

Генетическое сравнение двух тихоокеанских видов брюхоногих моллюсков рода *Nucella* (Mollusca: Gastropoda)

Н.И. Заславская, Н.К. Колотухина

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

Проведено сравнение двух видов гастропод рода *Nucella* из западной Пацифики (от о-ва Хоккайдо до Тауйской губы) с использованием генетических (29 аллозимных локусов) и морфологических (форма раковины, строение мужских половых органов и кладок) признаков. Показано, что *Nucella heyseana* (Dunker, 1882) и *N. freycineti* (Deshayes, 1841) хорошо различаются генетически ($D = 1.588$), а также по строению пенисов и кладок. Форма раковины не всегда позволяет разделить эти виды. Полученные данные позволяют утверждать, что на южном побережье о-ва Хоккайдо обитает *N. heyseana*.

Genetic comparison of two gastropod species of the genus *Nucella* (Mollusca: Gastropoda) from the western Pacific

N.I. Zaslavskaya, N.K. Kolotukhina

*Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok 690041, Russia*

Two *Nucella* species from the western Pacific (from Hokkaido Island to Tauyskaya Inlet) were compared using genetic (29 allozyme loci) and morphological (shape of the shell, penes and egg capsules) features. *Nucella heyseana* (Dunker, 1882) and *N. freycineti* (Deshayes, 1841) are well distinguished from each other genetically ($D = 1.588$) and by penes and egg capsules morphology. Shell shape is not necessarily makes possible to distinguish these species. The results allow definite conclusion that *N. heyseana* inhabit the southern coast of Hokkaido Island.

Моллюски рода *Nucella* Röding, 1798 обладают значительной морфологической изменчивостью. Этот факт, а также их широкое распространение привело к ряду таксономических недоразумений. Японские и корейские малакологи считают вид *N. heyseana* (Dunker, 1882) синонимом *N. freycineti* (Deshayes, 1841) [Choe, Park, 1997; Tsuchiya, 2000], к ним присоединяются и американские исследователи [Collins

et al., 1996]. Ранее мы показали [Zaslavskaya, Kolotukhina, 2003], что эти два вида являются самостоятельными, которые хорошо различаются как генетически – среднее генетическое расстояние между ними составляет 1.844, так и по строению мужской репродуктивной системы. Наше исследование подтвердило мнение русских авторов [Голиков, Кусакин, 1962, 1972; Егоров, 1992; Голиков и др., 2001]. Однако это иссле-

дование не ответило на вопрос, какой из видов обитает в Японии. По данным А.Н. Голикова и О.Г. Кусакина [1978], *N. heuseana* – тихоокеанский приазиатский низкобореальный вид, который распространен в западной и северной частях Японского моря, у берегов северной части о-ва Хонсю, у о-ва Хоккайдо, южного Сахалина и южных Курильских островов. *N. freycineti*, по данным этих же авторов, является тихоокеанским широко распространенным бореальным видом, который обитает у берегов Северной Америки – от средней части п-ова Калифорния до п-ова Аляска, у берегов Азии – от Олюторского залива на севере до среднего Приморья на юге, на побережье о-ва Хоккайдо, Сахалина и Курильских островов, а также в Охот-

ском море. Исходя из этих данных, вместе эти два вида можно встретить на о-ве Хоккайдо, у берегов южного Сахалина, на побережье южных Курильских островов и в среднем Приморье. В нашем предыдущем исследовании мы сравнивали моллюсков из зал. Касатка (тихоокеанское побережье о-ва Итуруп) [Zaslavskaya, Kolotukhina, 2003]. В зал. Петра Великого были встречены моллюски лишь одного вида – *N. heuseana* [Заславская, Колотухина, 1999]. Целью настоящего исследования было сравнение двух видов нуцелл из разных частей их широкого ареала, используя аллозимы в качестве маркеров генов, строение мужских половых органов и строение кладок.

Материал и методы

Сборы проводили в течение 2003–2004 гг. (рис. 1). В 2003 г. были взяты выборки моллюсков с южного побережья о-ва Сахалин: зал. Анива (район пос. Пригородное), западное побережье недалеко от г. Холмска, восточное побережье вблизи пос. Стародубское. Кроме того, были взяты две выборки нуцелл с материкового побережья северной части Японского моря – в б. Ванино и б. Токи, а также выборки из б. Киевка и зал. Восток. Моллюсков из всех мест сравнивали по 29 аллозимным локусам. В 2004 г. были взяты выборки нуцелл из двух заливов о-ва Хоккайдо: зал. Фанка и зал. Ишикари, две выборки с северного побережья Охотского моря (Тауйская губа: б. Нагаево и б. Гертнера) и выборка из зал. Восток. Было проведено сравнение этих выборок по 26 аллозимным локусам. Живые моллюски были привезены во Владивосток и посажены

в разные аквариумы, где большая их часть отложила кладки. Нуцеллы из Тауйской губы были собраны вместе с кладками.

Для анализа генетической изменчивости был проведен электрофорез ферментов в 14%-ном крахмальном геле по методу, описанному ранее [Заславская, 1989]. Всего было исследовано 19 ферментов, кодируемых 29 локусами: аланопиндегидрогеназа (*Aldh*; Е.С. 1.5.1.17), аргининфосфаткиназа (*Argk*; Е.С. 2.7.3.3), глутаматоксалоацетат трансминаза (*Got*; Е.С. 2.6.1.1), глутаматпируваттрансминаза (*Gpt-1*, *Gpt-2*; Е.С. 2.6.1.2), глутатионредуктаза (*Gr*; Е.С. 1.6.4.2), изоцитратдегидрогеназа (*Idh*; Е.С. 1.1.1.42), лейцинаминопептидаза (*Lap-1*, *Lap-2*; Е.С. 3.4.11.1), малатдегидрогеназа (*Mdh-1*, *Mdh-2*; Е.С. 1.1.1.37), маннозо-6-фосфатдегидрогеназа (*Mpi*; Е.С. 5.3.1.8), неорга-

ническая пирофосфатаза (*Ipp-1*, *Ipp-2*, *Ipp-3*; Е.С. 3.6.1.1), нуклеозид фосфо-рилаза (*Np*; Е.С. 2.4.2.1), октопиндегидрогеназа (*Ocdh*; Е.С. 1.5.1.11), пептидаза (*Pep-1*, *Pep-2*; Е.С. 3.4.*.*), супероксиддисмутаза (*Sod-1*, *Sod-2*; Е.С. 1.15.1.1), фосфоглицераткиназа (*Pgk*; Е.С. 2.7.2.3), фосфоглюкозоизомераза (*Pgi*; Е.С. 5.3.1.9), фосфоглюкомутаза

(*Pgm-1*, *Pgm-2*; Е.С. 2.7.5.1), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (*6Pgd*; Е.С. 1.1.1.44), эстераза (*Est-1*, *Est-2*, *Est-3*; Е.С. 3.1.1.1). Для расчетов генетических дистанций и построения фенограммы использовали пакеты программ BIOSYS [Swofford, Selander, 1981] и NTSYS [Rohlf, 1988].

