

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА**

ВЛАСЕНКО Руслана Петрівна

УДК 594.381.5:576.316.2

**СИСТЕМАТИКА ДОЩОВИХ ЧЕРВІВ РОДУ *APORRECTODEA*
(*OLIGOSCHAETA*, *LUMBRICIDAE*) ФАУНИ УКРАЇНИ:
БІОХІМІКО-ГЕНЕТИЧНИЙ, КАРІОЛОГІЧНИЙ ТА
МОРФОЛОГІЧНИЙ ПІДХОДИ**

03.00.08 – зоологія

**Автореферат
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук**

Київ – 2008

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі зоології Житомирського державного університету імені Івана Франка Міністерства освіти і науки України

Науковий керівник: доктор біологічних наук, професор
Межжерін Сергій Віталійович,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН
України, завідувач відділу еволюційно-
генетичних основ систематики


Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Корнюшин Вадим Васильович,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН
України, завідувач відділу паразитології

кандидат біологічних наук
Житова Олена Петрівна,
Державний вищий навчальний заклад
„Державний агроекологічний університет МАП
України”,
доцент кафедри мікробіології, вірусології та
епізоології

Захист відбудеться „___” _____ 2008 р. о 10 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 при Інституті зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01601, Київ-30, вул. Б. Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01601, Київ-30, вул. Б. Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий „___” _____ 2008 р.

Вчений секретар спеціалізованої вченої ради, кандидат біологічних наук		Е.М. Король
---	--	--------------------

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Незважаючи на особливу увагу до космополітних видів дощових черв'яків, що об'єднуються у рід *Aporrectodea*, систематика цієї групи багато в чому залишається досить дискусійною. І це стосується не тільки видового складу роду (Перель, 1979; Квавадзе, 1985), але й систематичної структури деяких поширених і більш ніж звичайних у помірній зоні Палеарктики політипових видів (Перель, 1982; Викторов, 1993, 1996; Всеволодова-Перель, 1997; Reinolds, 1977; Terhivuo, Saura, 1990; 1993; 1997; 2003; 2006). При цьому підвищений інтерес викликають диплоїдно-поліплоїдні надвидові групи: *A. (superspecies) caliginosa*, що представлений диплоїдним амфіміктичним *A. caliginosa* та поліплоїдним апоміктичним *A. trapezoides* і *A. rosea*, що теж є партеногенетичним видом.

Відповідні каріологічні дослідження (Графодатский, 1982 та інші; Omodeo, 1952; Muldal, 1952) показали, що апоміктичні (партеногенетичні) види, зазвичай, представлені серією різноплоїдних форм, що виникли, як вважається, у результаті послідовної гібридизації декількох диплоїдних видів (Булатова, Викторов, 1984; Викторов, 1993).

A. trapezoides – це найчастіше триплоїдний, зрідка тетраплоїдний партеногенетичний вид (Omodeo, 1952; Vedovini, 1973), одним із батьківських видів якого, ймовірно, є *A. caliginosa*. Інший клоновий вид *A. rosea* генетично набагато різноманітніший (Terhivuo, Saura, 1993) і представлений серією від диплоїдних до октоплоїдних форм (Викторов, 1989; Muldal, 1952; Omodeo, 1952; Omodeo, 1956; Vedovini, 1973). Окрім того, що апоміктичний вид може бути представлений різноплоїдними формами, до його складу, навіть у рамках обмеженої частини ареалу виду, може входити від десятка до кількох сотень клонів (генотипів) одного рівня плоїдності, що проявляється при аналізі алозимної мінливості (Jaenike et al., 1982; Lokki, Saura, 1982; Coboli Sbordoni, 1987; Terhivuo, Saura, 2006). Походження різноплоїдних форм і клонів, у першу чергу, пов'язують із гібридизацією різних батьківських видів, а поява клонів у межах одного хромосомного рівня – зі спонтанним мутаційним процесом. Гібридна природа та генетична мозаїчність апоміктичних форм має великий теоретичний інтерес, хоча й створює проблеми в практичній систематиці групи: гібриди мають проміжну стосовно батьківських видів морфологію й ніби маскують хіатус між батьківськими видами. До цього варто додати ще й ту обставину, що у ряді випадків діагностичні ознаки, які диференціюють батьківські види, носять трансгресивний характер. Все це робить необхідним проведення аналізу морфологічної мінливості на генетично маркованому матеріалі батьківських видів і гібридних форм.

Відомості про структуру диплоїдно-поліплоїдних комплексів дощових

черв'їв, що базуються на генному маркуванні, стосуються тільки частини ареалів цих поширених видів (Малинина, Перель, 1984; Perel, 1987). У Європі це практично одна Феноскандія, де було проведено серію досліджень з генетичної структури різних видів поліплоїдних дощових черв'їв (Terhivuo, Saura, 1993; 1996; 1999; 2003, 2006). Територія України виявилась не охопленою жодними генетичними дослідженнями дощових черв'їв, що робить дослідження особливо актуальним.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційне дослідження виконано в рамках науково-дослідницької роботи кафедри зоології Житомирського державного університету імені Івана Франка та за часткової підтримки «Державного Фонду Фундаментальних Досліджень України» (Договір №Ф25/642-2007 від 3. 09. 2007р.).

Мета і завдання дослідження. Мета дослідження: за допомогою сучасних генетичних підходів встановити структуру поліплоїдних і проблемних диплоїдних видів дощових черв'їв роду *Aporrectodea* та відповідно до цього уточнити видовий склад роду фауни України.

Для досягнення мети були поставлені такі завдання:

- визначити видовий склад роду *Aporrectodea* фауни України;
- встановити хромосомні числа поліплоїдних видів, поширених в Україні;
- провести генне маркування популяцій масових і поліплоїдних видів;
- дослідити клонову структуру поселень апоміктичних видів;
- дати порівняльну морфологічну характеристику кожному з видів, розробити діагностику близьких видів і клонів за екстер'єрними та морфологічними ознаками;
- визначити особливості географічного поширення та розподіл видів і різних клонів апоміктичних форм.

Об'єкт дослідження — дощові черви роду *Aporrectodea*.

Предмет дослідження — систематика, поліплоїдія, партеногенез, фауна дощових черв'їв роду *Aporrectodea*.

Методи дослідження — загальноприйняті методи збору матеріалу, морфометрія та аналіз якісних екстер'єрних ознак, каріологічний аналіз мітотичних та мейотичних препаратів, електрофорез ферментів у поліакриламідному гелі, одновимірний та багатовимірний статистичний аналіз.

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше у вітчизняній зоології проведено комплексне дослідження диплоїдно-поліплоїдної групи безхребетних з використанням трьох підходів: каріологічного, біохімічного генного маркування й морфологічного аналізу. Доведено присутність у фауні України шести видів роду *Aporrectodea*, два з яких — це апоміктичні

поліплоїди. Обґрунтовано наявність у фауні України апоміктичного виду *A. trapezoides*. Доведено поліклональність *A. trapezoides*, що на території України має триплоїдну структуру генома, та *A. rosea*, що представлений ди-, три-, гекса- і октоплоїдними формами. Окрім того встановлено, що клонове різноманіття цього найдрібнішого з досліджених видів роду в кілька разів більше, ніж *A. trapezoides*. Виявлена поліфілетичність *A. longa*. Вказано, що *A. trapezoides*, на відміну *A. caliginosa*, переважно поширений у південних степових регіонах. Наводяться докази того, що розмах міжклонової мінливості ознак у межах *A. trapezoides* не менший за міжвидову мінливість між *A. trapezoides* та *A. caliginosa*. З'ясовано, що клони *A. rosea* мають не тільки морфологічні, а й екологічні особливості.

Практичне значення одержаних результатів. Отримані дані про особливості морфометрії і генетичної структури представників роду *Aporrectodea* можуть застосовуватись у практичній роботі при складанні визначників безхребетних нового покоління. Характеристики різноманітності клонової структури партеногенетичних форм можуть бути використані як біологічні індикатори.

Результати досліджень можна застосовувати при викладанні курсів зоології, екології та спецкурсів з біологічних дисциплін у вищих навчальних закладах.

Особистий внесок здобувача. Зібрано 80% матеріалу. Повністю проведено морфометричну обробку та каріологічне дослідження. Дисертант взяв безпосередню участь у електрофоретичному аналізі й інтерпретації генетичних даних. Самостійно проведено аналіз і узагальнення даних з морфометрії, каріології та поширення видів і форм. Створено колекцію з 1265 екз. заспиртованих генетично маркованих черв'яків.

