

О. Н. ЖИГИЛЕВА

УДК 575.22:599.32.34

**УРОВЕНЬ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
РАЗНЫХ ГРУПП
ЖИВОТНЫХ
И ЕГО СВЯЗЬ
С ПАРАЗИТАРНОЙ
ОТЯГОЩЕННОСТЬЮ**

АННОТАЦИЯ. Определены показатели генетической изменчивости у трех видов позвоночных животных и шести видов их паразитов. Уровень гетерозиготности у паразита и его хозяина примерно одинаков. Высокая гетерозиготность в популяции хозяина имеет приспособительное значение к уровню паразитарной инвазии.

Exponents of genetics variability were fixed for 3 species of vertebrate animals and for 6 species of their parasites. The level of genetics variability of parasites and of their hosts is approximately equal. The high level of variability in the population of the host has adaptiv meaning to the level of parasitic invasion.

Анализ генетически детерминированных белков остается основой популяционно-генетических исследований любых организмов, так как позволяет сравнивать уровни генетической изменчивости у представителей разных таксономических групп. В этом отношении особый интерес вызывает изучение изменчивости у паразитов и хозяев, поскольку все более популярной среди биологов становится идея о важной роли симбиотических отношений в эволюции организмов. Выступая друг для друга факторами естественного отбора, популяции хозяев и паразитов эволюционируют совместно [1]. Одним из последствий такой коэволюции является полиморфизм популяций паразитов и хозяев по генам вирулентности и устойчивости [2]. Возможно, взаимное давление паразитов и их носителей друг на друга является также причиной широко распространенного в природе полиморфизма белков.

С позиций селекционистской теории эволюции генетический полиморфизм имеет адаптивное значение [3]. Поэтому коадаптация популяций паразитов и хозяев на генетическом уровне должна заключаться в уравнивании показателей изменчивости в той доле генов, по которым осуществляется их взаимодействие. Для проверки этой гипотезы проведено популяционно-генетическое исследование ряда систем "паразит-хозяин". Были поставлены следующие задачи: 1) оценка уровней генетической изменчивости ряда животных и их паразитов; 2) поиск ассоциативных связей между изменчивостью паразитов и хозяев.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Работа выполнена на кафедре экологии и генетики ТюмГУ в 1995 – 97 гг.

Материалом для исследования послужили: сыворотка крови овец (*Ovis aries* L.), образцы скелетных мышц язей (*Leuciscus idus* L.), собранные осенью 1995 г. в районе Ханты-Мансийска, скелетные мышцы остромордых лягушек (*Rana arvalis* Nilsson.), отловленных в 1995 – 96 гг. в окрестностях оз. Кучак и Ирбита (Свердловская обл.), а также беспозвоночные — паразиты этих животных: личинки вольфартовой мухи (*Wohlfahrtia magnifica* Schin.) из ран овец, метацеркарии *Opisthorchis felineus* из мышц язей, кишечные нематоды лягушек *Cosmocerca ornata*, *Oswaldocruzia filiformis*, легочная нематода *Rhabdias bufonis* и легочная трематода *Pneumonoeces sibiricus* [4].

Отбор проб сыворотки крови овец и сбор личинок мух производился в 1995 г. экспедициями НИИ ветеринарной арахно-энтомологии по принятой методике [5].

Паразитов лягушек извлекали из органов животных методом неполного паразитологического вскрытия, личинок описторхисов — методом переваривания [6].

Для исследования полиморфизма применяли метод электрофореза белков в 7,5%-м полиакриламидном геле. Приготовление проб и окраску гелей на общий белок, неспецифические эстеразы и аспартатаминотрансферазу осуществляли по стандартным методикам [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка генетической изменчивости. В результате исследования были выявлены разные уровни генетической изменчивости изученных животных (см. табл. 1).