Результаты

Идентификация моллюсков. При определении нуцелл мы руководствовались в первую очередь морфологиче-

скими признаками, а именно: высотой раковины (у *N. freycineti* она ниже), формой устья (более широкое у *N. freycineti*) и формой и шириной сифонального канала (широкий, длинный, прямой у *N. freycineti* и короткий, изогнутый у *N. heyseana*) [Zaslavskaya, Kolotuchina, 2003]. Исходя из этих свойств, моллюски вида *N. heyseana* были собраны в двух заливах о-ва Хоккайдо, в б. Ванино, б. Токи, в зал. Анива, зал. Восток и б. Киевка. На юго-западном и юго-восточном побережьях о-ва Сахалин были собраны оба вида. Ареалы этих видов частично перекрывались. Однако, если в пос. Стародубское так же, как ранее на о-ве Итуруп, *N. freycineti* была встречена в верхней зоне литорали, а *N. heyseana* несколько глубже, то в районе г. Холмска виды менялись местами. В то же время нуцеллы двух видов из района г. Холмска хорошо различались по форме раковины, тогда как вблизи пос. Стародубское определение лишь по морфологическим признакам не всегда было верным. В Тауйской губе была встречена лишь *N. freycineti*.

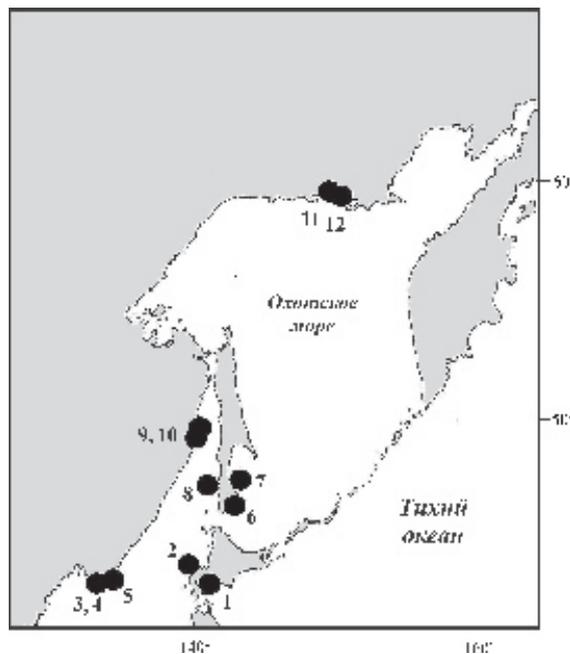


Рис. 1. Карта мест сбора двух видов нуцелл. 1 – зал. Фанка, 2 – зал. Ишикари, 3 – зал. Восток (2003 г.), 4 – зал. Восток (2004 г.), 5 – б. Киевка, 6 – зал. Анива, 7 – пос. Стародубское, 8 – г. Холмск, 9 – бух. Ванино, 10 – б. Токи, 11 – б. Нагаево, 12 – б. Гертнера.

Fig. 1. Map of the sampling sites. 1 – Funka Bay, 2 – Ishikari Bay, 3 – Vostok Bay (2003), 4 – Vostok Bay (2004), 5 – Kievka Bight, 6 – Aniva Bay, 7 – Starodubskoe Town, 8 – Kholmsk City, 9 – Vanino Bight, 10 – Toki Bight, 11 – Nagaevo Bight, 12 – Gertnera Bight.

