ДОПОВІДІ
НАЦІОНАЛЬНОЇ
АКАДЕМІЇ НАУК
УКРАЇНИ

https://doi.org/10.15407/dopovidi2021.02.108
УДК 595.1:57.017.55

**С.В. Межжерін [1], Ю.Ю. Чайка [2], В.В. Попов [3],
Р.П. Власенко [2], О.І. Жалай [1], О.В. Гарбар [2]**

[1] Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, Київ
[2] Житомирський державний університет ім. Івана Франка
[3] Харківська державна зооветеринарна академія
E-mail: s.mezhzherin@gmail.com

Географічний партеногенез на прикладі видових угруповань дощових червів (Oligochaeta, Lumbricidae) відкритих ландшафтів України

Представлено членом-кореспондентом НАН України С.О. Афанасьєвим

Угруповання дощових червів відкритих ландшафтів України виявляють географічну неоднорідність, пов'язану з видоспецифічними особливостями розмноження видів, що до них належать. Якщо в північно-західних областях України переважають амфіміктичні види, то в східних і південних домінують партеногенетичні. Альтернативний характер поширення партеногенетичних й амфіміктичних видів у напрямку з північного заходу на південний схід підтверджено кореляційним аналізом. Також виявлено негативну залежність між видовим різноманіттям угруповання на регіональному рівні та представленістю в ньому партеногенетичних дощових червів. Переважання партеногенетичних видів в областях із сухим і континентальним кліматом та збідненим видовим складом дає підставу вважати адекватним застосування концепції географічного партеногенезу щодо закономірностей поширення амфіміктичних і партеногенетичних видів дощових червів. При цьому немає підстав вважати партеногенетичних люмбрицид екстремофілами, в даній ситуації більш точним буде їх віднесення до високотолерантних організмів.

Ключові слова: *Lumbricidae, географічний партеногенез, степ.*

Партеногенез — звичайне явище у дощових червів родини Lumbricidae в межах Голарктики. За різними джерелами [1—3] у Північній Америці і Північній Євразії мешкає не менш як 17 партеногенетичних видів, що становить близько 20 % загального обсягу Lumbricidae. При цьому саме до цих видів належить більша частина космополітів і видів з голарктичним типом ареалу [1]. Причиною партеногенезу у дощових червів є алополіплоїдна структура геному та заміщення у гібридних видів мейотичного гаметогенезу мітотичним утворенням

Ц и т у в а н н я: Межжерін С.В., Чайка Ю.Ю., Попов В.В., Власенко Р.П., Жалай О.І., Гарбар О.В. Географічний партеногенез на прикладі видових угруповань дощових червів (Oligochaeta, Lumbricidae) відкритих ландшафтів України. *Допов. Нац. акад. наук Укр.* 2021. № 2. С. 108—114. https://doi.org/10.15407/dopovidi2021.02.108

гамет. Проте, незважаючи на аномальність такого способу розмноження, популяції партеногенетчних дощових червів не менш численні, ніж амфіміктичних гермафродитів [4, 5], а їхні ареали навіть ширші [2, 3].

Партеногенетичні види зазвичай мешкають на територіях з песимальними для батьківських видів умовами. Це явище, що отримало назву географічного партеногенезу, властиве багатьом групам, як правило, наземних тварин [6, 7]. Партеногенетичні види займають регіони з більш континентальним або холодним кліматом. Вони поширені у тундрі, живуть у гірський місцевості, освоюють зони з посушливими умовами існування. Причиною цього феномену є здатність партеногенетичних видів заселяти поодинокими екземплярами обмежені ділянки суходолу, сприятливі для цього виду, а клонування дає можливість уникнути інбридингу [8, 9].

У літературі висловлювалась думка про те, що партеногенетичні види дощових червів тяжіють до північних, гірських і степових екосистем Палеарктики [10]. У подальшому відсутність спеціальних досліджень залишила відкритим питання про достовірність цих спостережень. Мета дослідження полягала у встановленні співвідношення між партеногенетичними і амфіміктичними видами в угрупованнях дощових червів відкритих ландшафтів з акцентом на порівнянні Континентальної та Степової біогеографічних зон України.