Апробація результатів дисертації. Матеріали роботи доповідались на щорічних науково-практичних конференціях Житомирського державного університету імені Івана Франка (2005-2007 рр.), на Всеукраїнській науково-практичній конференції «Природничі науки в закладах освіти України: дослідження, впровадження та перспективи» (Умань, 2005), на II міжнародній конференції «Молодь і поступ біології» (Львів, 2006), IV міжнародній конференції з каріосистематики безхребетних тварин (Санкт-Петербург, 2006), а також були представлені на Міжнародних науково-практичних конференціях: «Молюски: результати, проблеми і перспективи досліджень» (Житомир, 2006), «Сучасні проблеми біології, екології та хімії» (Запоріжжя, 2006), «Third International Oligochaete Taxonomy Meeting (3rd IOTM)» (Cyprus, 2007). Апробацію дисертації проведено на кафедрі зоології Житомирського державного університету імені Івана Франка і засіданні відділу еволюційно-

генетичних основ систематики Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України.

Публікації. За матеріалами дисертації опубліковано 9 статей (з них 4 – у наукових виданнях, що відповідають вимогам ВАКУ).

Структура й обсяг дисертації. Дисертація складається зі словника, вступу, основної частини (в ній 6 розділів), висновків та списку використаних джерел із 214 найменувань (з них 93 кирилицею, 121 латиницею). Повний обсяг дисертації становить 171 сторінку, з них основного тексту – 140 сторінок, містить 98 ілюстрацій (22 фотографії, 31 рисунок, 45 таблиць).

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Розділ складається з трьох підрозділів. У першому підрозділі проаналізовано літературні дані щодо систематики родини *Lumbricidae* Європи. Зазначаються основні проблеми, що виникли у зв'язку з переглядом статусу роду *Aporrectodea*, а також деяких видів цього роду. Наводяться літературні відомості щодо діагностичних ознак видів роду (Малевич, 1950; Перель, 1979; Квавадзе, 1985; Zicsi, 1963; Christian, Zicsi, 1999), які поширені на території України. Наводиться анотований список видів фауни України. Підкреслюється певна невідповідність морфологічних діагнозів, що подаються різними авторами.

Другий підрозділ присвячений каріологічним дослідженням дощових червів. Обґрунтовується положення, що першопричиною виникнення поліплоїдних природних видових комплексів, зокрема і дощових червів, є гібридизація досить віддалених видів (Викторов, 1993; Межжерин, Писанец, 1995; Межжерин, 2002; Межжерин, Лисецкая, 2004; Гребельный, 2005; Arnold, 1997; та ін.). Подаються літературні відомості про каріотипову мінливість та способи статевого розмноження дощових червів.

У третьому підрозділі наведено відомості, які стосуються генетичної і клонової структури партеногенетичних представників родини *Lumbricidae*. Огляд показує, що партеногенетичні види і, зокрема дощові черви, є вкрай цікавою і актуальною моделлю еволюційно-генетичних і систематичних досліджень. Констатується, що дощові черви фауни України — це просто „біла пляма”, оскільки на них не проводилися жодні генетичні дослідження, причому це стосується не лише генного маркування, а навіть — каріотипової структури.

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалом послужили дощові черви, що були зібрані з 22 областей України та АР Крим (рис. 1). Досліджено 1269 екз. з 129 вибірок. Зокрема

генетично промарковано 1233 особин п'яти видів, каріотиби досліджені у 695 особин чотирьох видів, а морфологічний аналіз здійснено на 1269 червах шести видів. Біохімічне генне маркування здійснено на базі відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України. Електрофоретичний аналіз проводили в 7,5% поліакриламідному гелі в безперервній тріс-ЕДТА·Na₂-боратній системі (Reacock et al., 1965)

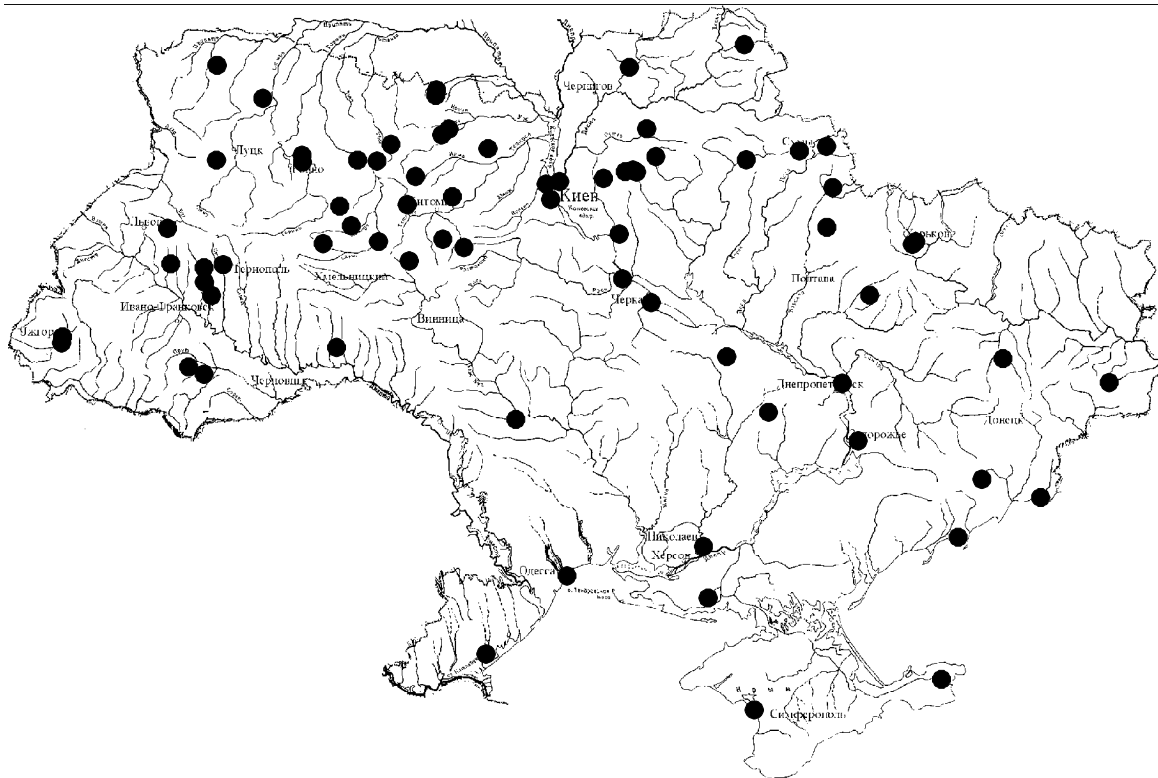


Рис. 1. Місця збору дощових червів роду *Aporectodea* на території України

Аналіз морфологічної мінливості здійснювали за вимірами: довжина тіла (L) та пояска (L₁), відстань від передньої частини тіла до пояска (L₂), максимальний діаметр тіла (d). Підраховували загальну кількість сегментів (n₁) та кількість сегментів до пояска (n₂), визначали форму головної лопаті, відстань між щетинками, розміщення спинних пор та папіл, розміри і положення пояска, форму та положення пубертатних валиків. Окрім того, аналізували мінливість забарвлення тіла в цілому, передньої частини тіла та пояска. Деякі виміри при подальшому аналізі були проіндексовані.

Хромосомні препарати готували за методикою висушених препаратів з попереднім колхіцинуванням (Ford, Nemerton, 1956; Захаров, 1976; Макгрегор, Варли, 1986), яка успішно застосовувалася для дослідження каріотипів молюсків (Thiriot-Quievreux, 1988; Ситникова, 1991; Гарбар, 1998, 2001; Мельниченко, 2000, 2001) та дощових червів (Викторов, 1985, 1989, 1993, 1996). Статистична обробка матеріалів здійснювалась за допомогою програм STATISTICA 6.0., Microsoft Excel v. 9. 0. Для

географічного аналізу записів бази використовували програмний ГІС пакет MapInfo Professional.

СИСТЕМАТИКА ТА ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА КОМПЛЕКСУ ДОЩОВИХ ЧЕРВІВ *A. (SUPERSPECIES) CALIGINOSA*

Біохімічне генне маркування. Найзручнішим для діагностики *A. caliginosa* та *A. trapezoides* були спектри неспецифічних естераз, які проявляються декількома зонами активності, що пов'язано з експресією чотирьох локусів, кожний з яких дуплікований. На користь останньої обставини свідчать ефекти дози гена в гетерозиготних спектрах, що супроводжуються різкими зниженнями інтенсивності фракцій. Причому локуси *Es-1*, *Es-2*, *Es-3* проявляють настільки високий рівень поліморфізму, що їх поалельна інтерпретація є досить складним завданням. Тому практичний інтерес при дослідженні внутрішньопопуляційної структури насамперед має локус *Es-4*, що проявляє помірний рівень поліморфізму, і, зокрема, у диплоїдного *A. caliginosa* кодується трьома алелями. Проведений аналіз популяції цього виду з м. Житомира за співвідношенням емпіричних та теоретичних розподілів генотипів цього локусу показав їх добру відповідність одне одному ($\chi^2 = 2,26$; d. f. = 5; $p > 0,05$), що доводить панміксію популяції і, відповідно, облігатно амфіміктичний характер розмноження.

