

УДК 595.384.1:575.2

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ РЕЧНЫХ РАКОВ *ASTACUS FABRICIUS*, 1775 ЮГО-ВОСТОКА УКРАИНЫ

Межжерин С. В., Костюк В. С., Жалай Е. И.

Особенности генетической структуры и морфологическая изменчивость популяций речных раков *Astacus Fabricius*, 1775 Юго-Востока Украины. — С. В. Межжерин¹, В. С. Костюк², Е. И. Жалай¹. — Комплексное исследование четырех выборок речных раков из речных систем юго-востока Украины, базирующееся на аллозимах и внешней морфологии, показало присутствие в регионе трех видов. В бассейне Северского Донца идентифицированы два однородных поселения (длиннопалого рака (*Astacus (Pontastacus) leptodactylus* и угловатого раков (*A. (P.) angulosus*), а также смешанное поселение двух форм раков морфологически определенных как представители (*A. (P.) angulosus*) *s. lato*. Кроме того смешанная выборка из этих же двух форм обнаружена и в Каховском водохранилище (бассейн Днепра). Судя по аллозимным маркерам и незначительным различиям в размерах клешней не исключается возможность гибридизации между этими формами, а ее форма обсуждается.

Ключевые слова: речные раки, *Astacus*, аллозимы, морфометрия, Юго-Восток Украины.

Адреса: ¹ Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. 01601. Киев ул. Б.Хмельницкого 15 e-mail: mezh@izan.kiev.ua. ² Житомирский государственный университет имени Ивана Франко. 10008. Житомир, ул. Большая Бердичевская, 40.

The features of the genetic structure and morphological variation of populations of crayfish, *Astacus Fabricius*, 1775 in the South-East of Ukraine. — S. V. Mezherin¹, V. S. Kostyuk², E. I. Zhalay¹. — A comprehensive study of four samples of crayfish from the river systems in the South-East of Ukraine, based on allozymes and external morphology revealed the presence of three species in the region. Within the Siverskyi Donets basin two homogeneous populations have been identified of *Astacus (Pontastacus) leptodactylus* and *A. (P.) angulosus* and one mixed ones consisting two genetical forms identifying as *A. (P.) angulosus s. lato* representatives. An additional mixed sample of these two forms of *A. (P.) angulosus s. lato* was detected in the Kakhov reservoir (Dnieper basin). Judging by the allozyme markers and slight differences in chela size the possibility of hybridization between *A. (P.) angulosus s. lato* representative is not excluded, and its type is discussed.

Key words: crayfish, *Astacus*, allozymes, morphometrics, South-East of Ukraine.

Address: ¹Dep. Evol. Genet. Basis of Systematics. Schmalhausen Institute of Zoology NAS of Ukraine, B. Khmelnytskogo 15, Kiev 01601, Ukraine. E-mails: mezh@izan.kiev.ua. ²Ivan Franko Zhytomyr State University, Velika Berdychevska 40, Zhytomyr 10008, Ukraine. Isaguar

Введение

Систематические отношения европейских речных раков рода *Astacus* Fabricius, 1775 остаются горячей точкой систематики ракообразных. Мнения по этому вопросу резко разделились. Если западноевропейские исследователи признают только три вида этого рода: широкопалого рака *A. astacus* L., 1758, длиннопалого рака *A. leptodactylus* Eschscholtz, 1823 и толстопалого рака *A. pachypus* Rathke, 1837 [1-2], то С.Я. Бродский [3], детально проработавший систематику раков Украины, выделял два рода, которые включали семь видов. Я.И. Старобогатов [4] уже рассматривал три рода и 14 видов. Причем эта точка зрения нашла свое отражение в последнем определителе беспозвоночных России [5], согласно которому получается, что три рода в понимании российских исследователей отвечают трем признаваемым

большинством исследователей широкоареальных вида.