Таблица 1

Показатели генетической изменчивости у представителей разных групп животных

Группа животных	Число изученных локусов	Доля полиморфных локусов, P	Средняя гетерозиготность, H
Позвоночные			
овца	7	0,429	0,125(0,161)
язь	11	0,364	0,104(0,187)
остромордая лягушка	10	0,475	0,178(0,180)
Беспозвоночные			
вольфартовая муха (личинки)	6	0,333	0,169(0,162)
трематоды			
кошачья двуустка (метацеркарии)	7	0,000	0,000(0,000)
<i>P. sibiricus</i>	5	0,000	0,007(0,019)
нематоды			
<i>O. filiformis</i>	3	0,667	0,193(0,203)
<i>C. ornata</i>	8	0,375	0,199(0,128)
<i>Rh. bufonis</i>	9	0,556	0,207(0,222)

По уровню гетерозиготности всех исследованных животных можно разбить на три группы: с высокими показателями гетерозиготности (остромордая лягушка, нематоды), со средними (язь, овца, вольфартовая муха) и с низкими (трематоды).

Для объяснения различий по уровню изменчивости разных групп животных можно применять несколько подходов: эколого-генетический, филогенетический, генетический, популяционный и методологический.

Эколого-генетический подход основан на предположении об адаптивной значимости полиморфизма и постулирует, что уровень генетической изменчивости вида организма определяется разнообразием условий обитания.

Филогенетический подход связывает уровень изменчивости с особенностями эволюции и древностью таксона и поэтому применим для сравнения уровней полиморфизма только близких в филогенетическом отношении групп животных.

Генетический подход объясняет различия в уровнях изменчивости особенностями размножения, а популяционный подход — особенностями популяционной структуры.

Методологический подход учитывает влияние на полученные оценки изменчивости объема выборки, разрешающей способности метода и особенностей изучаемых локусов.

Эколого-генетический подход является наиболее общим и поэтому более применим для сравнения далеких по происхождению групп организмов. Считается, что у высокоспециализированных видов с узкой экологической нишей уровень генетической изменчивости должен быть существенно ниже, чем у неспециализированных широко распространенных видов.

Трематоды — узкоспециализированные паразиты. Отдельные стадии их жизненного цикла протекают в резко отличающихся средах. Подвергшиеся жесткому отбору универсальные, с точки зрения экологических условий, генотипы сохраняются как коадаптированные комплексы генов благодаря партеногенезу и гермафродитизму. По-видимому, это и определяет низкую генетическую изменчивость у изученных видов трематод.

Показатели изменчивости у вольфартовой мухи, являющейся на стадии имаго свободноживущим организмом, приближаются к средним оценкам полиморфности и гетерозиготности у непаразитических беспозвоночных (0,469 и 0,134 соответственно) [8].

Максимальная изменчивость выявлена у нематод. Все они являются широко распространенными полигостальными паразитами. Некоторое повышение гетерозиготности объясняется также и увеличением доли высоко изменчивых неспецифических эстераз в выборке локусов, по которым производилась оценка изменчивости.

Полиморфность и гетерозиготность язя примерно равны этим показателям для широко распространенных материковых видов (0,348 и 0,106 соответственно) [9].

Гетерозиготность овец укладывается в диапазон изменчивости, описанный в литературе [9] для разных пород (0,120 — 0,144). Сохранение видоспецифического уровня генетической изменчивости при одомашнивании объясняется незначительным отличием условий содержания по сравнению с условиями обитания в дикой природе.

У остромордой лягушки наблюдается высокий уровень гетерозиготности по сравнению со средним значением этого параметра у позвоночных животных (0,051). Более высокие уровни изменчивости амфибий С. В. Межжерин [10] объясняет на основе филогенетического и генетического подходов несформированностью молекулярных механизмов генетической регуляции и как следствие этого широким распространением в этом классе гибридизации и интрогрессии генов. Однако у рыб, стоящих в эволюцион-

ном плане ниже амфибий, при сходном способе размножения, уровни изменчивости ниже. Поэтому целесообразно предположить, что основной причиной высокой изменчивости является переходный водно-наземный образ жизни представителей этого класса.

Сравнение уровней изменчивости паразитов и их хозяев. Так как оценка изменчивости проводилась по аналогичным белковым локусам у всех объектов, можно сопоставить уровни гетерозиготности в каждой паре "хозяин-паразит" (см. рис. 1).