Особлива увага локусам неспецифічних естераз приділяється також і при діагностиці *A. caliginosa* та *A. trapezoides*, причому не тільки за константним характером спектрів локусів *Es-1*, -2, -3, але й за більшою рухливістю продуктів алелей локусу *Es-4*. Всього серед особин *A. trapezoides* виявлено щонайменш 15 типів спектрів (рис. 2) неспецифічних естераз.

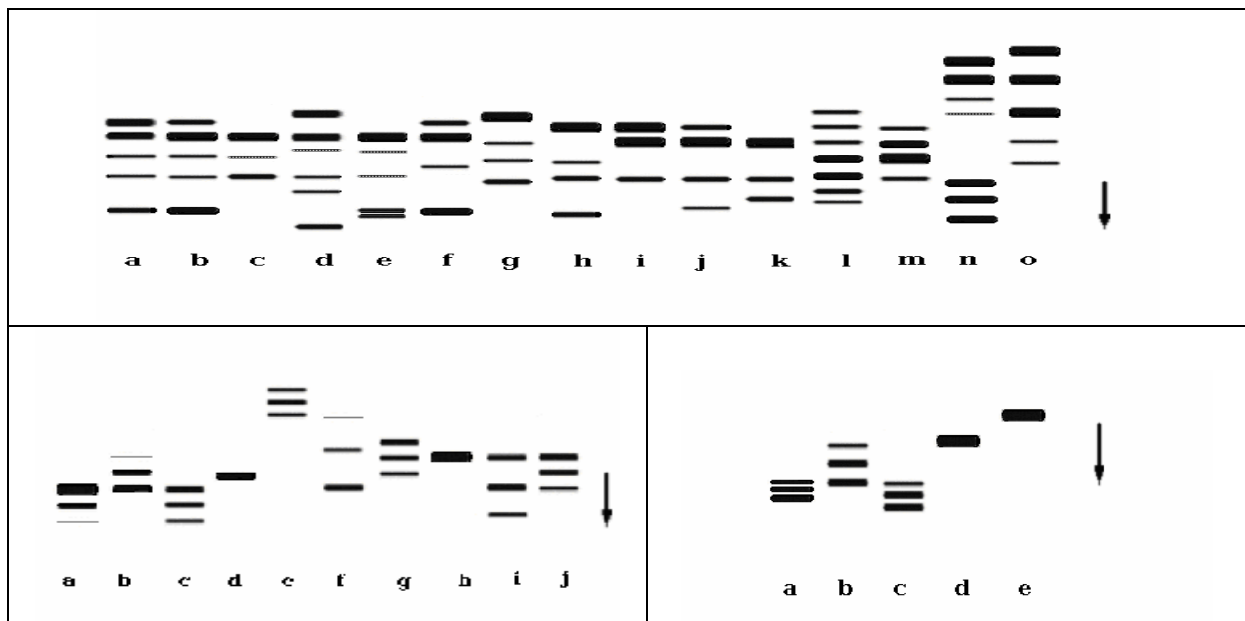


Рис. 2. Типи електрофоретичних спектрів: неспецифічних естераз (зверху); аспартатамінотрансферази (знизу ліворуч) і малатдегідрогенази (знизу праворуч) у *A. trapezoides*

У ряді випадків спектри у цього апоміктичного виду були за своїм якісним складом подібними, але відрізнялися за активністю деяких фракцій. Мінливість міжклонового характеру показали і більш консервативні локуси: *Aat-1* і *Mdh*, де було виявлено 10 та 5 типів спектрів відповідно. Комбінації цих типів спектрів маркують окремі клони (генетичні типи).

Клонова структура. В результаті аналізу електрофоретичної мінливості трьох ферментів, що кодуються 5 локусами, поряд з амфіміктичною формою *A. caliginosa*, що утворює панміксні популяції, виявлено 242 особини *A. trapezoides*, що належать до 29 клонів (генетичних типів). Розподіл клонів за числом особин наведено на рис. 3. З нього випливає, що при середньоквадратичному відхиленні $\sigma = 9,84$ на один клон у цього виду в середньому припадає $8,34 \pm 0,19$ особин. Таке досить рівне співвідношення середнього значення та середньоквадратичного відхилення вказує на розподіл особин за клонами близьким до розподілу рідкісних подій (розподілу Пуассона), що на практиці означає, що, з одного боку цей процес має чітко виражений стохастичний характер, а з іншого – не є результатом дії кількох факторів, що накладаються один на одного. Виявлено, що у *A. trapezoides* з території України середнє число особин на клон наближається до видів дощових черв'яків з досить бідним клоновим різноманіттям роду *Octolasion* (Terhivuo, Saura, 1993, 2003).

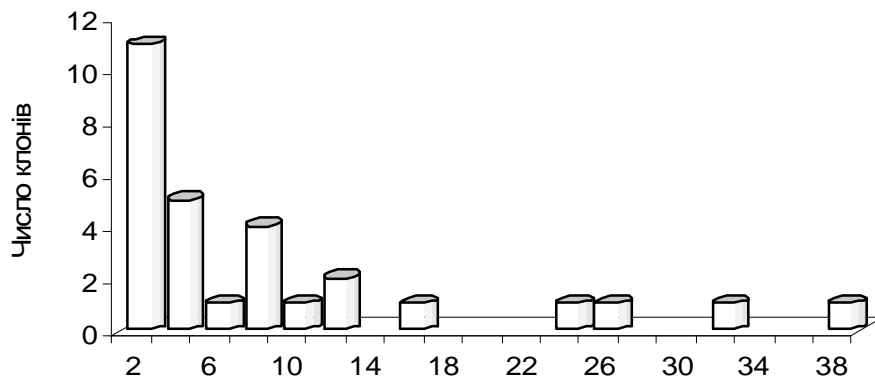


Рис. 3. Розподіл клонів *A. trapezoides* за числом особин. По осі абсцис – число особин, по осі ординат – число клонів

Географічний аналіз співвідношення амфі- і апоміктичних форм у вибірках *A. (superspecies) caliginosa* дає однозначну тенденцію збільшення їхнього представництва на півдні України (рис. 4). Отож якщо середня кількість поліплоїдів в цьому видовому комплексі по всій території України становить 24%, то в вибірках із Криму, Вилково, Скадовська й Краматорська відсоток поліплоїдів досягає 70%, а в північних областях Житомирської, Київської, Чернігівської та Сумської знижується до 12%.

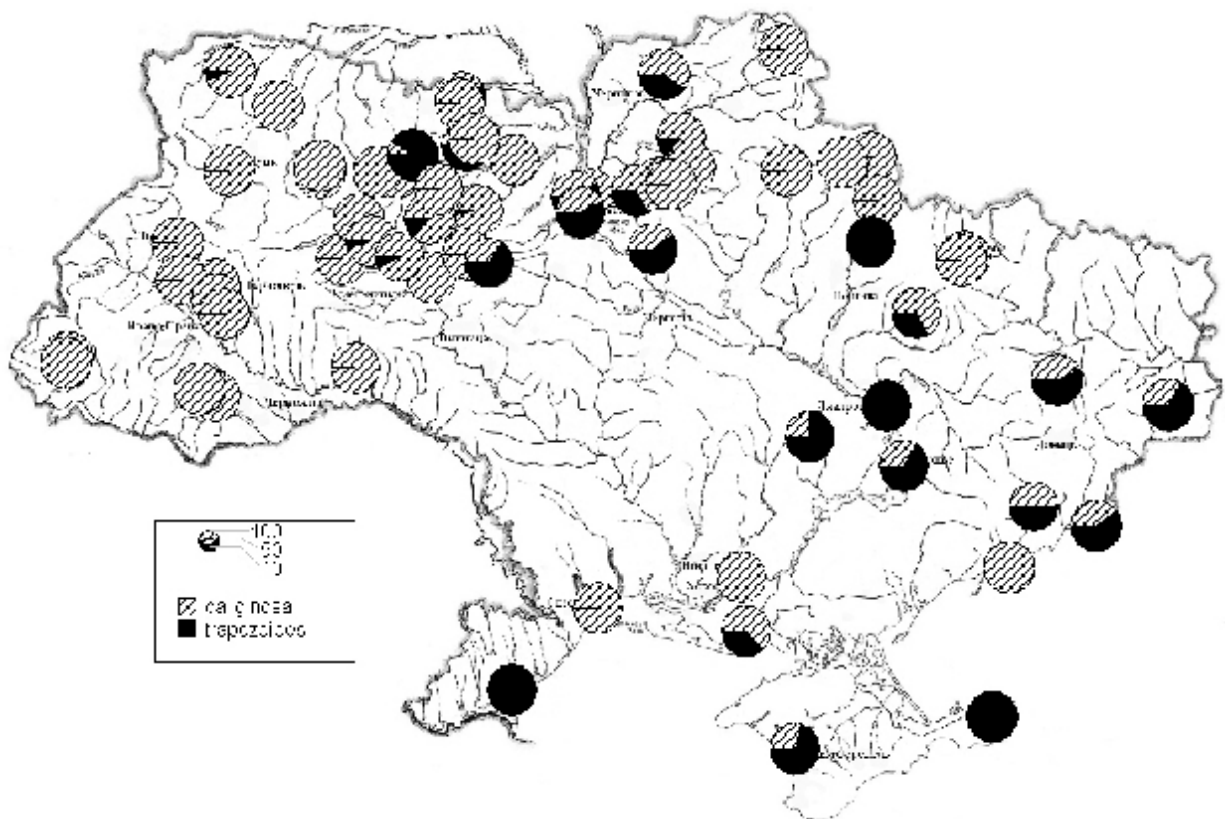


Рис. 4. Співвідношення особин амфіміктичного *A. caliginosa* і апоміктичного *A. trapezoides* у географічних вибірках *A. (superspecies) caliginosa*

Цей факт загалом підтверджує тенденцію до домінування саме

партеногенетичних рас дощових черв'яків в більш посушливих районах, що раніше було встановлено не тільки для цієї пари видів (Перель, 1988;), але й для дощових черв'яків загалом (Малевич, 1955; Перель, 1979, 1981, 1982; Muldal, 1952).

