

**ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ  
СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСА  
ПАШЕННЫХ ЧЕРВЕЙ  
*APORRECTODEA* (SUPERSPECIES)  
*CALIGINOSA* (OLIGOSHAETA:  
LUMBRICIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ  
УКРАИНЫ**



*Исследование генетической структуры диплоидно-полиплоидного комплекса пашенных червей Aporectodea caliginosa – A. trapezoides с территории Украины выполнено путем биохимического генного маркирования по шести локусам (Aat, Es-1,-2,-3,-4, Mdh) и кариотипирования. На биохимическом генном уровне проанализировано 646 особей из 21 выборки, а кариотипические препараты получены от 70 экземпляров. В результате четко дифференцированы диплоидные амфимиктические особи A. caliginosa (2n = 36), образующие панмиктические популяции, и триплоидные (2n = 54) A. trapezoides, которые представлены 19 предполагаемыми клонами, обнаруженными при анализе 157 экземпляров. Выявлена четкая тенденция доминирования триплоидных форм в степной зоне Украины, где они составляют около 70 % против 12 % всех особей A. (superspecies) caliginosa в северных лесных областях. Исходя из константного характера гетерозиготности исследованных локусов и поведения хромосом в мейозе, можно утверждать, что клоновые формы – это аллотриплоиды, образовавшиеся в результате гибридизации серии близких видов, в числе которых, судя по аллельным пулам, отсутствует амфимиктический вид, обитающий в настоящее время на территории Украины. Значит, либо апомиктические клоны A. trapezoides не имеют местного происхождения и их появление в фауне Украины – следствие вселения в неблагоприятные для дождевых червей засушливые степные регионы, либо, наоборот, амфимиктический A. caliginosa – инвазионный вид.*

**Введение.** Как это ни парадоксально, но в последние десятилетия четко обозначилась тенденция пересмотра систематики не редких экзотических видов, а широко распространенных массовых и, казалось бы, самых изученных животных, многие из которых уже давно стали модельными объектами различных экспериментальных изысканий. Причиной этой ревизии стал постепенный переход от типологической к эволюционной концепции вида, от простого выделения (а по сути перечисления) морфологических форм к рассмотрению вида как эволюционной траектории. Одной из таких групп животных является видовой комплекс пашенных червей, который обычно в отечественной зоологии трактуется как единый вид *Aporrectodea caliginosa* s. lato [1]. Это один из самых массовых видовых комплексов наземных животных открытых ландшафтов Украины, что связано с его широким распространением и высокой численностью. К особенностям *A. caliginosa* s. lato следует отнести наличие полиплоидной партеногенетической формы, которую в последнее время объединяют в отдельный вид *A. trapezoides*, тогда как отечественная школа систематиков чаще более консервативна, ее представители придерживаются широкой концепции и рассматривают полиплоидов только как особую форму [1] или подвид *A. s. trapezoides* [2].

Генетические исследования дождевых червей, предпринятые еще в 50-х гг. XX столетия [3], показали, что современные виды дождевых червей – это амфидиплоиды с хромосомным набором  $2n = 36–40$ , причем некоторые из них способны образовывать ряд четно- и нечетнополиплоидных форм, которые соответственно размножаются амфи- и апомиксисом (партеногенезом). Применение методов биохимического генного маркирования доказало, что полиплоидные формы дождевых червей образуют множество клонов и полифилитичны [4–15]. Их число даже в незначительной части ареала может исчисляться в зависимости от вида десятками и даже сотнями. При этом остается дискуссионным вопрос возможности автополиплоидного происхождения некоторых рас дождевых червей [2]. Исследование средиземноморских триплоидных популяций *A. caliginosa* [8] установило отсутствие константной гетерозиготности, проявляющейся в электрофоретических спектрах, что

является единственным доказательством автополиплоидии у дождевых червей.

Следует сказать, что, несмотря на привлекательность дождевых червей в качестве объектов эволюционно-генетических исследований, публикации по генетической структуре ограничены отдельными регионами. В частности, в Европе это в основном Скандинавия. При этом дождевые черви территории Украины не охвачены генетическими исследованиями, причем не только на генном, но даже на хромосомном и геномном уровнях. Хотя, исходя из разнообразия природных условий, очевидно, что фауна люмбрицид в нашей стране должна быть одной из самых богатых в Палеарктике. Поэтому целью настоящего исследования стало изучение генетической структуры пашенных червей на территории Украины с помощью биохимического генного маркирования и кариологического анализа, в конечном счете нацеленного на сравнительную характеристику диплоидной (двуполой) и полиплоидной (однополой) форм.

