

УДК: 595.143.6

Полиморфизм окраски медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* (Clitellata, Hirudinida)

А.Ю.Утевський, О.М.Утевская, К.С.Бояршин, С.Ю.Утевский

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)

Описаны и изучены отдельные элементы рисунка покровов *Hirudo medicinalis*: продольные полосы на спинной стороне и распределение темного пигмента на брюшной стороне тела. Установлено частотное распределение различных вариантов рисунка в природных популяциях. Частоты различных вариантов окраски более сходны у географически близких популяций по сравнению с удаленными популяциями, поэтому выделенные элементы окраски могут использоваться в филогеографическом анализе. Обнаружена слабая статистическая связь между некоторыми элементами окраски спинной стороны. Между вариантами окраски спинной и брюшной сторон тела зависимостей не выявлено. В целом отмечена высокая изменчивость окраски *H. medicinalis*, которая достигается не только существованием разнообразных вариантов каждого элемента окраски, но и их почти независимым комбинированием.

Ключевые слова: *Hirudo medicinalis*, медицинская пиявка, окраска, изменчивость, популяция.

Поліморфізм забарвлення медичної п'явки *Hirudo medicinalis* (Clitellata, Hirudinida)

А.Ю.Утевський, О.М.Утевська, К.С.Бояршин, С.Ю.Утевський

Описано і вивчено окремі елементи забарвлення *Hirudo medicinalis*. В основу опису покладено повздовжні смуги на спині та розподіл темного пігменту на черевній стороні тіла. Встановлено частотний розподіл різних варіантів забарвлення у природних популяціях. Частоти різних варіантів забарвлення більш подібні в географічно близьких, ніж у віддалених популяціях, тому вони можуть бути застосовані у філогеографічному аналізі. Виявлено слабкий статистичний зв'язок між деякими елементами забарвлення спинної сторони. Між варіантами забарвлення спинної та черевної сторін тіла залежностей виявлено не було. У цілому відзначено високу мінливість забарвлення *H. medicinalis*, що досягається не тільки існуванням різноманітних варіантів кожного елемента забарвлення, але також їх незалежним (за деякими винятками) комбінуванням.

Ключові слова: *Hirudo medicinalis*, медична п'явка, забарвлення, мінливість, популяція.

Polymorphism of the coloration pattern in the medicinal leech *Hirudo medicinalis* (Clitellata, Hirudinida)

A.Y.Utevsky, O.M.Utevska, K.S.Boyarshin, S.Y.Utevsky

Individual elements of the coloration pattern of *Hirudo medicinalis* are described and analyzed. Longitudinal stripes on the dorsum and the distribution of dark pigment on the venter are used as the basis for the investigation. A frequency distribution of different variations of the pattern in natural populations is revealed. Frequencies of certain variations of the coloration are more similar in geographically approximate populations in comparison with distant populations. Therefore, such elements can be useful for phylogeographic analysis. There is a weak statistical association between some elements of the dorsal coloration. No reliable dependences between variants of the dorsal and ventral patterns are found. By and large the high variability of the coloration pattern of *H. medicinalis* is recorded. The variability is a result both of numerous variations of each element and nearly free combinations of the elements.

Key words: *Hirudo medicinalis*, medicinal leech, coloration pattern, variability, population.

Введение

Окраска внешних покровов – важный внешнеморфологический признак, обеспечивающий адаптацию свободноживущих видов к окружающей среде. Окраска многих представителей отряда Hirudinida соответствует фону субстрата или окраске хозяев. Некоторые виды (глоссифонииды, писциколиды) меняют цвет тела в зависимости от освещённости и физиологического состояния.

Окраска покровов у пиявок определяется пигментными клетками (хроматофорами), цветом подлежащих тканей и крови. У представителей отряда Hirudinida описано 23 тканевых и 2 целомических пигмента (гемоглобин, каротиноиды). У большинства гематофагов в гиподермальных

хроматофорах содержится зелёный пигмент – продукт метаболизма гемоглобина. Состояние хроматофоров не зависит от пищевых ресурсов, пигментные гранулы сохраняются даже при длительном голодании. Формирование узора – сложный морфогенетический процесс. Особенности рисунка на теле у разных видов-гематофагов связаны с филогенетическим положением группы. Представители низших групп, как правило, имеют однообразный, неметамерный узор. У особей из филогенетически продвинутых групп узоры сложные, повторяющиеся с определенной регулярностью (Шумкина, 1953; Wood et al., 1976; Fischer et al., 1976; Czczuga, 1977; Andonian et al., 1975; Andonian, Vinogradov, 1975; Лукин, 1976; Sawyer, 1986).