Каріотипічна структура. Проведене дослідження однозначно підтвердило диплоїдну природу *A. caliginosa* і триплоїдну природу тих особин, що були визначені генним маркуванням як *A. trapezoides*. Так, метафазні пластинки, що були отримані від 165 особин амфіміктичної форми, містили $2n = 36$, $NF = 72$. В мейозі у 14 досліджених екземплярів цього ж виду спостерігалися 18 бівалентів, що цілком відповідає каріологічним описам. У всіх 32 досліджених особин *A. trapezoides*, причому різних клонів, було 54 хромосоми, що відповідає триплоїдній структурі геному. Підтвердження поліплоїдної структури геному цього виду були також отримані і при аналізі 15 мейотичних препаратів від семи особин чотирьох клонів. Спостерігались пластинки з варіюючим числом елементів, які у більшості випадків перевищували гаплоїдне число хромосом ($n = 18-36$). Окрім бівалентів, на пластинках спостерігалось по кілька полівалентів (імовірно за все тривалентів) і значне число унівалентів. Такий характер кон'югації хромосом характерний саме для поліплоїдних особин.

Морфометричний аналіз. Порівняльний аналіз *A. caliginosa* і *A. trapezoides* показав, що при спробі побудови діагнозу для цих видів ключовими стають дві групи ознак: розміщення папіл і пігментація. Їхня комбінація дозволяє відрізнити особин практично всіх клонів *A. trapezoides* від таких диплоїдного виду, хоча при цьому необхідно чітко знати морфологічні особливості того чи іншого клону, причому з урахуванням особливостей конкретної популяції *A. caliginosa*. Це застереження викликано тим, що практично за усіма кількісними ознаками мінливість між певними клонами може перевищувати міжвидову.

Досить високу надійність визначення за групою якісних ознак показує дискримінантний аналіз, який дає діагностику на рівні 75% (табл. 1), а це означає, що навіть «машина» здатна правильно визначити 3 особини з 4.

Таблиця 1

Ступінь надійності ідентифікації черв'яків двох видів за різними групами ознак (типами дискримінації)

Вид	Тип дискримінації		
	I	II	III
<i>A. trapezoides</i>	39,06	64,62	70,31
<i>A. caliginosa</i>	78,05	82,93	82,93
В цілому	60,96	74,83	77,4

Примітки: I – за кількісними ознаками; II – за якісними ознаками; III – за їх сукупністю.

Об'єднання кількісних і якісних ознак дозволяє збільшити роздільну здатність до 77%. При цьому різко зростає надійність визначення особин саме *A. trapezoides*, рівень дискримінації яких у всіх випадках набагато нижчий рівня діагностування особин диплоїдного виду, що цілком природно, якщо зважати на значну міжклонову мінливість.

СИСТЕМАТИКА ТА ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА *A. ROSEA*

Біохімічне генне маркування. Дощові черви, що за морфологічними ознаками ідентифіковані як представники *A. rosea*, були знайдені практично по всій території України, хоча в степовій зоні їх перебування тісно пов'язане з заплавами великих річок.

При біохімічному генному маркуванні поселень *A. rosea* використані ті ж ферментні системи, що і при аналізі попереднього видового комплексу. Аналізи мінливості спектрів, особливо неспецифічних естераз, що були проведені в межах найбільш об'ємних вибірок, однозначно доводять клональну організацію цього виду, що підтверджується фіксаціями певних електрофоретичних типів. Найбільш мінливими є неспецифічні естерази, число електрофоретичних типів яких становить приблизно 6-7 десятків, а алельний склад завдяки величезній мінливості просто не піддається чіткій інтерпретації. Більш того в різних популяціях неможливо знайти особини з ідентичними електрофоретичними спектрами цього мультилокусного ферменту. Мінливими, хоча й меншою мірою, є аспартатамінотрансфераза та малатдегідрогеназа. Число відповідних електрофоретичних типів вочевидь більш консервативних однолокусних систем нараховує лише до десяти типів, причому спостерігались як гомозиготні, так і константно гетерозиготні варіанти. Особливий інтерес викликає той факт, що алельні пули *A. rosea* і *A. trapezoides* за дослідженими ферментами перекриваються, і ці види не мають діагностичних локусів чи спектрів, за допомогою яких їх можна було б розрізнити в межах усього дослідженого регіону. Величезна генетична мінливість цих видів навіть призводить до того, що можна чітко відокремити лише певні клони, що, однак, дуже цінно при дослідженні конкретних угруповань. Є підстави вважати, що в утворенні цих гібридних за своїм походженням таксонів брали участь спільні батьківські види. Означене вище доводить, що видові комплекси *A. (superspecies) rosea* і *A. (superspecies) caliginosa* є генетично близькими і мають належати до одного роду.

Клональна структура. Аналіз клонального різноманіття двох видів партеногенетичних дощових червів було здійснено за даними 2006 року. Саме

цей матеріал найбільше відповідає принципу рендомізації, оскільки об'єм вибірок і видовий набір червів у більшості був випадковим. Генне маркування 224 особин по всій території України визначило наявність 96 клонів (генетичних типів). Причому більше половини: 67 – це були поодинокі особини, що, однак, є нормальним для високомінливих апоміктичних видів дощових червів. Максимальне число особин одного клону – 25 екз. – виявлено в серії вибірок з Національного ботанічного саду ім. А. В. Фоміна. Середнє число особин, що представляють один клон, для всіх вибірок *A. rosea* склало лише $2,33 \pm 0,10$ при стандартному відхиленні $\sigma = 3,63$, що є найвищим показником генетичного різноманіття серед досліджених на сьогодні клонових видів дощових червів. Близькість середнього числа й дисперсії і в цьому випадку підтверджує тенденцію до стохастичного розподілу особин за клонами. Розподіл клонів за числом особин подано на рис. 5.

Проведене біохімічне генне маркування конкретних угруповань показало, що в одному місцезнаходженні генетичне різноманіття може бути нижче, ніж по всьому регіону. Отож на 90 особин *A. rosea*, що були досліджені цілеспрямовано в Національному ботанічному саду ім. А. В. Фоміна протягом весни–осені 2006 р., виявлено 13 клонів. Це становить $6,9 \pm 0,27$ особини на клон.

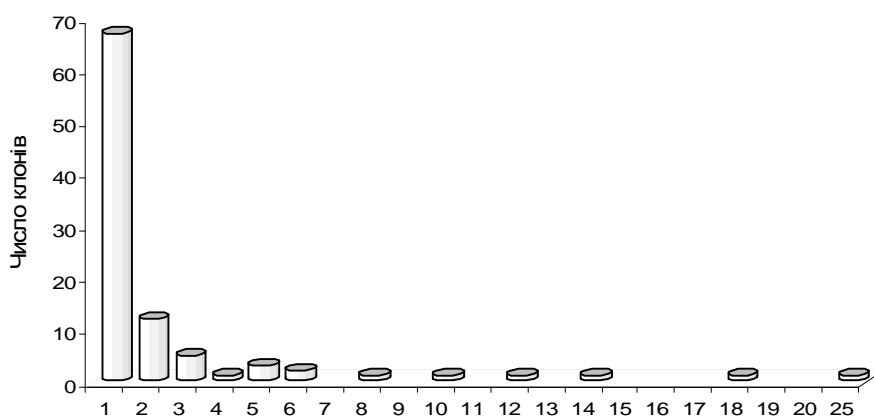


Рис. 5. Розподіл клонів *A. rosea* за числом особин. По осі абсцис – число особин, по осі ординат – число клонів

Серед виявлених клонів шість (46%) представлені поодинокими екземплярами і ще три (23%) тільки двома. Отже на чотири масові клони припадає 77% від їх загального числа. Разом з тим, за кількістю екземплярів (78 особин) вони становлять 86,6 % від розміру вибірки. В межах цих клонів кількість виявлених особин варіює від п'яти (*A. rosea*-C) до 30 (*A. rosea*-B). Розподіл клонів за числом особин виявився близьким до розподілу рідкісних подій (розподілу Пуассона), тобто підлягає стохастичним закономірностям. На це вказують досить близькі значення середньої $6,9 \pm 0,27$ і стандартного

відхилення $\sigma = 7,78$. Особливий інтерес викликає відносно різка динаміка клонового складу *A. rosea* у різні сезони (табл. 2). Причому, змінюється не лише склад рідкісних клонів, представлених поодинокими екземплярами, але й домінуючий клон.

