

ОСОБЛИВОСТІ ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ АМФІМІКТИЧНОГО ДОЩОВОГО ЧЕРВ'ЯКА *APORRECTODEA CALIGINOSA* (OLIGOSCHAETA, LUMBRICIDAE) В МЕЖАХ УКРАЇНИ

С.В. МЕЖЖЕРІН¹, Ю.Ю. ЧАЙКА², Р.П. ВЛАСЕНКО², О.І. ЖАЛАЙ¹, О.В. ГАРБАР²

¹ Інститут зоології імені І.І. Шмальгаузена НАНУ, 01030 Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15, Україна

² Житомирський державний університет імені Івана Франка, 10008 Житомир, вул. Велика Бердичівська, 40, Україна

E-mail: smezhzherin@gmail.com, juli.7110308@gmail.com

Генетична диференціація популяцій амфіміктичного дощового черв'яка *A. caliginosa* на території України досліджена шляхом аналізу мінливості поліалельного локусу *Es-4*. Встановлено, що поселення цього виду характеризуються показником $F_{st} = 0,13$, що означає генетичну гетерогенність вище середнього рівня. Значення цього індексу залежать від розмірів груп популяцій. Причому ці зміни можуть бути представлені як стрибок від невірогідних міждемових відмінностей до статистично вірогідних, отриманих при аналізі географічних віддалених популяцій, зі стабілізацією значень індексу F_{st} в макромасштабі. Така ситуація адекватна моделі генетично однорідного поселення, що виникає разово на великому просторі, вторинна диференціація якого викликана внутрішніми міграціями і ефектом засновника, що відповідає законамірностям, зазначеним для популяцій цього виду в Північній Америці. Порівняння просторової диференціації популяцій *A. caliginosa* з генетично, екологічно і ареалогічно близьким партеногенетичним видом *A. trapezoides* в межах України показало, що у апоміктичного виду інший тип географічної диференціації популяцій. Йому властива вікарна структура поселень, при якій одна клонова форма заміщає іншу, причому найбільшою мірою відрізняються генотипи клонів популяцій на дистанції. Це означає, що між віддаленими поселеннями дощових черв'яків в межах України відсутні міграції, а причини альтернативного характеру генетичного розподілу поселень амфіміктичного і апоміктичного видів пов'язані з механізмами формування генетичного різноманіття. У популяціях амфіміктичних видів максимальне генотипове різноманіття досягається за рахунок рекомбінації і реалізується на індивідуальному рівні в межах популяцій, а у клонових видів воно обумовлено мутаціями і проявляється як міжгрупова мінливість.

Ключові слова: *Aporrectodea*, дощові черви, популяції, амфіміккус, партеногенез, F -статистика.

Вступ. Дощові черви родини Lumbricidae – популярні об'єкти еволюційних та популяцій-

но-генетичних досліджень. Причинами є їх масовість й екологічна значущість, клонове розмноження багаточисельних партеногенетичних видів, а також інвазійні процеси в масштабах Земної кулі, що стали одним із факторів змін екосистем (Hendrix et al, 2008). Традиційний інтерес генетиків викликають клонові популяції партеногенетичних алополіплоїдних видів (Janike, Selander, 1979; Tehivua, Saura, 2008; Mezhzherin et al, 2017; Shekhovtsov et al, 2020), тоді як особливості генетичної структури поселень диплоїдних амфіміктичних видів залишаються малодослідженими. По суті, є лише одна публікація, в якій на обширному матеріалі описано генетичну структуру поселень одного з наймасовіших видів дощових черв'яків помірної зони Північної Америки *Aporrectodea tuberculata* (Stille et al, 1980). Аналіз генетичної структури цього виду шляхом алозимного аналізу виявив досить значний рівень диференціації його поселень. При цьому основний внесок у просторову гетерогенність належить популяціям віддаленим на декілька десятків кілометрів. Якщо сусідні демові популяції виявляються надзвичайно схожими генетично, що цілком очікувано, то незначний внесок в просторову диференціацію географічно віддалених популяцій виявився досить несподіваним, це автори публікації пояснюється міграційними процесами.