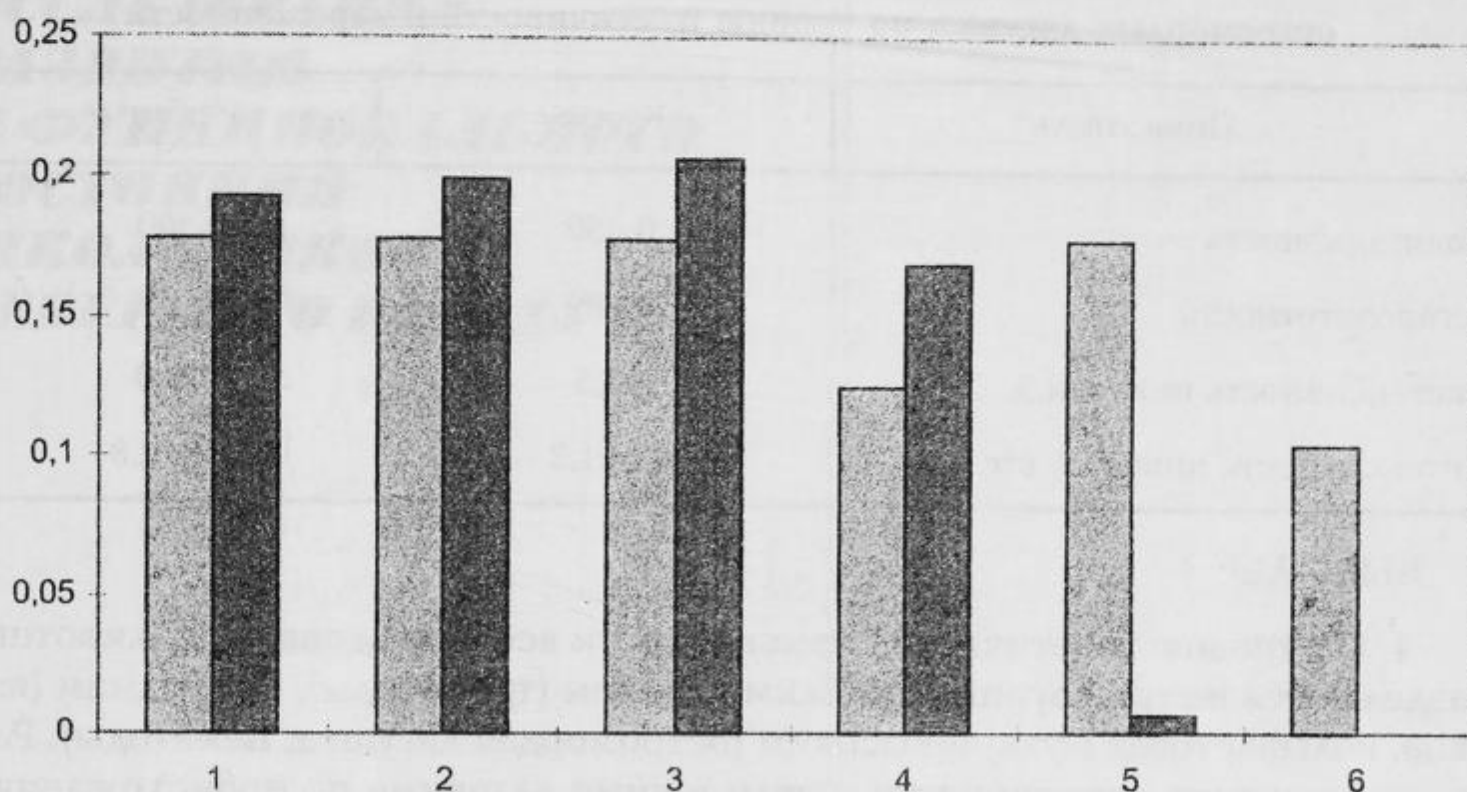


Рис. 1. Соотношение уровней гетерозиготности в разных парах "паразит — хозяин": 1 — лягушка — *O. filiformis*, 2 — лягушка — *S. ornata*, 3 — лягушка — *Rh. bufonis*, 4 — овца — вольфартова муха, 5 — лягушка — *P. sibiricus*, 6 — язь — кошачья двуустка, ■ — хозяин, ■ — паразит