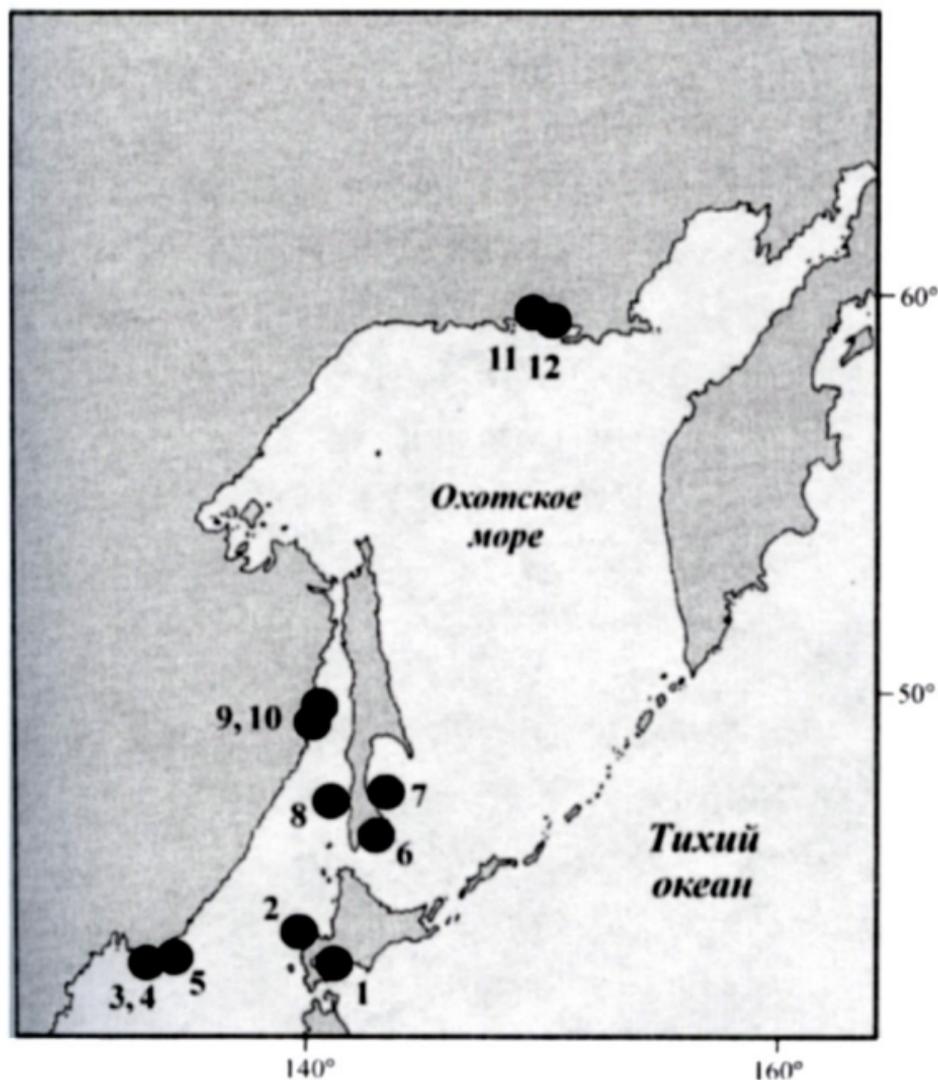


Рис. 1. Карта мест сбора двух видов нуцелл. 1 – зал. Фанка, 2 – зал. Ишикари, 3 – зал. Восток (2003 г.), 4 – зал. Восток (2004 г.), 5 – б. Киевка, 6 – зал. Анива, 7 – пос. Стародубское, 8 – г. Холмск, 9 – бух. Ванино, 10 – б. Токи, 11 – б. Нагаево, 12 – б. Гертнера.

Fig. 1. Map of the sampling sites. 1 – Funka Bay, 2 – Ishikari Bay, 3 – Vostok Bay (2003), 4 – Vostok Bay (2004), 5 – Kievka Bight, 6 – Aniva Bay, 7 – Starodubskoe Town, 8 – Kholmok City, 9 – Vanino Bight, 10 – Toki Bight, 11 – Nagaevo Bight, 12 – Gertnera Bight.

Помимо морфологических признаков, в качестве диагностического признака мы использовали строение мужской репродуктивной системы. Пенисы моллюсков двух видов хорошо различались по форме и длине филамента (рис. 2, 3). У *N. freycinetti* филламент небольшой, закругленный на конце и составляет не больше 10% от общей длины. У *N. heuseana* филламент удлиненный, треугольной формы, может составлять от 30 до 50% от общей длины.

Кладки, отложенные в аквариумы моллюсками *N. heuseana* из всех мест, были одинаковыми по форме (рис. 2М, N) и соответствовали описаниям для данного вида, приведенными А.Н. Голиковым и О.Г. Кусакиным [1978]. Моллюски *N. freycinetti*, собранные на Сахалине, не отложили кладок в аквариумы, а в Тауйской губе они были собраны вместе с кладками, которые хорошо отличались от таковых *N. heuseana* (рис. 3Г), и также соответствовали описаниям для *N. freycinetti* [Голиков, Кусакин, 1978].

Генетическое сравнение. Частоты аллелей во всех исследованных выборках обоих видов представлены в табл. 1. Для оценки генетических различий использовали предложенное М. Неем [Nei, 1978] стандартное гене-

тическое расстояние, рассчитываемое из частот аллелей. В табл. 2 представлены средние генетические расстояния, полученные для двух видов. На основе полученных значений были построены фенограммы, используя невзвешенный парно-групповой метод. На рис. 4А и 4Б изображены фенограммы, отражающие генетические связи между моллюсками, исследованными соответственно в 2003 и 2004 г. На каждой из фенограмм можно видеть два кластера, соответствующие двум видам. Внутривидовые значения генетических дистанций, как для *N. heuseana*, так и для *N. freycinetti* низки, тогда как межвидовые расстояния для этих видов значительны (табл. 2).

Фиксированные различия были обнаружены между двумя видами в местах их совместного обитания в 5 локусах (*Mdh-1*, *Mdh-2*, *Argk*, *Gr*, *Lap-2*) в г. Холмске и в 3 локусах (*Mdh-1*, *Mdh-2*, *Argk*) в пос. Стародубское. Общие для двух видов аллели отсутствовали в 13 локусах (*Ipp-1*, *Ipp-2*, *Pgm-1*, *Pgm-2*, *Pgk*, *Got*, *Est-1*, *Est-2*, *Ocdh*, *Mpi*, *Pep-1*, *Pep-2*, *Lap-1*) в г. Холмске и в 15 локусах (*Ipp-1*, *Ipp-3*, *Pgm-1*, *Pgm-2*, *Pgk*, *Got*, *Est-1*, *Est-2*, *Est-3*, *Ocdh*, *Mpi*, *Pep-1*, *Pep-2*, *Lap-1*, *Lap-2*) в пос. Стародубское.

Обсуждение

Полученные нами результаты подтверждают валидность двух видов. Ранее мы показали, что форма раковины и устья позволяют различать эти виды достаточно уверенно [Zaslavskaya, Kolotuchina, 2003]. Однако в некоторых местах, вследствие значительной изменчивости, морфологические при-

знаки не всегда являются диагностическими, хотя следует отметить, что на побережье г. Холмска спутать эти виды было практически невозможно (рис. 2F; рис. 3А). Различия в строении кладок и мужских половых органов являются более информативными. Совокупность всех данных позволяет