Філогенетичний аналіз показав (Perez-Losada et al, 2009, 2012), що *A. tuberculata* є конспецифічним амфіміктичному виду-космополіту *A. caliginosa*, який є одним з наймасовіших представників родини Lumbricidae в межах України. Ця обставина дозволяє провести порівняльне дослідження генетичної структури поселень виду в масштабах обширного ареалу, який охоплює позатропічні регіони Старого

© С.В. МЕЖЖЕРІН, Ю.Ю. ЧАЙКА, Р.П. ВЛАСЕНКО, О.І. ЖАЛАЙ, О.В. ГАРБАР, 2021

та Нового Світу. У разі відтворення результату, отриманого в північноамериканській частині ареалу, особливості просторової диференціації популяцій *A. caliginosa* можна екстраполювати й на інші амфіміктичні види дощових черв'їв, що є цілком адекватним, адже це один з найпоширеніших і наймасовіших видів люмбрицид Голарктики.

Особливої інтриги даному дослідженню надає й можливість безпосереднього зіставлення просторової структури *A. caliginosa* з особливостями географічної диференціації екологічно та генетично близького йому виду *A. trapezoides*. Цей партеногенетичний алотриплоїдний вид, одним із батьківських видів якого є *A. caliginosa* (Mezhzherin et al, 2017), мешкає разом з останнім у відкритих ландшафтах по всій території України. Генетична структура його поселень була детально вивчена раніше (Mezhzherin et al, 2008). В результаті чого встановлено, що для популяцій *A. trapezoides* характерна поліклональність та високий ступінь просторової генетичної диференціації, що полягає у вікарній структурі поселень, при якій одна клонова форма заміщує іншу. Порівняльний аналіз особливостей просторової генетичної структури цих двох екологічно і ареологічно подібних видів є цінним не лише як самостійне дослідження, воно дозволяє розкрити особливості мікроеволюції амфіміктичних й апоміктичних видів, а також впритул підійти до вирішення проблеми еволюційного переважання амфіміксису.

Матеріали і методи. Фактичною основою даного дослідження послужила 1083 особини *A. caliginosa*, що складають 61 вибірку, що були зібрані по всіх регіонах України (рис. 1). Найбільше число вибірок взято з Континентальної біогеографічної зони, що охоплює Лісову та Лісостепову географічні зони України, де цей вид значно чисельніший, ніж в Степовій біогеографічній зоні, в якій він є спорадичним.

Визначення видової приналежності здійснювалося шляхом мультилокусного аналізу чотирьох ферментних систем: аспартатамінотрансферази, малатдегідрогенази, неспецифічних естераз і супероксиддисмутази. Високо поліморфним виявився тільки локус *Es-4*, представлений п'ятьма алелями, три з яких зустрічалися з високою частотою, що дозволяє

повноцінно використовувати його для аналізу просторової структури популяцій *A. caliginosa*.

Гелевий електрофорез з подальшим фарбуванням гелів за стандартними методиками, здійснена в 7,5%-ному поліакриламідному гелі і трис-ЕДТА-боратній системі буферів (Peacock et al, 1965).

В якості параметрів генетичної структурованості популяцій використані два стандартних індекси *F*-статистиці (Wright, 1965; Nei, 1977), які застосовуються для оцінки генетичної структурованості популяцій.

Індекс фіксації генотипів (*F_i*) розраховувався за формулою $F_i = 1 - Het(obs)/Het(exp)$, де *Het* (obs) – фактична, а *Het* (exp) – очікувана гетерозиготності. Значення індексу змінюється в діапазоні від –1 до 1. Негативні значення свідчать про надлишок гетерозигот, у крайньому разі – повну відсутність гомозигот. Позитивні значення – про дефіцит гетерозигот, а гранично екстремальна ситуація $F_i = 1$ – їх відсутність у популяції. Причини відхилень від нульового значення, що відповідає рівноважному стану популяції, пов'язані з обмеженням амфіміксису. Надлишок гетерозигот – рідкісна ситуація, як правило, викликана клонуванням, дефіцит – більш звичайне явище, що зумовлене обмеженням на схрещування певних генотипів. Це може бути зумовлено як самоzapлідненням, так і ефектом Валунда – надлишком гомозигот, викликаним змішуванням популяцій, що відрізняються за частотами генів. За ступенем прояву ефекту Валунда можна оцінювати ступінь гетерогенності регіональних груп популяцій. Вірогідність нерівноважності перевіряється зіставленням фактичного і очікуваного розподілів генотипів за критерієм χ^2 .