Основою дослідження стали серії вибірок дощових червів родини Lumbricidae з агроландшафтів, степових і лучних (материкових) екосистем Київської (559 екз.), Житомирської (3388 екз.), Рівненської (897 екз.), Чернігівської (158 екз.), Сумської (190 екз.), Харківської (134 екз.), Луганської (144 екз.), Донецької (226 екз.), Запорізької (97 екз.), Херсонської (263 екз.) областей та рівнинної частини АР Крим (168 екз.). Крім цього, використовувалися і літературні дані щодо угруповань дощових червів Волинської [11, 12], Тернопільської [13, 14] і Дніпропетровської областей [15]. Визначення проводили за відомим ключем [2], а розмежування амфіміктичного *Aporrectodea caliginosa* і близького до нього партеногенетичного виду *A. trapezoides* реалізовано за забарвленням передньої частини тіла та формою пубертатних валиків.

Згідно з результатами проведеного дослідження, а також з урахуванням літературних даних визначено 23 види дощових червів, які залежно від їх способу розмноження [1—5] розділено на три групи.

1. Амфіміктичні гермафродитні види з диплоїдним набором хромосом, що утворюють панміктичні популяції. Виявлено вісім видів: *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), *Aporrectodea longa* (Ude, 1895), *Lumbricus terrestris* (Linnaeus, 1758), *Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826), *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister, 1843), *Eisenia fetida* (Savigny, 1826), *Allolobophora chlorothica* (Savigny, 1826), *Dendrobaena schmidti* (Michaelsen, 1907).

2. Партеногенетичні одностатеві види, що характеризуються клоновою структурою популяцій і, як правило, поліплоїдією [1, 4—5]. До цієї групи належать дев'ять видів: *Aporrectodea trapezoides* (Duges, 1828), *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826), *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884), *Octolasium tyrtaeum* (Savigny, 1826), *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826), *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Dendrobaena telermanica* (Perel, 1966), *Dendrodrilus rubidus* (Eisen, 1884), *Eisenia nordenskoildii* (Eisen, 1879).

3. У шести видів ще й досі не з'ясовано структуру поселень, невідома статева належність і не встановлений каріотип. Ця група червів головним чином поширена в Степу та регіонах

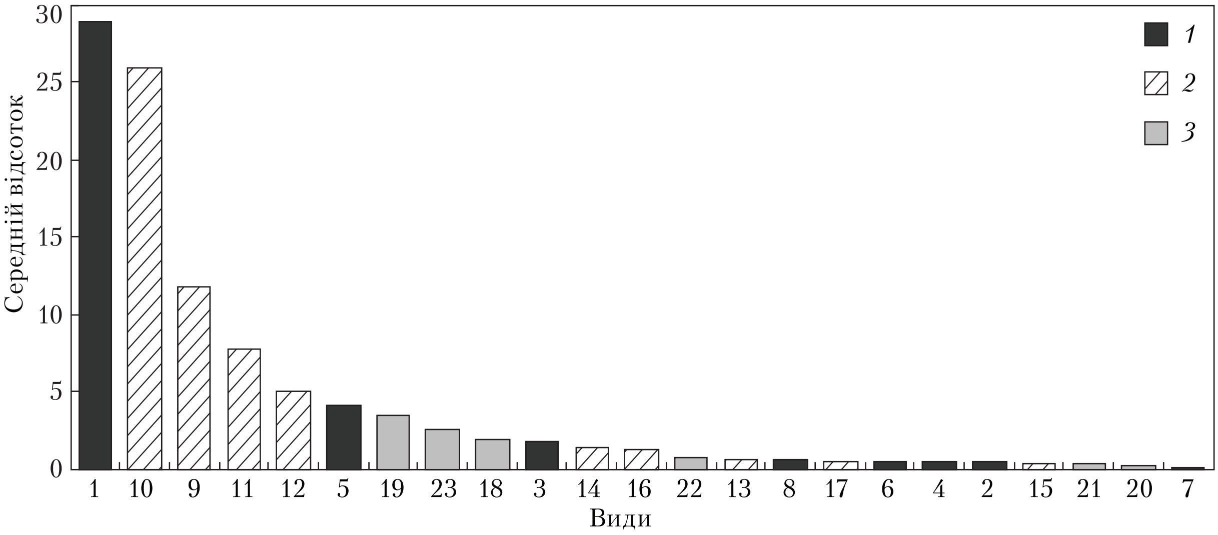

Рис. 1. Ранжований за середнім відсотком розподіл особин різних видів дощових червів в узагальненій вибірці відкритих ландшафтів України. Нумерація видів відповідає наведеній у табл. 1. *1* — амфіміктичні види; *2* — партеногенетичні; *3* — види з нез'ясованим способом розмноження

Середземноморської підобласті Палеарктики. Це *Eisenia gordejefi* (Michaelsen, 1899), *Dendrobaena mariupilensis* (Wyssotzky, 1898), *Dendrodrilus subrubicundus* (Eisen, 1874), *Dendrobaena auriculata* (Rosa, 1987), *Allolobophora leoni* (Michaelsen, 1891), *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891).

