УДК 576.89:574

Сопряженная эколого-генетическая изменчивость в паразитарных системах

О.Н. Жигилева, Р.М. Цой

Тюменский государственный университет

По частотам генов белковых локусов остромордой лягушки и ее паразитов изучали уровень генетической изменчивости в паразитарных системах. Показано, что состояние генетической структуры популяции у хозяина и разных видов паразитов в одних и тех же условиях может быть различным.

Во многих популяционно-генетических исследованиях, посвященных изучению отдельных популяций, видов или близкородственных таксонов, не учитываются многообразные межвидовые взаимоотношения в сообществах, влияющие на генетическую структуру популяций. Между тем известно, что экологическая структура биологических сообществ не формируется независимо от динамики генетического состава популяций [5]. Удобным объектом для изучения экологических взаимодействий видов являются паразитарные системы. Поскольку все организмы входят в состав тех или иных паразитарных систем, можно считать, что они являются местом, где протекает не только эволюция паразитических организмов, но и процессы, способные влиять на эволюцию любых свободноживущих организмов. Одним из таких процессов является сопряженная эволюция паразитов и хозяев, изучение которого требует привлечения данных о генетической изменчивости сочленов системы.

Материалы и методы

Объектом исследования служила остромордая лягушка Rana arvalis из различных районов Западной Сибири и ее паразиты – Pneumonoeces sibiricus, Rhabdias bufonis, Oswaldocruzia filiformis и Cosmocerca ornata. Всего отловлено 476 особей лягушек, из них в Тюменской области в окрестностях озера Кучак - 124 особи, в черте г. Тюмени на территории лесопитомника - 91 особь, в окрестностях с. Новоберезовка Аромашевского района - 150 особей, в окрестностях г. Мегиона – 30 особей и в г. Ирбите Свердловской области - 81 особь. Ирбит является крайней западной точкой из исследованных, Аромашево находится на 360 км восточнее и на 1° южнее Ирбита. Кучак и Тюмень занимают промежуточное положение. Мегион расположен на 700 км севернее Тюмени. Гельминтологический анализ проводили методом неполного вскрытия отдельных органов – легких и желудочно-кишечного тракта [1]. Определяли гельминтов по К.М. Рыжикову с соавт. [4].

PDF created with FinePrint pdfFactory Pro trial version http://www.fineprint.c

Для исследования белкового полиморфизма применяли стандартный метод электрофореза в 7,5 %-ом ПААГ, с использованием трис-ЭДТА-боратной буферной системы (pH=8,0) и гелевой трис-ЭДТА-боратной системы (pH=8,6) [3]. Гистохимическое окрашивание на малатдегидрогеназу НАДФ-зависимую (1.1.1.40), аспартатаминотрансферазу (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 неферментные белки проводили по Л.И. Корочкину с соавт. [2].

Результаты и обсуждение

Для сравнительного анализа генетической структуры взаимодействующих популяций паразитов и хозяев использовали одинаковые белковые системы. В таблицах 1-4 представлены частоты генов по белковым локусам в популяциях остромордой лягушки и ее паразитов из разных районов обитания. Для популяций лягушек Юга Тюменской области (Кучак, Тюмень, Аромашево) характерны высокая частота гена А (вар. 100) по локусу Му-3 и соотношение генов 350:650 по локусу Aat-1. В Ирбите по локусу Му-3 преобладает альтернативный аллель, соотношение частот генов по локусу Aat-1 равно 284:710, установлена более высокая частота быстрого аллеля по локусу Му–5 и медленного