Недавно доказанный факт таксономической неоднородности длиннопалого рака *A. leptodactylus* [6] подтверждает, что на самом деле – это группа иерархически соподчиненных видов, которой следует придать статус отдельного рода *Pontastacus* Bott, 1950. В этой ситуации, например, непонятным остается положение толстопалого рака, которого С.Я. Бродский относил к длиннопалым ракам, а Я.И. Старобогатов выделил в отдельный род *Caspiastacus* [4]. Кроме того, очевидно, следует выяснить и ареалы нововыделенных длиннопалых раков и их репродуктивные взаимоотношения между собой, поскольку это близкие виды, зачастую обитающие в одних и тех же водоемах, а потому между ними вполне возможна гибридизация. В этом

отношении определенный интерес вызывает восток Украины, где, исходя из имеющихся на сегодня данных [1, 3-4, 6], следует предполагать присутствие нескольких видов речных раков.

Материал и методы

Материалом для исследований послужили серии раков, предварительно диагностированные по форме клешней (рис. 1), из следующих мест Восточной Украины: *A. leptodactylus* (n = 16, п. Мирное, пруды рыбоводного хозяйства Красная Долина Славянский р-н Донецкая область), *A. angulosus* (n = 18, Краснооскольское вдхр. Боровский р-н Харьковской обл.; р. Айдар, с. Новоайдар, Луганская обл. (n = 16) и Каховского вдхр., с. Ивановка, Каменско-Днепровский р-н, Запорожская обл. (n = 50).

С каждого особи был взяты следующие промеры клешней по схеме [10]: *CLL* – длина клешни, *CFL* – длина подвижного пальца; *LCP* – длина неподвижной части клешни, *CLW* – ширина клешни, *CLH* – высота клешни, эти промеры во избежании половой и возрастной изменчивости при расчетах преобразованы в индексы. Статистическая обработка проведена с помощью пакета Statistica V.6.0.

Аллозимная изменчивость оценена по локусам диагностическим для видов группы длиннопалых раков [6-7]. Электрофоретическая разгонка проведена в полиакриламидном геле и трис-ЭДТА-боратной рН 8,5 системе буферов [8].

Результаты и их обсуждение

Анализ изменчивости диагностических аллозимов. Подтвердил существование трех видов этого рода, первоначально определенных по форме клешни. Это длиннопалый рак *A. (P.) leptodactylus*, представленный однородной выборкой из прудов рыбхоза «Красная Долина». Для этой популяции характерна фиксация аллеля *Est-2*¹⁰⁰, а также преобладание аллеля *Est-2*^a и полиморфизм локуса *Aat-2*, что отвечает генетическим особенностям этого вида [6-7]. Еще одна однородная выборка, на этот раз *A. (P.) angulosus*, обнаружена в Краснооскольском водохранилище. Для особей этой популяции характерна фиксация аллелей *Est-2*¹¹⁰, *Est-2*^b и *Aat-2*¹⁰⁰ (табл.1).

Что касается двух выборок из р. Айдар и Каховского вдхр., то здесь локус *Aat-1* был полиморфен, а распределение генотипов было явно неравновесным с тенденцией дефицита гетерозигот (табл. 1). При этом по другим локусам особи характеризовались фиксациями аллелей *Est-2*¹¹⁰, *Est-2*^b и *Aat-2*¹⁰⁰, что однозначно подтверждает их принадлежность к *A. (P.) angulosus*.

Выборка раков из Каховского водохранилища характеризовалась высоко достоверным дефицитом гетерозигот *Aat-1*^{100/110} (табл. 1). Исходя из того, что особям с разными генотипами локуса *Aat-1* свойственна в целом достаточно похожая форма клешней, то можно считать что генотипы маркируют присутствие в этих двух водоемах криптических видов. Причем особи с генотипы *Aat-1*^{FF} все же имели клешни типа «*angulosus*», а с генотипами *Aat-1*^{SS} – условно близкие «*pachypus*» (рис. 1). Остается открытым вопрос о генетической природе особей с промежуточным генотипом *Aat-1*^{SF}. Ведь это могли быть или гибриды между этими формами, или просто гетерозиготы, поскольку этот локус у угловатого рака полиморфен [6-7]. Очевидно: и в том, и в другом случае будет наблюдаться дефицит гетерозигот, но при этом, как в той, так в другой ситуации можно утверждать наличие таксономической неоднородности этих двух выборок.

