

УДК 576.895.1:575.22

**ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ
ПАРАЗИТОВ И ХОЗЯЕВ (НА ПРИМЕРЕ ГЕЛЬМИНТОВ
ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ *RANA ARVALIS* NILSSON)**

© О. Н. Жигилева

Тюменский государственный университет, биологический факультет,
кафедра экологии и генетики,
ул. Пирогова, 3, Тюмень, 625043.
E-mail: zhigileva@mail.ru
Поступила 10.03.2009

С использованием метода гель-электрофореза белков изучена генетическая структура популяций четырех видов гельминтов остромордой лягушки *Rana arvalis* в сравнении с популяционно-генетической структурой хозяина. У паразитов по сравнению с хозяином сильнее выражено отклонение от равновесия генотипических частот и выше степень межпопуляционных генетических различий. Показатели генетической изменчивости у трех из четырех изученных видов гельминтов лягушек ниже, чем у хозяина, и ниже средних показателей свободноживущих беспозвоночных животных, что не согласуется с представлением об их полигостальности и широком распространении.

Ключевые слова: гельминты, *Rana arvalis*, популяционно-генетическая структура, белковый полиморфизм, гетерозиготность.

Исследование популяционной структуры паразитических организмов вызывает большой интерес, но до сих пор остается трудно разрешимой задачей. Это связано с двумерностью их среды обитания, наличием сложных жизненных циклов и неравномерным распределением в популяциях хозяев. Это вызывает неоднозначность трактовки понятия популяции у паразитов, трудности при определении ее границ и территории обитания, при классификации внутривидовых подразделений (Ройтман, 1982; Гранович, 1996; Балашов, 2000). Решение этих вопросов требует накопления большого фактического материала о структуре популяций самых разных групп паразитов. Изучение популяционной структуры любых видов, в том числе паразитических, на современном этапе не возможно без применения генетических методов. Новые методы изучения полиморфизма ДНК путем секвенирования или ПЦР-анализа более подходят для выяснения спорных вопросов систематики и филогении. Для экологических исследований — в оценке степени гетерогенности особей в популяциях предпочтительнее методы учета реализованной в фенотипах генетической измен-

чивости. Метод гель-электрофореза белков, ставший классическим методом изучения внутривидовой структуры, обладает высокой разрешающей способностью, а результаты, получаемые методами анализа ДНК и электрофореза белков, хорошо коррелируют между собой (Сафьянова, 2001). Следует отметить, что изучение популяций паразитов требует параллельного исследования популяционной структуры хозяев, поскольку популяционно-генетические взаимодействия между ними, по-видимому, определяют многие аспекты их взаимоотношений на надорганизменном уровне (Контримавичус, 1982; Афанасьев и др., 1999; Meagher, 1999).

Целью данной работы было сравнительное изучение генетической структуры сопряженных популяций паразитов и хозяев (на примере остромордой лягушки и ее гельминтов). Для достижения цели решались следующие задачи: 1) изучить генетическую структуру взаимосвязанных популяций остромордой лягушки и ее гельминтов; 2) сравнить состояние генетической структуры популяций хозяина и разных видов паразитов в разных экологических условиях; 3) определить степень межпопуляционных генетических различий хозяина и паразитов; 4) оценить уровни генетической изменчивости гельминтов и их соотношение с уровнем изменчивости хозяина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служила остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842 из различных районов Западной Сибири и ее паразиты — легочные трематоды *Haplometra cylindracea* Zeder, 1800 и нематоды *Rhabdias bufonis* Schrank, 1788, кишечные нематоды *Oswaldocruzia filiformis* Goeze, 1782 и *Cosmocerca ornata* Dujardin, 1845. Всего отловлено 446 особей лягушек, из них 124 особи — в Нижне-Тавдинском р-не Тюменской обл. в окрестностях оз. Кучак, в черте г. Тюмени на территории лесопитомника — 91 особь, в г. Ирбите Свердловской обл. — 81 особь, в окрестностях с. Новоберезовка Аромашевского р-на Тюменской обл. — 150 особей. Ирбит характеризуется как крайняя западная точка из исследованных, Аромашево находится на 360 км восточнее и на 1° южнее Ирбита. Кучак и Тюмень занимают промежуточное, равноудаленное от крайних пунктов положение, причем Кучак находится севернее Тюмени на 70 км (рис. 1). Паразитов добывали, вскрывая легкие и желудочно-кишечный тракт хозяев (Ивашкин и др., 1971). Определение гельминтов производили по Рыжикову и др. (1980).