**Материал и методы.** С целью проведения генетического маркирования исследованы выборки пашенных червей *A. caliginosa* s. lato, охватывающие большую часть территории Украины. Всего проанализирована 21 выборка, которая включает 646 особей и получена из следующих мест: АР Крым, Симферопольский р-н, п. Николаевка (14 экз.); Донецкая обл., г. Краматорск (20 экз.); Житомирская обл., г. Житомир (улицы, дворы 216 экз.), Житомирский р-н, пгт Романов (55 экз.), Емельчинский р-н, с. Сербы (8 экз.); Коростенский р-н, с. Емельяновка (14 экз.), Овручский р-н, п. Старые Велидники (8 экз.); Киевская обл., г. Киев (Ботанический сад им. Фомина (14 экз.), Голосеево (8 экз.)), Бориспольский р-н, с. Русанов (8 экз.), Васильковский р-н, с. Кожуховка (23 экз.), Киево-Святошинский р-н, с. Мрия (14 экз.); Одесская обл., Овидиопольский р-н, с. Каролина-Бугас (8 экз.), Измаильский р-н, с. Вилково (54 экз.); Сумская обл., г. Сумы (10 экз.), Сумской р-н, с. Печище (13 экз.); Черниговская обл., г. Нежин (25 экз.), Бобровицкий р-н, с. Новый Быков (6 экз.), Нежинский р-н, с. Галица (40 экз.); Черкасская обл., Каневский р-н, с. Григоровка (46 экз.); Черниговская обл., Городнянский

р-н, с. Макишино (19 экз.); Херсонская обл., г. Скадовск (23 экз.).

Методом электрофореза в полиакриламидном геле с использованием трис-ЭДТА-боратной рН 8,5 системы буферов [16] в тканевых экстрактах из хвостовой части тела была изучена электрофоретическая изменчивость спектров трех ферментов, которые кодируются шестью локусами.

Хромосомные препараты были получены воздушнo-сухим методом с предварительным колхицинированием животных [17], который успешно использовали для исследования кариотипов беспозвоночных [18], в том числе и дождевых червей [2]. Животным вводили 0,02%-ный колхицин за 24 ч до препарирования. Для приготовления кариологических препаратов семенные мешки после предварительной гипотонической обработки в дистилляте (60 мин) фиксировали в спиртово-уксусном фиксаторе (3 : 1). Из кусочков гонады готовили клеточную суспензию, которую раскапывали на сухие подогретые до 60 °С предметные стекла. Затем препараты сушили и красили приготовленным на фосфатном буфере (рН 6,8) азури-эозином по Романовскому.

**Результаты исследований. Электрофоретическая изменчивость. Неспецифические эстеразы.** Проявляются несколькими зонами активности, которые, вероятнее всего, связаны с экспрессией четырех локусов (рис. 1), каждый из которых дублирован. В пользу последнего обстоятельства свидетельствуют эффекты дозы гена, когда резко снижается интенсивность фракции, соответствующей одному из аллелей. При этом локусы *Es-1*, *Es-2*, *Es-3* проявляют настолько высокий уровень полиморфизма, что их поаллельная интерпретация, особенно с учетом доз гена, является весьма затруднительной. Поэтому практический интерес, прежде всего, представляет локус *Es-4*, кодирующий самые активные гидролазы и проявляющий умеренный уровень полиморфизма. Очевидно именно этот локус, представленный серией из трех аллелей, и был ранее использован при анализе североамериканского вида *A. tuberculata* [19]. Эмпирическое распределение генотипов локуса *Es-4* в самой большой выборке пашенных червей, собранной в г. Житомире, на протяжении одного сезона показало хорошее соответствие

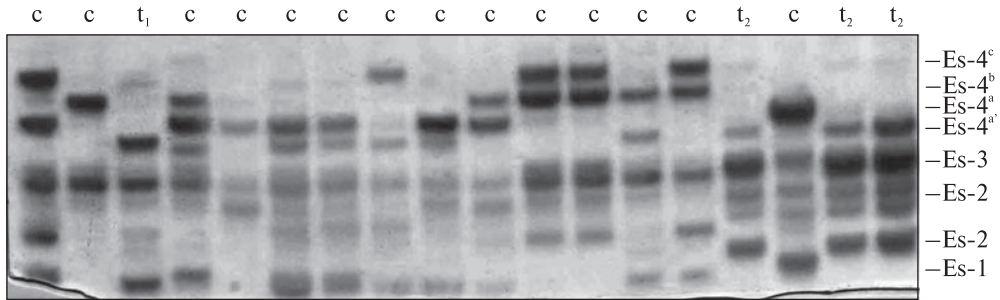


Рис. 1. Изменчивость неспецифических эстераз: с – *A. caliginosa*, t – *A. trapezoides* (1 – клон XIV, 2 – клон IX)