Таблиця 2

Представленість найчисельніших клонів *A. rosea* у сезонних вибірках 2006 року з Національного ботанічного саду ім. А. В. Фоміна

Сезон	Клон	n
Травень – червень	A, B, D'	13
Липень	A, B, I, J, K	29
Вересень	B, B', C, D	25

Генне маркування 36 особин *A. rosea* з м. Вилкове, яке було здійснене протягом весни–осені 2006 р., виявило 13 клонів, що становить 2,8 особини на клон. Серед виявлених клонів 10 (76,9%) представлені поодинокими екземплярами, а на три масові припадає 23,1% від їх загального числа. Зокрема, за кількістю екземплярів (26 особин) вони становлять 72,2% від розміру вибірки. В їх межах кількість виявлених особин варіює від чотирьох (*A. rosea-A''*) до 13 (*A. rosea-A*). Розподіл клонів за кількістю особин виявляється досить близьким до розподілу Пуассона. Сезонні зміни клонової структури спостерігалися і в цьому поселенні.

Каріологічний аналіз. Якісні препарати метафази мейозу були отримані від 30 особин, причому з різних місцезнаходжень. У вибірці з Національного ботанічного саду ім. А.В. Фоміна проаналізовано 33 мітотичні метафази від одинадцяти особин: п'ять екз. (клон *A. rosea-A*) мали триплоїдний набір хромосом $3n = 54$, $NF = 108$; два екз. (*A. rosea-B*) містили диплоїдний набір ($2n = 36$, $NF = 72$); одна особина (*A. rosea-C*) була гексаплоїдом; а у *A. rosea-D* у виявлених метафазах число хромосом варіювало від 40 до 148, тобто особини цього клону слід вважати октоплоїдами. Характерно, що хромосоми триплоїдної раси дещо дрібніші за розмірами, ніж диплоїдні. У популяції м. Вилкове отримано 20 мітотичних метафаз від п'яти особин наймасовішого клону. Встановлено, що для них характерний триплоїдний набір хромосом. Для восьми екземплярів у вибірці з м. Ніжина, що належать до різних клонів, та шести екземплярів з м. Житомира (представники одного клону) також встановлений триплоїдний набір хромосом $3n = 54$, $NF = 108$. У вибірці з м. Романова (Житомирської обл.) виявлено чотири особини з триплоїдним та одна з гексаплоїдним ($6n = 108$) наборами хромосом.

Отже, в результаті проведеного каріологічного аналізу встановлено низку різноплоїдних клонів *A. rosea* з різних місць України (рис. 6). Причому домінуючим є триплоїдний набір, який вважається найпоширенішим для

цього виду червів (Викторов, 1993).

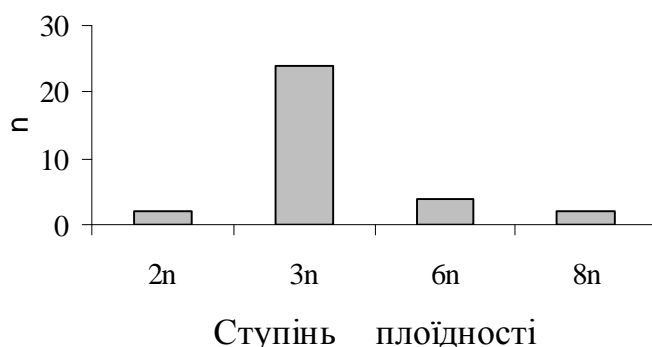


Рис. 6. Розподіл клонів *A. rosea* за ступенем плоідності

Аналіз морфологічних особливостей різних клонів. Детальний порівняльний морфологічний аналіз був проведений в двох найбільших за об'ємом вибірках цього видового комплексу.

Дисперсійний аналіз показав, що між особинами чотирьох масових клонів Національного ботанічного саду ім. А. В. Фоміна існують певні відмінності за кількісними ознаками, причому особини різних клонів найбільше відрізняються за абсолютною та відносною товщиною тіла. При цьому явно надійнішими виглядають відмінності за якісними характеристиками. Особливий інтерес викликають ознаки пояска, за якими можна чітко діагностувати кожного з цих клонів. Так, у особин клонів *A. rosea*-А та *A. rosea*-D поясок яскраво-оранжевий, іноді червоний; *A. rosea*-В – світло-оранжевий; а у *A. rosea*-С – поясок непігментований. При цьому у *A. rosea*-А, *A. rosea*-В та *A. rosea*-С він починається з 25-го сегмента, а у *A. rosea*-D – з 26-го. Невипадково дискримінантний аналіз показав (табл. 3), що досліджувані клони за якісними ознаками дискримінуються значно краще, ніж за кількісними. Включення до аналізу всієї сукупності ознак призводить навіть до деякого зниження точності дискримінації порівняно з якісними параметрами.

Таблиця 3

Надійність дискримінації клонів *A. rosea* за різними групами ознак (за типами дискримінації) з Національного ботанічного саду ім. А.В.Фоміна

Клони	Тип дискримінації		
	I	II	III
А	96,55	75,86	96,55
В	96,67	60,00	93,33
С	100,00	0,00	100,00
Д	100,00	57,14	100,00
В цілому	97,44	61,54	96,15

Примітки: I – за якісними ознаками, II – за кількісними ознаками, III – за

сукупністю.

Аналогічний аналіз, проведений в поселенні цього виду з м. Вилкове показав, що особини трьох наймасовіших клонів повністю дискримінуються за сукупністю ознак (рис. 7), причому, як і в попередньому випадку, головними в діагностиці є якісні ознаки.

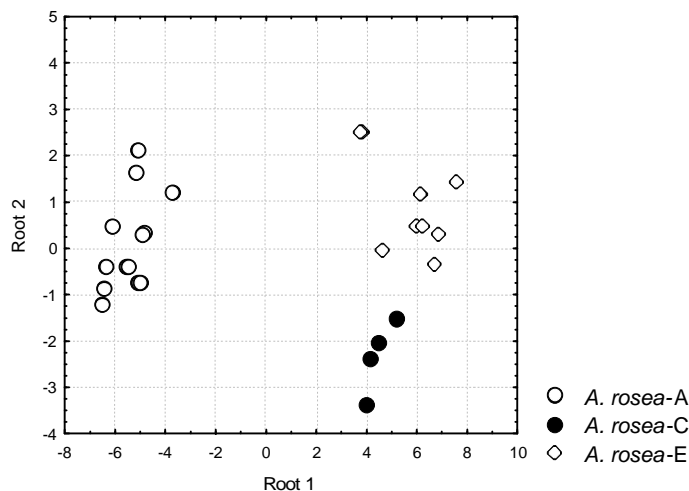


Рис. 7. Розподіл досліджуваних особин трьох найчисельніших клонів *A. rosea* популяції з м. Вилкове у полі дискримінантних функцій

СИСТЕМАТИКА ТА ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ДИПЛОЇДНИХ ВИДІВ

***Aporrectodea longa*.** В фауні України є досить малочисельним видом. Знайдений у трьох містах України (Житомирі, Києві у Національному ботанічному саду ім. А. В. Фоміна та Ніжині), що свідчить про його синантропну та, ймовірно, інвазійну природу.

Біохімічне генне маркування. Здійснене за тими ж трьома ферментними системами, що й у попередніх двох комплексах. На електрофореграмах неспецифічні естерази представлені серіями спектрів, що кодуються, принаймні, чотирма локусами. Усі вони поліморфні. Надійнішою є інтерпретація алельної мінливості локусу *Es-4*, як кодує найбільш повільно мігруючий продукт. Тут можна виділити три алелі. В ряді випадків присутній ефект дози гена, котрий вказує на амфідиплоїдну структуру генома і цього виду. Реально спостерігали 5 генотипів цього локусу, що розподілялись у відповідності з моделлю панміксної популяції. Інтерес викликає мінливість популяцій цього виду за локусом *Aat-1*, що є дуплікованим і представлений двома ізолюсами, про що свідчать гетерозиготні спектри з наявністю ефекту дози гену. Це підтверджує припущення про амфідиплоїдну природу дощових черв'яків, висловлене близько 50 років тому (Омодео, 1952). Проведений аналіз розподілу генотипів локусу *Aat-1* підтвердив його відповідність теоретичному. Також необхідно підкреслити відсутність будь-яких асоціацій генотипів за

різними локусами неспецифічних естераз між собою, а також генотипів естераз з генотипами інших поліморфних локусів. Це вказує на відсутність клоновості у структурі популяцій цього виду та підтверджує його облігатну амфіміктичність, зокрема, у найбільшій за об'ємом вибірці з Національного ботанічного саду ім. А. В. Фоміна.