Для электрофоретического анализа использовали скелетные мышцы лягушек, пробы которых хранили в замороженном состоянии. Перед электрофоретическим исследованием ткань гомогенизировали в Трис-НСI буфере (рН 8.3), центрифугировали при 3 000 об/мин в течение 30 мин, супернатант смешивали с 40%-ным раствором сахарозы, подкрашенным бромфеноловым синим, и вносили в лунки геля. Извлеченных из тканей и отмытых в физиологическом растворе червей замораживали, затем гомогенизировали целиком в фосфатном буфере, отстаивали в течение получаса на льду, далее пробы готовили описанным выше способом. Для разделения белков применяли стандартный метод электрофореза в 7.5%-ном полиак-



Рис. 1. Районы сбора материала.

1 — г. Ирбит Свердловской обл., 2 — окрестности биостанции «Озеро Кучак» Нижне-Тавдинского р-на Тюменской обл., 3 — г. Тюмень, 4 — с. Новоберезовка Аромашевского р-на Тюменской обл.

Fig. 1. Collection localities.

риламидном геле с использованием Трис-ЭДТА-боратной буферной системы (рН 8.0) и гелевой Трис-ЭДТА-боратной системы (рН 8.6) (Маурер, 1971). Гистохимическое окрашивание на малатдегидрогеназу НАДФ-зависимую (1.1.1.40), аспаратаминотрансферазу (2.6.1.1.), лактатдегидрогеназу (1.1.1.27), супероксиддисмутазу (1.15.1.1.), неспецифические эстеразы (3.1.1.1, 3.1.1.2), миогены и общий белок (с использованием красителя амидо-черного ББ) проводили по Корочкину и др. (1977). По результатам электрофоретического анализа рассчитаны фактические и теоретические частоты генотипов в соответствии с законом Харди-Вайнберга, доля полиморфных локусов и средняя гетерозиготность на локус по каждой изучаемой выборке. В качестве показателя полиморфности использовали 95%-ный критерий (Хедрик, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для сравнительного анализа генетической структуры взаимодействующих популяций гельминтов и хозяина использовали частоты аллелей белковых локусов. У остромордой лягушки из 13 изученных локусов 7 (Aat-2, Sod, Ldh, Mdh, My-1, My-2 и My-4) оказались полностью мономорфны во всех районах. Для популяций лягушек юга Тюменской обл. (Кучак, Тюмень, Аромашево) характерны высокая частота быстрого аллеля по локусу My-3, соотношение генов 350:650 по локусу Aat-1 (табл. 1). В Ирбите по локусу My-3 преобладает альтернативный аллель, соотношение частот генов по локусу Aat-1 равно 284:710, характерна более высокая частота

Таблица 1

Частоты аллелей белковых локусов у остромордой лягушки

Table 1. Allele frequencies at protein loci tested in moor frog and helminthes

Локус	Аллель	Ирбит	Кучак	Тюмень	Аромашево
<i>Остромордая лягушка</i>					
Es-1	105	0.132*	0.122*	0.227*	0.264*
	100	0.257	0.356	0.432	0.351
Es-2	95	0.610	0.522	0.341	0.385
	100	0.473	0.422	0.773	0.567
Es-3	94	0.527	0.578	0.227	0.433
	100	1.000	0.725	0.932	
Aat-1	89		0.275	0.068	
	140	0.284	0.378	0.41	0.313*
My-3	100	0.716	0.622	0.659	0.687
	100	0.123*	0.955	0.787	
My-5	90	0.877	0.045	0.214	
	100	0.883*	0.643		0.641
	73	0.117	0.357		0.359
Объем выборки		81	124	91	150
Полиморфность, 95 %		0.385	0.385	0.417	0.364
Гетерозиготность		0.129	0.191	0.102	0.135
<i>Haplometra cylindracea</i>					
Aat	140		0.500	0.333	0.575
	100		0.500	0.667	0.425
Es-1	108	0.071	0.073		0.154
	102	0.036*	0.271*		0.397
Белок-3	100	0.893*	0.656	1.000	0.449*
	120	0.417	0.125	0.063	
	100	0.583*	0.875	0.938*	
Объем выборки		14	48	15	39
Полиморфность, 95 %		0.250	0.250	0.286	0.167
Гетерозиготность		0.113	0.059	0.149	0.057
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>					
Es-1	114		0.060	0.071	0.125
	110	0.182	0.240	0.214	0.125
Es-2	100	0.818	0.700	0.714	0.750
	105	0.045			0.375
Es-3	100	0.955	1.000	1.000	0.625
	100	0.813	1.000	1.000	1.000
	93	0.187			
Объем выборки		14	29	14	8
Полиморфность, 95 %		0.286	0.143	0.143	0.286
Гетерозиготность		0.069	0.083	0.061	0.107