У медицинской пиявки пигментация внешних покровов появляется на поздних стадиях эмбрионального развития; вышедшие из коконов особи уже окрашены. Цвет тела *Hirudo medicinalis* варьирует от рыжего до темно-зелёного. Фон вентральной стороны тела светлее дорсального фона. На теле имеется характерный рисунок – комбинация цветных полос и темных пятен. На дорсальной стороне симметрично расположены шесть продольных цветных полос – парамедиальные, парамаргинальные и латеральные (Зеленский, 1915; Nesemann, Neubert, 1999) (рис. 1, а). Цвет полос варьирует от желтого до красного. На вентральной стороне тела латерально расположены темные продольные полосы, между которыми разбросаны тёмные пятна (рис. 1, б).

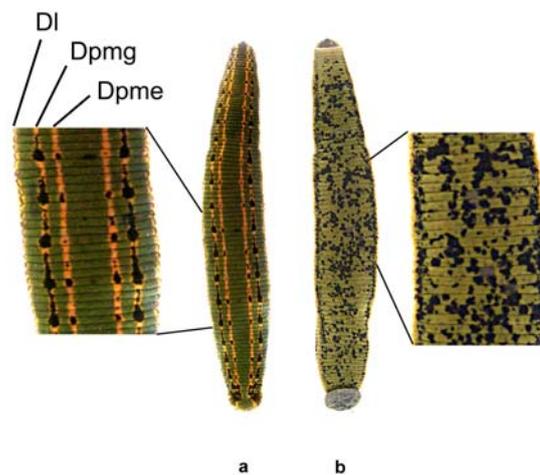


Рис. 1. Типичная окраска *Hirudo medicinalis*: а – спинная сторона, б – брюшная сторона; *Dpme*, *Dpmg*, *DI* – парамедиальные, парамаргинальные и латеральные полосы спинной стороны

Fig. 1. Typical coloration pattern of *Hirudo medicinalis*: a – dorsum, b – venter; *Dpme*, *Dpmg*, *DI* – paramedial, paramarginal and lateral stripes of the dorsum respectively

Вариабельность окраски и узора медицинских пиявок отмечалась многими исследователями (Moquin-Tandon, 1846; Лукин, 1976; Sawyer, 1986; Nesemann, Neubert, 1999). Лукин сообщал, что у медицинских пиявок «окраска очень характерна, хотя чрезвычайно сильно варьирует... Основная окраска спины может быть коричневой, рыжеватой, оливково-черной, оливково-зеленоватой, оливково-желтоватой. ... Соотношение темного и оранжевого пигментов в продольных полосках может быть весьма различным. ... Окраска брюшной стороны варьирует от совсем светлой до совсем темной.» (Лукин, 1976). Французский исследователь Moquin-Tandon выделял по окраске 7 основных групп, в каждую из которых входило по две-три вариации; всего Moquin-Tandon различал 19 вариаций (Moquin-Tandon, 1846). В последнее время показано, что *Hirudo medicinalis*, *Hirudo verbana* и *Hirudo orientalis* являются отдельными видами (Trontelj, Utevsky, 2005; Utevsky, Trontelj, 2005; Siddall et al., 2007), которые ранее относились разными исследователями к разным таксономическим категориям – морфам, подвидам или видам (Лукин, 1976; Sawyer, 1986; Nesemann, Neubert, 1999).

В данной работе описана изменчивость окраски *H. medicinalis* из водоемов северо-восточной части Украины. Этот вид распространен в северной части Европы, в более ранних работах его называли украинской, или лечебной медицинской пиявкой – *Hirudo medicinalis* f. *serpentina*.

Окраска детерминируется генетически, зависит от физиологических факторов, отражает экологические и эволюционные особенности. Она представляет собой один из видов полиморфизма, который можно использовать для решения проблем микроэволюции (оценки внутривидовой изменчивости, сравнения популяций, оценки их дивергенции, миграций). Задачей данного

исследования было выяснить, насколько велика вариабельность окраски *H. medicinalis*, из каких элементов состоит рисунок покровов, какие варианты преобладают в природных популяциях и есть ли закономерности в их комбинациях.

Материалы и методы

Материалом исследований были 163 экземпляра *H. medicinalis* из трех природных водоемов, расположенных в поймах рек Уды (популяции I, II) и Северский Донец (популяция III) (бассейн Сев. Донца, Харьковская обл., Украина) на расстояниях 2 (I–II), 30 (I–III) и 33 (II–III) км. Популяции I и II расположены на близком расстоянии, находятся в одной системе пойменных водоемов, которые сообщаются при разливах. Эти водоемы эвтрофного типа, малопроточные.

Были выделены отдельные элементы рисунка покровов *H. medicinalis*, описана их изменчивость, установлены популяционные частоты, изучены их комбинаторика и корреляционные связи.