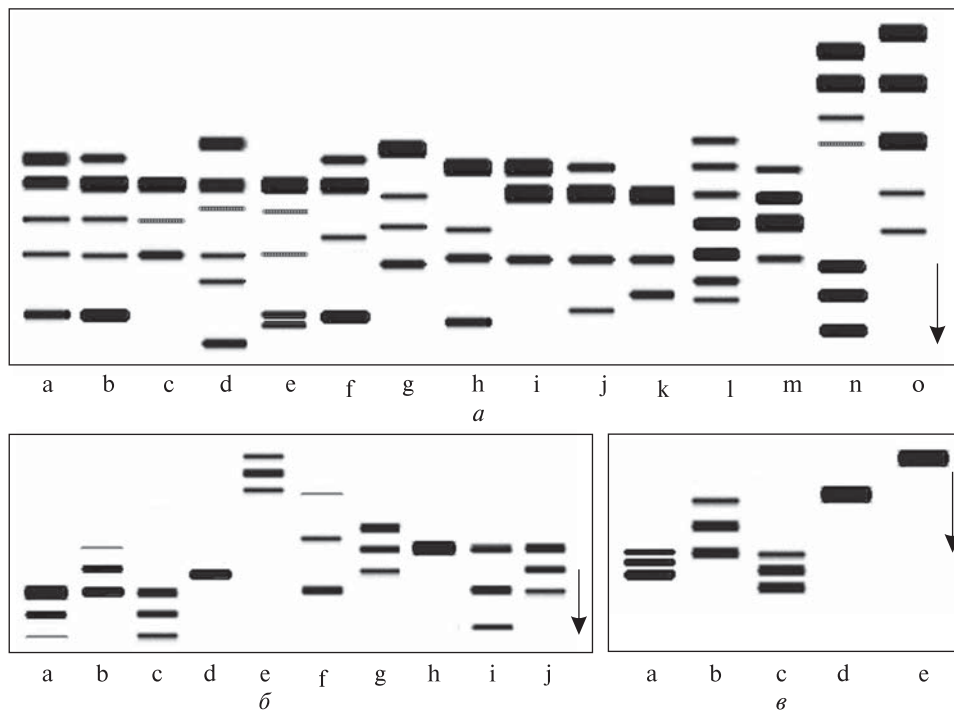


Рис. 2. Электрофоретические спектры *A. trapezoides*: а – неспецифических эстераз (*Es*-1, -2, -3, -4); б – аспаратаминотрансферазы (*Aat*); в – малатдегидрогеназы (*Mdh*)

теоретическому распределению, полученному по формуле Харди-Вайнберга, что обычно и наблюдается у амфимиктических животных:

<i>Es</i> -4 <sup>aa</sup> . . . . .	16 (16,1)
<i>Es</i> -4 <sup>ab</sup> . . . . .	27 (24,3)
<i>Es</i> -4 <sup>bb</sup> . . . . .	10 (9,2)
<i>Es</i> -4 <sup>cc</sup> . . . . .	17 (13,6)
<i>Es</i> -4 <sup>ac</sup> . . . . .	27 (29,5)
<i>Es</i> -4 <sup>bc</sup> . . . . .	18 (22,3)
$\chi^2$ . . . . .	2,26

По характеру аллозимной изменчивости неспецифических эстераз, прежде всего *Es*-4,

черви четко дифференцируются на формы, которые можно разделить на две группы: с одной стороны, это особи диплоидного вида *A. caliginosa*, с другой – это ряд, вероятнее всего, полиплоидных форм, имеющих фиксации либо достаточно специфичных аллелей, либо константную множественную гетерозиготность (рис. 2, а), которые в последнее время рассматривают как отдельный вид *A. trapezoides*. В случае, если предполагаемые полиплоиды были представлены серией особей, то константность спектров, кодируемых локусами неспецифических эстераз и особенно вы-

соковариабельных *Es*-1 и *Es*-2, дает полное основание считать их представителями одного клона. Однако в ряде случаев, чаще всего в северных популяциях, когда отмечались единичные «выскакивающие» по спектрам экзemplяры, интерпретация отдельных особей как клона формально не является обоснованной.