Таблица 1 (продолжение)

Локус	Аллель	Ирбит	Кучак	Тюмень	Аромашево
<i>Rhabdias bufonis</i>					
Es-1	120	0.238	0.056		0.250
	110	0.667			0.125
Es-2	100	0.095	0.944	1.000	0.625
	110	0.054		0.250	0.125
	105	0.284	0.167		0.250
Es-3	100	0.662	0.833	0.750	0.625
	106	0.339	0.833	0.500	
Es-4	100	0.661	0.167	0.500	
	82	0.299			
Es-5	100	0.552			
	93	0.448			
Объем выборки		90	18	12	8
Полиморфность, 95 %		0.385	0.333	0.222	0.250
Гетерозиготность		0.129	0.038	0.166	0.156
<i>Cosmocerca ornata</i>					
Ldh-1	109				0.333
	100				0.667
Ldh-2	100				0.833
	80				0.167
Aat	120				0.333
	100				0.667
Es-1	110	0.188			
	106	0.188			0.583
	100	0.625			0.416
Es-2	103	0.107			0.667
	100	0.893			0.333
Es-3	105	0.969			
	100	0.031			
Es-4	110	0.625			
	100	0.375			
Объем выборки		22			12
Полиморфность, 95 %		0.500			0.556
Гетерозиготность		0.190			0.130

Примечание. Здесь и далее * — различия между районами достоверны по сравнению с наименьшим (наибольшим) значением из сравниваемых ($P < 0.05$).

быстрого аллеля по локусу Му-5 и медленного — по локусу Es-1. Распределение частот генотипов по полиморфным локусам не отклонялось от равновесия Харди-Вайнберга во всех исследованных популяциях, за исключением тюменской, где по локусу Es-1 наблюдали недостаток гетерозигот. Это может быть обусловлено тем, что на урбанизированной террито-

рии земноводные сохраняются в определенных местах вблизи водоемов и изолированы в значительной степени от других таких мест обитания. В изолированных популяциях на генетическую структуру сильнее влияют генетико-автоматические процессы, способствующие повышению гомозиготности. Показатели полиморфности и гетерозиготности в разных популяциях остромордой лягушки достоверно не различаются между собой и в целом у *Rana arvalis* довольно высоки по сравнению с другими видами амфибий. Экологические механизмы, способствующие повышению изменчивости у остромордой лягушки, заключаются в ее широком распространении и эврибионтности и связаны с разнонаправленным действием отбора в различных условиях среды.

У трематоды *Haplometra cylindracea* из 12 локусов полностью мономорфны 9 (Sod, Ldh, Mdh, Es-2, Es-3, белок-1, белок-2, белок-4 и белок-5). Так же как у лягушек, западная и восточная популяции гельминта четко различаются по частотам генов локуса Белок-3, но изменчивость имеет противоположный характер — в тюменских популяциях достоверно выше частота медленного аллеля. Распределение генотипических частот в Ирбите и Тюмени по всем полиморфным локусам не равновесно ($P < 0.001$). В этих районах у *H. cylindracea* отсутствуют некоторые генотипические классы, кроме того, в популяции «тюменских» гаплومتر понижены полиморфность и гетерозиготность. Это может быть связано с тем, что на урбанизированных территориях складываются неблагоприятные условия для реализации их жизненного цикла. При этом отклонение от равновесия у гельминта выражено сильнее, чем у лягушки. Таким образом, изменение условий среды в разной степени сказывается на состоянии популяций хозяина и паразита, так как на генетическую структуру популяции гетероксенных гельминтов оказывает влияние не только ухудшение внешней среды, но и среды 1-го порядка — популяций нескольких категорий хозяев. Наиболее оптимальные биогеоценологические условия складываются для «аромашевской» популяции *H. cylindracea*, о чем говорит равновесие генотипических частот, более высокие оценки изменчивости и высокие показатели инвазированности хозяев (табл. 2).