Для сравнения частот применялся F-критерий (метод углового преобразования); так как сравнения были множественными (сравнивались частоты в трех популяциях), вводилась поправка Бонферрони: $p' = p/k$ (при числе парных сравнений $k=3$ уровень значимости $p' = 0,05/3 = 0,017$). Для оценки ассоциированности элементов рисунка применялся качественный (полихорический показатель связи) и ранговый (коэффициент корреляции Спирмена) корреляционный анализ. Фактические частоты комбинаций элементов рисунка сравнивались с частотами, теоретически ожидаемыми при случайном независимом комбинировании. Теоретически ожидаемые частоты комбинаций элементов рисунка рассчитывались как произведения частот соответствующих элементов. Сравнение фактических частот с теоретически ожидаемыми проводилось с использованием критерия χ^2 .

Результаты

Выделение и описание элементов окраски

Изучены и описаны элементы рисунка, их цветовая вариация.

Основной фон тела. Серо-зеленый, вариации от светлого до темного оттенков.

Продольные дорсальные полосы. Вариация цвета от желтого до красного.

Вентральная сторона тела (V). Окраска включает основной серо-зеленый фон, продольные латеральные темные полосы и разбросанные темные пятна (рис. 2). Чем больше площадь темных участков, тем выраженнее регулярность в расположении элементов рисунка.

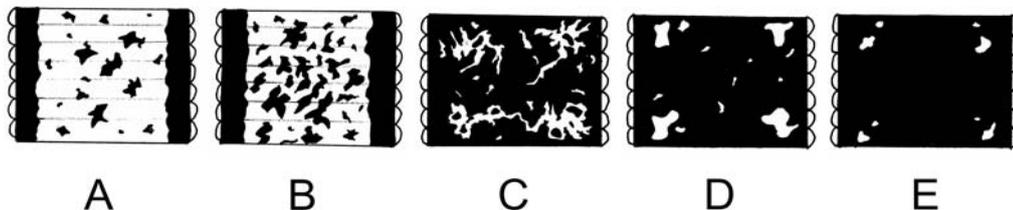


Рис. 2. Окраска брюшной стороны
Fig. 2. Coloration patterns of the venter

Дорсальная сторона тела (D). Выделяются шесть рядов продольных цветных полос, расположенных симметрично, по три с каждой стороны (рис. 1, 3–5). Базовый фон полос – от желтого до красного.

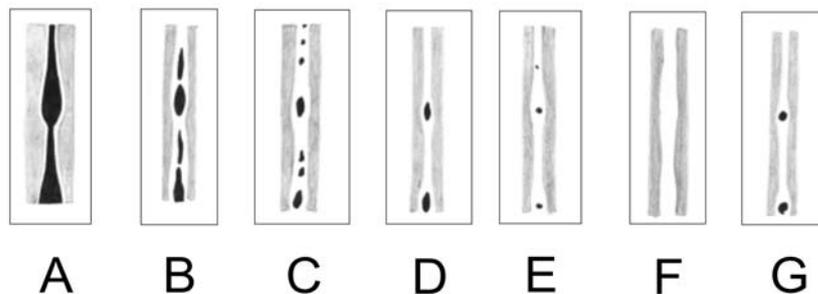


Рис. 3. Варианты парамедиальных полос спинной стороны тела
Fig. 3. Types of paramedial stripes of the dorsum

1. *Парамедиальные полосы (Dp_{me})*. Полосы волнистые или ровные. На волнистых полосах расположены темные пятна. Регулярность пятен соответствует сегментации тела. Форма пятен – от круглых до каплевидных, вытянутых к головному концу; от сливающихся до обособленных. Пятна могут отсутствовать; в этом случае базовая полоса ровная и может иметь разрывы (рис. 3).

2. *Парамаргинальные полосы (Dp_{mg})*. Самые широкие полосы спинной стороны. На полосах расположены темные пятна. Регулярность пятен соответствует сегментации тела. Форма пятен – от круглых до каплевидных, вытянутых к головному концу; от сливающихся до обособленных. Базовые полосы расширяются в области пятен; не имеют разрывов (рис. 4).