Стандартизована генетична варіанса або *F_{st}*-індекс використовується для оцінки диференціації груп популяцій. Він являє собою співвідношення двох дисперсій. Емпіричної, отриманої на основі розрахунків дисперсії на рівні субпопуляцій, що складають загальну популяцію, і теоретичної за усередненими для загальної популяції значеннями. Для розрахунку використовується формула:

$$F_{st} = \sigma^2 / (P - p_i)^2,$$

де *P* – середня частота алеля, а *p_i* – частота

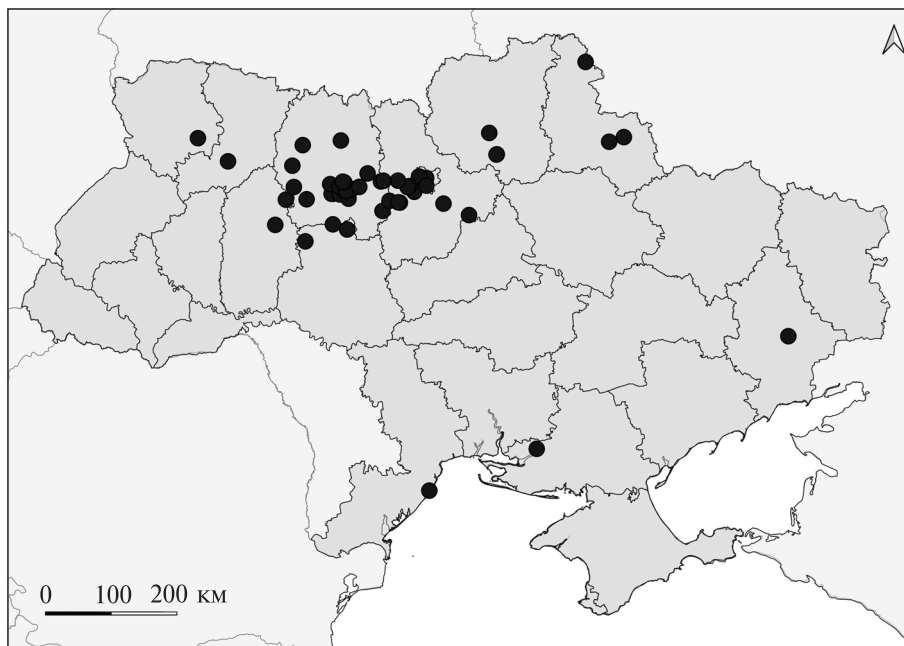


Рис. 1. Місця вибірок дощового черв'яка *A. caliginosa*

та алелі в *i*-тій вибірці. Значення σ^2 розраховується за такою формулою:

$$\sigma^2 = \frac{\sum (P - p_i)^2}{k},$$

де *k* – число вибірок. Нульова гіпотеза, згідно з якою $F_{st} = 0$, спростовується за допомогою критерію χ^2 , що зазвичай розраховується за формулою $\chi^2 = 2NF_{st}$, де *N* – загальне число особин, а за число ступенів свободи приймається *k*-1. Значення індексу змінюється в діапазоні від 0 до 1. У першому випадку це повна генетична ідентичність сукупності популяцій, у другому – максимальна диференціація, пов'язана з фіксаціями альтернативних алелів в різних популяціях.

Результати. Статистичний аналіз мінливості трьох основних алелів локусу *Es-4* в узагальненій вибірці *A. caliginosa* з території України показує рівні значення середньої частоти, близькі межі варіювання по субпопуляціям, а також однакову дисперсію і ступінь диференціації популяцій цього виду по всій території України, оцінену за індексом F_{st} (табл. 1), який у всіх трьох випадках має високо вірогідні значення. Це свідчить про наявну просторово-генетичну гетерогенність поселень цього виду в межах України.

При цьому в межах території України не вдалось виявити трендів в географічній мінливості частот генів. Зокрема відсутні вірогідні

Таблиця 1. Статистичні показники мінливості алелів локусу *Es-4* в популяціях ґрунтового черв'яка *A. caliginosa* в межах України

Алель	N	M	σ	Min-max	F_{st}
Es-4a	61	0,36	0,17	0–0,78	0,13 *
Es-4b	61	0,31	0,17	0,01–0,86	0,13 *
Es-4c	61	0,34	0,17	0,08–0,77	0,13 *

Примітка. *N* – число субпопуляцій, *M* – середньопопуляційна частота алеля, σ^2 – його дисперсія в межах досліджуваної території, Min-max – мінімальні та максимальні частоти. * Структура популяції має вірогідні значення показника гетерогенності F_{st} на рівні $p < 0,001$.