Морфометрический анализ. Гипотезу о наличии в водоемах двух гибридизирующих форм можно отчасти проверить с помощью морфологического анализа. В табл. 1 представлены средние значения двух промеров клешней и одного индекса, достоверно отличающиеся у особей с разными генотипов *Aat-1* в выборке раков из Каховского водохранилища. Факт сам по себе знаменательный, поскольку аллозимы и промеры клешней параметры изначально независимые, хотя при этом четких тенденций изменения значений от одного гомозиготного генотипа к другому отмечено не было.

Дискриминантный анализ по промерам и индексам клешней дает более четкую картину разделения особей по генотипам, хотя и при невысоком уровне значимости (табл. 3). Последнее вполне объяснимо, поскольку в конкретной ситуации отсутствие 100% дискриминации особей по аллозимам вносит незначительную путаницу, а потому потеря информации неизбежна. При этом симптоматично, что особи с гетерозиготными генотипами в двух выборках занимают свое положение, что может рассматриваться как свидетельство их гибридной природы.

Более существенными по промерам клешни, на первый взгляд, выглядят различия между выборками *A. (P.) leptodactylus* и *A. (P.) angulosus*. Здесь реально выше уровень дискриминации, который составляет 91,2%, а достоверные различия затрагивают все промеры клешни так как они связаны с общим уменьшением размеров особей *A. (P.) leptodactylus*. При этом пропорции клешни у раков этих выборок не отличаются.

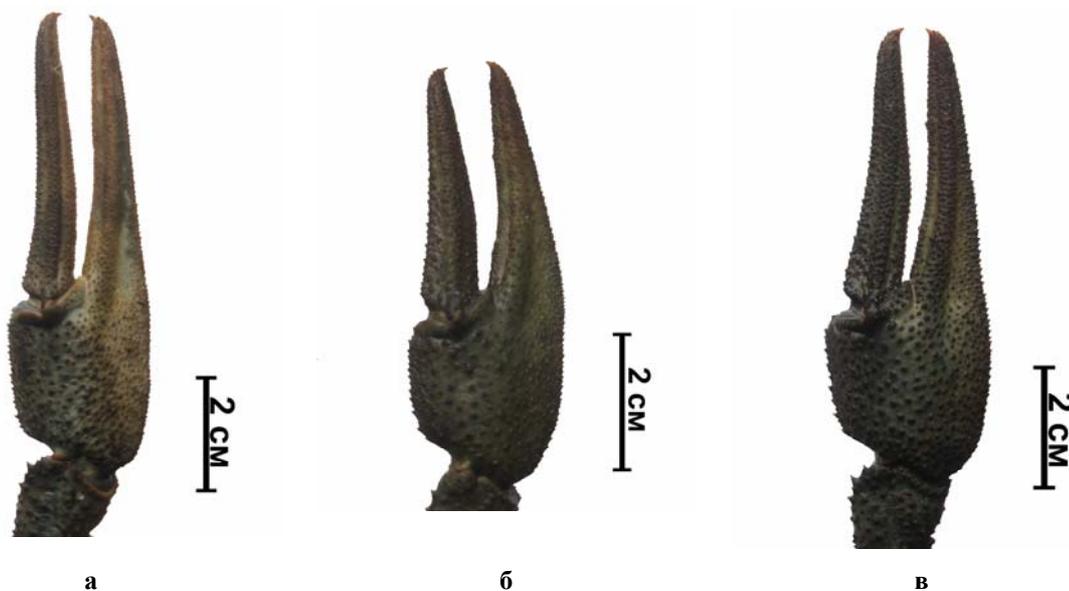


Рис. 1. Общий вид клешни: а – длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* (р. Тетерев); б – номинативного угловатого рака *A. (P.) angulosus* (Каховское водхр.); в – и условной формы *A. (P.) angulosus*, названной «*rachypus*» (Каховское водхр.).