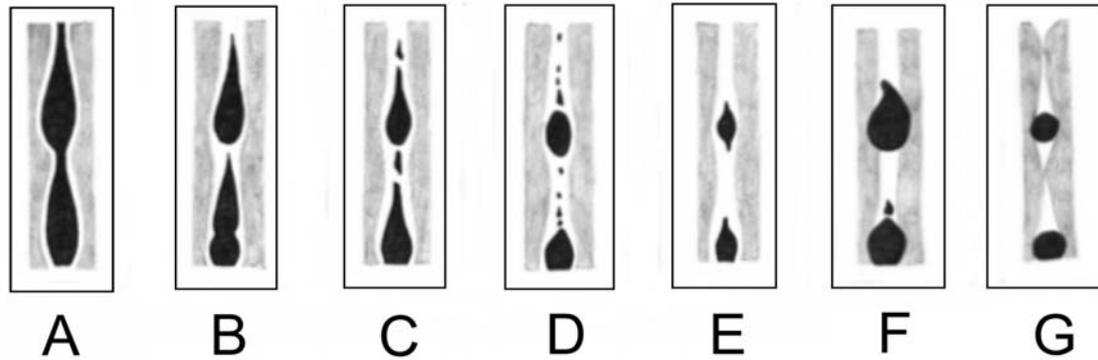


Рис. 4. Варианты парамаргинальных полос спинной стороны тела
 Fig. 4. Types of paramarginal stripes of the dorsum

3. *Латеральные полосы (Dl)*. Идут по внешнему краю спинной стороны. Базовой полосе сопутствует сплошная темная линия или разорванная цепочка темных пятен. Базовая полоса может быть сплошной и разорванной (рис. 5).

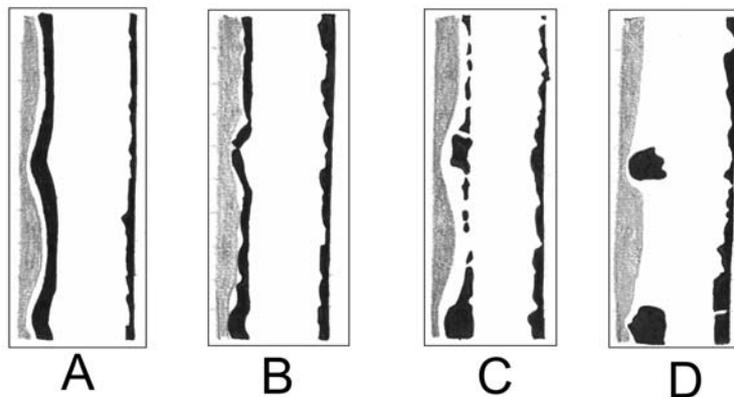


Рис. 5. Варианты латеральных полос
 Fig. 5. Types of lateral stripes

Изменчивость элементов окраски в разных популяциях

Описанные элементы окраски встречались с разной частотой (табл. 1). Парамедиальные полосы *Dp_{me}* чаще представлены вариантами С, D, E, F (суммарная частота 0,89), редкие варианты – А, В, G. Парамаргинальные полосы *Dp_{mg}* в основном представлены вариантами В, С, D, F (суммарная частота 0,933), редкие варианты – А, E, G. Латеральные полосы *Dl* в половине случаев представлены вариантом А, суммарная частота вариантов А, В, С равна 0,986, очень редко встречается вариант D. Вентрум *V* представлен в основном вариантами А, В, С, D (суммарная частота 0,994), очень редко встречается вариант E.

Изменчивость окраски сравнивалась в изученных популяциях. Анализ частот элементов окраски (табл. 1) показал, что близкорасположенные популяции I и II более схожи между собой, чем каждая из них – с удаленной популяцией III. Различия популяций I и II с популяцией III затрагивают все элементы рисунка, как дорсального (*Dp_{me}*, *Dp_{mg}*, *Dl*), так и вентрального (*V*). Близкорасположенные популяции I и II значительно различаются по частотам некоторых элементов, относящихся к

парамедиальным (*Dpme*) и парамаргинальным (*Dpmg*) полосам дорсума. Это демонстрирует высокую изменчивость двух самых ярких дорсальных полос – частоты их вариаций различны даже в очень близких географически популяциях.

Уровень различий по частотам *Dpme* примерно одинаков среди всех популяций. То есть, степень различий по частотам вариантов *Dpmg* (самой широкой и заметной полосы дорсума) не зависит от расстояния (фактора географической изоляции).

Таблица 1.

Частоты элементов окраски *H. medicinalis*

Table 1.