У паразитирующих в кишечнике лягушек нематод *Oswaldocruzia filiformis* из 7 изученных локусов мономорфны 4 (Aat, Ldh, Mdh-1, Mdh-2). По локусу Es-1 наблюдается постоянство генных частот во всех изученных пунктах: быстрый аллель редок или отсутствует, медленный — наиболее распространенный. Распределение частот генотипов отклоняется от равновесия в наиболее малочисленных популяциях нематод — в аромашевской по Es-2 и в ирбитской — по Es-3, в обоих случаях в сторону недостатка гетерозигот. Показатели гетерозиготности в разных популяциях *O. filiformis* достоверно не отличаются. У нематод, имеющих простой моноксенный жизненный цикл, изменения генетической структуры на урбанизированной территории выражены меньше, чем у трематод и сопоставимы с состоянием популяции хозяина.

У *Rhabdias bufonis* изучено 13 локусов из них 8 (Aat, Ldh-1, Ldh-2, Mdh, Es-7, Es-8, белок-1 и белок-2) мономорфны. У нематод из ирбитской и аромашевской популяций обнаружен полиморфизм по локусу Es-1, причем в Ирбитской преобладает аллель с промежуточной подвижностью, в аромашевской — медленный аллель. Тюменские и кучакские рабдиасы моно-

Таблица 2

Показатели зараженности остромордой лягушки гельминтами

Table 2. Indices of the moor frog invasion with the helminthes

Виды гельминтов	Показатель инвазии	Ирбит	Кучак	Тюмень	Аромашево
<i>Rh. bufonis</i>	Экстенсивность	96.3*	52.8	40.9	31.6
	Интенсивность	21.7 ± 2.9*	4.6 ± 0.2	2.3 ± 0.4	3.8 ± 0.6
<i>C. ornata</i>	Экстенсивность	39.5*	30.3*	4.6	47.7*
	Интенсивность	2.9 ± 0.5	2.3 ± 0.2	1.0 ± 0.0	1.9 ± 0.2
<i>O. filiformis</i>	Экстенсивность	29.6	60.4*	90.9*	43.2*
	Интенсивность	2.5 ± 0.4	5.5 ± 0.5	7.9 ± 3.3	2.3 ± 0.2
<i>H. cylindracea</i>	Экстенсивность	19.8	47.6	45.5	63.2*
	Интенсивность	3.7 ± 1.9	3.3 ± 0.1	3.6 ± 1.2	4.3 ± 0.4

морфны по медленному аллелю. По локусу Es-2 во всех популяциях преобладает медленный аллель. Генотипические частоты по всем полиморфным локусам в популяциях *R. bufonis* из Тюмени и Аромашево, и по одному локусу в популяции из окрестностей Кучака отклоняются от равновесия. Изменчивость нематод в этих районах по сравнению с Ирбитом сужена. По-видимому, оптимальные условия для существования популяции *R. bufonis* складываются только в Ирбите. Об этом же свидетельствуют и высокие показатели инвазированности нематодой ирбитских лягушек (табл. 2).

Нематода *R. bufonis* и трематода *H. cylindracea*, обитающие в легких лягушек — антагонисты. Следствием острой межвидовой конкуренции является их раздельная встречаемость и различия распространения в популяциях лягушек. Зараженность лягушек нематодами с запада на восток уменьшается, трематодами — увеличивается (табл. 2). Конкуренция гельминтов, по-видимому, может быть одним из факторов, способных повлиять на состояние их популяций. Отклонение от равновесия Харди-Вайнберга в популяциях *R. bufonis* и *H. cylindracea* сильнее выражено в тех районах исследования, где высока зараженность лягушек паразитом—конкурентом.