Анализ географии распределения частот аллелей в исследованных выборках диплоидного вида *A. caliginosa* s. str. не выявил каких-либо четких трендов в изменчивости аллелей локуса *Es*-4 по территории Украины. Более того, в ряде случаев географически соседние выборки проявляли степень дифференциации выше, чем географически отдаленные, а потому есть все основания рассматривать амфимиктическую форму как единый вид.

*Аспартаминамнотрансфераза*. У диплоидной формы этот фермент полиморфен. Обнаружено три аллеля, которые распределяются в соответствии с моделью случайных скрещиваний, причем даже у диплоидных особей гетерозиготы всегда имеют асимметричные спектры, что подтверждает амфидиплоидную природу вида. У апомиктических клоновых форм, предварительно определенных по неспецифическим эстеразам, выявлено восемь типов спектра *Aat*

(рис. 2, б). Типичным для большинства амфимиктических червей является вариант *a*.

*Малатдегидрогеназа*. У амфимиктической формы встречается константно гетерозиготный тип *a* (рис. 2, в), а у апомиктической отмечено пять различных типов спектра, соответствующих формально гомо- или гетерозиготным генотипам.

*Разнообразие клонов A. trapezoides*. В результате проведенного анализа электрофоретической изменчивости трех ферментов, кодируемых шестью локусами, наряду с амфимиктической формой *A. caliginosa*, образующей панмиктические популяции, выявлено 19 апомиктических клонов *A. trapezoides* (таблица), которые были обнаружены в 16 из 21 исследованных выборок, причем частота их встречаемости по выборкам меняется, большинство клонов уникальны и встречаются только в определенной местности. В среднем на одну выборку *A. (superspecies) caliginosa* приходится 1,3 клон, при этом их число в выборке колеблется от 0 до 5. В 11 случаях обнаружены представители только одного клона.

Географический анализ распределения апомиктических форм в выборках *A. caliginosa* s. lato подтверждает увеличение их представ-

Генетическая структура и разнообразие клонов *A. trapezoides*

Ферменты	Клоны									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Es</i>	a	c	f	h	i	j	k	a	b	E
<i>Aat</i>	b	b	a	i	h	h	h	f	a	A
<i>Mdh</i>	a	b	a	a	a	a	a	a	d	A
<i>n</i>	38	25	3	32	9	8	5	11	8	4
<i>N</i>	5	2	2	1	1	1	1	1	1	1

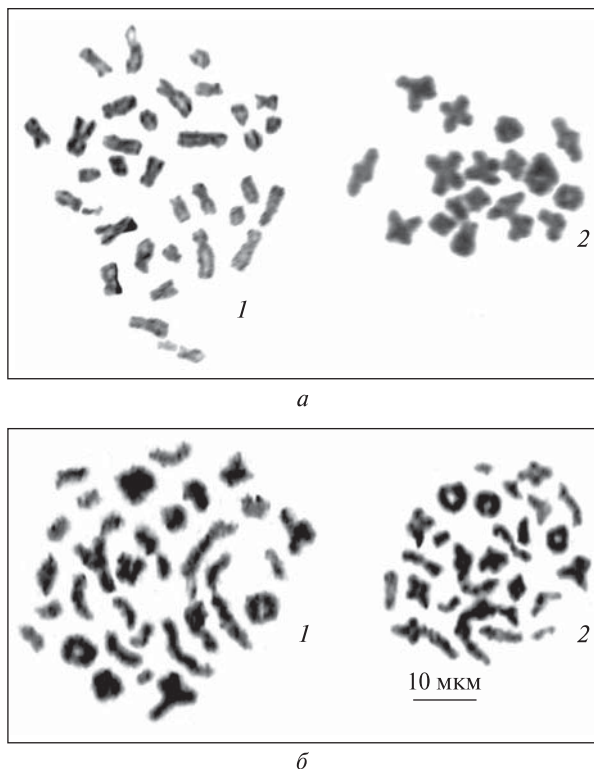
Ферменты	Клоны								
	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX
<i>Es</i>	o	m	n	d	d	f	g	l	a
<i>Aat</i>	a	e	—	a	e	c	a	—	d
<i>Mdh</i>	a	e	a	c	—	a	—	e	a
<i>n</i>	3	2	2	1	1	1	1	1	1
<i>N</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Примечание. Клоны: I – Григоровка, Емельяновка, Мрия, Нежин, Русанов; II – Донецк, Кожуховка; III – Галица, Новый Быков; IV–VII – Вилково; VIII – Николаевка; IX – Скадовск; X, XI – Макишино; XII, XVI–XVIII – Григоровка; XIII – Старые Велидники; XIV – Житомир; XV – Галица; XIX – Русанов; *n* – число особей данного клона, *N* – число выборок, в которых обнаружен клон.

