

УДК 575.852.858:582.287

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЯ ПОДБЕРЕЗОВИКА ОБЫКНОВЕННОГО *LECCINUM SCABRUM* (BULL. GRAY 1821) (BASIDIOMYCOTA, BOLETALES) В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО ПОЛЕСЬЯ УКРАИНЫ

Межжерин С. В., Межжерина Д. С., Межжерин И.С.

Генетична структура поселення підберезовика звичайного *Leccinum scabrum* (Bull. Gray 1821) (Basidiomycota, Boletales) в умовах Південного Полісся України. — С. В. Межжерін, Д. С. Межжеріна, І.С. Межжерин. — Аналіз генетичної структури щільного ізольованого поселення підберезника звичайного *L. scabrum* в умовах Південного Полісся України здійснено шляхом мультилокусного аллозимного аналізу. Встановлена висока генетична уніморфність особин на тлі значного поліморфізму за екстер'єрними ознаками (розмірами, формою плодового тіла? забарвленням). Рідкісні випадки зміни рухливості ізозимних спектрів у особин у цій популяції не пов'язані з екстер'єром грибів і повинні трактуватися як наслідок мутаційних подій, а не генетичного поліморфізму. Цей результат суперечить отриманим раніше даним, згідно яких *L. scabrum* характеризується амфіміктичними популяціями, а всім представникам роду *Leccinum* властива саме звичайна форма статевого розмноження.

Ключові слова: аллозимний аналіз, підберезовик, *Leccinum scabrum*, клоновий вигляд.

Адреса: Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. 01601. Київ, вул. Б. Хмельницького 12. e-mail: mezh@izan.kiev.ua

Генетическая структура поселения подберезовика обыкновенного *Leccinum scabrum* (Bull. Gray 1821) (Basidiomycota, Boletales) в условиях Южного Полесья Украины. — С. В. Межжерин, Д. С. Межжерина, И. С. Межжерин. — Анализ генетической структуры плотного поселения подберезовика обыкновенного *L. scabrum* в условиях Южного Полесья Украины осуществлен путем мультилокусного аллозимного анализа. Установлена высокая генетическая униморфность особей на фоне их значительного полиморфизма по экстерьерным признакам (размерам, форме плодового тела и окраске). Редкие случаи изменения подвижности изозимных спектров у особей в этой популяции не связаны с экстерьером грибов и должны трактоваться как следствие мутационных событий, а не генетического полиморфизма. Этот результат противоречит полученным ранее данным, согласно которым *L. scabrum* характеризуется амфимиктическими популяциями, а всем представителям рода *Leccinum* свойственна обычная форма полового размножения.

Ключевые слова: аллозимный анализ, подберезовик, *Leccinum scabrum*, клоновый вид.

Адрес: Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. 01601. Киев, ул. Б. Хмельницкого 12. e-mail: mezh@izan.kiev.ua

The genetic structure of populations of the birch bolete *Leccinum scabrum* (Bull. Gray 1821) (Basidiomycota, Boletales) in the Southern Polessie of Ukraine. — S. V. Mezherin, D. S. Mezherin, I. S. Mezherin. — An analysis of the genetic structure of dense colony of the birch bolete *L. scabrum* in the Southern Polessie of Ukraine was carried out by multilocus allozyme analysis. The high genetic unimorph state of individuals contrasted against their significant polymorphism of exterior characters (size, shape and color of the fruit body). Rare cases of changes in the mobility of the isozyme spectra in the individuals in this colony are not associated with the exterior features of the fungi and should be interpreted as a consequence of mutational events, rather than due to genetic polymorphism. This result is contrary to previously obtained data, according to which *L. scabrum* is characterized by amphimictic populations and all members of the genus *Leccinum* are featured by the common form of sexual reproduction.

Keywords: allozyme analysis, birch bolete, *Leccinum scabrum*, clonal species.