У паразитирующих в кишечнике лягушек нематод *Cosmocerca ornata* из 11 исследованных локусов полностью мономорфны только 4 (Es-4, Es-6, Es-7, белок-1). У нематод из Аромашевского р-на выявлен полиморфизм по Ldh-1 и Ldh-2, Aat и эстеразам, у ирбитских — только по эстеразам. Космоцерки из Ирбита и Аромашево достоверно отличаются между собой по частотам генов, индекс сходства по Нею составил 91.7 %, что соответствует межпопуляционным различиям. Распределение частот генотипов в аромашевской популяции *C. ornata* не равновесно, а наблюдаемая гетерозиготность снижена по сравнению с ожидаемой.

В исследованных популяциях паразитов и хозяев можно видеть некоторое сходство генетической структуры. В большинстве популяций как лягушек, так и гельминтов обнаружен полиморфизм по локусу Es-1, обусловленный наличием трех аллелей, из которых преобладает медленный аллель, а быстрый аллель повсеместно редок или отсутствует. Это сходство, по всей видимости, конвергентное и связано с коэволюцией паразитов и хозяев, приспособлением к сходным экологическим условиям.

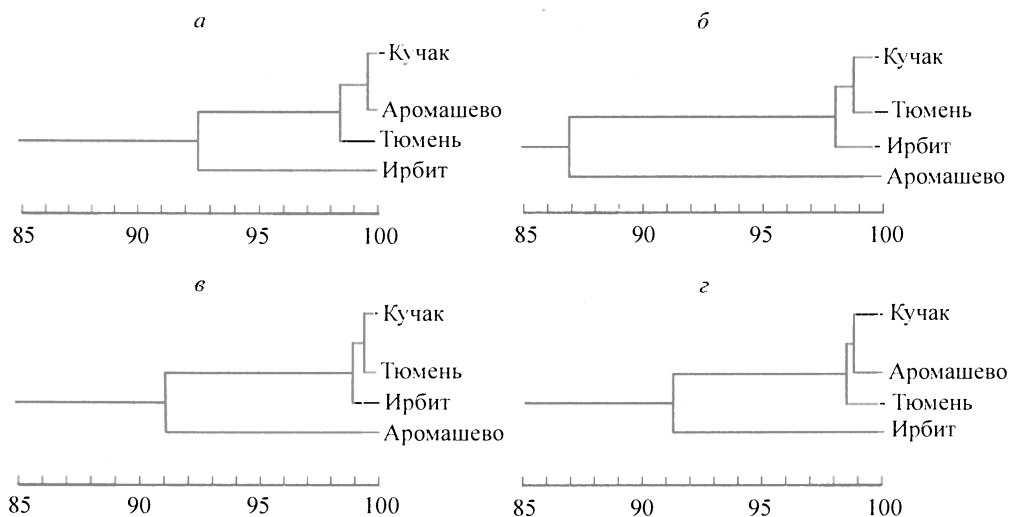


Рис. 2. Дендрограммы генетического сходства популяций.
a — остромордой лягушки, *б* — *Haplometra cylindracea*, *в* — *Oswaldocruzia filiformis*, *г* — *Rhabdias bufonis*.

Fig. 2. Dendrograms of genetic similarities between populations of moor frog and between populations of the helminthes.

На основании частот генов одинакового набора белковых локусов лягушки и гельминтов построены дендрограммы генетического сходства разных популяций (рис. 2), которые позволяют увидеть, что характер межпопуляционного генетического сходства у паразитов может быть как сходным с таковым у хозяина, так и отличным от него. Так, нематоды *R. bufonis* имеют одинаковый с хозяином характер сходства, а дендрограммы сходства разных популяций трематод *H. cylindracea* и нематод *O. filiformis* однотипны, но отличаются от таковой хозяина, что свидетельствует о несовпадении внутривидовой структуры лягушек и ее паразитов в пространстве. Межпопуляционные различия у гельминтов выражены сильнее, чем у лягушек. У лягушки показатели сходства популяций составляют 93—99 %, у гельминтов 87—99 %. Это, вероятно, является следствием меньшей способности к межпопуляционному обмену у паразитических животных по сравнению со свободноживущими. Причем, межпопуляционные различия у трематод выражены сильнее, чем у нематод. Это может быть связано с большей ролью в микроэволюционных процессах у трематод генетического дрейфа и меньшей величиной потока генов из-за связи с малоподвижными первыми промежуточными хозяевами (Безр, 1999).