Частота трапляння видів та груп дощових червів в угрупованнях дощових червів у різних областях України наведена в табл. 1. Загальне співвідношення між групами амфіміктичних, партеногенетичних і видів з нез'ясованим типом розмноження виглядає як 36,8 : 54,25 : 8,9 %. Це означає, що у відкритих ландшафтах України абсолютну більшість дощових червів становлять особини партеногенетичних видів. При цьому найчисленнішим видом, однак, є амфіміктичний вид *A. caliginosa* (середня представленість по 14 областях – 28,9 %). Потім слідують чотири партеногенетичних види *A. rosea* (26 %), *A. trapezoides* (11,8 %), *Oc. transpadanus* (7,75 %), *O. tyrtaeum* (5 %) (рис. 1). Найпоширенішим серед видів з нез'ясованим типом розмноження виявився *D. mariupilensis* (3,4 %).

Приуроченість дощових червів цих груп до різних природно-кліматичних зон є очевидною навіть з первинного аналізу їх розподілу за областями (див. табл. 1). Амфіміктичні види домінують на північному заході України, партеногенетичні – на сході та півдні. Велика частина видів з нез'ясованим типом статевого розмноження зосереджені на півдні і сході, де вони географічно заміщають амфіміктичні види Континентальної зони. Тенденція підтверджується статистично (табл. 2). Вірогідна позитивна кореляція частки амфіміктичних видів регіону з його широтою і негативна з довготою доводить, що ці види мають виражену тенденцію до переважання в північних і західних частинах України.

Отже, партеногенетичні черви у цілому збільшують свою чисельність із заходу на схід, переважаючи в регіонах з більш континентальним і сухим кліматом, хоча на рівні окремих видів ця тенденція не є вірогідною. Слід зазначити тенденцію збільшення частки партеноге-

нетичних видів в угрупованнях регіонів з найменшим видовим багатством. Кореляція між числом видів у регіоні та представленістю в угрупованнях партеногенетичних видів є статистично високовірогідною ($r = -0{,}77$, $p < 0{,}01$). Цю обставину можна розглядати як ще один доказ того, що види з клоновою репродукцією більш численні в угрупованнях дощових червів регіонів з песимальними умовами.

Чітке переважання партеногенетичних видів над амфіміктичними в південно-західному напрямі підтверджується результатами порівняння біогеографічних регіонів (рис. 2). У Континентальній зоні, що включає сім північних областей України, середня частка

Таблиця 1. **Частота видів і репродуктивних груп дощових червів (%) в адміністративних областях України**

№	Види/групи	Волинська	Рівненська	Тернопільська	Житомирська	Київська	Чернігівська	Сумська	Харківська	Луганська	Донецька	Дніпропетровська	Запорізька	Херсонська	АР Крим
Амфімікти		**73,7**	**59,9**	**59,5**	**64,4**	**64,9**	**31,6**	**29,7**	**26,2**	**29,3**	**11,5**	**0**	**18,1**	**28,0**	**18,9**
1	*A. caliginosa*	66	55,7	50,0	33,0	54,0	16,3	17,1	26,2	29,3	11,5		18,1	28,0	
2	*A. longa*	0,1	4,2	0,3	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	*L. terrestris*	2,5	—	7,4	13,4	2,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	*L. castaneus*	1,0	—	0,5	5,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	*L. rubellus*	3,4	—	1,3	11,0	2,8	15,3	12,6	—	—	—	—	—	—	11,1
6	*E. fetida*	—	—	—	1,0	5,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	*Al. chlorothica*	0,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	*D. schmidti*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,8
Партеногенети		**26,1**	**40,0**	**41,0**	**35,5**	**34,9**	**68,4**	**70,3**	**64,9**	**54,5**	**46,4**	**95,8**	**55,7**	**62,1**	**63,9**
9	*A. trapezoides*	7,1	28,7	5,2	6,1	21,4	13,4	14,2	14,7	7,1	8,0	3,6	7,4	16,7	11,7
10	*A. rosea*	11,8	2,1	26,3	22,6	7,9	18,5	19	22,8	30,3	21,7	84,3	28,8	29,4	38,8
11	*Oc. transpadanum*	—	—	—	1,5	—	22,3	22,6	13,4	9,5	4,3	7,9	10,5	10,5	6
12	*O. tyrtaeum*	5,2	7,5	9,2	1,5	4,0	9,1	10,2	—	—	6,3	—	4,0	5,5	7,4
13	*Eis. tetraedra*	0,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	*D. octaedra*	0,9	1,7	0,3	0,1	0,7	5,1	4,3	6,4	—	—	—	—	—	—
15	*Den. rubidus*	0,2	—	—	3,7	0,9	—	—	—	—	—				
16	*E. nordenskoildii*	—	—	—	—	—	—	—	7,6	—	6,1	—	5	—	—
17	*D. telermanica*	—	—	—	—	—	—	—	—	7,6	—	—	—	—	—
Невстановлений спосіб відтворення		**0,1**	**0**	**0,25**	**0**	**0**	**0**	**0**	**8,9**	**16,2**	**42,1**	**4,2**	**26,2**	**9,9**	**17,2**
18	*E. gordeefi*	—	—	—	—	—	—	—	8,9	—	11,2	—	6,2	—	—
19	*D. mariupilensis*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17,5	—	12,4	—	17,2
20	*Dd. subricunda*	0,1	—	0,25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	*D. auriculata*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,2	—	—	—
22	*Al. leoni*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9,9	—
23	*A. jassyensis*	—	—	—	—	—	—	—	—	16,2	13,4	—	7,6	—	—