Address. I.I. Schmalhausen Institute of Zoology NAS Ukraine. 01061. Kiev, Bogdan Khmel'nitski Str., 12. E-mail: mezh@izan.kiev.ua

Введение

Представление о плодовых телах макромицетов как неком соматическом клоне одной грибницы претерпело изменения благодаря популяционно-генетическим исследованиям с привлечением генных маркеров, в частности, аллозимов. Конкретно

[1-4], в популяциях плодовых тел представителей белого гриба в широком понимании *Boletus edulis* s. lato и рода *Leccinum* отмечен ряд нормально полиморфных локусов. Их изменчивость описывается в рамках классической модели наследования

моногенных признаков у амфимиктических видов, когда в популяциях присутствуют как гомо-, так и гетерозиготы и между теоретическим и наблюдаемым распределением генотипов существует четкое соответствие. Таким образом, каждое плодвое тело – это отдельная особь, возникшая в результате полового размножения, причем скрещивания между особями разных генотипов происходят совершенно случайно.

Подобные результаты получены на следующих видах: *B. edulis* и *L. scabrum* Приморья [1], а также *L. duriusculum* Среднего Приднестровья [2] и *L. melaneum* и *L. holopus* Правобережного Полесья [3]. Исключением оказался вид *L. scabrum*, исследованный в Южном Полесье [3]. Так, в пределах единого лесного массива в районе станции Спартак (Бородинский р-н Киевской обл.) обнаружено несколько форм этого вида, не имеющих однозначного морфологического диагноза и видимого биотопического предпочтения, но которые отличались по множественным спектрам неспецифических эстераз. Это привело к необходимости выделения в пределах этого лесного массива, по меньшей мере, трех форм. Это вызвано тем, что характер полиморфизма по изменчивым у этого вида локусам в данном поселении отвечал поликлоновой структуре поселения, а не единой полиморфной популяции. Следует сказать, что в целом подберезовики этого лесного массива характеризуются высокой полиморфностью внешних признаков и достаточно высоким разнообразием мест произрастания. С учетом того, что вид *L. scabrum*, также как и другие представители этого рода, судя по множественным изозимным спектрам, могут быть полиплоидным образованием гибридной природы в пределах каждого из них совсем не исключена сетка полиплоидных форм, образовавшихся в результате поседовательной гибридизации разных исходных видов. Причем такие полиплоидные формы могут разножиться как амфимиктично (амфидиплоиды), так и апомиктично (партеногенезом). Очевидно, что вид подберезовик обыкновенный в широком понимании этого таксона требует к себе особого внимания. В этой связи интересно было бы популяционно-генетическое исследование компактного многочисленного поселения этого вида, которое и специально было обнаружено в этом регионе.

Материал и методы

Фактической основой для данного исследования послужили серии грибов, предварительно отнесенные к виду *L. scabrum* s. lato, собранные на достаточно ограниченном участке пересохшего болота с широкими луговидами, заростающими молодой осинной, березой и ивой. По краям молодой сосняк с березой, березовые зрелые рощи. Размеры участка не более чем 300 на 200 метров. Месторасположение:

непосредственно у трассы Макаров-Радомишль возле с. Нежиловичи (Макаровский район Киевская область).

Всего проанализировано 215 плодовых тел в трех последовательно взятых выборках: 18 июля (83 экз.), 2 августа (105 экз.) и 18 августа (23 экз.) 2011 года.

Электрофоретический анализ проведен в 7,5% полиакриламидном геле трис-ЭДТА-боратной pH 8,5 системе буферов [5]. Исследована изменчивость следующих ферментных систем: аспартатаминотрансфераза (*Aat-1,-2*, EC), малатдегидрогеназа (*Mdh-1-2*, EC), лейцинаминопептидаза (*Lap-1, -2, -3* EC), неспецифические эстеразы (*Es-1, -2, -3*) и супероксиддисмутаза (*Sod-1* EC).

Результаты и их обсуждения

В зависимости от срока выборки характер видового состава рода и морфологическое разнообразие *L. scabrum* претерпевали изменения. Первая выборка (18.07) в подавляющем большинстве мелкие подберезовики диаметром бархатистой шляпки до 5-7 см темно-коричневого цвета без особого контраста с ножкой (рис. 1). В зрелых березовых рощах попадались единичные крупные плодовые тела этого вида с диаметром шляпки до 10-15 см. Кроме того встречались единичные плодовые тела *L. vulpinum*. Вторая выборка (02.08) представлена весьма разнообразными по своим внешним признакам особями *L. scabrum* (рис. 2). Около половины — это те же светло-коричневые мелкие подберезовики. Остальную же часть представляли плодовые тела либо с очень темной практически черной шляпкой и светлой ножкой, либо очень светлые почти белые особи.