Важнейшей характеристикой любой популяции является уровень ее генетической изменчивости. Ее величина складывается в процессе эволюции как результат адаптации популяции к конкретным условиям среды и одновременно служит условием сохранения популяции при их изменении (Алтухов, 1995). Уровень изменчивости определяется многими факторами — генетическими процессами, происходящими в популяции, особенностями эволюции таксона, состоянием среды обитания (Имашева, 1999; Милишников, 1999). Многие авторы склонны считать, что главным фактором в поддержании генетической изменчивости является средовая гетеро-

генность (Майр, 1974; Глазго, 1985; Хочачка, Сомеро, 1988; Межжерин, 1992). Непосредственной средой обитания эндопаразитов служат организмы их хозяев. С точки зрения величины изменчивости организменная среда имеет две важные особенности. С одной стороны, паразитические организмы живут в условиях высокоупорядоченного генетического управления. Внутренняя среда организмов более однородна, чем среда, окружающая их. Она менее подвержена случайным воздействиям, чем окружающая абиотическая среда (Петров, 1993). Эти особенности способствуют более низкому уровню генетической изменчивости паразитических организмов. Партеногенетическое и бесполое размножение, свойственные многим паразитам, благоприятствуют этому. С другой стороны, онтогенетические циклы многих паразитов реализуются в нескольких различных популяциях разных (от одного до нескольких десятков) видов, линий, географических изолятов, рас, подвидов хозяев. Кроме того, для паразитов характерны высокая численность, плодовитость и короткое время генерации. Все эти особенности должны обуславливать высокую генетическую изменчивость паразитических организмов.

Все изученные виды гельминтов полигостальны и широко распространены (Рыжиков и др., 1980), поэтому мы могли бы ожидать высокие показатели изменчивости, сопоставимые или превышающие аналогичные параметры популяций хозяев и свободноживущих видов беспозвоночных. По обобщенным данным Айалы и Кайгера (1988), средние оценки изменчивости для 57 видов беспозвоночных равны соответственно 0.469 и 0.130. По нашим данным, усредненные показатели генетической изменчивости популяций у трех из четырех изученных видов гельминтов лягушек оказались ниже, чем у хозяина, и ниже средних показателей свободноживущих беспозвоночных животных, и только у нематод *Cosmocerca ornata* превышают их (табл. 3). Все изученные виды гельминтов имеют разные жизненные циклы. У трематод *H. cylindracea* и нематод *R. bufonis* причиной, способствующей снижению степени гетерогенности их популяций, может служить наличие в жизненном цикле партеногенетических поколений. Суженная генетическая изменчивость мариит трематод может быть результатом прохождения через «бутылочное горлышко» на предшествующей стадии жизненного цикла. В ряде работ с использованием ПЦР обнаружена высокая генетическая изменчивость различных стадий многих видов трематод (Халтурин и др., 2000; Хрисанфова и др., 2003; Семенова, 2004; Хрисанфова и др., 2005; Морозова др., 2006; Хрисанфова и др., 2006). Не-

Таблица 3

Показатели генетической изменчивости лягушки и гельминтов
Table 3. Indices of genetic variability in moor frog and helminthes

Виды животных	Полиморфность, 95 %	Гетерозиготность
Остромордая лягушка	0.388	0.139
<i>Haplometra cylindracea</i>	0.238	0.095
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	0.215	0.080
<i>Rhabdias bufonis</i>	0.298	0.122
<i>Cosmocerca ornata</i>	0.528	0.160