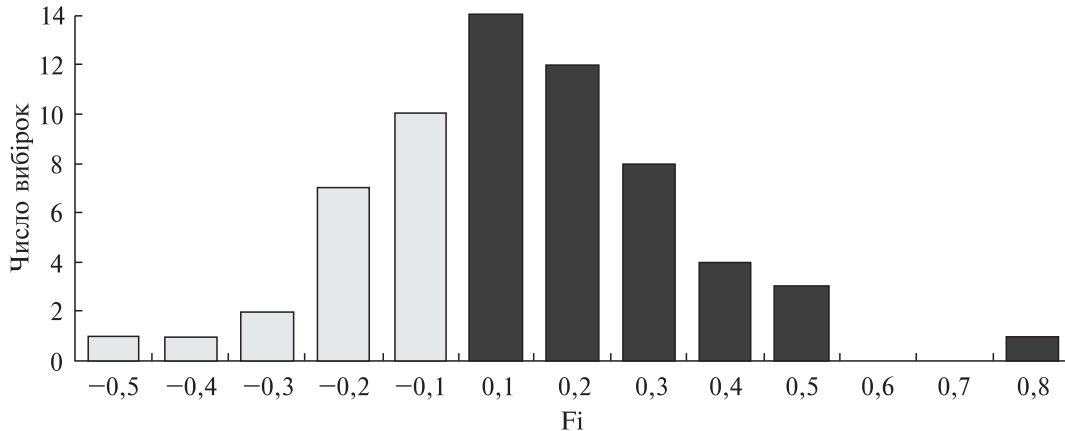


Рис. 2. Розподіл індексу фіксації (F_i) в субпопуляціях *A. caliginosa* в межах України

значення коефіцієнтів кореляції між частотами алелей у вибірках з довготою чи широтою. Це свідчить, що в межах досліджуваної території відсутня клінальна мінливість і генні потоки, а генетична гетерогенність поселення цього виду в межах України носить мозаїчний характер.

Перевірка відповідності емпіричних і теоретичних розподілів генотипів локусу *Es-4* вказує на їх рівноважність у більшості досліджених популяцій. Виключення складає лише вибірка з Київської області з дефіцитом гетерозигот. Проте, при аналізі розподілу індексу F_i в 61 дослідженій вибірці очевидним є зміщення в бік позитивних значень (рис. 2), що підтверджується статистичними розрахунками ($F_i = 0,08 \pm 0,027$, $t = 2,74$, $p < 0,01$). Це свідчить про певну тенденцію до дефіциту гетерозигот в популяціях, причиною якого, найімовірніше, є певний рівень самозапліднення, властивий більшості гермафродитних тварин (Ramm et al, 2015), в тому числі, і кільчастим червам (Diaz Cosin et al, 2011).

Аналіз значень F_{st} -індексу показує, що в групах вибірок різного ступеня просторового відокремлення його значення варіюють від 0,03 до 0,15 (табл. 2), а вірогідні величини починаються з $F_{st} = 0,08$. При відстані, що розділяє субпопуляції однієї групи, до 30 км значення цього індексу знаходяться в інтервалі від 0,03 до 0,13 при середньому $F_{st} = 0,07$ (табл. 3). Генетична гетерогенність популяційних груп, субпопуляції яких розділені відстанню 30–200 км, значення F_{st} в середньому є істотно вищими і складають 0,10. При цьому

найбільше значення не перевищує максимального значення попереднього рівня. При відстані між вибірками 201–400 км значення індексу F_{st} коливаються від 0,13 до 0,15, а в діапазоні 401–800 км показник стабілізується на рівні 0,13–0,14. Це значить, що в міру збільшення площі, яку займає група популяцій, спостерігається тенденція збільшення гетерогенності популяцій, що підтверджує кореляційний аналіз ($r = 0,51$; $p < 0,05$). Однак цей процес триває лише до певної міри. Адже тенденція зростання генетичної гетерогенності групи популяцій у міру збільшення площі, яку вони займають, не має чітко вираженого лінійного характеру. Найбільші зміни індексу F_{st} мають місце при переході від угруповань найменших розмірів до середніх, субпопуляції яких розділені дистанцією від 30 до 200 км. Тоді як в наймасштабніших угрупованнях, що охоплюють кілька областей і навіть всю територію України (діапазон 200–800 км), індекс F_{st} стабілізується на рівні 0,13. Подібним чином змінюється індекс F_i , що, однак, дає менш виразні значення (табл. 2).