Frequencies of the elements of the coloration pattern of *H. medicinalis*

Элементы окраски	Частоты элементов окраски						Сравнение частот элементов окраски						
	Популяции						Популяции						
	I		II		III		I-II		I-III		II-III		
	(n=40)		(n=52)		(n=71)		F	p	F	p	F	p	
<i>Dpme</i>													
A	0,025±	0,025	-	-	-	-	2,288	>0,05	2,589	>0,05	-	-	-
B	0,010±	0,016	0,038±	0,030	0,056±	0,036	1,426	>0,05	0,702	>0,05	0,219	>0,05	>0,05
C	0,225±	0,066	0,212±	0,065	0,183±	0,061	0,022	>0,05	0,279	>0,05	0,159	>0,05	>0,05
D	0,250±	0,068	0,135±	0,054	0,028±	0,026	1,964	>0,05	12,932	<0,001	5,200	<0,05	<0,05
E	0,150±	0,056	0,404±	0,078	0,310±	0,073	7,663	<0,01	3,804	≈0,05	1,160	>0,05	>0,05
F	0,200±	0,063	0,192±	0,062	0,366±	0,076	0,009	>0,05	3,544	≈0,05	4,620	<0,05	<0,05
G	0,050±	0,034	0,019±	0,022	0,056±	0,036	0,685	>0,05	0,018	>0,05	1,216	>0,05	>0,05
<i>Dpmg</i>													
A	-	-	0,019±	0,022	0,056±	0,036	1,731	>0,05	5,850	<0,05	1,216	>0,05	>0,05
B	0,400±	0,077	0,231±	0,067	0,127±	0,053	3,040	>0,05	10,502	<0,01	2,253	>0,05	>0,05
C	0,250±	0,068	0,385±	0,077	0,408±	0,078	1,921	>0,05	2,932	>0,05	0,066	>0,05	>0,05
D	0,275±	0,071	0,096±	0,047	0,282±	0,071	5,079	<0,05	0,006	>0,05	7,195	<0,01	<0,01
E	-	-	0,019±	0,022	0,014±	0,019	1,772	>0,05	1,441	>0,05	0,047	>0,05	>0,05
F	0,050±	0,034	0,212±	0,065	0,099±	0,047	5,787	<0,05	0,915	>0,05	3,013	>0,05	>0,05
G	0,025±	0,025	0,038±	0,030	0,014±	0,019	0,127	>0,05	0,165	>0,05	0,723	>0,05	>0,05
<i>DI A</i>													
A	0,775±	0,066	0,732±	0,070	0,508±	0,079	0,236	>0,05	8,265	<0,01	6,525	<0,05	<0,05
B	0,175±	0,060	0,114±	0,050	0,267±	0,070	0,663	>0,05	1,296	>0,05	4,715	<0,05	<0,05
C	0,050±	0,034	0,135±	0,054	0,211±	0,065	2,054	>0,05	6,486	<0,05	1,225	>0,05	>0,05
D	-	-	0,019±	0,022	0,014±	0,019	1,772	>0,05	1,441	>0,05	0,047	>0,05	>0,05
<i>VA</i>													
A	0,225±	0,066	0,231±	0,067	-	-	0,005	>0,05	24,979	<0,001	30,201	<0,001	<0,001
B	0,350±	0,075	0,250±	0,068	0,099±	0,047	1,083	>0,05	10,025	<0,01	4,973	<0,05	<0,05
C	0,225±	0,066	0,212±	0,065	0,225±	0,066	0,022	>0,05	0,000	>0,05	0,030	>0,05	>0,05
D	0,200±	0,063	0,308±	0,073	0,662±	0,075	1,406	>0,05	24,245	<0,001	15,737	<0,001	<0,001
E	-	-	-	-	0,014±	0,019	-	-	1,441	>0,05	1,689	>0,05	>0,05

Примечание: F – статистический критерий, p – уровень значимости.

Связь между элементами окраски

Качественный корреляционный анализ (табл. 2) показал наличие связи между элементами окраски дорсальной стороны тела. Полихорический показатель связи принимал значения от 0,107 ($p < 0,05$) до 0,252 ($p < 0,001$). Это указывает на неслучайность комбинации дорсальных узоров. Ранговый корреляционный анализ показал тесную связь между вариациями парамедиальной и парамаргинальной линий, $r_s = 0,625$ ($p < 0,001$).

Между элементами дорсума и типом вентрума статистически значимых зависимостей не выявлено. Согласно этим результатам, сочетания разных типов спинной и брюшной сторон случайны.

Таблица 2.

Полихорические показатели связи между элементами окраски

Table 2.

The polychoric coefficients of elements of the coloration pattern

Элементы окраски	K	χ^2	df	p
<i>Dpme – Dpmg</i>	0,143	139,665	42	<0,001
<i>Dpme – DI</i>	0,075	19,402	21	>0,05
<i>Dpmg – DI</i>	0,107	33,879	18	<0,05
<i>Dpme – V</i>	0,081	29,999	28	>0,05
<i>Dpmg – V</i>	0,074	21,398	24	>0,05
<i>DI – V</i>	0,081	12,715	12	>0,05

Примечание: объем выборки N=63, K – полихорический показатель связи, χ^2 – критерий хи-квадрат, df – число степеней свободы, p – уровень значимости.

