *Corbicula japonica* (Bivalvia) озера Тунайча: условия обитания, некоторые аспекты морфологии и биологии вида // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2003. Вып. 2. С. 143–152.
 Пудовкин А.И., Зайкин Д.В., Татаренков А.Н. Программа DBOOT для расчета генетического расстояния и генетической идентичности (по Нею) и их бутстрэпных доверительных интервалов // Генетика. 1996. Т. 32, № 7. С. 1017–1020.
 Раков В.А., Вороной Н.О., Шарова О.А. Особенности экологии и распространения корбикулы *Corbicula japonica* (Bivalvia) в водоемах Сахалина и Приморья в позднем голоцене // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2011. Вып. 5. С. 447–453.
 Рыбалкина (Дзюба) С.М., Майорова М.А., Анисимов А.П., Кравченко Д.Н. Гаметогенез и репродуктивный цикл двустворчатого моллюска *Corbicula japonica* Prime, 1864 в устье реки Киевка (Японское море) // Биол. моря. 2013. Т. 39, № 4. С. 261–271.
 Явнов С.В., Раков В.А. Корбикула. Владивосток: ТИНРО-центр. 2002. 145 с.
 Baba K. Ecological study on spawning and early life stage of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in Lake Abashiri // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 2006. Vol. 71. P. 1–41.
 Hajime S., Hisami K., Kazuko N. et al. Selectivity on salinity of Asiatic brackish clam larvae, *Corbicula japonica* Prime, 1864 // Benthos Res. 2005. Vol. 60, no. 1. P. 1–10.
 Hatsumi M., Nakamura M., Muneyoshi H., Nakao S. Phylogeny of three *Corbicula* species and isozyme polymorphism in the *Corbicula japonica* populations // Venus. 1995. Vol. 54, no. 3. P. 185–193.
 Huh M.K., Lee B.K., Kim B.K. et al. Ecological and genetic biodiversity of *Corbicula leana* in the Nakdong River and the Nam River // Korean J. Ecol. 2005. Vol. 282. P. 63–67.
 Hutchinson D.W., Templeton A.R. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability // Evolution. 1999. Vol. 53, no. 6. P. 1898–1914.
 Jensen J.L., Bohonak A.J., Kelley S.T. Isolation by distance, web service v.3.23 // BMC Genetics. 2005. Vol. 6, no. 13. <http://ibdws.sdsu.edu/>
 Kantor Yu.I., Vinarski M.V., Schileyko A.A., Sysoev A.V. Catalogue of the continental mollusks of Russia and adjacent territories. Version 2.3.1 (published online on March, 2). 2010.
 Lee J.-S., Kim J.-B. Systematic study on the genus *Corbicula* (Bivalvia; *Corbiculidae*) in Korea // Korean J. Syst. Zool. 1997. Vol. 13. P. 233–246. Кор. яз., рез. англ.
 Lee J.-Y., Kim W.-K., Lee C.-S. Growth and survival of the brackish water clam, *Corbicula japonica* larvae according to rearing

- conditions // Korean J. Malacol. 2011. Vol. 27, no. 4. P. 337–343. Кор. яз., рез. англ.
- Maru K., Nakai J.* Annual variation in spawning season of the brackish water bivalve, *Corbicula japonica* Prime in the Ishikari River // Suisan Zoshoku. 2006. Vol. 54, no. 3. P. 313–318. Яп. яз., рез. англ.
- Morton B.* *Corbicula* in Asia: an updated synthesis // Amer. Malacol. Bull. Spec. Ed. 1986. Vol. 2. P. 113–124.
- Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. Vol. 106. P. 283–292.
- Nei M.* Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. Vol. 89. P. 583–590.
- Raymond M., Rousset F.* GENEPOP version 1.2: population genetics software for exact tests and ecumenicism // J. Hered. 1995. Vol. 86. P. 248–249.
- Roegner G.C.* Transport of molluscan larvae through a shallow estuary // J. Plankton Res. 2000. Vol. 22, no. 9. P. 1779–1800.
- Rohlf F.J.* NTSYSpc: Numerical taxonomy system, ver. 2.1. Setauket, New York: Exeter Publishing. 2000.
- Sakai H., Kamiyama K., Jeon S.-R., Amio M.* Genetic relationships among three species of freshwater bivalves genus *Corbicula* (Corbiculidae) in Japan // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1994. Vol. 60, no. 5. P. 605–610. Яп. яз., рез. англ.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.* Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. San Francisco: W.H. Freeman and Company. 1981. 857 p.
- Suzuki M., Yamashita M., Kijima A.* Estimation of isozyme marker genes and genetic variability in Shijimi clam, *Corbicula japonica* in Japan // J. Integr. Field Sci. 2006. Vol. 3. P. 103–114.
- Swofford D.L., Selander R.B.* BIOSYS: A computer program for analysis of allelic variation in genetics. Urbana: Univ. of Illinois. 1981.
- Thorpe J.P., Sole-Cava A.M.* The use of allozyme electrophoresis in invertebrate systematics // Zool. Scr. 1994. Vol. 23, no. 1. P. 3–18.
- Voronoy N., Nikitenko A., Atopkin D.* Genetic diversity of *Corbicula japonica* (Bivalvia, Corbiculidae) of the Southern Primorye: COI sequence data // Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics (MAPEEG): International symposium. Vladivostok. 2011. P. 48.
- Wright S.* Isolation by distance // Genetics. 1943. Vol. 28. P. 114–138.