Особливий інтерес викликає порівняння генних пулів червів з трьох різних місцезнаходжень, між якими можна відзначити певні відмінності, пов'язані з відсутністю алеля *Es-4^C*, що рідко зустрічається в популяціях Ніжина та Житомира, а також тенденцію до появи особин з ефектом дози гена у Національному ботанічному саду ім. А. В. Фоміна. Необхідно підкреслити, що відмінності популяцій в алельних пулах цих локусів не мають якісного характеру, а лише віддзеркалюють популяційну специфіку. Тоді як різниця в спектрах малатдегідрогеназа явно більш суттєва. Особини правобережних популяцій (Житомир, Київ) завжди мають множинні і мінливі спектри, що кодуються дуплікованими локусами, тоді як у вибірці з Ніжина спектр мономорфний, складається з однієї фракції і імовірно кодується ізолокусами (табл. 4). Цю різницю в генетичній організації доводить незалежне походження правобережних та лівобережних форм *A. longa*, або їх істотну історичну відокремленість. Вочевидь в основі появи цих двох амфідиплоїдних форм лежить або гібридизація двох видів, які мали альтернативні алелі за *Mdh*, або в процесі дивергенції відбулася мутація одного з дуплікованих локусів, у результаті якої утворився так званий нуль-алель, що могло відбутися тільки при умові їх тривалої ізоляції.

Таблиця 4

Розподіл генотипів локуса *Mdh-1,-2* в популяціях *A. longa*

Електроморфи	Житомир	Київ	Ніжин
aa			12
aab		1	
ab	8	4	
abb		5	
abc	1		

У 28 екземплярів з трьох популяцій були отримані хромосомні препарати задовільної якості. Усі вони містили метафазні пластинки з $2n = 36$, $NF = 72$, що підтверджує диплоїдну природу і відповідає каріологічним описам цього виду (Muldal, 1952; Vedovini, 1973).

За зовнішнім виглядом, розмірами і забарвленням досліджені дошові черви були типовими представниками виду *A. longa*. Хоча між популяціями і спостерігалися певні відмінності, особливо за розмірами та відносною товщиною одного сегмента (рис. 8).

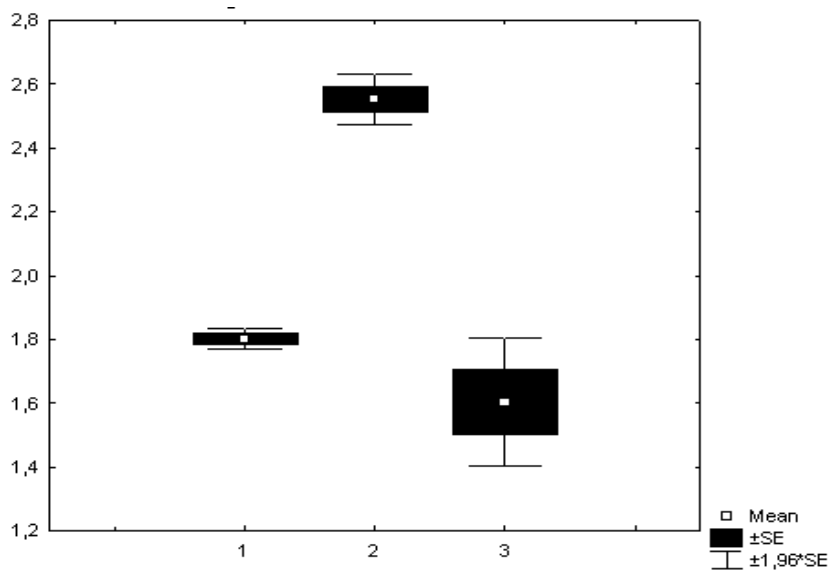


Рис. 8. Порівняльна мінливість числа сегментів на 1мм тіла (n_1/L).
Примітки: 1 – Житомир; 2 – Ніжин; 3 –Київ.

Причому за цими показниками, чітко відрізнялися саме лівобережна та правобережні популяції. Так само ці популяції диференціювались і за сукупністю ознак (рис. 9).

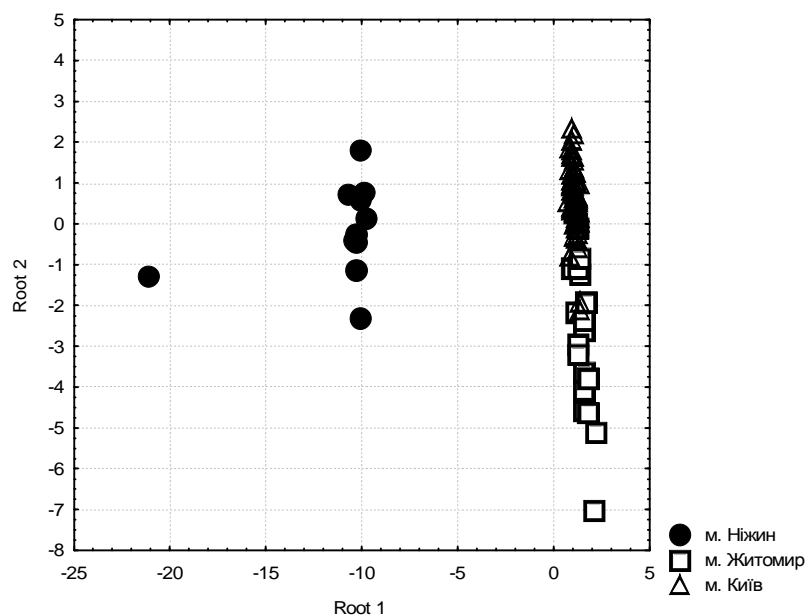


Рис. 9. Розподіл досліджуваних особин *A. longa* у популяціях з трьох міст України у полі дискримінантних функцій

Aporrectodea georgii. Встановлено монорморфізм локусів *Mdh* та *Aat*, і незначну мінливість спектра неспецифічних естераз. Загалом популяції цього виду здаються менш мінливими, ніж попередні два амфіміктичні види.

Особливий інтерес викликає факт діагностичної здатності локусу *Aat*, який у *A. georgii* фіксований за алелем, що кодує повільно мігруючий продукт.

Саме ця обставина дозволила найбільш чітко відрізнити цей вид від *A. caliginosa* і довести наявність репродуктивної ізоляції між цими видами, оскільки у вибірках, у яких виявлено два види, були відсутні гетерозиготи між видоспецифічними алелями. Вид знайдений лише в західних і деяких правобережних поліських областях.

ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ APORRECTODEA

Порівняння клонального різноманіття *A. rosea* і *A. trapezoides*. Оскільки вибірки, що були зібрані в 2006 р., найбільше відповідають принципу рендомізації, саме тому на матеріалі того року і здійснено порівняльний аналіз клонового різноманіття двох партеногенетичних видів. Встановлено, що *A. rosea* має значно вищу генетичну різноманітність на рівні клонів, ніж *A. trapezoides*. Так, середнє значення числа особин на клон $2,33 \pm 0,1$ є рекордно низьким серед дощових червів, і воно в півтора рази нижче, ніж було встановлено в Феноскандії для цього виду (Terhivuo, Saura, 1993). За індексом Шеннона-Уївера середньовибірковий показник клонального різноманіття для вибірок цього виду, в яких було від 5 екз. і більше, склав 1,85, а загалом для всіх досліджених 224 червів – 5,72, що є показником дуже високого рівня різноманітності. Аналогічний аналіз *A. trapezoides* показав, що середнє число особин на клон $7,88 \pm 0,23$ однозначно вірогідно більше ($p \ll 0,001$), ніж для попереднього виду. Відповідно індекс Шеннона-Уївера склав в середньому для окремих вибірок 0,46, а для всього різноманіття клонів – 3,24. Цей показник характеризує *A. trapezoides* як вид з досить поміркованим рівнем генетичного різноманіття, оскільки він значно менший, ніж у дрібніших за розмірами *Dendrodriilus rubidus* (Jaenike et al., 1982), *Dendrobaena octaedra* (Terhivuo, Saura, 1988, 1990), *Eiseniella tetraedra* (Terhivuo, Saura, 1999) і явно більший, ніж у крупніших представників роду *Octalasion* (Terhivuo, Saura, 1993, 2003). Окрім біохімічного генного маркування значно вищу клонову мінливість *A. rosea* у порівнянні з *A. trapezoides* доводить і каріологічний аналіз, число хромосом в різних клонах якого варіювало від диплоїдного до октаплоїдного. Тоді як у *A. trapezoides* хромосомний набір виявився сталим.

Апріорно може бути декілька пояснень щодо такої різниці генетичного різноманіття у цих досить близьких за екологією і в систематичному відношенні видів. По-перше, причиною могло бути різне число батьківських видів, що утворювали кожний з цих видів. По-друге, неоднакова інтенсивність мутаційного процесу, який може протікати на генному, хромосомному чи геномному рівнях.