Оцінка генетичної гетерогенності популяцій *A. caliginosa*, отримана на території України, відповідає значенням генетичної диференціації поселень цього виду дощових червів в Північній Америці (Stille et al, 1980). Так, середній показник генетичної гетерогенності поселень, розрахований для чотирьох алелей гомологічного локусу неспецифічних естераз, в американських популяціях дає ті самі значення, що і в Україні $F_{st} = 0,13$. Для двох

інших локусів *Got-1* і *Got-2*, поліморфних в американських популяціях, значення індексу було декілька нижчим 0,09 та 0,1 відповідно. Незначне зниження індексу, розрахованого для двох останніх локусів, обумовлене істотно меншим рівнем їх гетерозиготності порівняно з локусом *Es-4* (*Es-5* за номенклатурою американських дослідників).

Обговорення результатів. Резюмуючи отримані результати, можна стверджувати, що поселення *A. caliginosa*, одного з наймасовіших амфіміктичних видів дощових черв'яків, в межах України відповідають мозаїчній моделі генетичної диференціації, оскільки характер відмінностей його популяцій не можна пояснити ані клінальною мінливістю, ані генними потоками. Особливостями структурування поселення цього виду слід вважати: 1) в певній мірі передбачуваний стрибок значень показника генетичної гетерогенності від мінімальних до високих при переході від демових поселень до географічних популяцій; 2) неочікувану стабілізацію показника гетерогенності в великих

популяційних групах, що охоплюють значні території. Такого роду просторова диференціація групи популяцій адекватна моделі разового первинного генетично однорідного і великого за площею поселення, диференціація якого має вторинний характер і обумовлена лише міграційними процесами і ефектами засновника в його межах (Altukhov, 2003).

Отримані результати дослідження популяцій *A. caliginosa* в межах України в цілому відповідають характеру і ступеню генетичної диференціації цього виду в Північній Америці (Stille et al, 1980). Зміни рівня генетичної диференціації в міру збільшення розмірів поселень в обох випадках носять не лінійний характер і можуть бути описані як стрибки від мінімальних междемових відмінностей до суттєвих між географічними популяціями зі стабілізацією в макромасштабі. Дуже близькими виявилися і показники генетичної гетерогенності американських і європейських поселень цього виду, що були оцінені за показником *F_{st}*. В обох випадках оцінка генетичної гетероген-

Таблиця 2. Індеси (*F_i*, *F_{st}*), що відображають просторову неоднорідність груп субпопуляцій *A. caliginosa* різного географічного масштабу

Група популяцій	D	N	n	<i>F_i</i>	<i>F_{st}</i>
с. Кожухівка (Васильківський район)	1	3	66	0,11	0,04
м. Житомир	10	6	154	0,05	0,03
м. Київ	15	3	72	0,23	0,10
Житомирський район (південна частина)	15	5	99	0,08	0,07
Житомирський район та м. Житомир	30	18	353	0,09	0,08
Ніжинський район	30	3	58	0,05	0,04
Фастівський район	10	3	48	0,36	0,13
Макарівський район	40	4	53	0,19	0,08
Вінницька область	70	3	31	0,48	0,13
Сумська область	120	3	36	0,04	0,05
Київська область	140	17	295	0,22	0,14
Житомирська область	150	29	592	0,11	0,13
Сумська та Чернігівська області	200	6	94	0,06	0,04
Волинь + Поділля	275	7	88	0,33	0,15
Житомирська та Київська область	281	45	872	0,15	0,13
Волинь, Поділля та Житомирська області	295	37	680	0,14	0,13
Континентальна біогеографічна зона Правобережжя	400	52	960	0,17	0,14
Континентальна біогеографічна зона в цілому	600	58	1054	0,16	0,13
Україна в цілому	900	61	1083	0,20	0,13

Примітка. D – максимальна відстань між субпопуляціями, N – число вибірок, n – число особин. Напівжирним шрифтом відмічено вірогідні значення.

ності, здійснена за гомологічними локусами, була на рівні $F_{st} = 0,13$. Цей рівень диференціації слід розглядати як вищий за середній. Він істотно перевищує показники генетичної диференціації географічних популяцій комах (Eanes et al, 1978), прісноводних риб сусідніх річкових систем (Avice, Felley, 1979), демів хатніх мишей (Selander, 1970), де індекс F_{st} варіює в межах 0,01–0,05. Отриманий рівень диференціації популяцій дощових черв'яків відповідає розподілу територіальних груп малорухомих організмів. Наприклад, у поселенні сухопутного молюска *Helix aspersa* великого мегаполісу цей індекс становить 0,11, а у групі популяцій з декількох великих міст досягає 0,16 (Selander Kaufman, 1975). Показник F_{st} дощових черв'яків в межах України виявляється не набагато меншим, ніж значення 0,15, що було отримане для всієї людської популяції (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971).