ленности на юге Украины. Так, если средняя доля полиплоидов по всей территории равна 24 %, то в выборках из Крыма, Вилково, Скадовска и Краматорска доля полиплоидов составляет до  $70 \pm 4,2$  %, а в северных областях Житомирской, Киевской, Черниговской и Сумской областей падает до  $12 \pm 2,6$  %.

**Кариотипическая структура.** Все экземпляры, идентифицированные на уровне генных маркеров как амфимиктические особи *A. caliginosa* s. str., из которых были получены хромосомные препараты удовлетворительного качества (18 экз.), содержали метафазные пластинки  $2n = 36$ . В мейозе у них наблюдались 18 бивалентов (рис. 3), что доказывает их диплоидную природу и соответствует кариологическим описаниям этого вида [2].

У представителей пяти клонов *A. trapezoides* были обнаружены митотические метафазы  $3n = 54$ , а именно: клон I – Григоровка, Емельяновка, Мрия, Русанов; клон VIII – Николаевка;



**Рис. 3.** Хромосомы *A. (superspecies) caliginosa*: а – *A. caliginosa* (г. Житомир), митотическая метафаза (1) и диакинез (2); б – диакинезы (1, 2) *A. trapezoides* (клон VIII) (Николаевка)

клон XIII – Старые Велидники; клон XV – Галица; клон XIX – Русанов.

В мейозе у червей клона I наблюдались пластинки с варьирующим числом элементов, в большинстве случаев превышающим гаплоидное число хромосом ( $n = 18-36$ ). Кроме бивалентов, они содержали по несколько поливалентов (предположительно тривалентов) и значительное число унивалентов (рис. 4), что характерно для полиплоидных особей [20]. Наличие большого количества унивалентов свидетельствует о негомологичности трех гаплоидных наборов, составляющих кариотип этой формы. Вероятно, он состоит из двух гомологичных наборов, хромосомы которых образуют в мейозе нормальные биваленты, и одного частично гомологичного. При этом гомологичные хромосомы третьего набора участвуют в образовании тривалентов с хромосомами первых двух, а негомологичные образуют униваленты. Это ведет к нарушениям в распределении хромосом в первом мейотическом делении и к образованию гамет с измененным числом хромосом. Вероятно, эти формы образовались в результате гибридизации диплоидной партеногенетической формы с близкородственным бисексуальным диплоидным видом. У червей из Скадовска (клон IX) в мейозе обнаружена подобная ситуация. Хотя митотические метафазы на препаратах отсутствовали, наличие в мейозе пластинок с  $n = 25-36$  свидетельствует о полиплоидности исследованных особей (3 экз.).

Таким образом, кариологическое исследование апомиктических клоновых форм доказывает их триплоидную структуру.

**Обсуждение полученных данных. Разнообразие клонов.** С учетом значительного числа выборок и общего объема материала (19 клонов на 157 исследованных особей) *A. trapezoides* следует считать видом, для которого характерно умеренное для партеногенетических червей генетическое разнообразие. Действительно, крупные по размеру люмбрициды рода *Octolasion* имеют гораздо более низкий уровень клонового разнообразия [5, 10], чем полученный в настоящем исследовании у *A. trapezoides*. Например, в Феноскандии число клонов у *O. tyrtaeum* составило 24 на 238 особей, а у *O. cyaneum* всего лишь 2 на 138, тогда как у мел-