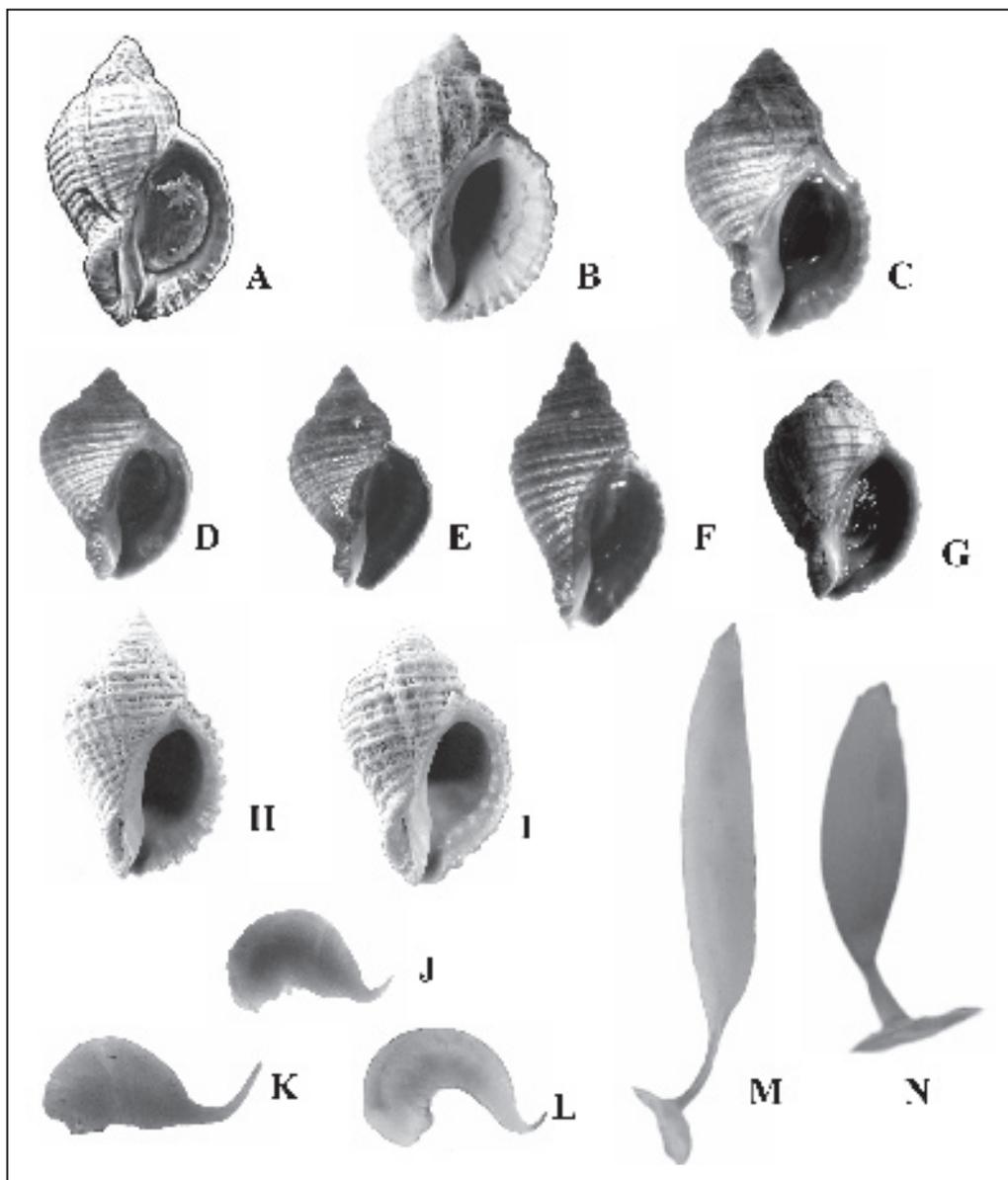


Рис. 2. *Nucella heyseana*. А–І – раковины из зал. Восток (Н = 4.4 см), б. Киевка (Н = 5.7 см), б. Ванино (Н = 5.3 см), б. Токи (Н = 3.3 см), зал. Анива (Н = 2.7 см), районов г. Холмска (Н = 5.1 см) и пос. Стародубское (Н = 3.6 см), зал. Фанка (Н = 2.6 см), зал. Ишикари (Н = 3.5 см); J–L – пенисы (зал. Восток, район г. Холмска, зал. Фанка; длина – 0.6, 0.7 и 0.5 см); M, N – яйцевые капсулы (район г. Холмска, зал. Фанка; высота – 1.7 и 0.6 см).

Fig. 2. *Nucella heyseana*. A–I – shells from Vostok Bay (H = 4.4 cm), Kievka Bight (H = 5.7 cm), Vanino Bight (H = 5.3 cm), Toki Bight (H = 3.3 cm), Aniva Bay (H = 2.7 cm), Kholmsk City (H = 5.1 cm), Starodubskoe Town (H = 3.6 cm), Funka Bay (H = 2.6 cm), Ishikari Bay (H = 3.5 cm); J–L. Penes (Vostok Bay, Kholmsk City, Funka Bay; length – 0.6, 0.7 and 0.5 cm); M, N – egg capsules (Kholmsk City, Funka Bay; length – 1.7 and 0.6 cm).

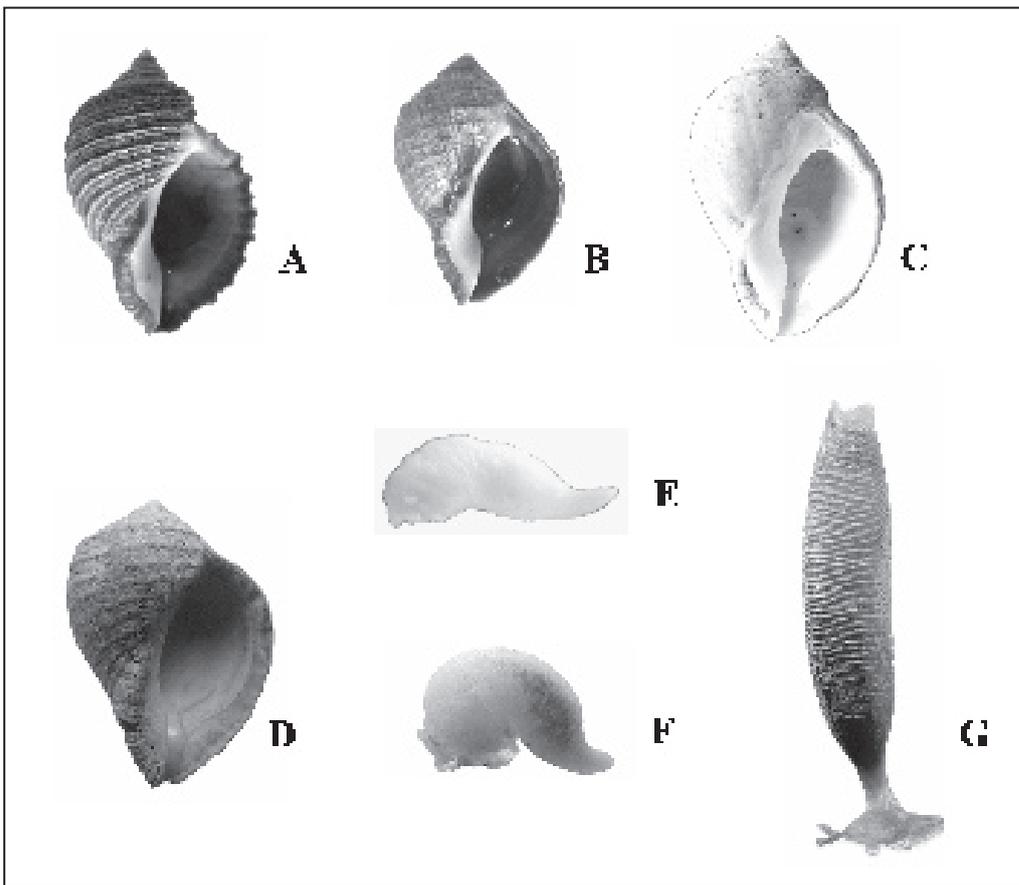


Рис. 3. *Nucella freycineti*. **A–D** – раковины из районов г. Холмска (H = 3.8см) и пос. Стародубское (H = 3.2см), б. Гертнера (H = 4.1см), б. Нагаево (H = 3.8); **E, F** – пенисы (район г. Холмска, б. Гертнера; длина – 0.52 и 0.50 см); **G** – яйцевая капсула (б. Гертнера, высота – 1.1 см).