Співвідношення показників і характеру генетичної диференціації популяцій *A. caliginosa* Європи та Північної Америки, очевидно, може розглядатись як певний стандарт і для інших широкоареальних амфіміктичних видів дощових черв'яків Голарктики.

Неабиякий інтерес викликає порівняльний аналіз особливостей генетичної диференціації поселень амфіміктичного *A. caliginosa* і близькоспорідненого алотриплоїдного партеногенетичного виду *A. trapezoides* в межах України, географічна структура поселень останнього була детально вивчена раніше (Mezhzherin et al, 2008). Види, що порівнюються – космополіти, генетично, ареологічно і екологічно подібні між собою. Це типові для території України масові дощові черви, популяції яких приурочені до помірно зволених ландшафтів, де утворюють спільні поселення. При цьому генетична структура популяцій *A. trapezoides* кардинально відрізняється від *A. caliginosa*, причому не лише клоновою організацією, а й характером просторово-генетичної диференціації. Апоміктичному виду *A. trapezoides* властива вікарна структура поселень. Якщо демові популяції цього виду практично не відрізняються одна від одної за складом клонових біотипів, у помірковано віддалених, частіше за все, відбувається зміна домінуючого біотипа, то у популяцій, що дистанційовані значною географічною

відстанню, має місце повне заміщення складу біотипів. Отже просторова генетична структура *A. trapezoides*, на відміну від *A. caliginosa*, чітко відповідає концепції: чим більше відстань, що розділяє популяції, тим вище рівень їх генетичної диференціації.

Стабільна вікарна структура поселень, коли один клон *A. trapezoides* в географічному просторі заміщує інший, доводить відсутність міграційних потоків в поселеннях цього виду в межах України. Це положення може бути застосовано і до *A. caliginosa*, що має такий саме тип ареалу і практичну однакову з *A. trapezoides* ландшафтно-біотопічну приуроченість. Це означає, що формування особливостей генетичної структури амфіміктичного і апоміктичного видів дощових черв'яків не пов'язане з міграційними процесами, а відбувається за рахунок різних репродуктивних і еволюційних стратегій. У амфіміктичного виду генетичне різноманіття проявляється на рівні окремих особин і зосереджене всередині популяцій, а у апоміктичного воно носить характер групової мінливості.

Відмінності в організації генетичного різноманіття популяцій амфіміктичних і апоміктичних видів дають змогу обговорити причини панування амфіміксису у високоорганізованих тварин. З одного боку, амфіміксис – це відмінна риса еволюційно просунутих груп тварин, що з позицій селективної еволюційної парадигми має означати більшу пристосувальну ефективність такого способу розмноження. З іншого боку, втрата половини репродуктив-

Таблиця 3. Середні значення індексу гетерогенності популяцій F_{st} у дощового черв'яка *A. caliginosa* в популяційних групах різного розміру

D, км	N	M	Min-Max
1–30	7	0,07	0,03–0,13
31–100	2	0,11	0,08–0,13
101–200	4	0,09	0,04–0,14
201–400	3	0,14	0,13–0,15
401–800	3	0,13	0,13–0,14

Примітка. D – максимальна відстань між субпопуляціями в межах просторової групи, N – число вибірок, M – середні значення індексу F_{st} , Min-Max – межі його варіювання.

ного потенціалу популяції за рахунок самців робить ціну двостатевого амфіміксиса дуже високою (Maynard Smith, 1978). У більшості випадків цю суперечність усувають, пояснюючи обов'язковість амфіміктичного розмноження, перевагами рекомбінаційної мінливості (Maynard Smith, 1978; Stearns, 1987; Barton, Charlesworth, 1998; Gandon, Otto, 2007). Вважається, що виникаючі внаслідок рекомбінацій вдалі генотипові сполучення дозволяють організмам надати швидкі і ефективні відповіді на дії несприятливих чинників, серед яких, зокрема, еволюційні зміни патогенних одноклітинних організмів, темпи еволюції яких є вищими за темпи еволюції багатоклітинних хозяїв.