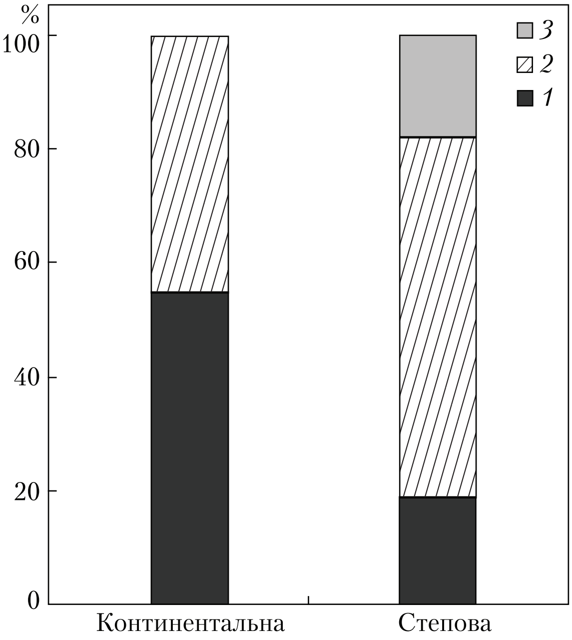

Рис. 2. Співвідношення: амфіміктичних (*1*), партеногенетичних (*2*) та видів з нез'ясованим способом розмноження (*3*) в Континентальній та Степовій біогеографічних зонах України

Таблиця 2. **Значення коефіцієнтів кореляції, що оцінюють спряженість представленості репродуктивних груп і найчисельніших видів в угрупованнях дощових червів з географічною широтою і довготою**

Види	Широта	Довгота
Амфіміктичні	**0,55**	**–0,83**
L. terrestris	0,24	–0,52
L. rubellus	0,28	–0,15
Партеногенетичні	–0,26	**0,58**
A. trapezoides	0,23	–0,23
A. rosea	–0,48	0,41
Oc. transpadanum	0,15	0,49
O. tyrtaeum	0,16	–0,40
D. octaedra	**0,58**	0,06
Нез'ясовані	–0,52	**0,63**
E. gordejefi	–0,17	0,51
D. mariupilensis	**–0,66**	0,41
A. jassyensis	–0,29	**0,64**

Примітка. Напівжирним шрифтом виділено вірогідні значення коефіцієнтів кореляції.

амфіміктичних видів становить 54,8 ± 1,6 %, тоді як у Степовій зоні (сім південних областей) на них припадає тільки 18,9 ± 1,2 %. Внесок партеногенетичних видів змінюється протилежним чином, хоча і не такою значною мірою. Якщо частка партеногенетів в угрупованнях Континентальної зони становить 45,2 ± 1,5 %, то в Степовій — 63,3 ± 1,5 %. Види з нез'ясованим типом розмноження приурочені до Степової зони. Тут на них припадає 17,8 ± 1,4 %, тоді як в Континентальній зоні частка представників цієї групи мізерно мала – 0,05 %.