Fig. 3. *Nucella freycineti*. **A–D** – shells from Kholmsk City (H = 3.8 cm), Starodubskoe Town (H = 3.2 cm), Gertnera Bight (H = 4.1 cm), Nagaevo Bight (H = 3.8 cm); **E, F** – penes (Kholmsk City, Gertnera Bight; length – 0.52 and 0.50 cm); **G** – egg capsule (Gertnera Bight; length – 1.1 cm).

с большой точностью определять каждый из этих видов. Генетическое сравнение однозначно разделяет эти виды, так как общие аллели отсутствуют в большинстве локусов.

Очевидно, что в Японии обитает тот же вид, что и в зал. Петра Великого, а именно, *N. heyseana*. Об этом свидетельствует сходство в строении кладок, мужской половой системы и небольшие генетические дистанции между япон-

скими выборками и нуцеллами из зал. Восток ($D = 0.126$ и 0.118), тогда как генетические расстояния между ними и нуцеллами из Тауйской губы, принадлежащими к *N. freycineti*, больше чем 1.660. Виды нуцелл из восточной Пацифики – *N. ostrina* (Gould, 1852) и *N. emarginata* (Deshayes, 1839) отличаются гораздо меньше ($D = 0.313$) [Palmer et al., 1990; Marko, 1998; Marko et al., 2003].

Таблица 1

Частоты аллелей в популяциях двух видов нуцелл
Allele frequencies of two *Nucella* species

Лocus	Вид (популяция)													
	heys 9	heys 8	heys 10	heys 6	heys 7	heys 3	heys 5	frey 7	frey 8	heys 1	heys 2	frey 11	frey 12	heys 4
<i>Gpi</i>														
(N)	66	64	57	54	68	54	53	83	8	24	23	32	32	20
1	—	—	0.007	0.009	0.029	0.721	0.585	—	—	0.104	0.088	—	—	0.775
2	0.152	0.562	0.083	0.509	0.192	0.065	—	0.006	—	0.792	0.739	—	—	—
3	0.068	0.016	0.052	—	—	0.037	—	—	—	—	0.043	—	—	—
4	0.780	0.422	0.858	0.482	0.779	0.157	0.415	0.012	0.188	0.104	0.130	—	—	0.200
5	—	—	—	—	—	—	—	0.982	0.812	—	—	1.000	—	—
6	—	—	—	—	—	0.019	—	—	—	—	—	—	—	0.025
<i>Gpt-1</i>														
(N)	66	61	55	46	72	47	53	80	8	24	23	32	32	20
1	—	0.033	0.045	0.109	0.069	0.160	0.028	0.006	—	0.167	0.239	—	—	0.450
2	1.000	0.607	0.918	0.326	0.514	0.181	0.264	0.019	—	0.208	0.217	—	—	0.025
3	—	0.303	0.037	0.500	0.403	0.638	0.708	0.962	1.000	0.625	0.543	1.000	—	0.525
4	—	0.057	—	0.065	0.014	0.021	—	0.013	—	—	—	—	—	—
<i>Gpt-2</i>														
(N)	66	61	55	48	72	47	53	81	8	24	23	32	32	20
1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.989	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
2	—	—	—	—	—	0.011	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aldh</i>														
(N)	72	69	73	60	75	59	53	89	8	24	23	32	32	20
1	—	—	—	—	—	—	—	0.006	—	—	—	—	—	—
2	—	0.036	0.027	0.025	0.007	—	—	0.983	1.000	—	—	—	—	—
3	0.042	0.015	0.014	0.025	0.033	0.034	0.236	—	—	—	0.065	0.969	—	0.025
4	0.944	0.949	0.932	0.950	0.960	0.958	0.764	—	—	1.000	0.935	—	—	0.975
5	—	—	—	—	—	0.008	—	0.011	—	—	—	—	—	—
6	0.014	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Локус	Вид (популяция)													
	heys 9	heys 8	heys 10	heys 6	heys 7	heys 3	heys 5	frey 7	frey 8	heys 1	heys 2	frey 11	frey 12	heys 4
<i>Ipp-1</i>														
(N)	72	69	72	57	69	59	53	89	8	24	18	32	32	20
1	0.167	0.217	0.229	0.061	0.181	0.068	0.038	-	-	-	0.361	-	-	0.125
2	-	0.022	-	0.009	0.007	0.008	0.009	-	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-	0.009	1.000	1.000	-	-	1.000	1.000	-
4	0.729	0.688	0.722	0.912	0.754	0.907	0.943	-	-	1.000	0.639	-	-	0.875
5	0.104	0.073	0.049	0.018	0.058	0.017	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ipp-2</i>														
(N)	72	69	73	57	71	69	53	89	7	24	22	32	32	20
1	-	-	-	-	-	-	-	1.000	1.000	-	-	0.047	0.125	-
2	-	-	-	0.009	-	-	-	-	-	-	-	0.953	0.875	-
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.182	-	-	-
4	0.215	0.435	0.295	0.105	0.239	0.119	0.075	-	-	-	0.318	-	-	0.125
5	0.785	0.565	0.705	0.886	0.747	0.873	0.925	-	-	1.000	0.500	-	-	0.850
6	-	-	-	-	0.014	0.008	-	-	-	-	-	-	-	0.025
<i>Ipp-3</i>														
(N)	72	69	73	57	71	69	53	89	8	24	22	32	32	20
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.047	0.156	-
2	-	-	-	-	-	-	-	1.000	0.938	-	-	0.953	0.844	-
3	0.014	0.029	0.027	0.073	0.048	0.008	-	-	-	-	-	-	-	-
4	0.986	0.964	0.973	0.927	0.952	0.992	1.000	-	-	1.000	1.000	-	-	1.000
5	-	0.007	-	-	-	-	-	-	0.062	-	-	-	-	-
<i>Pgm-1</i>														
(N)	60	57	61	41	65	51	52	73	8	24	23	32	32	20
1	0.025	-	0.025	0.012	-	0.029	0.125	-	-	-	0.022	-	-	-
2	0.525	0.588	0.582	0.610	0.515	0.598	0.731	-	-	0.667	0.435	-	-	0.725
3	0.450	0.412	0.385	0.378	0.485	0.373	0.144	-	-	0.333	0.543	-	-	0.275
4	-	-	0.008	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	-	-	0.986	1.000	-	-	0.984	0.984	-