У подібних інтерпретаціях, заснованих на протиставленні амфіміксису й апоміксису, однак, є слабке місце. Вважається що генетичне різноманіття організмів, що розмножуються клоново, дуже обмежене, адже при апоміксисі утворюється генетично ідентичне потомство і відповідно однорідні поселення. Але це зовсім не так. Дослідження генетичної структури клонових видів свідчать про їх величезне генотипове різноманіття. В результаті у апоміктичних видів, в тому числі і дощових черв'яків, нормою є поліклоновість (Mezhzherin et al., 2017). Причому кількість клонів може бути настільки значною, що такі випадки трактують як еволюційну гіперваріабельність (Сувинська, Неберт 2002), яка може інколи проявлятися в межах однієї популяції і завжди має місце впродовж ареалу.

В контексті даної роботи це означає, що вид *A. caliginosa* з амфіміктичним способом розмноження реалізує переваги рекомбінації та індивідуального генетичного різноманіття головним чином всередині популяцій, при відносній однотиповості популяцій на великому просторі. Тоді як генетична різnorodність партеногенетичного виду *A. trapezoides* має груповий характер і досягається у формі поліклонових поселень впродовж ареалу. Здійснення тієї чи іншої стратегії робить дощових черв'яків з різним типом розмноження однаково пристосованими. Адже як *A. caliginosa*, так і *A. trapezoides* досягають біологічного прогресу: мають величезні космополітні ареали і високу щільність поселень. Це дозволяє зробити висновки, що мейотична рекомбінація, як така,

не є ключовою причиною еволюційного переважання амфіміксису в найбільш еволюційно просунутих систематичних групах тварин.

Дотримання етичних стандартів. Ця стаття не містить будь-яких досліджень за участю людей і хребетних тварин в якості об'єктів дослідження.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Наукові дослідження не фінансувалися з боку сторонніх комерційних організацій.

THE FEATURES OF THE GENETIC STRUCTURE OF THE AMPHIMICTIC EARTHWORM *APORRECTODEA CALIGINOSA* (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) POPULATIONS WITHIN UKRAINE

S.V. Mezhzherin, Yu.Yu. Chayka, R.P. Vlasenko, O.I. Zhalay, O.V. Garbar

I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine, 01030 Kyiv, vul. B. Khmelnytskogo, 15, Ukraine
Zhytomyr Ivan Franko Stste University, 40, Velyka Berdychivska Str. Zhytomyr, Ukraine, 10008

E-mail: smezhzherin@gmail.com, juli.7110308@gmail.com

Genetic differentiation of the amphimictic earthworm *A. caliginosa* populations was investigated in the territory of Ukraine by analyzing the variability of the polyallelic locus Es-4. It was established that the settlements of this species are characterized as $F_{st} = 0.13$, which means genetic heterogeneity above the average level. The values of this index depend on the size of the population groups. Moreover, these changes can be represented as a leap from insignificant interdeme differences to statistically significant ones, obtained in the analysis of geographically remote populations, with the stabilization of the F_{st} index values on the macroscale. This situation is reasonable for the model of a genetically homogeneous settlement that arose once over a large area, the secondary differentiation of which was caused by internal migrations and the founder effect, which is in agreement with the regularities observed for populations of this species in North America. The comparison of the spatial differentiation of *A. caliginosa* populations with the genetically, ecologically and arealogically close parthenogenetic *A. trapezoides* species within Ukraine showed that the apomictic species has a different type of geographical differentiation of populations. It is characterized by a vicarious structure of settlements, in which one clonal form replaces another and the genotypes of clones of distant populations differ the