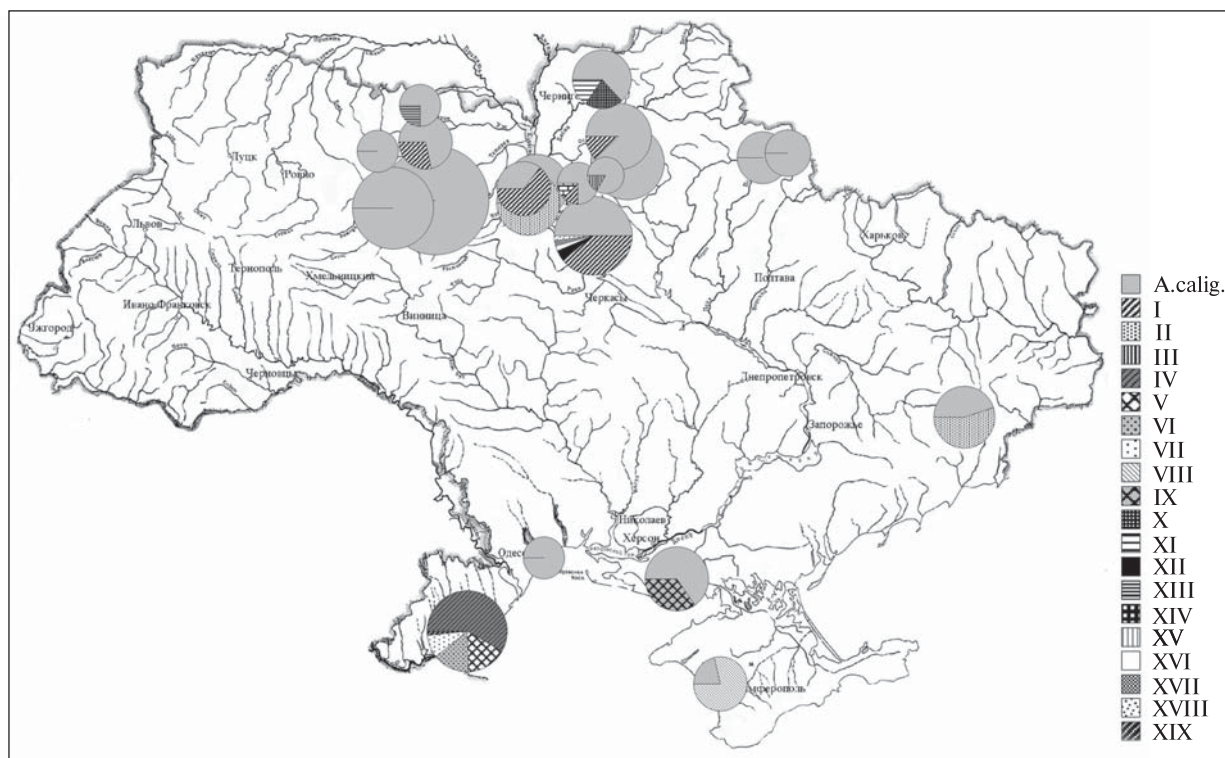


Рис. 4. Распространение клонов *A. trapezoides* и их представленность в выборках на территории Украины

ких дождевых червей (триплоидного *Aporrectodea rosea* [11], тетраплоидных *Eiseniella tetraedra* [21] и *Dendrodrilus rubidus* [6], а также гексаплоидного *Dendrobaena octaedra* [9]) уровень клонового разнообразия, наоборот, гораздо больше, и каждая третья-четвертая особь представляет новый клон.

**Происхождение клонов.** Анализ электрофоретических спектров показывает, что у большинства клоновых форм наблюдается так называемая константная гетерозиготность, которая проявляется в увеличении числа фракций. Чаще этот феномен проявляется по локусам неспецифических эстераз, продукты которых на электрофореграмме обычно представлены двоянными фракциями, реже по *Aat* и еще реже по *Mdh*, в спектрах которых, как и положено димерным белкам, в этом случае содержится по три фракции. Полученный результат по биохимическому генному маркированию, а также анализ поведения хромосом в мейозе, доказывающий их негомологичность, опровергают предположение об автополиплоидном происхождении *A. trapezoides* [8].

Особый интерес представляет несводимость аллельных пулов триплоидных клонов *A. trapezoides* к генному пулу *A. caliginosa*, ареал которого в настоящее время охватывает почти всю территорию Украины. Если по локусам *Aat* и *Mdh* в большей части случаев имеются общие аллели, то по аллелям *Es-4* у особей из подавляющего большинства клонов представлены аллели, кодирующие продукты с высокой электрофоретической подвижностью (рис. 1), которые отсутствуют у амфимиктической формы. Исключения составляют только клоны XI и XIII с севера Черниговской и Житомирской областей (рис. 2, а). Следовательно, только северные биотипы могут иметь местное происхождение, тогда как все южные клоны либо берут начало от близкого к *A. caliginosa* вида, ареал которого расположен южнее, либо у них благодаря триплоидной структуре генома, позволяющей накапливаться спонтанным мутациям, произошли существенные изменения в генных пулах. В любом случае можно вполне закономерно предположить, что появление большинства клонов *A. trapezoides* в фауне Украины — резуль-

тат их вселения в неблагоприятные для дождевых червей засушливые степные регионы. Хотя совсем не исключена и обратная ситуация, что клоновые формы — это аборигены степи, а амфимиктический *A. caliginosa* является инвазивным видом. В пользу последнего предположения говорит тенденция к некоторой его синантропизации, поскольку в естественных целинных ландшафтах большей частью встречаются апомиктические формы.