Таким чином, партеногенетичні види, дійсно, складають більшу частину особин у небагатих за видовим відношенням угрупованнях регіонів з посушливим та континентальним кліматом, до яких належать південні і східні області України. Це означає, що концепція географічного партеногенезу цілком може бути застосована до дощових червів у цілому, а не тільки до окремих видів. При цьому зменшення чисельності амфіміктичних видів у Степовій зоні у порівнянні з Континентальною виглядає явно більш виразнішою, ніж протилежна тенденція зростання чисельності партеногенетів. Тому слід вважати, що партеногенетичні дощові черви не є чітко тваринами, що віддають перевагу місцям з екстремальними умовами існування, а просто є більш толерантними, ніж амфіміктичні види і здатні жити в песимальних умовах.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Jaenike J., Selander R. K. Evolution and ecology of parthenogenesis in earthworms. *Amer. Zool.* 1979. **19**, № 3. P. 729—737.
2. Викторов А.Г. Разнообразие полиплоидных рас в семействе дождевых червей Lumbricidae. *Успехи современной биологии.* 1993. **113**, № 3. С. 304—312.

3. Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. Москва: Наука, 1997. 104 с.
4. Межжерин С.В., Гарбар А.В., Власенко Р.П., Онищук И.П., Коцюба И.Ю., Жалай Е.И. Эволюционный парадокс партеногенетических дождевых червей. Киев: Наук. думка, 2018. 232 с.
5. Muldal S. The chromosomes of the earthworms: I. The evolution of polyploidy. *Heredity*. 1952. **6**, № 1. P. 56—76. https://doi.org/10.1038/hdy.1952.4
6. Vandel A. La parthénogenèse geographique. Contribution à l'étude biologique et cytologique de la parthénogenèse naturelle. *Bull. Biol. France Belg.* 1928. **62**. P. 164—181.
7. Cuellar O. Biogeography of parthenogenetic animals. *Biogeographica*. 1994. **70**, № 1. P. 1—13.
8. Peck J.R., Yearsley J.M., Waxman D. Explaining the geographic distributions of sexual and asexual populations. *Nature*. 1998. **391**. P. 889—892. https://doi.org/10.1038/36099
9. Suomalainen E., Saura A., Lokki J. Cytology and evolution in parthenogenesis. Boca Raton: CRC Press,1987. 206 p.
10. Перель Т.С. Географические особенности размножения дождевых червей сем. Lumbricidae (Oligochaeta). *Журн. общей биологии*. 1982. **43**, № 5. С. 649—658.
11. Бусленко Л.В., Щепна Л.В. Дощові черви (Lumbricidae) агробіоценозів Волинського Полісся. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*. 2011. № 8. С. 134—137.
12. Бусленко Л., Щепна Л. Структура комплексу дощових черв'яків родини Lumbricidae сірих лісових ґрунтів Волинської височини. *Наук. вісн. Східноєвроп. нац. ун-ту ім. Лесі Українки. Біол. науки*. 2015. № 2. С. 82—87.
13. Іванців В., Бусленко Л., Сидорчук П. Комплекси дощових черв'яків агробіоценозів Кременецького кряжу. *Наук. вісн. Східноєвроп. нац. ун-ту ім. Лесі Українки. Біол. науки*. 2015. № 2. С. 56—61.
14. Іванців В. В., Бусленко Л. В., Сидорчук П. С. Дощові черв'яки (Oligochaeta, Lumbricidae) гідроморфних ґрунтів Кременецьких гір і Вороняків. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер. Біол.* 2016. № 1. С. 73—80.
15. Жуков О.В., Пахомов О.Є., Кунах О.М. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (Lumbricidae). Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 2007. 372 с.