Таблица 1.Частоты генов белковых локусов у остромордой лягушки

Локус	Аллель	Кучак			Тюмень		Ирбит	Аром	Мегион
		1995	1996	1997	1997	1998	1996	1999	1999
Est-1 мышц	105 100 95	0.043 0.571 0.386	0.324 0.447 0.211	0.122* 0.356 0.522	0.227* 0.432 0.341	0.211 0.289 0.500	0.132* 0.257 0.610	0.264* 0.351 0.385	0.036* 0.679 0.286
Est-2 мышц	100 94	0.596 0.404	0.620 0.380	0.422 0.578	0.773 0.227	0.609 0.391	0.473 0.527	0.567 0.433	0.583 0.417
Est-3 мышц	100 89	1.000	1.000	0.725 0.275	0.932 0.068	0.667 0.333	1.000		0.380 0.620
Est-4 крови	100 74								0.983 0.017
Est-5 крови	122 100								0.196 0.804
Est-6 крови	100								1.000
Aat-1	140 100	0.377 0.623	0.320 0.680	0.378 0.622	0.341 0.659	0.454 0.546	0.284 0.716	0.313* 0.687	0.517* 0.483
Aat-2	100	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Sod	100	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Ldh	100	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Mdh	100	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Му-1	100	1.000	1.000	1.000	1.000		1.000	1.000	
Му-2	100	1.000	1.000	1.000	1.000		1.000	1.000	

PDF created with FinePrint pdfFactory Pro trial version http://www.fineprint.c

My-3	100 90	0.954 0.046	0.750* 0.250	0.955 0.045	0.787 0.214	0.932 0.068	0.123* 0.877		
My-4	100	1.000	1.000	1.000	1.000		1.000	1.000	
My-5	100 73	0.731 0.269	0.609* 0.391	0.643 0.357			0.883* 0.117	0.641 0.359	
Tf	122 100 87 70					0.064 0.436 0.179 0.321			0.054 0.429 0.339 0.179
Alb	104 102 100					0.233 0.326 0.442			0.133 0.367 0.500
Hb	100 83					0.676 0.324			1.000
Кол - во локусов		13	13	13	12	11	13	11	14
Полиморфность, 95%		0.308	0.385	0.385	0.417	0.636	0.385	0.364	0.571
Гетерозиготность		0.135	0.155	0.191	0.102	0.207	0.129	0.135	0.169

Примечание здесь и далее: * - различия между районами достоверны ($P<0.05$)

– по локусу Est-1. Для популяции из Мегиона характерно обратное соотношение частот генов по локусу Aat-1 и низкая частота гена А (вар. 105) по локусу Est-1. Таким образом, у остромордой лягушки прослеживается клинальная изменчивость частот аллелей в широтном направлении. С юга на север в ряду Аромашево - Тюмень – Кучак – Мегион наблюдается достоверное постепенное уменьшение частоты гена А (105) по локусу Est-1 и увеличение частоты быстрого аллеля по локусу Aat-1. 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.

Таблица 2. Частоты генов белковых локусов у Pneumonoeces sibiricus

Локус	Аллель	Кучак	Ирбит	Тюмень	Аромашево
Mdh	100	1.000		1.000	1.000
Sod	100	1.000		1.000	1.000
Ldh	100	1.000		1.000	1.000
Aat	140 100	0.500 0.500		0.333 0.667	0.575 0.425
Est-1	108 102 100	0.073 0.271* 0.656	0.071 0.036* 0.893*	 1.000	0.154 0.397 0.449*

PDF created with FinePrint pdfFactory Pro trial version http://www.fineprint.c

Est -2	100	1.000	1.000	1.000	1.000
Est -3	100	1.000	1.000	1.000	1.000
Белок-1	100	1.000	1.000	1.000	1.000
Белок-2	100	1.000	1.000	1.000	1.000
Белок-3	120 100	0.125 0.875	0.417 0.583*	0.063 0.938*	
Белок-4	100	1.000	1.000	1.000	1.000
Белок-5	100	1.000	1.000	1.000	1.000
Количество локусов		12	8	12	7
Полиморфность, 95%		0.250	0.250	0.167	0.286
Гетерозиготность		0.059	0.113	0.057	0.149

У трематод Pneumonoeces sibiricus из легких лягушек частоты генов по локусу Est-1 достоверно отличаются в разных пунктах, но в отличие от хозяев изменчивость не носит клинального характера (табл. 2). Так же как у лягушек, западная и восточная популяции пневмоноецесов четко различаются по частотам генов локуса Белок-3. Однако изменчивость имеет противоположный характер – в тюменских популяциях достоверно выше частота гена В (вар. 100). В этих районах у Pneumonoeces sibiricus понижены полиморфность и гетерозиготность.