**География амфи- и апомиктических форм.** В настоящем исследовании показано, что в южных областях Украины в выборках пашенных червей явно доминируют апомиктические формы, представляющие триплоидный вид *A. trapezoides* (рис. 4). Такая тенденция отвечает кариологическим данным [2], согласно которым полиплоидизация генома *A. (superspecies) caliginosa* происходит в южных пределах его естественного ареала. Кроме того, нарастание числа и увеличение разнообразия полиплоидных форм на юге интересно еще и тем, что подтверждает общую тенденцию, справедливую для других видов дождевых червей [22], согласно которой в неблагоприятных для обитания червей местах, в частности условиях степи, резко преобладают партеногенетические формы.

**Выводы.** В результате проведенного исследования доказано существование в пределах Украины двух видовых комплексов пашенных червей: амфимиктического *A. caliginosa*, распространенного на всей территории страны, и апомиктического *A. trapezoides*, представленного в исследовании 19 клонами, образовавшимися при гибридизации серии видов, в числе которых, вероятнее всего, отсутствовал *A. caliginosa*, ныне обитающий на территории Украины. Выявлена четкая приуроченность партеногенетических форм к неблагоприятным для люмбрицид южным степным регионам Украины.

*S.V. Mezherin, R.P. Vlasenko, A.V. Garbar*

GENETIC STRUCTURE AND PECULIARITIES OF EARTHWORMS *APORRECTODEA* (SUPERSPECIES) *CALIGINOSA* (OLIGOSCHAETA: LUMBRICIDAE) COMPLEX ON THE TERRITORY OF UKRAINE

The investigation of genetic structure of *Aporrectodea caliginosa* — *A. trapezoides* diploid — polyploid complex on the territory of Ukraine has been done both with biochemical gene marking of 6 loci (*Aat*, *Es-1*, *-2*, *-3*, *-4*, *Mdh*) and

karyotyping. All 646 individuals of 21 samples were analyzed on the biochemical gene level. Karyotype preparations were received from 70 specimens. As a result diploid amphimictic *A. caliginosa* individuals ( $2n = 36$ ) forming panmictic populations and triploid ( $2n = 54$ ) *A. trapezoides* ones represented by 20 supposed clones were clearly differentiated in 157 specimens. A clear tendency of triploid form domination in the steppe zone of Ukraine where they form 70 % in comparison to 12 % of all *A. (superspecies) caliginosa* in the northern forest regions was detected. Taking into account the constant heterozygosity of the investigated loci and chromosome reaction in meiosis, the clone forms are allotriploids formed as a result of close species hybridization, but according to allele pools the amphimictic species living in Ukraine is absent. It means that either apomictic clones of *A. trapezoides* are not of the local origin and their appearance in the fauna of Ukraine is the result of earthworm introduction into the arid steppe regions or amphimictic *A. caliginosa* is an invasive species.

*S.V. Mezherin, R.P. Vlasenko, O.V. Garbar*

ОСОБЛИВОСТІ ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ КОМПЛЕКСУ ПОЛЬОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ *APORRECTODEA* (SUPERSPECIES) *CALIGINOSA* (OLIGOSCHAETA: LUMBRICIDAE) НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ

Дослідження виконано шляхом біохімічного генного маркування за шістьма локусами (*Aat*, *Es-1*, *-2*, *-3*, *-4*, *Mdh*) та каріотипування. На біохімічному генному рівні проаналізовано 646 особин з 21 виборки, а каріотипічні препарати одержані від 70 екземплярів. В результаті чітко диференційовано диплоїдні амфіміктичні особини *A. caliginosa* ( $2n = 36$ ), що утворили панміктичні популяції, і триплоїдні ( $2n = 54$ ) *A. trapezoides*, які представлені 19 клонами, виявленими при аналізі 157 екземплярів. Виявлено чітку тенденцію домінування триплоїдних форм в степовій зоні України, де вони становлять 70 % проти 12 % всіх особин *A. (superspecies) caliginosa* у північних лісових областях. Виходячи з константного характеру гетерозиготності досліджених локусів і поведінки хромосом в мейозі, можна стверджувати, що клонові форми — це ало-триплоїди, що утворилися в результаті гібридизації серії близьких видів, серед яких, судячи по алельних пулах, відсутній амфіміктичний вид, що заселяє зараз територію України. Отже, або апоміктичні клони *A. trapezoides* не мають місцевого походження і їх поява у фауні України є слідством вселення у несприятливі для дощових черв'яків засушливі степові регіони, або, навпаки, амфіміктичний *A. caliginosa* — інвазійний вид.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. — М.: Наука, 1979. — 271 с.