Надійшло до редакції 21.01.2021

REFERENCES

1. Jaenike, J. & Selander R.K. (1979). Evolution and ecology of parthenogenesis in earthworms. Amer. Zool., 19, No. 3. pp. 729-737.
2. Viktorov, A.G. (1993). Polyploid race variety in the earthworms family Lumbricidae. Uspekhi sovremennoĭ biologii, 113, No. 3, pp. 304-312 (in Russian).
3. Vsevolodova-Perel, T.S. (1997). The earthworms in the fauna of Russia. Cadastre and the key. Moskow: Nauka (in Russian).
4. Mezhzherin, S.V., Garbar, O.V., Vlasenko, R.P., Onishchuk, I.P., Kotsyuba, I.Y. & Zhalay, O.I. (2018). Evolutionary paradox of parthenogenetic earthworms. Kyiv: Naukova Dumka (in Russian).
5. Muldal, S. (1952). The chromosomes of the earthworms: I. The evolution of polyploidy. Heredity, **6**, No. 1, pp. 56-76. https://doi.org/10.1038/hdy.1952.4
6. Vandel, A. (1928). Geographical parthenogenesis. Contribution to the biological and cytological study of natural parthenogenesis. Biol. Bull. France Belg., 62, pp. 164-181 (in France).
7. Cuellar, O. (1994). Biogeography of parthenogenetic animals. Biogeographica, 70, No. 1, pp. 1-13.
8. Peck, J.R., Yearsley, J.M. & Waxman, D. (1998). Explaining the geographic distributions of sexual and asexual populations. Nature, 391, pp. 889-892. https://doi.org/10.1038/36099
9. Suomalainen, E., Saura A. & Lokki J. (1987). Cytology and evolution in parthenogenesis. Boca Raton: CRC Press.
10. Perel, T.S. (1982). Specific geographic features in reproduction of earthworms of the family Lumbricidae (Oligochaeta). Zhurnal Obshchei Biologii, 43, No. 5, pp. 649-658 (in Russian).
11. Buslenko, L.V. & Shchepna, L.V. (2011). Earthworms (Lumbricidae) of agrobiocenoses of Volyn Polissya. Pryroda Zakhidnoho Polissia ta prylehlykh terytorii, No. 8, p. 134-137 (in Ukrainian).

12. Buslenco, L. & Schepna, L. (2015).The structure in complex of earthworms Lumbricidae of gray forest soils of Volyn Highland. Naukovyi Visnyk Skhidnoievropeiskoho Universytetu imeni Lesi Ukrainky, No. 2, pp. 82-87 (in Ukrainian). https://doi.org/10.29038/2617-4723-2015-302-82-87
13. Ivantciv, V., Buslenko, L. & Sydorchuk, P. (2015). The rainworm complexes in agrobiocenoses of Kremenets Ridge. Naukovyi Visnyk Skhidnoievropeiskoho Universytetu imeni Lesi Ukrainky, Biolohichni Nauky, No. 2, pp. 56-61 (in Ukrainian). https://doi.org/10.29038/2617-4723-2015-302-56-60
14. Ivantciv, V.V., Buslenko, L.V. & Sydorchuk, P.S. (2016). Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) of hydromorphic soils of the Kremenets Mountains and Voroniaky. Naukovi Zapysky Ternopilskoho Natsionalnoho Pedahohichnoho Universytetu imeni Volodymyra Hnatiuka. Ser. Biolohiia, No. 1, pp. 73-80 (in Ukrainian).
15. Zhukov, O.V., Pakhomov, O.Ye. & Kunakh, O.M. (2007). Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Earthworms (Lumbricidae). Dnipropetrovsk: Vyd-vo DNU (in Ukrainian).

Received 21.01.2021

S.V. Mezhzherin[1], *Yu.Yu. Chayka*[2], *V.V. Popov*[3],
R.P. Vlasenko[2], *O.I. Zhalay*[1], *O.V. Harbar*[2]

[1] I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of the NAS of Ukraine, Kyiv
[2] Zhytomyr Ivan Franko State University
[3] Kharkiv State Zooveterinary Academy
E-mail: s.mezhzherin@gmail.com

GEOGRAPHICAL PARTHENOGENESIS OF EARTHWORMS (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) SPECIES COMMUNITIES IN THE SITUATION OF OPEN LANDSCAPES IN UKRAINE

The earthworms communities of the open landscapes of Ukraine confirm the geographic heterogeneity associated with the species-specific peculiarities of the reproduction of the constituent species. In the northwestern regions of Ukraine predominating species are amphimictic, otherwise in the eastern and southern regions the parthenogenetic species are dominating. The alternative character of the distribution of parthenogenetic and amphimictic species in the direction from northwest to southeast is confirmed by correlation analysis. It was revealed a negative dependence between the species richness of the community at the regional level and the representation of parthenogenetic earthworms in it. The predominance of parthenogenetic species in areas with dry and continental climates and depleted species composition gives the reason to consider the application of the concept of geographic parthenogenesis to the distribution of patterns of amphimictic and parthenogenetic earthworms species. Besides, there is no reason to consider parthenogenetic lumbricids are extremophiles; in this situation, it would be more accurate to classify them as highly tolerant organisms.

Keywords: *Lumbricidae, geographical parthenogenesis, open landscapes.*