У паразитирующих в кишечнике лягушек нематод Oswaldocruzia filiformis по локусу Est-1 наблюдается постоянство генных частот во всех изученных пунктах: ген А (вар. 114) редок или отсутствует, С (100) – наиболее распространенный (табл. 3). Показатели гетерозиготности в разных популяциях Oswaldocruzia filiformis достоверно не отличаются.

Таблица 3. Частоты генов белковых локусов у Oswaldocruzia filiformis

Локус	Аллель	Кучак	Ирбит	Тюмень	Аромашево
Mdh-1	100	1.000	1.000	1.000	1.000
Mdh-2	100	1.000	1.000	1.000	1.000
Ldh	100	1.000	1.000	1.000	1.000
Aat	100	1.000	1.000	1.000	1.000
Est -1	114 110 100	0.060 0.240 0.700	 0.182 0.818	0.071 0.214 0.714	0.125 0.125 0.750
Est -2	105 100	 0.000	0.045 0.955	 1.000	0.375 0.625
Est -3	100 93	1.000	0.813 0.187	1.000	1.000

PDF created with FinePrint pdfFactory Pro trial version http://www.fineprint.c

Количество локусов	7	7	7	7
Полиморфность, 95%	0.286	0.143	0.143	0.286
Гетерозиготность	0.069	0.083	0.061	0.107

У Rhabdias bufonis – нематод из легких остромордой лягушки - обнаружен полиморфизм по локусу Est-1 в ирбитской и аромашевской популяциях, но в Ирбитской преобладает аллель B (110), в аромашевской – C (100). Тюменские и кучакские рабдиасы мономорфны по гену C. По локусу Est-2 во всех популяциях преобладает аллель C (100).

У паразитирующих в кишечнике лягушек нематод Cosmocerca ornata из Аромашевского района выявлен полиморфизм по Ldh-1 и Ldh-2, Aat и эстеразам, у ирбитских – только по эстеразам. Космоцерки из Ирбита и Аромашево достоверно различаются между собой по частотам генов. Индекс сходства по Нею составил 91,7 %, что соответствует межпопуляционным различиям.

Таблица 4. Частоты генов белковых локусов у нематод Rhabdias bufonis и Cosmocerca ornata

Локус	Аллель	Rhabdias bufonis				C. ornata	
		Кучак	Ирбит	Тюмень	Аромаш.	Ирбит	Аромаш.
Mdh	100	1.000	1.000	1.000	1.000		
Ldh-1	109						0.333
	100	1.000	1.000	1.000	1.000		0.667
Ldh-2	100	1.000	1.000	1.000	1.000		
	87						0.833
	67						0.167
Aat	120						0.333
	100	1.000	1.000	1.000	1.000		0.667
Est -1	120	0.056	0.238		0.250		
	112					0.188	
	110		0.667		0.125		
	108					0.188	0.583
	102					0.625	0.416
	100	0.944	0.095	1.000	0.625		
Est -2	110		0.054	0.250	0.125	0.107	0.667
	107					0.893	0.333
	105	0.167	0.284		0.250		
Est -3	100	0.833	0.662	0.750	0.625	0.969	
						0.031	
Est -4	103	0.833	0.339	0.500			
	100					1.000	1.000
	97	0.167	0.661	0.500			

PDF created with FinePrint pdfFactory Pro trial version http://www.fineprint.c

Est -5	100 82		0.701 0.299				
Est -6	100 93		0.552 0.448				
Est -7	105 100 95		1.000			0.625 0.375	
Est -8	100 71		1.000			1.000	1.000
Est -9	100					1.000	1.000
Белок-1	100 67	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Белок-2	100	1.000	1.000	1.000	1.000		
Количество локусов		9	13	9	8	8	9
Полиморфность, 95%		0.333	0.385	0.222	0.250	0.500	0.556
Гетерозиготность		0.038	0.129	0.166	0.156	0.190	0.130

Таким образом, частоты генов по аналогичным белковым локусам в сопряженных популяциях паразитов и хозяев не совпадают, пространственное варьирование частот генов происходит не синхронно. Это является следствием разных величин изменчивости, направления и эффективности естественного отбора. В то же время, во взаимосвязанных популяциях паразитов и хозяев можно видеть некоторое сходство генетической структуры. В большинстве популяций, как лягушек, так и гельминтов обнаружен полиморфизм по локусу Est-1, обусловленный наличием трех аллелей, из которых преобладает медленный аллель, а быстрый - чаще редок или отсутствует. Это сходство, по всей видимости, конвергентное и связано с коэволюцией паразитов и хозяев и их совместным приспособлением к сходным условиям среды.