Якщо порівнювати різні види партеногенетичних дощових червів за

кількістю клонів, то не може не привернути увагу та обставина, що їх число зростає у дрібніших видів, а серед більш великих їх число порівняно незначне. І в цьому разі при порівнянні *A. rosea* і *A. trapezoides*, які чітко розрізняються за розмірами, впливає більша генетична гетерогенність дрібнішого виду – *A. rosea*. Отже, і у випадку з дощовими червами підтверджується загальне правило, що доводить існування негативного зв'язку між розмірами тваринного організму і рівнем його генетичної мінливості (Межжерин, 2002). Причому, у випадку партеногенетичних видів розмір чи щільність популяцій не визначають темпу нагромадження мутацій, а тому вирішальним залишається фактор розміру організму, тобто більшої швидкості біологічних процесів. Останнє витікає з загальновідомого факту, що у менших за розмірами організмів, які належать до одного роду чи родини, завжди вища швидкість метаболізму, звідки впливає і те, що у них швидше йде біосинтез білка і ДНК, що повинно супроводжуватися більшим числом помилок, а останнє і призводять до більшої інтенсивності накопичення мутацій.

Порівняльна морфологічна характеристика видів роду *Aporrectodea* фауни України. Проведений аналіз морфологічних параметрів дозволив визначити мінливість основних діагностичних ознак (табл. 5) та з'ясувати поширення видів роду *Aporrectodea* і на їх підставі розробити відповідні описи. Види *A. handlirshi* та *A. jassyensis*, раніше визначені для території Криму (Перель, 1979; Квавадзе, 1985) нами не були знайдені. Слід зазначити, що загалом характер мінливості і значення ознак відповідали діагнозам, розробленим для дощових червів цього роду, зокрема, для Європейської частини колишнього СРСР (Перель, 1979; Квавадзе, 1985, Всеволодова-Перель, 1997). Отримані дані на підставі генетично маркованого матеріалу не дали ніяких сенсацій.

Таблиця 5

Мінливість діагностичних ознак видів роду *Aporrectodea* на території України

Вид	Розташування (№ сегментів)				Пігментація тіла
	спинних пор	пубертатних валиків	початок пояса	кінець пояса	
<i>A. caliginosa</i>	9/10	31 - 33	27 - 28	33 - 35	бура
<i>A. trapezoides</i>	9/10	31 - 33	26 - 28	33 - 35	коричнева
<i>A. rosea</i>	4/5	29 - 31	24 - 26	31 - 33	відсутня або рожева

<i>A. longa</i>	12/13	32 - 34	27 - 29	34 - 36	темно-коричнева, ірадіююча
<i>A. georgii</i>	4/5	31 - 33	28 - 29	35 - 36	відсутня або бура
<i>A. dubiosa</i>	4/5	43 - 48	37	48	зеленувато-чорна

ВИСНОВКИ

1. На території України ідентифіковано шість видів роду *Aporrectodea*: *A. caliginosa*, *A. trapezoides*, *A. rosea*, *A. longa*, *A. georgii*, *A. dubiosa*, причому, два види (*A. rosea* та *A. trapezoides*) є поліклональними апоміктами.

2. *A. caliginosa* – це амфіміктичний поширений майже по всій території України вид, для якого характерний сталий диплоїдний набір хромосом ($2n = 36$).

3. Партеногенетичний вид *A. trapezoides* в Україні характеризується триплоїдним набором хромосом ($3n = 54$) і поліклональною структурою. На 242 виявлені особини встановлено 29 клонів (генетичних типів), з яких дев'ять були представлені поодинокими екземплярами. Середнє число особин на клон у цього виду дорівнює $8,34 \pm 0,19$, що є свідченням відносно невеликого генетичного різноманіття. Вид чисельно домінує в південних і степових регіонах України і в деякій мірі вікарує з *A. caliginosa*, який переважає у більш вологих регіонах півночі і заходу України.

4. Види *A. caliginosa* і *A. trapezoides* не мають чіткого діагнозу на рівні цих кількісних ознак. Більше того, у деяких випадках клонова мінливість у *A. trapezoides* за кількісними ознаками буває настільки значною, що переважає міжвидову. Ключовими для дискримінації цих видів є якісні ознаки (розміщення папіл і пігментація), хоча при цьому необхідно враховувати морфологічні особливості того чи іншого клону.

5. Серед особин виду *A. rosea*, який в Україні поширений переважно в північних і західних регіонах, а на південь країни просувається по заплавах річок, виявлені різноплоїдні форми: ди- ($2n = 36$), три- ($3n = 54$), гекса- ($6n = 108$) і октаплоїдні ($8n \sim 144$). Причому явно домінуючими (73%) є триплоїдні форми. Вид поліклоновий і має рекордно високу для партеногенетичних дощових черв'яків генетичну різноманітність. На 224 особини, що за морфологічними ознаками були визначені як *A. rosea*, ідентифіковано 96 клонів, причому 67, представлені поодинокими особинами, що в середньому становить $2,33 \pm 0,1$ особини на клон.

6. Клонова структура популяцій *A. rosea* має чітку сезонну мінливість, що доводить не тільки морфологічні, але й екологічні особливості різних клонів.

7. Амфіміктичний *A. longa* в межах України має стандартний для диплоїдного виду дощових черв'яків набір хромосом ($2n = 36$). Характер

мінливості спектрів цього генетично високополіморфного виду доводить наявність у геномі значного числа ізо- і дуплікованих локусів, що є свідченням амфідиплоїдної природи, причому різні популяції імовірно мають незалежне походження, що підтверджує і морфологічний аналіз.

8. П'ять генетично досліджених видів (*A. caliginosa*, *A. trapezoides*, *A. rosea*, *A. longa*, *A. georgii*) за генним складом досліджених локусів дуже подібні один до одного, що підтверджує їх значну спорідненість. При цьому характер мінливості спектрів апоміктичних видів *A. trapezoides* і *A. rosea* настільки подібний, що визначення приналежності клонів до того чи іншого виду навіть у межах спільного ареалу не підлягає вирішенню.

9. Ареал *A. georgii* в Україні охоплює західну її частину, де він співіснує з *A. caliginosa*, від якого репродуктивно ізольований.

10. До зовнішніх характеристик, що надійно відрізняють представників роду *Aporrectodea* один від одного, окрім розмірів і пігментації тіла, належить ряд чітких ознак: положення спинних пор, початок та кінець пояска, розташування пубертатних валиків.

СПИСОК НАУКОВИХ ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. *Межжерин С. В., Власенко Р. П., Гарбар А. В.* Аналіз клонового різноманіття двох видів апоміктичних дождевих червей (*Lumbricidae: Aporrectodea*) и проблеми изменчивости мелких и крупных организмов // Доповіді Національної академії наук України. – 2007. – №8. – С. 151–156. (Дисертантом зібрано та підготовлено матеріал для електрофорезу, частково виконано генетичне дослідження, написана частина статті. Загальний внесок 40%)

2. *Гарбар А. В., Власенко Р. П., Межжерин С. В.* Сравнительный морфологический анализ диплоидного *Aporrectodea caliginosa* и триплоидного *A. trapezoides* видов дождевых червей (*Oligochaeta: Lumbricidae*) с территории Украины // Вестник зоологии. – 2007. – Т. 41, №5. – С. 423–432. (Дисертантом зібрано і опрацьовано матеріал, узагальнено результати. Власний внесок – 40%)

3. *Власенко Р. П., Гарбар А. В., Межжерин С. В.* Клональная структура, кариологический и морфологический анализ изолированного поселения гипервариабельного вида дождевых червей *Aporrectodea rosea* (*Oligochaeta: Lumbricidae*) // Науковий вісник Ужгородського університету. Сер.: Біологія. – 2007. – Вип. 21. – С. 187–191. (Дисертантом зібрано і опрацьовано матеріал, узагальнено результати. Власний внесок – 40%)

4. *Garbar. A. V., Vlasenko R. P.* Karyotypes of three species of the genus *Aporrectodea (Oligochaeta, Lumbricidae)* of the Ukrainian fauna // Comparative Cytogenetics. – 2007. – Vol.1, №1. – P. 59–62. (Дисертантом зібрано і опрацьовано матеріал, узагальнено результати. Власний внесок – 60%)

5. *Гарбар О. В., Онищук І. П., Власенко Р. П., Колесник О. О.* Фауна та екологія дощовиків (*Oligochaeta, Lumbricidae*) урбанізованих територій на прикладі м. Житомира // Природничі науки в закладах освіти України: дослідження, впровадження та перспективи. Матер. Всеукр. наук-практ. конфер. – Умань: АЛМІ, 2005. – С. 23–24. (Дисертантом зібрано і опрацьовано матеріал, узагальнено результати. Власний внесок – 30%)

6. *Власенко Р. П.* Каріологічне та морфологічне дослідження дощових червів роду *Aporrectodea (Oligochaeta, Lumbricidae)* на території Полісся // Молодь і поступ біології: Тези доп. II Міжнар. конф. студентів та аспірантів. – Львів: СПОЛОМ, 2006. – С. 242.