соответствие оценок изменчивости, полученных методами белкового гель-электрофореза и ПЦР, обусловлено особенностями применяемых генетических маркеров. Оценки изменчивости, получаемые при изучении ДНК, всегда выше, чем при изучении функционально нагруженных белковых локусов (Алтухов, 2003). У нематод *R. bufonis* паразитическая стадия сама является партеногенетической (Шульц, Гвоздев, 1972). Если у *R. bufonis* и *H. cylindracea* можно найти генетическую причину пониженной изменчивости, то низкие показатели полиморфности и гетерозиготности *Oswaldocruzia filiformis* — паразита с простым жизненным циклом и раздельнополым размножением, объяснить трудно. Можно предположить, что в отношении этих видов гельминтов амфибий представления о широком распространении и полигостальности ошибочны, и мы имеем дело с разными видами или подвидами, распространенными более локально и с более узкой гостальной приуроченностью. Имеются данные о наличии видов-двойников у южноамериканских представителей рода *Rhabdias*, что позволяет предполагать их наличие и у амфибий нашей фауны (Рыжиков и др., 1980). На наличие сложной внутривидовой структуры у *Oswaldocruzia filiformis* указывает Рыжиков и др. (1980). Мнение о более узкой гостальной приуроченности паразитов разделяет Кеннеди (1978).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показал анализ популяций остромордой лягушки и ее гельминтов, паразиты и хозяева могут иметь сходные или различающиеся в пространстве популяционные системы, что определяется особенностями конкретных условий обитания популяций и особенностями протекающих в них генетических процессов. Частоты генов по локусам, кодирующим одинаковые белки, в сопряженных популяциях паразитов и хозяев не совпадают, пространственное варьирование частот генов происходит не синхронно. Это является следствием разных величин изменчивости, направления и скорости естественного отбора. Состояние генетической структуры популяции у разных видов гельминтов в одних и тех же условиях может быть различным. Это определяется особенностями биологии вида паразита, его требованиями к условиям среды и его взаимоотношениями с другими компонентами биоценоза. На антропогенно нарушенных территориях генетическая структура гельминтов со сложным жизненным циклом сильнее отклоняется от равновесия Харди-Вайнберга, чем у хозяев и гельминтов с простым жизненным циклом. Межпопуляционные генетические различия у гельминтов выражены сильнее, чем у их хозяев — позвоночных животных. Показатели генетической изменчивости у трех из четырех изученных видов гельминтов лягушек оказались ниже, чем у хозяина, и ниже средних показателей свободноживущих беспозвоночных животных, что не согласуется с представлением об их полигостальности и широком распространении. Степень генетической дифференциации популяций и, вероятно, видов у гельминтов выше, чем у их хозяев — позвоночных животных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность КЦФЕ (грант PD02-1.4-8.) за поддержку исследования, студентам Тюменского государственного университета Сурель О. В., Волковой Е. А., Козину Е. В. за помощь в сборе материала.

Список литературы

- Айала Ф., Кайгер Дж. 1988. Современная генетика. Т. 3. М.: Мир. 331 с.
- Алтухов Ю. П. 1995. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения. Генетика. 31 (10): 1333—1357.
- Алтухов Ю. П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига». 431 с.
- Афанасьев К. И., Калабушкин Б. А., Цейтлин Д. Г. 1999. Генетическая структура популяций личинок *Anisakis simplex* (Nematoda, Anisakidae) Сахалино-Курильского региона. В кн.: История развития и современные проблемы гельминтологии в России. М. 4.
- Балашов Ю. С. 2000. Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ паразитов. Паразитология. 34 (5): 361—369.
- Безр С. А. 1999. Некоторые проблемы природной очаговости гельминтозов человека в России. В кн.: Проблемы природной очаговости. СПб. 40—56.
- Глазго В. И. 1985. Биохимическая генетика овец. Новосибирск: Наука. 168 с.
- Гранович А. И. 1996. Паразитарная система и структура популяций паразитических организмов. Паразитология. 30 (4): 343—356.
- Ивашкин В. М., Контримавичус В. Л., Назарова Н. С. 1971. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука. 124 с.
- Имашева А. Г. 1999. Стрессовые условия среды и генетическая изменчивость в популяциях животных. Генетика. 35 (4): 421—431.
- Кеннеди К. 1978. Экологическая паразитология. М.: Мир. 230 с.
- Контримавичус В. Л. 1982. Современные проблемы экологической паразитологии. Журн. общ. биол. 43 (6): 764—774.
- Корочкин Л. И., Серов О. А., Пудовкин А. И. и др. 1977. Генетика изоферментов. М.: Наука. 278 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Маурер Г. 1971. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в ПААГ. М.: Мир. 243 с.
- Межжерин С. В. 1992. Сравнительный анализ аллозимной изменчивости позвоночных животных. Журн. общ. биол. 53 (4): 549—556.
- Милюшников А. Н., Исаев С. И., Анискин В. М., Варшавский А. А., Малыгин В. М. 1999. Высокая аллозимная изменчивость в популяциях трех видов шетинистых крыс Верхней Амазонии: связь с экологией и эволюцией. Генетика. 35 (7): 961—968.
- Морозова Е. В., Васильев В. А., Хрисанфова Г. Г., Горохов В. В., Архипов И. А., Москвин А. С., Мовсесян С. О., Семенова С. К. 2006. Вариабельность митохондриальных генов *NAD1* и *COX1* печеночного сосальщика *Fasciola hepatica* в популяциях Евразии. В кн.: Фауна, биология, морфология и систематика паразитов. М. 204—205.
- Петров О. Е. 1993. Среда обитания паразитов и генетическая изменчивость. Успехи совр. биол. 113 (6): 702—716.
- Ройтман В. А. 1982. Популяционные исследования гельминтов и их значение для решения практических задач рыбоводства на внутренних водоемах. В кн.: Гельминты пресноводных биоценозов. М.: Наука. 44—58.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. 1980. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука. 275 с.