2. Викторов А.Г. Разнообразие полиплоидных рас в семействе дождевых червей *Lumbricidae* // Усп. соврем. биологии. — 1993. — **113**, вып. 3. — С. 304–312.
3. Muldal S. The chromosomes of the earthworms 1. The evolution of polyploidy // Heredity. — 1952. — **6**. — P. 55–76.
4. Малинина Т.В., Перель Т.С. Характеристика хромосомных рас *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) с использованием биохимических маркеров // Докл. АН СССР. — 1984. — **279**, № 5. — С. 1265–1269.
5. Jaenike J., Parker E.D., Selander R.K. Clonal niche structure in parthenogenetic earthworm *Octolasion tyrtaeum* // Amer. Natur. — 1980. — **116**. — P. 196–205.
6. Jaenike J., Ausubel S., Grimaldi D.A. On the evolution of clonal diversity in parthenogenetic earthworms // Pedobiologia. — 1982. — **23**, № 4. — P. 304–310.
7. Jaenike J., Selander R.K. On the coexistence of ecologically similar clones of parthenogenetic earthworms // Oikos. — 1985. — **44**. — P. 512–514.
8. Coboli Sbordoni M., de Matthaeus E., Omodeo P., Bidoli R., Rodino E. Allozyme variation and divergence between diploid and triploid populations of *Allobophora caliginosa* (Lumbricidae: Oligochaeta) // On earthworms / Eds A.M. Bomvicini et al. — Modena: Mucchi, 1987. — P. 53–74.
9. Terhivuo J., Saura A. Allozyme variation in parthenogenetic *Dendrobaena octaedra* (Oligochaeta: Lumbricidae) populations of eastern Fennoscandia // Pedobiologia. — 1990. — **34**, № 2. — P. 113–139.
10. Terhivuo J., Saura A. Clonal and morphological variation in marginal populations of parthenogenetic earthworms *Octolasion tyrtaeum* and *O. cyaneum* (Oligochaeta, Lumbricidae) from eastern Fennoscandia // Boll. Zool. — 1993. — **60**. — P. 87–96.
11. Terhivuo J., Saura A. Genic and morphological variation of the parthenogenetic earthworm *Aporrectodea rosea* in southern Finland (Oligochaeta, Lumbricidae) // Ann. Zool. Fenneci. — 1993. — **30**. — P. 215–224.
12. Terhivuo J., Saura A. Clone pool structure and morphometric variation in endogenic and epigenic North-European parthenogenetic earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae) // Pedobiologia. — 1996. — **40**. — P. 226–239.
13. Terhivuo J., Lundqvist E., Saura A. Clone diversity of *Eiseniella tetraedra* (Lumbricidae: Oligochaeta) along regulated and free-flowing boreal rivers // Ecography. — 2002. — **25**. — P. 714–720.
14. Terhivuo J., Saura A. Low clonal diversity in *Octolasion cyaneum* (Oligochaeta: Lumbricidae) // Pedobiologia. — 2003. — **47**. — P. 434–439.
15. Terhivuo J., Saura A. Dispersal and clonal diversity of North-European parthenogenetic earthworms // Biol. Invasions. — 2006. — **8**. — P. 1205–1218.
16. 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.
17. Ford R., Hamerton J.L. A colchicine hipotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. — 1956. — **31**, № 6. — P. 247–251.
18. Thiriot-Quievreux C. Chromosome studies in pelagic Opisthobranch molluscs // Can. J. Zool. — 1988. — **66**. — P. 1460–1477.
19. Stille B., Ochman H., Selander R.K. Genetic structure of populations of the earthworm *Aporrectodea tuberculata* // Oikos. — 1980. — **34**. — P. 195–201.
20. Стеббинс Д.Л. Распространение и природа полиплоидных типов // Полиплоидия. — М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1956. — С. 25–55.
21. Terhivuo J., Saura A. Island biogeography of a North European parthenogenetic earthworm: fugitive clones of *Eiseniella tetraedra* (Sav.) (Lumbricidae) // Pedobiologia. — 1999. — **43**. — P. 481–486.
22. Перель Т.С. Географические особенности размножения дождевых червей сем. Lumbricidae // Журн. общ. биологии. — 1982. — **43**, № 5. — С. 649–658.

Поступила 15.01.08