Таблица 1. Распределения генотипов аллозимных локусов в выборках речных раков

Локус	Генотипы	<i>A. (P.) angulosus</i>			
		Краснооскольское водхр.	<i>A. (P.) leptodactylus</i> «Красная Долина»	Новый Айдар	Каховское водхр.
<i>Aat-1</i>	ss		0 (0,14)	7 (5,6)	18 (11,52)
	sf		3 (0,03)	3 (5,9)	12 (24,96)
	ff	18	13 (0,001)	3 (1,6)	20 (13,52)
χ^2 (d.f.)			0,17 (1)	2,58 (1)	13,48 (2)*
<i>Aat-2</i>	100/100	18	12 (12,25)	13	50
	100-100		4 (3,5)		
	-100/-100		0 (0,25)		
χ^2 (d.f.)			0,33 (1)		
<i>Es-1</i>	aa		9 (8,27)		
	ab		5 (6,49)		
	bb	18	2 (1,27)	13	50
χ^2 (d.f.)			0,83 (1)		
<i>Es-2</i>	100		16		
	110	18		13	50

* Различия эмпирического и теоретического распределений достоверны на уровне $p < 0,01$.

Таблица 2. Средние значения (M), стандартные ошибки (m), пределы изменчивости (Lim), а также степень достоверности (p) изменчивости признаков клешни, оцененная по критерию ANOVA, у особей разных генотипов локуса *Aat-1* из выборки Кременчугского водохранилища

Признаки	Генотипы						p
	<i>Aat-1</i> ^{SS} n = 18		<i>Aat-1</i> ^{SF} n = 12		<i>Aat-1</i> ^{FF} n = 20		
	M ± m	Lim	M ± m	Lim	M ± m	Lim	
CFL, мм	38,8 ± 1,66	22 - 50	42,5 ± 2,01	33 - 54	37,5 ± 2,56	21 - 58	0,04
CLH, мм	9,3 ± 0,3	6 - 11	11,1 ± 0,45	9 - 14	10,35 ± 0,47	7 - 14	0,03
CLW/ CLL, %	33,75 ± 0,8	27,6 - 41	31,25 ± 0,7	26,2 - 34,6	35,0 ± 0,9	29,2 - 44,4	0,02

Примечание. Промеры *CLL*, *LCP* и *CLW*, а также индексы *CFL/CLL*, *LCP/CLL*, *CLH/CLL* не отличались.

Таблица 3. Классификационная матрица дискриминантного анализа (наблюдаемая классификация по строкам и ожидаемая классификация по рядам) про промерам и индексам клешней в смешанных выборках, состоящих из двух форм *A. (P.) angulosus*

	«Красная долина»			Кременчугское водохранилище				
	%	G_1	G_2	G_3	%	G_1	G_2	G_3
G_1	66,7	2	1	0	65	13	1	6
G_2	100	0	3	0	50	1	6	5
G_3	100	0	0	6	66,7	5	1	12
В целом	91,7	2	4	6	62	19	8	23

Примечание. Принадлежность особей по генотипам: *Aat-1^{SS}* (G_1), *Aat-1^{SF}* (G_2) и *Aat-1^{FF}* (G_3).

Таблица 4. Классификационная матрица дискриминантного анализа (наблюдаемая классификация по строкам и ожидаемая классификация по рядам) по промерам и индексам клешней для *A. (P.) angulosus* и *A. (P.) leptodactylus*

	%	G_1	G_2
G_1	94,4	17	1
G_2	87,5	2	14
В целом	91,2	19	15

Примечание: G_1 — *A. (P.) angulosus*; G_2 — *A. (P.) leptodactylus*.