Составные элементы окраски

Некоторые описанные выше варианты окраски *H. medicinalis* можно объединить в группы – по наличию или отсутствию темных пятен, по их продолговатой или круглой форме. Такие признаки мы назвали составными элементами окраски (табл. 3).

Таблица 3.

Составные элементы окраски

Table 3.

Combined elements of the coloration pattern

Элементы окраски	Варианты	Особенности
<i>Dpme</i>	ABCD	Темная пигментация хорошо выражена, продолговатые темные пятна с тенденцией к сливанию, базовая полоса широкая; образуют непрерывный вариационный ряд
	EF	Темная пигментация выражена слабо или отсутствует, базовая полоса широкая
	G	Темная пигментация хорошо выражена, круглые четко очерченные пятна без тенденции к сливанию, базовая полоса имеет сужения в промежутках между пятнами
<i>Dpmg</i>	ABCDE	Продолговатые пятна с тенденцией к сливанию, окаймленные базовой полосой; образуют непрерывный вариационный ряд
	FG	Круглые четко очерченные пятна без тенденции к сливанию, выходящие за край базовой полосы
<i>DI</i>	A	Сплошная темная линия
	BCD	Разорванная темная линия, цепочка темных пятен; образуют непрерывный вариационный ряд

В изученных популяциях (табл. 4) парамедиальные полосы *Dpme* более чем в половине случаев представлены вариантами со слабо выраженными или отсутствующими темными пятнами (EF), часто встречаются варианты с хорошо выраженными продолговатыми пятнами (ABCD), редко – с круглыми пятнами (G). Парамаргинальные полосы *Dpmg* в основном представлены вариантами с продолговатыми пятнами (ABCDE), реже – с круглыми пятнами (FG). Латеральные полосы *DI* более чем в половине случаев имеют сплошную темную линию (A), часто встречаются варианты

с разорванной, состоящей из отдельных пятен линией (BCD). Различия частот этих элементов в изученных популяциях оказались статистически незначимыми.

Таблица 4.

Частоты составных элементов окраски

Table 4.

Frequencies of combined elements of the coloration pattern

Элементы окраски	Частоты элементов окраски			Сравнение частот элементов окраски					
	Популяции			Популяции					
	I	II	III	I-II		I-III		II-III	
	(n=40)	(n=52)	(n=71)	F	p	F	p	F	p
<i>Dpme</i> ABCD	0,600±0,077	0,385±0,067	0,267±0,053	1,394	>0,05	3,564	≈0,05	0,468	>0,05
<i>Dpme</i> EF	0,350±0,075	0,596±0,068	0,676±0,056	1,784	>0,05	3,787	≈0,05	0,323	>0,05
<i>Dpme</i> G	0,050±0,034	0,019±0,019	0,056±0,027	0,022	>0,05	0,001	>0,05	0,041	>0,05
<i>Dpmg</i> ABCDE (продолговатые точки)	0,925±0,042	0,750±0,060	0,887±0,038	2,507	>0,05	0,208	>0,05	1,769	>0,05
<i>Dpmg</i> FG (круглые точки)	0,075±0,042	0,250±0,060	0,113±0,038	0,713	>0,05	0,037	>0,05	0,584	>0,05
<i>DI</i> A (сплошная линия)	0,775±0,066	0,732±0,070	0,508±0,079	0,097	>0,05	3,204	≈0,05	2,496	>0,05
<i>DI</i> BCD (разорванная линия)	0,225±0,066	0,268±0,070	0,492±0,079	0,045	>0,05	2,114	>0,05	1,773	>0,05

Примечание: F – статистический критерий, p – уровень значимости.

Также были выявлены статистически незначимые тенденции к более частым, чем случайные, комбинациям следующих элементов:

- продолговатые точки, как на парамедиальных, так и на парамаргинальных полосах (*Dpme* ABCD и *Dpmg* ABCDE),
- отсутствие точек на парамедиальных полосах и круглые точки на парамаргинальных полосах (*Dpme* EF и *Dpmg* FG),
- продолговатые точки на парамедиальных полосах и сплошная линия на латеральных полосах (*Dpme* ABCD и *DI* A),
- отсутствие точек на парамедиальных полосах и разорванная линия на латеральных полосах (*Dpme* ABCD и *DI* BCD).

Реже, чем ожидается при случайном комбинировании, представлены комбинации следующих элементов:

- продолговатые точки на парамедиальных полосах и круглые точки на парамаргинальных полосах (*Dpme* ABCD и *Dpmg* FG),
- продолговатые точки на парамедиальных полосах и разорванная линия на латеральных полосах (*Dpme* ABCD и *DI* BCD).