most. It means that there are no migrations between remote settlements of earthworms within Ukraine and the reasons for the alternative nature of the genetic subdivision of amphimictic and apomictic species settlements are associated with the mechanisms of forming genetic diversity. In amphimictic species populations the maximum genotypic diversity is achieved through recombinations and is realized at the individual level within populations and in clonal species it is due to mutations and appears as intergroup variability.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Altukhov YuP. (2003) Genetic processes in populations. Academperiodic, Moscow, 431p
- Avise JC, Felley I. (1979) Population structure of freshwater fishes I. Genetic variation of bluegill (*Lepomis macrochirus*) population in man made reservoirs. *Evolution* 33(1):15–26. doi: 10.1111/j.1558-5646.1979.tb04658.x
- Barton NH, Charlesworth B. (1998) Why sex and recombination. *Science* 281:1986–1990. doi: 10.1126/science.281.5385.1986
- Cavali-Sforza LL, Bodmer WF. (1971) The genetics of human populations. Freeman, San Francisco, p 265
- Ciwinska A, Hebert PDW. (2002) Origins of clonal diversity in the hypervariable asexual ostaracod *Cyprrodopsis vidua*. *J Evol Biol* 15(1):134–145. doi: 10.1046/j.1420-9101.2002.00362.x
- Diaz Cosin DJ, Novo M, Femandy R. (2011) Reproduction of earthworms: sexual selection and parthenogenesis. In: A. Caraca (ed) *Biology of earthworms*, vol 24. Springer, Heidelberg: 69–86. doi: 10.1007/978-3-642-14636-7_5
- Eanes WF, Koehn RK. (1978) An analysis of genetic structure in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. *Evolution* 32(4):784–797. doi: 10.1111/j.1558-5646.1978.tb04633.x
- Gandon S, Otto SP. (2007) The evolution of sex and recombination in response to abiotic or coevolutionary fluctuations in epistasis. *Genetics* 175(4):1835–1853. doi: 10.1534/genetics.106.066399
- Hendrix PF, Mac Callahan A, Drake JM, Huang ChY, James SW, Snyder BA, Zhang W. (2008) Pandora's Box contained bait: the global problem of introduced earthworms *Ann Rev Ecol, Evol, Syst* 39:593–613. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173426
- Jaenike J, Selander RK. (1979) Evolution and ecology of parthenogenesis in earthworms. *American Zoologist* 19(3):729–737. doi: 10.1093/icb/19.3.729
- Maynard Smith J. (1978) The evolution of sex. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 242 p
- Mezhzherin SV, Harbar AV, Vlasenko RP, Onishchuk IP, Kotsyuba IYu, Zhalay EI. (2018) Evolutionary paradox of parthenogenetic earthworms. *Naukova Dumka, Kiev*, 232 p
- Mezhzherin SV, Vlasenko RP, Garbar AV. (2008) Features of genetic structure of the earthworm *Aporrectodea* (superspecies) *caliginosa* (Oligochaeta, Lumbricidae) complex in Ukraine. *Cytol Genet* 42(4): 256–262
- Nei M. (1977) F-statistics and the analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann Hum Genet* 41:225–233. doi: 10.1111/j.1469-1809.1977.tb01918.x
- Peacock FC, Bunting SL, Queen KG. (1965) Serum protein electrophoresis in acrylamide gel patterns from normal human subjects. *Science* 147:1451–1455
- Perez-Losada M, Ricoy M, Marshall JC, Dominguez J. (2009) Phylogenetic assessment of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* species complex (Oligochaeta: Lumbricidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52(2):293–302. doi: 10.1016/j.ympev.2009.04.003
- Perez-Losada M, Bloch R, Breinholt JW, Pfenninger M, Dominguez J. (2012) Taxonomic assessment of Lumbricidae (Oligochaeta) earthworm genera using DNA barcodes. *Europ J Soil Biol* 48:41–47. doi: 10.1016/j.ejsobi.2011.10.003
- Ramm SA, Schlatter A, Poirier M, Schärer L. (2015) Hypodermic self-insemination as reproductive assurance strategy. *Proceedings, Biol Sci* 282(1811): 20150660. doi: 10.1098/rspb.2015.0660
- Selander RK, Kaufman DW. (1975) Genetic structure of populations of the brown snail (*Helix aspersa*). *Evolution* 29(3):385–401. doi: 10.1111/j.1558-5646.1975.tb00829.x
- Shekhovtsov SV, Derzhinsky YeA, Golovanova EV, Peltek SE. (2020) Phylogeography and genetic lineages of *Aporrectodea rosea* (Lumbricidae, Annelida). *Europ J Soil Biol* 99:103191 .doi: 10.1016/j.ejsobi.2020.103191
- Stearns SC. (1987) Why sex evolved and the differences it makes. *The Evolution of Sex and its Consequences*, Birkhäuser, Basel:15–31. doi: 10.1007/978-3-0348-6273-8
- Stille B, Ochman H, Selander RK. (1980) Genetic structure of populations of the earthworm *Aporrectodea tuberculata*. *Oikos* 34(2):195–201. doi: 10.2307/3544182
- Terhivuo J, Saura A. (2006) Dispersal and clonal diversity of North-European parthenogenetic earthworms. *Biological Invasions* 8(6):1205–1218. doi: 10.1007/978-1-4020-5429-7_2
- Wright S. (1965) The interpretation of population structure by F-statistics with special regards to system of mating. *Evolution* 9(3):395–420. doi: 10.2307/2406450

Надійшла в редакцію 01.03.21
Після доопрацювання 21.04.21
Прийнята до друку 18.09.21