Таблица 5. Средние значения (M), стандартные ошибки (m), пределы изменчивости (Lim), а также степень достоверности (p) изменчивости признаков клешни, оцененная по критерию ANOVA, у особей разных генотипов локуса *Aat-1* из выборки Кременчугского водохранилища

Признаки	<i>A. leptodactylus</i> «Красная Долина» n = 16		<i>A. angulosus</i> Краснооскольское вдхр. n = 18		P
	M ± m	Lim	M ± m	Lim	
<i>CLL</i> , мм	26,9 ± 1,1	22- 38	35,6 ± 1,2	28 - 48	0,000...
<i>CFL</i> , мм	15,8 ± 0,7	12- 23	21,4 ± 0,8	16 - 30	0,000...
<i>LCP</i> , мм	9,7 ± 0,3	8 - 13	12,4 ± 0,4	10 - 17	0,0001
<i>CLW</i> , мм	5,6 ± 0,2	4 - 8	6,9 ± 0,2	6 - 9	0,000...
<i>CLH</i> , мм	10,8 ± 0,3	9 - 14	13,7 ± 0,3	12- 17	0,000...

Примечание. Достоверные отличия по индексам отсутствуют

Заключение

Таким образом проведенное исследование доказывает существование на Востоке Украины как чистых популяций длиннопалого *A. leptodactylus* и угловатого *A. angulosus* раков, так и наличие генетически неоднородных поселений *A. angulosus s. lato*. При этом в этих смешанных поселениях между криптическими формами возможны случаи

гибридизации. Судя по схожести экстерьерных признаков и достаточно сложной диагностике на морфологическом уровне, а также, исходя из очень ограниченного числа диагностических для этих криптических видов аллозимных локусов, этот пока неизвестный вид следует рассматривать в пределах группы *A. angulosus s. lato*.

1. Atlas of Crayfish in Europe / Souty-Grosset C., Holdich D.M., Noël P.Y., Reynolds J.D., Hafner P. (Eds.). Paris: Muséum national d'Histoire naturelle, (Patrimoines naturels). – 2006. – 64 p.
2. Fetzner J. W. «Family Astacidae Latreille, 1802-1803». Crayfish Taxon Browser. Carnegie Museum of Natural History. <http://iz.carnegiemnh.org/crayfish/NewAstacidea/family.asp?f=Astacidae>
3. Бродський С. Я. Фауна України. – Том 26: Вищі раки, Вип. 3. Річкові раки. – Київ : Наукова думка, 1981. – 212 с.
4. Старобогатов Я.И. Систематика и географическое распространение речных раков Азии и Восточной Европы (Crustacea Decapoda Astacoidei) // Arthropoda selecta. –1995. – 4, N.3-4. – P. 3-25.
5. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.2, Ракообразные. СПб, 1995. Старобогатов Я. И. Отряд Decapoda. – С. 174–184.

6. Межжерин С.В., Костюк В.С., Жалай Е.И. Аллозимные и морфологические доказательства реальности двух симпатрических видов пресноводных раков в пределах *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) (Decapoda: Astacidae) // Доповіді Національної Академії наук України. – 2012. – № 9. – С. 131-135.
7. Межжерин С. В. , Жалай Е. И., Костюк В. С. Особенности аллозимной изменчивости в популяциях длиннопалых раков (*Pontastacus* Bott, 1950) в пределах Украины // Науковий вісник Ужгородського університету. Сер. Біологія. 2012. Вип. 32.
8. Peacock F.C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrilamide gel patterns from normal human subjects // Science. – 1965. – 147. – P. 1451–1455.

Отримано: 23 серпня 2012 р.

Прийнято до друку: 14 листопада 2012 р.