Среди первых можно было идентифицировать особей похожих на *L. melaneum*, а среди вторых, напоминающих *L. holopus*. Встречались и крупные «стандартные» подберезовики. При этом по представленности в сборах все они уступили *L. vulpinum*. В этот период стали попадаться и плодовые тела *L. testaceoscabrum*. Третья выборка (18.08) взята в то время, когда численность *L. scabrum* явно пошла на спад, уступая место *L. vulpinum* и в какой-то степени *L. testaceoscabrum*. Однако их полиморфизм в то время оказался максимальным. Попадались как совсем мелкие, но зрелые плодовые тела с темной шляпкой диаметром до 2-3 см и очень тонкой ножкой в несколько мм в диаметре высотой до 7-8 см, так и достаточно крупные со шляпкой до 15 см. Обнаружены также два гриба неопищенного вида, ранее [3] указывавшегося как форма LSS-4. Особи этого вида в зрелом состоянии внешне практически не отличаются от *L. scabrum*, хотя по аллозимам различия весьма существенны.



Рис. 1. Типичные мелкие подберезовики *L. scabrum*, преобладающие в данной местности в начальный период исследования (середина июля)



Рис. 2. Разнообразие форм подберезовиков в конечный период исследования (конец августа).

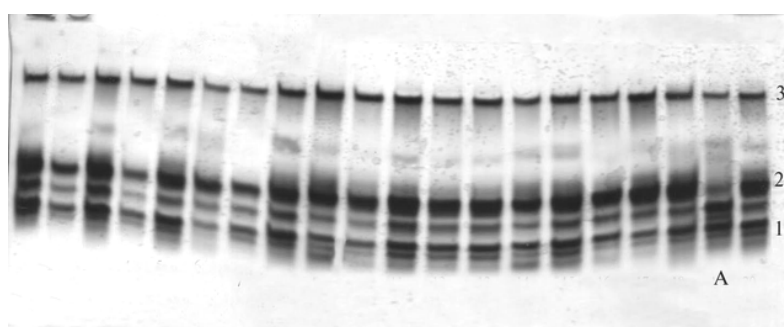


Рис. 3. Единообразие электрофоретических спектров неспецифических эстераз у подберезовиков в середине июля. А – аномальный спектр. 1- продукт локуса *Es-1*, 2- продукт локуса *Es-2*, 3 – продукт локуса *Es-3*.

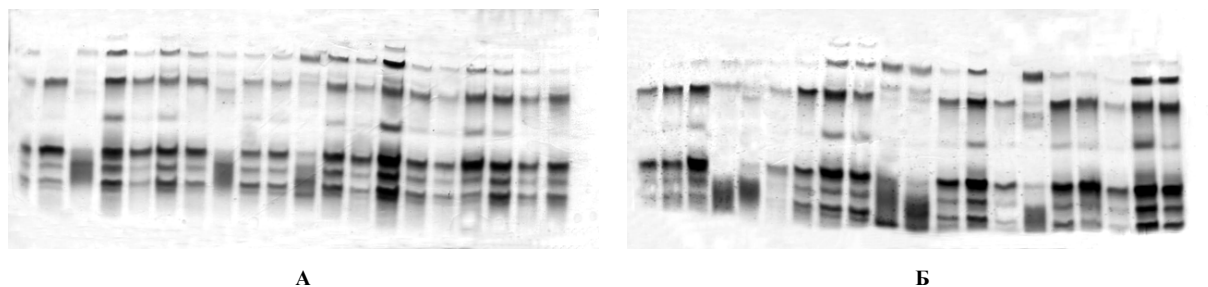


Рис. 4. Изменчивость электрофоретических спектров неспецифических эстераз у подберезовиков в начале августа.

Электрофоретический анализ следующих ферментных систем: *Aat-1*, *Aat-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Sod-1*, *Lap-1*, *Lap-2*, *Lap-3* не выявил изменчивости в пределах *L. scabrum*. Отличия отмечены только при сравнениях с *L. species*, что позволило четко идентифицировать две особи этого вида. Находка этого вида в другом, кроме лесного массива ст. Спартак, месте доказывает его достаточно широкое распространение в болотистых биотопах Южного Полесья. Инвариантность спектров локусов *Aat-1* и *Mdh-1* подтверждают отсутствие в исследованной выборке грибов *L. melaneum* и *L. holopus*, которые отличаются от *L. scabrum* фиксациями альтернативных аллелей.