Таблица 1 (продолжение)

Лocus	Вид (популяция)													
	heys 9	heys 8	heys 10	heys 6	heys 7	heys 3	heys 5	frey 7	frey 8	heys 1	heys 2	frey 11	frey 12	heys 4
6	—	—	—	—	—	—	0.014	—	—	—	—	0.016	0.016	—
<i>Pgm-2</i>														
(N)	48	42	49	30	55	43	52	47	4	18	17	32	32	16
1	0.104	0.107	0.071	0.067	0.082	0.047	0.058	—	—	—	—	—	—	—
2	0.896	0.607	0.878	0.733	0.918	0.953	0.942	—	—	0.972	1.000	—	—	1.000
3	—	0.250	0.041	0.183	—	—	—	—	—	0.028	—	—	—	—
4	—	0.036	0.010	0.017	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—	0.872	1.000	—	—	1.000	1.000	—
6	—	—	—	—	—	—	—	0.128	—	—	—	—	—	—
<i>Pgk</i>														
(N)	54	51	55	44	66	47	52	62	7	24	23	32	32	20
1	—	—	0.009	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	0.009	0.010	0.045	—	—	0.021	0.010	—	—	—	—	—	—	—
3	0.982	0.980	0.936	0.989	0.780	0.968	0.990	—	—	1.000	1.000	—	—	1.000
4	0.009	0.010	0.009	0.011	0.220	0.011	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—	1.000	1.000	—	—	1.000	1.000	—
<i>Mdh-1</i>														
(N)	48	47	42	40	23	37	27	58	8	4	6	32	32	12
1	—	—	—	—	—	—	—	1.000	1.000	1.000	1.000	—	—	1.000
2	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	—	—	—	—	0.547	0.719	—
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.453	0.281	—
<i>Mdh-2</i>														
(N)	48	47	48	40	46	37	27	58	8	6	6	32	32	16
1	—	—	—	—	—	—	—	1.000	1.000	—	0.167	1.000	1.000	—
2	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	—	—	1.000	0.833	—	—	1.000
<i>Argk</i>														
(N)	72	69	73	60	75	59	53	89	8	6	6	19	19	4
1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	—	—	1.000	1.000	—	—	1.000
2	—	—	—	—	—	—	—	1.000	1.000	—	—	1.000	1.000	—

Таблица 1 (продолжение)

Локус	Вид (популяция)													
	heys 9	heys 8	heys 10	heys 6	heys 7	heys 3	heys 5	frey 7	frey 8	heys 1	heys 2	frey 11	frey 12	heys 4
<i>bPgd</i>														
(N)	37	29	28	19	39	38	53	36	8	4	5	32	32	12
1	0.351	0.190	0.250	0.711	0.128	0.092	0.094	0.972	1.000	—	—	1.000	1.000	—
2	0.649	0.810	0.750	0.289	0.872	0.908	0.906	0.028	—	—	—	—	—	1.000
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.000	1.000	—	—	—
<i>Idh</i>														
(N)	53	57	59	39	59	51	53	74	6	12	17	32	32	16
1	—	—	0.025	—	—	0.029	0.019	—	—	—	—	—	—	—
2	0.009	—	0.034	—	0.008	0.020	0.028	0.020	—	0.208	—	—	—	0.031
3	0.925	0.947	0.865	0.859	0.925	0.941	0.944	0.824	1.000	0.792	1.000	0.969	0.969	0.969
4	0.057	0.026	0.068	0.141	0.059	0.010	0.009	0.115	—	—	—	0.031	0.031	—
5	—	—	—	—	0.008	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	0.009	0.027	0.008	—	—	—	—	0.041	—	—	—	—	—	—
<i>Est-1</i>														
(N)	50	47	48	39	47	37	27	60	8	24	32	32	6	20
1	0.420	0.202	0.281	0.128	0.181	0.405	0.500	—	—	0.104	0.065	—	—	0.050
2	0.580	0.798	0.719	0.872	0.819	0.595	0.500	—	—	0.896	0.935	—	—	0.950
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.063	—	—
4	—	—	—	—	—	—	—	0.992	1.000	—	—	0.938	1.000	—
5	—	—	—	—	—	—	—	0.008	—	—	—	—	—	—
<i>Est-2</i>														
(N)	42	41	42	32	44	42	53	52	8	18	17	32	32	17
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.139	0.118	—	—	0.031
2	0.524	0.622	0.762	0.656	0.875	0.571	0.887	—	—	0.722	0.764	—	—	0.969
3	0.476	0.378	0.238	0.344	0.125	0.429	0.113	—	—	0.139	0.118	—	—	—
4	—	—	—	—	—	—	—	1.000	1.000	—	—	1.000	1.000	—
<i>Est-3</i>														
(N)	24	25	24	16	27	16	27	32	8	*	*	*	*	*
1	—	—	—	—	—	—	—	0.906	—	—	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Локус	Вид (популяция)													
	heys 9	heys 8	heys 10	heys 6	heys 7	heys 3	heys 5	frey 7	frey 8	heys 1	heys 2	frey 11	frey 12	heys 4
2	—	—	—	—	—	—	—	0.094	—	—	—	—	—	—
3	1.000	0.840	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	—	0.750	—	—	—	—	—
4	—	0.160	—	—	—	—	—	—	0.250	—	—	—	—	—
<i>Ocdh</i>														
(N)	66	63	67	54	75	55	53	77	8	18	16	32	32	16
1	0.038	0.040	0.007	—	0.040	0.036	0.009	—	—	0.528	0.156	—	—	0.031
2	0.962	0.960	0.971	0.991	0.960	0.955	0.991	—	—	0.472	0.844	—	—	0.969
3	—	—	0.022	0.009	—	0.009	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	—	—	1.000	1.000	—	—	1.000	1.000	—
<i>Gr</i>														
(N)	36	34	36	24	47	30	27	39	6	18	17	32	32	16
1	—	—	—	—	0.011	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—	—	0.910	1.000	—	—	1.000	1.000	—
3	—	—	—	—	0.010	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	1.000	1.000	0.944	1.000	0.979	1.000	1.000	0.090	—	1.000	1.000	—	—	1.000
5	—	—	0.056	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lap-1</i>														
(N)	63	60	67	52	56	55	53	67	8	24	23	32	32	20
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.031	—
2	0.214	0.208	0.201	0.269	0.286	0.127	0.113	—	—	—	—	—	0.016	0.050
3	0.754	0.742	0.784	0.731	0.705	0.855	0.887	—	—	1.000	1.000	0.500	0.453	0.950
4	0.032	0.050	0.015	—	0.009	0.018	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—	0.007	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—	—	0.993	1.000	—	—	0.500	0.500	—
<i>Lap-2</i>														
(N)	54	51	55	46	57	46	53	10	3	*	*	*	*	*
1	—	—	—	—	—	—	—	0.550	1.000	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—	—	0.450	—	—	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Локус	Вид (популяция)													
	heys 9	heys 8	heys 10	heys 6	heys 7	heys 3	heys 5	frey 7	frey 8	heys 1	heys 2	frey 11	frey 12	heys 4
3	0.074	—	0.027	0.076	0.018	0.054	0.057	—	—	—	—	—	—	—
4	0.917	1.000	0.928	0.902	0.973	0.946	0.934	—	—	—	—	—	—	—
5	0.009	—	0.045	0.022	0.009	—	0.009	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sod-1</i> (N)	61	57	63	60	62	42	53	80	8	24	6	32	32	20
1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Sod-2</i> (N)	61	57	63	60	62	42	53	80	8	*	*	*	*	*
1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Pep-1</i> (N)	36	34	31	32	33	30	26	39	2	7	17	27	6	10
1	—	—	—	—	—	0.083	—	—	—	—	—	—	—	—
2	0.931	0.941	0.855	0.813	0.970	0.850	1.000	—	—	1.000	1.000	—	—	1.000
3	—	—	—	—	0.015	0.050	—	—	—	—	—	—	—	—
4	0.069	0.059	0.145	0.188	0.015	0.017	—	—	—	—	—	0.074	0.250	—
5	—	—	—	—	—	—	—	1.000	1.000	—	—	0.926	0.750	—
<i>Pep-2</i> (N)	36	32	28	8	51	31	46	40	6	7	7	27	6	6
1	—	—	—	—	0.010	0.113	—	—	—	—	—	—	—	—
2	0.250	0.281	0.232	0.125	0.206	0.452	0.163	—	—	1.000	1.000	—	—	0.500
3	0.708	0.625	0.732	0.875	0.480	0.419	0.641	—	—	—	—	—	—	0.500
4	0.042	0.094	0.036	—	0.304	0.016	0.196	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—	0.075	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—	—	0.925	1.000	—	—	1.000	1.000	—
<i>Got</i> (N)	36	36	36	24	29	24	14	42	8	3	2	32	32	20
1	0.042	—	0.083	—	0.052	0.271	—	—	—	—	—	—	—	—
2	0.028	0.250	—	0.063	—	—	—	0.012	0.062	—	—	—	—	—
3	0.833	0.681	0.834	0.813	0.879	0.667	0.821	—	—	1.000	1.000	—	—	0.417