- Сафьянова В. М. 2001. Популяционная структура вида у агамных простейших на примере *Leishmania*. Изв. АН. Сер. биол. (2): 149—156.
- Семенова С. К. 2004. Молекулярные маркеры в современной гельминтологии. В кн.: Основные достижения и перспективы развития паразитологии. М. 274—275.
- Халтурин К. В., Михайлова Н. А., Гранович А. И. 2000. Генетическая неоднородность природных популяций партенит *Microphallus piriformes* и *M. pugnaceus*. Паразитология. 34 (6): 485—501.
- Хедрик Ф. 2003. Генетика популяций. М.: Техносфера. 592 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. 1988. Биохимическая адаптация. М.: Мир. 567 с.
- Хрисанфова Г. Г., Корсуненко А. В., Воронин М. В., Бээр С. А., Юрлова Н. И., Водяницкая С. В., Семенова С. К. 2005. Сравнительный анализ RAPD-изменчивости личиночных стадий трематод разных видов и проблемы нестабильности генома партенит. В кн.: Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск. 224—225.
- Хрисанфова Г. Г., Морозова Е. В., Семенова С. К. 2003. Геномная вариабельность гельминтов и перспективы использования молекулярно-генетических методов в паразитологических исследованиях. В кн.: Проблемы современной паразитологии. Т. 2. СПб. 170—172.
- Хрисанфова Г. Г., Корсуненко А. В., Бээр С. А., Воронин М. В., Юрлова Н. И., Водяницкая С. В., Семенова С. К. 2006. RAPD-изменчивость партеногенетических поколений и церкарий некоторых фуркоцеркарных трематод. В кн.: Фауна, биология, морфология и систематика паразитов. М. 297—299.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. 1972. Основы общей гельминтологии. Т. 2. Биология гельминтов. М.: Наука. 514 с.
- Meagher S. 1999. Genetic diversity and *Capillaria hepatica* (Nematoda) prevalence in Michigan deer mouse populations. *Evolution (USA)*. 53 (4): 1318—1324.

CHARACTERISTICS OF THE GENETIC STRUCTURE OF PARASITE
AND HOST POPULATIONS BY THE EXAMPLE OF HELMINTHES FROM MOOR
FROG *RANA ARVALIS* NILSSON

O. N. Zhigileva

Key words: helminthes, *Rana arvalis*, population genetics, protein polymorphism, heterozygosity.

SUMMARY

The genetic structure of populations of four helminth species from moor frog *Rana arvalis*, in comparison with the population-genetic structure of the host, has been studied with the gel-electrophoresis method. As compared with the host, parasites are characterized by more distinct deviation from the balance of genotypic frequencies and higher level of interpopulation genetic differences. The genetic variability indices in the three of four frog helminthes examined are lower than those in the host. Moreover, these indices are lower than the average indices typical of free-living invertebrates; this fact contradicts the opinion on polyhostality of these helminthes and their wide distribution.