Оказывается, уровни гетерозиготности у паразитов и их хозяев в парах "лягушка — нематода" и "овца — личинки вольфартовой мухи" примерно равны, что является отражением коэволюционного процесса между ними, в ходе которого идет увеличение изменчивости до некоторого оптимального уровня сбалансированного полиморфизма, обеспечивающего постоянный резерв приспособленности популяциям и паразита, и хозяина.

Паразиты, будучи беспозвоночными животными и обладая простым, более коротким циклом развития, могут быстрее закреплять генотипические адаптации к хозяевам. Поэтому в паразитарных системах типа "лягушка — нематода", скорее всего, именно последние определяют оптимальный для данной пары уровень гетерозиготности.

Иная ситуация наблюдается в паразитарных системах, образуемых трематодами. Как высокоспециализированные виды паразитов, они прошли длительный процесс коэволюции со своим хозяином, который направлен, как известно, в сторону снижения антагонизма. И поэтому, особенно в отношении пары язь — метацеркарии описторхисов, можно говорить, скорее, о комменсализме, чем паразитизме, так как у зараженных рыб нет заметных отклонений от нормы [11].

Сравнение уровней изменчивости и инвазированности разных популяций хозяина. При сравнении кучакской и ирбитской популяций остромордой лягушки были обнаружены достоверные различия между ними по частотам генов, уровням изменчивости и зараженности (табл. 2).

Более низкая полиморфность и более высокая гетерозиготность кучакской популяции указывает на большую консервативность ее генетической структуры и более высокий адаптивный потенциал по сравнению с ирбитской популяцией. По-видимому, эти особенности популяции и определяют более низкие показатели зараженности лягушек Кучака, так как известно, что высокая генотипическая гетерогенность позволяет популяции хозяина сдерживать распространение паразитов.

Таблица 2

**Межпопуляционные различия
остромордых лягушек по уровню изменчивости и зараженности**

Показатель	Кучак	Ирбит
Полиморфность	0,450	0,500
Гетерозиготность	0,189	0,167
Экстенсивность инвазии, %	92,5	100,0
Интенсивность инвазии, шт.	8,5±1,2	23,7±2,8

ВЫВОДЫ:

1. По уровню генетической изменчивости все исследованные животные разделяются на три группы: с низким уровнем (трематоде), со средним (язь, овца, вольфартовая муха) и высоким (остромордая лягушка, нематоды). Различия в уровнях изменчивости между такими далекими по происхождению группами животных объясняются на основании эколого-генетического подхода.

2. Уровни генетической изменчивости, определенные по аналогичным белковым системам во взаимодействующих популяциях паразитов и хозяев, примерно одинаковы, что является результатом коадаптационного процесса между ними.

3. Отличия генетических структур кучакской и ирбитской популяций остромордой лягушки имеют приспособительное значение к уровню паразитарной инвазии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Петров О. Е. // Успехи совр. биол. 1993. Т. 113. № 6. С. 702-716.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 3. С. 564-619.
3. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
4. Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 275 с.
5. Ямов В. З., Колесник Н. В., Калинина Н. Г. // Вопросы ветер. арахно-энтомолог. и ветер. санитарии. Тюмень. 1977. № 12. С. 3-7.
6. СанПиН 15-6/44. М.: Информ.-издат. центр госкомсанэпиднадзора России, 1992. 20 с.
7. Корочкин Л. И., Серов О. А., Пудовкин А. И. и др. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 278 с.
8. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. М.: Мир, 1988. Т. 3. С. 72-167.
9. Глазго В. И. Биохимическая генетика овец. Новосибирск: Наука, 1985. 168 с.
10. Межжерин С. В. // Журн. общ. биол. 1992. Т. 53. № 4. С. 549-556.
11. Справочник по болезням рыб / Под ред. В. С. Осетрова. М.: Колос, 1978. 350 с.