Таблица 1 (окончание)

Локус	Вид (популяция)													
	heys 9	heys 8	heys 10	heys 6	heys 7	heys 3	heys 5	frey 7	frey 8	heys 1	heys 2	frey 11	frey 12	heys 4
4	–	–	–	–	–	–	–	0.988	0.938	–	–	1.000	1.000	–
5	0.097	0.069	0.083	0.125	0.069	0.063	0.179	–	–	–	–	–	–	0.583
<i>Mpi</i>														
(N)	54	51	53	47	59	46	53	69	2	6	6	32	32	16
1	–	0.020	–	0.021	0.034	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	0.028	0.078	0.019	0.298	0.288	0.087	–	–	–	0.500	0.417	–	–	0.188
3	–	–	–	0.011	–	–	–	0.877	1.000	–	–	–	–	–
4	0.380	0.676	0.472	0.606	0.678	0.793	0.858	–	–	0.417	0.583	–	–	0.812
5	0.056	0.020	0.075	0.053	–	0.077	–	0.123	–	0.083	–	0.016	–	–
6	0.527	0.186	0.396	0.011	–	0.043	0.142	–	–	–	–	0.188	0.031	–
7	0.009	0.020	0.038	–	–	–	–	–	–	–	–	0.609	0.844	–
8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.187	0.125	–
<i>Np</i>														
(N)	18	17	18	18	20	17	24	22	2	18	17	32	32	16
1	0.139	0.147	0.250	0.056	0.125	0.029	–	–	–	0.194	0.265	–	–	0.156
2	0.861	0.647	0.694	0.860	0.500	0.324	0.458	–	–	0.028	–	0.406	0.719	–
3	–	0.147	0.056	0.056	0.325	0.647	0.542	0.455	–	0.611	0.676	–	–	0.844
4	–	0.059	–	0.028	0.050	–	–	0.136	1.000	0.084	0.059	0.594	0.281	–
5	–	–	–	–	–	–	–	0.364	–	0.083	–	–	–	–
6	–	–	–	–	–	–	–	0.045	–	–	–	–	–	–

* Локус не был исследован в выборке.

Примечание. N – число исследованных особей; обозначения видов (популяций): heys – *N. heuseana*, frey – *N. freycineti*, номер соответствует месту сбора, обозначенному на рис. 1; «>» – аллель отсутствует в выборке.

Таблица 2

Средние генетические расстояния [Nei, 1978] между двумя исследованными видами нуцелл

Matrix of genetic distance coefficients [Nei, 1978] averaged by species for *Nucella heyseana* and *N. freycineti*

Вид	2003 г.			2004 г.		
	Число популяций/ локусов	<i>N. heyseana</i>	<i>N. freycineti</i>	Число популяций/ локусов	<i>N. heyseana</i>	<i>N. freycineti</i>
<i>N. heyseana</i>	9/29	0.042 (0.004–0.079)		3/26	0.096 (0.029–0.133)	
<i>N. freycineti</i>	2/29	1.588 (1.438–1.718)	0.097 (0.097–0.097)	2/26	1.728 (1.665–1.765)	0.010 (0.010–0.010)

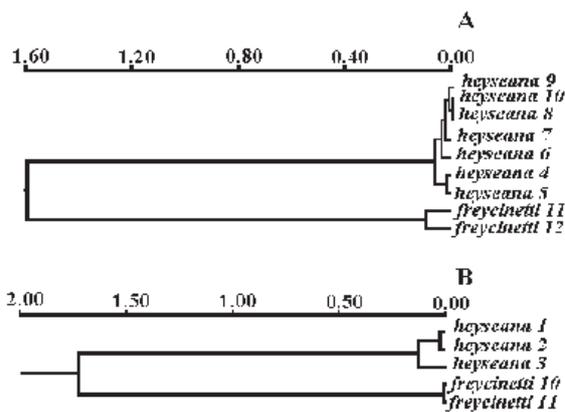


Рис. 4. Фенограммы, отражающие генетические связи между двумя видами моллюсков рода *Nucella*, исследованными в 2003 г. (А) и в 2004 г. (В). Номер в названии обозначает номер выборки и соответствует таковому на рис. 1. По оси отложены значения генетических дистанций [Nei, 1978].