Локусы неспецифических эстераз оказались изменчивыми, причем характер полиморфизма менялся в соответствии с сезоном исследования, а именно:

нарастание разнообразия генотипов в выборках положительно коррелировало с увеличением морфологической изменчивости грибов. Однако на индивидуальном уровне найти непосредственную связь окраски грибов или их формы размеров с типом спектра найти не удалось.

В первой выборке наблюдалось почти полное единообразие. Единственная из 83 исследованных экземпляров особь, уклонявшаяся по спектрам, характеризовалась перераспределением активностей в гетерополимерных фракциях локусов *Es-1* и *Es-2* (рис. 3). Это означает либо просто изменение генной регуляции, либо перераспределение дозы гена, что характерно для полиплоидных организмов.

Во второй выборке на 105 особей обнаружено уже 8 уклоняющихся по спектрам особей (рис. 4а, б).

Характерно, что все они были обнаружены среди плодовых тел, отнесенных к типичным *L. scabrum*. Характер полиморфизма связан уже с изменениями подвижности спектров, причем это касается не только локусов *Es-1* и *Es-2*, но и *Es-3*. При этом отсутствует четкая генотипическая интерпретация этой изменчивости, характерная для амфимиктических сообществ, поскольку в общей выборке отсутствует четкое соотношение гомо- и гетерозиготных генотипов. Такая интерпретация данных больше отвечает клоновой организации поселения, а единичные отклоняющиеся особи могут быть интерпретированы как мутанты или просто крайне редкие клоновые биотипы.

Третья выборка также была крайне мономорфной и это несмотря на то, что именно в ней попадались крайне уклонявшиеся по фенотипу особи – очень мелкие подберезовики.

Таким образом, специально проведенное исследование генетической структуры на ограниченной территории в пределах однородного биотопа показывает, что для подберезовика обыкновенного больше всего подходит модель клоновой структуры популяции. Следует сказать, что не исключено, что данная картина, полученная для Южного Полесья, является региональной. Ведь подберезовик – это вид, по меньшей мере, голарктического распространения. Возможно, что в других обширных регионах, например на Дальнем Востоке, это и амфимиктический вид. Следует сказать, что подобного рода ситуация исключительно апомиктического размножения в отдельных частях ареала уже давно известна у других групп организмов [6-7] и получила название географического партеногенеза.

1. Манченко Г.П. Генетическая изменчивость ферментов базидиальных грибов *Boletus edulis* и *Boletus scaber* // Генетика. 1985. Т. 21. № 3. С. 402-408.
2. Межжерин С.В., Межжерина Я.А. Биохимическое геномное маркирование грибов рода *Leccinum* S.F. Gray (Basidiomycetes, Boletaceae) // Доповіді НАН України. 1998. № 6. С. 178-181.
3. Межжерин С.В., Межжерина Я.А. Установление статуса форм белого гриба *Boletus edulis* s. lato (Basidiomycetes, Boletaceae) посредством биохимического геномного маркирования // Доповіді НАН України. 2000. № 4. С.192-196.
4. Межжерин С.В., Межжерина Я.А. Генетическая структура видового сообщества макромицетов рода *Leccinum* Gray (Basidiomycetes, Boletaceae) Правобережного Полесья // Генетика. 2000. Т. 36. № 1. С. 34-43.
5. Selosse M. A. Founder effect in a young *Leccinum duriusculum* (Schultzer) Singer population // Mycorrhiza. 2003. V.13, N3. P.143-149.
6. Haag C.R., Ebert D. A new hypothesis to explain geographic parthenogenesis // Ann. Zool. Fennici. 2004. 41: 539-544
7. Vrijenhoek R. C. Parker E. D. Geographical parthenogenesis: general purpose genotypes and frozen niche variation / In: Lost Sex — The Evolutionary Biology of Parthenogenesis/ Schön I.; Martens K.; Dijk P. (Eds.). 2009. 615 p.

Отримано: 9 червня 2013 р.

Прийнято до друку: 22 вересня 2013 р.