7. *Гарбар А. В., Власенко Р. П.* Кариотипы трех видов рода *Aporrectodea (Oligochaeta: Lumbricidae)* фауны Украины // Тезисы IV Междунар. конф. по кариосистематике беспозвоночных животных. – Санкт-Петербург. – 2006. – С. 16. (Дисертантом зібрано і опрацьовано матеріал, узагальнено результати. Власний внесок – 60%)

8. *Mezhzherin S. V., Garbar A. V., Vlasenko R. P.* Genetic structure and morphological peculiarities of *Aporrectodea (superspecies) caliginosa (Oligochaeta: Lumbricidae)* on the territory of Ukraine // Third International Oligochaete Taxonomy Meeting (3rd IOTM). – Platres, Cyprus, 2007. – P. 22. (Дисертантом зібрано і опрацьовано матеріал. Загальний внесок 50%)

9. *Онищук І. П., Власенко Р. П.* Попередні результати дослідження фауни дощових червів (*Oligochaeta: Lumbricidae*) Житомирщини // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: Збірка матер. міжнар. конф. – Запоріжжя, 2007. – С. 186–188. (Дисертантом зібрано матеріал, визначено видовий склад та екологічні особливості дощових червів. Загальний внесок – 50%)

ПОДЯКА

Автор висловлює глибоку подяку своєму науковому керівникові доктору біологічних наук, професору С. В. Межжеріну. За постійну підтримку в роботі, методичну допомогу, надання цінних консультацій і порад, щира вдячність кандидату біологічних наук, доценту О. В. Гарбару та доктору біологічних наук, професору А. П. Стадниченко. За постійну підтримку та всебічну допомогу у роботі дякую науковим співробітникам відділу еволюційної генетики інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена, викладачам, аспірантам та студентам ЖДУ імені Івана Франка.

АНОТАЦІЯ

Власенко Р. П. Систематика дощових черв'їв роду *Aporrectodea* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) фауни України: біохіміко-генетичний, кариологічний та морфологічний підходи. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2008.

На території України ідентифіковано шість видів роду *Aporrectodea*: *A. caliginosa*, *A. trapezoides*, *A. rosea*, *A. longa*, *A. georgii*, *A. dubiosa*, причому, два види (*A. rosea* та *A. trapezoides*) є поліклональними апоміктами. Вказано, що *A. caliginosa* – це амфіміктичний вид, поширений майже по всій території України, для якого характерний сталий диплоїдний набір хромосом ($2n = 36$, $n = 18$). Встановлено, що партеногенетичний вид *A. trapezoides* в Україні характеризується триплоїдним набором хромосом ($3n = 54$) і поліклональною структурою. Цей вид чисельно домінує у південних та степових регіонах України. П'ять генетично досліджених видів (*A. caliginosa*, *A. trapezoides*, *A. rosea*, *A. longa*, *A. georgii*) за генним складом досліджених локусів дуже подібні один до одного, що підтверджує їх значну спорідненість. При цьому характер мінливості спектрів апоміктичних видів *A. trapezoides* і *A. rosea* настільки подібний, що завдання визначення приналежності клонів до того чи іншого виду навіть протягом вивченого спільного ареалу не піддається вирішенню. До зовнішніх характеристик, що надійно відрізняють представників роду *Aporrectodea* один від одного, окрім розмірів і пігментації тіла, належить ряд чітких ознак: положення спинних пор, початок та кінець пояса, розташування пубертатних валиків.

Ключові слова: дощові черви, *Aporrectodea*, систематика, каріотиби, морфологічна мінливість, біохімічне генне маркування, клон, апоміксис, амфіміксис, поліплоїдія, популяція.

АННОТАЦИЯ

Власенко Р. П. Систематика дождевых червей рода *Aporrectodea* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) фауны Украины: биохимико-генетический, кариологический и морфологический подходы. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 2008.

На территории Украины идентифицировано шесть видов рода *Aporrectodea*: *A. caliginosa*, *A. trapezoides*, *A. rosea*, *A. longa*, *A. georgii*,

A. dubiosa, причем, два из них (*A. rosea* та *A. trapezoides*) это поликлональные апомикты. Установлено, что *A. caliginosa* – это амфимиктический вид, обитающий почти по всей территории Украины, и характеризуется постоянным диплоидным набором хромосом ($2n = 36$). Партеногенетический вид *A. trapezoides* в Украине имеет триплоидный набор хромосом ($3n = 54$) и поликлональную структуру. Вид численно доминирует в южных и степных регионах Украины и в какой-то степени викарирует с *A. caliginosa*, который преобладает в более влажных регионах севера и запада Украины. Пять генетически исследованных видов (*A. caliginosa*, *A. trapezoides*, *A. rosea*, *A. longa*, *A. georgii*) по генетическому составу локусов очень похожи, что подтверждает их близкое родство. Причем, аллельный состав и характер изменчивости спектров апомиктических видов *A. trapezoides* и *A. rosea* похожи настолько, что решить вопрос отнесения клонов к тому или иному виду только генному маркированию не представляется возможным. К морфологическим признакам, по которым можно диагностировать представителей рода *Aporrectodea*, кроме размеров и пигментации тела, относятся: положение спинных пор, начало и конец пояска, положение пубертатных валиков.

Ключевые слова: дождевые черви, *Aporrectodea*, систематика, биохимическое генное маркирование, кариотипы, морфологическая изменчивость, клон, апомиксис, амфимиксис, полиплоидия, популяция.

SUMMARY

Vlasenko R. P. The taxonomy of *Aporrectodea* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) genus earthworms in the fauna of Ukraine: biochemical-genetic, karyological and morphological approaches. – Manuscript.

Thesis for a candidate degree of biological sciences in the speciality 03.00.08 – Zoology. – I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2008.

Six species of *Aporrectodea* genus: *A. caliginosa*, *A. trapezoides*, *A. rosea*, *A. longa*, *A. georgii*, *A. dubiosa* are identified on the territory of Ukraine, besides two species (*A. rosea* and *A. trapezoides*) are polyclonal apomicts. *A. caliginosa* – amphimictic, distributed on the nearly all territory of Ukraine species with typically constant diploid set of chromosomes ($2n = 36$, $n = 18$). Parthenogenetic *A. trapezoides* species in Ukraine is characterized with triploid set of chromosomes ($3n = 54$) and polyclonal structure. In 242 individuals 29 clones of genetic type are established, 9 of them are represented with rare specimens. The average number of individuals per clone in this species is $8, 34 \pm 0,19$ which testifies to comparatively little genetic diversity. The species dominates in quantity in southern and steppe regions of Ukraine and practically vicariates with *A. caliginosa* which dominates in

more humid northern and western regions of Ukraine. *A. caliginosa* and *A. trapezoides* species have no objective diagnosis at the level of indications which can be precisely measured. Moreover, sometimes clone variability in *A. trapezoides* is so substantial that it exceeds interspecies one on these indications. Amongst the individuals of *A. rosea* species which is distributed mostly in northern and western regions and in the flood plains of the southern rivers, different forms: di- ($2n = 36$), tri- ($3n = 54$), hexa- ($6n = 108$) and octa- ($8n \sim 144$) ploid, occur, triploid forms (73%) being dominating. The species is polyclonal and has record genetic diversity for parthenogenetic earthworms. In 224 individuals determined morphologically as *A. rosea*, 96 clones were identified, 67 of which were represented with rare specimens, that is an average of $2, 33 \pm 0,1$ individuals per clone. The clone structure of *A. rosea* population has clear seasonal changes which prove not only morphological but ecological peculiarities of different clones too. Amphimictic *A. longa* in Ukraine has standard for diploid earthworms species set of chromosomes ($2n = 36$). The spectra changes character in this genetically highly polymorphic species proves the presence of considerable number of iso- and duplicated loci in the genome and testifies to the amphidiploid nature, besides different populations probably have independent origin proved by the morphological analysis. Five genetically investigated species (*A. caliginosa*, *A. trapezoides*, *A. rosea*, *A. longa*, *A. georgii*) according to the gene structure of the investigated loci are very similar to each other and have common origin. The spectra changes character of apomictic species *A. trapezoides* and *A. rosea* is so similar within common areal that the task of establishing clone relations to certain species could not be done. Amongst the external characteristics which help to differ individuals of Aporectodea genus such as body dimensions and pigmentation, the location of spinal pares, the beginning and the ending of the clitellum, the location of the pubertal roller can be used.

Key words: earthworms, Aporectodea, allozymes, morphological variation, karyology, taxonomy, clone, apomixis, amphimixis, polyploidy, population.

Підписано до друку 20.02.08 р. Формат 60x90/16
Ум. друк. арк. 1.25. Обл. - вид. арк. 0.9.
Наклад 100. Зам. 33.

Видавництво Житомирського державного університету імені Івана Франка
ЖТ №10 від 07.12.04 р.
м. Житомир, вул. Велика Бердичівська, 40
електронна пошта (E-mail): zu@zu.edu.ua