Fig. 4. UPGMA trees of genetic relationships among two species of *Nucella* studied in 2003 (A) and in 2004 (B). Figures mean the number of a sample and accord to Fig. 1.

По всей вероятности, *N. freycineti* отсутствует у берегов южного Сахалина, так как в зал. Анива и в зал. Мордвинова этот вид не был обнаружен, хотя сборы проводились во время сильного отлива и *N. heyseana* присутствовала там в больших количествах. Так же не был обнаружен данный вид и в районе пос. Ванино. Тот факт, что моллюски *N. freycineti* не отложили кладки в условиях аквариальной, в то время как практически все самки *N. heyseana* из разных мест сделали это, может свидетельствовать о разной температуре размножения этих видов. Период размножения *N. freycineti* достаточно точно не установлен [Голиков, Кусакин, 1978].

Благодарности

Мы искренне благодарны всем, кто помог собрать материал: К. Nagashima, Т. Nishikiori, Е. Matsuura, Y. Sakai, А.Г. Батюне, Г.В. Батюне, В.К. Дуриеву, С.В. Дуриевой, Е.В. Дуриевой,

Ю.Ф. Картавцеву, А.А. Омеляненко, К.В. Регель, И.А. Черешневу. Мы благодарим Т.Ф. Приима за помощь в обработке материала.

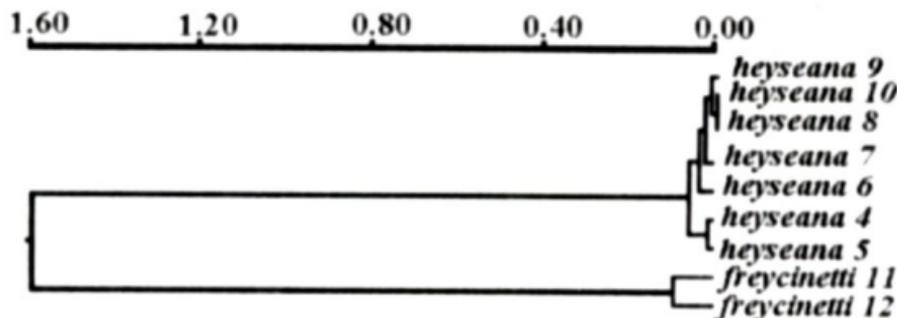
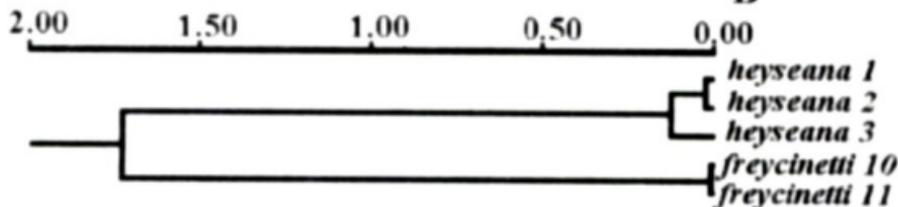
A**B**

Рис. 4. Фенограммы, отражающие генетические связи между двумя видами моллюсков рода *Nucella*, исследованными в 2003 г. (А) и в 2004 г. (В). Номер в названии обозначает номер выборки и соответствует таковому на рис. 1. По оси отложены значения генетических дистанций [Nei, 1978].

Fig. 4. UPGMA trees of genetic relationships among two species of *Nucella* studied in 2003 (A) and in 2004 (B). Figures mean the number of a sample and accord to Fig.1.

Литература

- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1962. Фауна и экология брюхоногих переднежаберных моллюсков (Gastropoda, Prosobranchia) литорали Курильских островов // Исследования дальневосточных морей. Т. 8. С. 248–346.
- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1978. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л.: Наука. 292 с.
- Заславская Н.И. 1989. Генетическая изменчивость четырех тихоокеанских видов литорин (Mollusca; Littorinidae) // Генетика. Т. 25. С. 1636–1644.
- Заславская Н.И., Колотухина Н.К. 1999. Генетическая изменчивость брюхоногого моллюска *Nucella heuseana* // Биология моря. Т. 25. С. 113–116.
- Choe B.L., Park J.-K. 1997. Description of muricid species (Gastropoda: Neogastropoda) collected from the coastal areas of South Korea // Korean Journal of Biological Science. V. 7. P. 281–286.
- Collins T.M., Frazer K., Palmer R.A., Vermeij G.J., Brow W.M. 1996. Evolutionary history in Northern Hemisphere *Nucella* (Gastropoda, Muricidae): molecular, morphological, ecological, and paleontological evidence // Evolution. V. 50, N 6. P. 2287–2304.
- Egorov R.V. 1992. Guide to recent mollusks of northern Eurasia // Ruthenica (Russian Malacological Journal). V. 2. P. 63–75.
- Golikov A.N., Sirenko B.I., Gulbin V.V., Chaban E.M. 2001. Checklist of shell-bearing gastropods of the northwestern Pacific // Ruthenica (Russian Malacological Journal). V. 11. P. 153–173.
- Marko P.B. 1998. Historical allopatry and the biogeography of speciation in the prosobranch snail genus *Nucella* // Evolution. V. 52. P. 757–774.
- Marko P.B., Palmer A.R., Vermeij G.J. 2003. Resurrection of *Nucella ostrina* (Gould, 1852), lectotype designation for *N. emarginata* (Deshayes, 1839), and molecular genetic evidence of Pleistocene speciation // Veliger. V. 46. P. 77–85.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. V. 89. P. 583–590.
- Palmer A.R., Gayron S.D., Woodruff D.S. 1990. Reproductive, morphological, and genetic evidence for two cryptic species of northeastern Pacific *Nucella* // Veliger. V. 33. P. 325–338.
- Rohlf F.J. 1988. NTSYS-pc; Numerical taxonomy and multivariate analysis system. New York: Exter Publishing.
- Swofford D.L., Selander R.B. 1981. BIOSYS: A computer program for analysis allelic variation in genetics. Urbana: Univ. Illinois.
- Tsuchiya K. 2000. Marine Mollusks in Japan (Ed. T. Okutani). Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 365–421.
- Zaslavskaya N.I., Kolotukhina N.K. 2003. Genetic and morphological differentiation between two species of *Nucella* (Gastropoda: Muricidae) in the northwestern Pacific // Journal of Molluscan Studies. V. 69. P. 381–385.