

УДК 595.384.1:575.2

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

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

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

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

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

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

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

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

Введение

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

большинством исследователей широкоареальных вида.

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

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

Материал и методы

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

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

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

Результаты и их обсуждение

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

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

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

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

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

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



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

Таблица 1. Распределения генотипов аллозимных локусов в выборках речных раков

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Примечание. Достоверные отличия по индексам отсутствуют

Заключение

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

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

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

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

Отримано: 23 серпня 2012 р.

Прийнято до друку: 14 листопада 2012 р.