Выявленные тенденции отражают особенности распространения темного пигмента: 1) сплошное (продолговатые, сливающиеся пятна и сплошные темные линии дорсальных полос); 2) фрагментированное (круглые, не сливающиеся темные пятна, разорванные латеральные линии).

Эти особенности в той или иной степени распространяются на все дорсальные элементы. Дорсальные элементы коррелируют по особенностям распространения темного пигмента. На рис. 6 изображены профили частот комбинаций вариантов парамедиальной и парамаргинальной линий (исключены варианты с круглыми пятнами). Между линиями наблюдается ассоциация по степени распространения темной пигментации: с сильно пигментированными вариантами парамедиальной линии встречаются преимущественно сильно пигментированные варианты парамаргинальной линии, со слабо пигментированными *Dpme* – слабо пигментированные *Dpmg*.

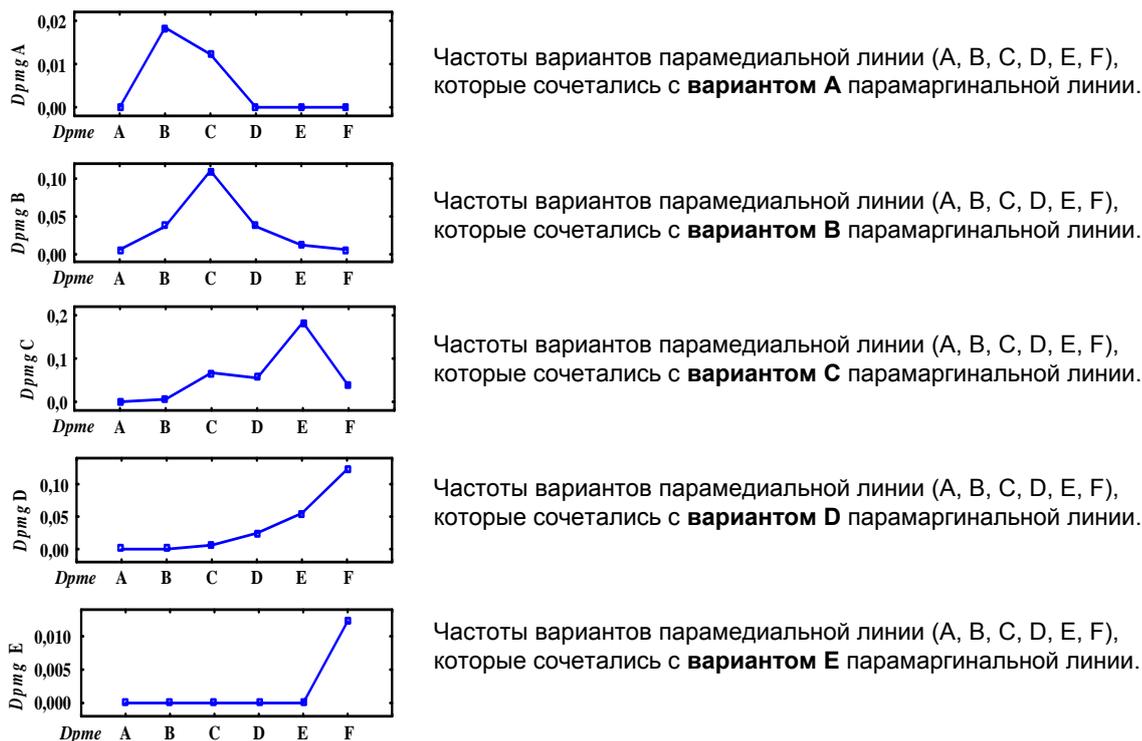


Рис. 6. Частоти комбінацій варіантів парамедіальної і парамаргінальної ліній. (Слева – указание типа парамаргінальної лінії (сверху вниз – по степени убывания темного пигмента); по горизонталям – варианты парамедіальних ліній (слева направо по степени убывания темного пигмента), по вертикалям – частоты вариантов парамедіальних ліній.) Сильно пигментированными вариантами *Dpme* встречаются преимущественно сильно пигментированные варианты *Dpmg*, со слабо пигментированными *Dpme* – слабо пигментированные *Dpmg*.

Fig. 6. Frequencies of types of paramedial and paramarginal stripes

Заключення

В окраске покровов *H. medicinalis* можно выделить отдельные элементы, изменчивость по которым является характерной особенностью вида. На парамаргинальных полосах спинной стороны тела обязательно присутствуют темные пятна. Парамедіальні смуги можуть нести, так и не нести темные пятна. Наиболее характерны продолговатые пятна; пятна круглой формы редки. Латеральные полосы более чем в половине случаев имеют сплошную темную линию, часто встречаются варианты с разорванной линией. На брюшной стороне распределение темного пигмента варьирует от отдельных разбросанных пятен до почти сплошного темного фона.