Анализ белков паразитов и хозяев выявил сходство по числу и подвижности фракций ряда белковых систем. Очевидно, в условиях внутренней среды организма хозяина у паразитов отбираются варианты ферментов, по своим характеристикам близкие к ферментам хозяина. Другим механизмом, обеспечивающим генетическое сходство, может выступать иммунитет хозяина, ограничивающий приживаемость паразитов с белками, резко отличными от белков хозяина. Наличие общих аллелей позволяет рассчитать индексы генетического подобия паразитов и хозяев. Отсюда можно проследить взаимосвязь между величинами генетического сходства и степенью экологической сопряженности паразитов и хозяина. В таблице 5 представлены данные, характеризующие связь между показателями зараженности и индексами генетического

PDF created with FinePrint pdfFactory Pro trial version http://www.fineprint.c

подобия гельминтов с лягушкой. Экстенсивность инвазии (ЭИ) может служить мерой экологической сопряженности паразитов и хозяев, так как отражает вероятность их встречи в биоценозах. Индекс Нея служит мерой генетической сопряженности популяций паразита и хозяина. Коэффициент ранговой корреляции между экстенсивностью инвазии и индексом Нея указывает на связь между генетической и экологической сопряженностью популяций хозяев и паразитов. Для P. sibiricus и C. ornata выявлены положительные высокие корреляционные связи. Для Rh. bufonis и O. filiformis эти связи оказались слабыми. В целом картина выглядит так - чем выше зараженность лягушек этим гельминтом в определенной местности, тем больше выражено сходство генетических структур популяций паразитов и хозяев.

Таблица 5. Связь между степенью генетического сходства и показателями зараженности лягушки гельминтами

Вид гельминта	Показатель	Ирбит	Кучак	Тюмень	Аромашево	Коэф. ранговой корреляции
Rh. bufonis	Индекс Нея	32.9	21.7	8.3	25.5	0,200
	ЭИ	96.3	37.8	40.9	31.6	
P. sibiricus	Индекс Нея	21.9	29.5	24.6	29.0	0,800
	ЭИ	19.8	46.7	45.5	63.2	
O. filiformis	Индекс Нея	0.4	2.2	0.5	6.9	0,200
	ЭИ	29.6	64.6	90.9	43.2	
C. ornata	Индекс Нея	7.9	2.5	3.9	21.7	0,800
	ЭИ	39.5	6.3	4.6	47.7	

Проведенное исследование позволяет сделать следующие выводы: 1) пространственное варьирование частот генов у паразитов и хозяев происходит не синхронно; 2) специфичные паразиты и хозяева могут иметь сходные аллели белковых локусов, на основании чего можно оценить степень их генетического сходства; 3) генетическое сходство хозяина и паразита тем больше, чем больше показатели зараженности этим паразитом хозяина в определенной местности.

PDF created with FinePrint pdfFactory Pro trial version http://www.fineprint.c

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ивашкин В.М., Контримавичус В.Н., Назарова Н.С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука, 1971. 124 с.
2. Корочкин Л.И., Серов О.А., Пудовкин А.И. и др. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 278 с.
3. Маурер Г. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в ПААГ. М.: Мир, 1971. 243 с.
4. Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 275 с.
5. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.

The connected ecology and genetics variability in parasitic systems

O.N.Zhigileva, R.M.Tsoj

With using gene frequencies of proteins louses of moor frog and their parasites were studied levels of genetical variability in parasitical systems. It worth demonstrates, what the station of population's genetical structure of the host and various species of parasites in similar conditions may be various.

PDF created with FinePrint pdfFactory Pro trial version http://www.fineprint.c