Обнаружена определенная связь между некоторыми элементами окраски дорсальной стороны тела. Сопряженно варьируют парамедіальні і парамаргінальні лінії. Эти самые яркие и заметные спинные полосы отличаются высокой изменчивостью – близкие популяции отличаются по ним в той же степени, что и удаленные. Существуют более-менее устойчивые морфотипы. Например, круглые точки парамаргінальних ліній почти всегда сочетаются с отсутствием точек на парамедіальних лініях. Между вариантами спинной и брюшной сторон тела зависимостей не выявлено: сочетания разных типов спинной и брюшной поверхностей случайны.

Высокая изменчивость окраски *H. medicinalis* достигается не только существованием разнообразных вариантов каждого элемента окраски, а также их почти независимым комбинированием. Свободное за некоторым исключением комбинирование приводит к существованию множества фенотипических вариантов, представленных в природных популяциях приблизительно одинаковыми небольшими долями.

Частоты различных вариантов окраски более сходны у географически близких популяций по сравнению с удаленными популяциями, поэтому выделенные элементы окраски могут использоваться для филогеографического анализа.

Благодарность

Авторы выражают благодарность профессору кафедры генетики и цитологии Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина Л.А.Атраментовой за поданную идею, которая легла в основу данной работы.

Список литературы

- Зеленский В.Д. Исследования по морфологии и систематике Hirudinea. – Петроград: Первая женская типография, 1915. – 256с.
- Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. В серии: Фауна СССР. Пиявки. Т.1. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1976. – 484с.
- Шумкина О.Б. Эмбриональное развитие медицинской пиявки // Тр. Инст. морф. жив. им. А.Н.Северцова. – 1953. – Т.8. – С. 216–279.
- Andonian M.R., Barrett A.S., Vinogradov S.N. Physical properties and subunits of *Haemopsis grandis* erythrocrucorin // Biochim. Biophys. Acta. – 1975. – Vol.412 (2). – P. 202–213.
- Andonian M.R., Vinogradov S.N. Physical properties and subunits of DNA dubia erythrocrucorin // Biochim. Biophys. Acta. – 1975. – Vol.400 (2). – P. 244–254.
- Czeczuga B. Astaxathin, a dominating carotenoid in four species of leeches // Bull. Acad. Pol. Sci. Biol. – 1977. – Vol.25 (2). – P. 85–87.
- Fischer E., Lovas M., Nemeth P. Zincporphyrin pigments in the botryoid tissue of *Haemopsis sanguisuga* L. and their localization by diaminobenzidine-H₂O₂ reaction [in German] // Acta Histochem. – 1976. – Vol.55 (1). – P. 32–41.
- Moquin-Tandon A. Monographie de la Famille des Hirudineés. – Paris: J.-B. Bailliére, 1846. – 448p.
- Nesemann H., Neubert E. Annelida, Clitellata: Branchiobdellida, Acanthobdellea, Hirudinea. – Heidelberg: Spectrum Akademischer Verlag, 1999. – 178p.
- Sawyer R.T. Leech biology and behaviour: in 3 vol. – Oxford: Clarendon Press, 1986.
- Siddall M.E., Trontelj P., Utevsky S.Y. et al. Diverse molecular data demonstrate that commercially available medicinal leeches are not *Hirudo medicinalis* // Proceedings of the Royal Society. – 2007. – Vol.274. – P. 1481–1487.
- Trontelj P., Utevsky S.Y. Celebrity with a neglected taxonomy: molecular systematics of the medicinal leech (genus *Hirudo*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2005. – Vol.34. – P. 616–624.
- Utevsky S.Y., Trontelj P. A new species of the medicinal leech (*Oligochaeta, Hirudinida, Hirudo*) from Transcaucasia and an identification key for the genus *Hirudo* // Parasitology Research. – 2005. – Vol.98, №1. – P. 61–66.
- Wood E.J., Mosby L.J., Robinson M.S. Characterization of the extracellular haemoglobin of *Haemopsis sanguisuga* (L.) // Biochem. J. – 1976. – Vol.153 (3). – P. 589–596.

Представлено: Т.Ю.Маркіною / Presented by: T.Yu.Markina

Рекомендовано до друку: Л.О.Атраментовою / Recommended for publishing by: L.A.Atramentova

Подано до редакції / Received: 27.01.2010.

© А.Ю.Утевський, О.М.Утевська, К.С.Бояршин, С.Ю.Утевський, 2010

© A.Y.Utevsky, O.M.Utevska, K.S.Boyarshin, S.Y.Utevsky, 2010