

С.С. Крамаренко,
кандидат биологических наук, и.о. доцента
(Николаевская государственная аграрная академия)

О МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ МЕЖДУ НАЗЕМНЫМИ МОЛЛЮСКАМИ РОДА *BREPHULOPSIS* (GASTROPODA; PULMONATA; BULIMINIDAE)

Статья посвящена вивченню мінливості конхологічних ознак в галузі міжвидової гібридизації між наземними моллюсками Brephulopsis bidens та B.cylindrica. В галузі гібридизації за п'ять років з моменту її першого опису простежується формування своєрідного "хімерного" фенотипу черепашки – розміри її в цілому підвищились (ознака cylindrica), але при цьому її підвищилась частка особин, що мають палатальну складку у глибині устя (ознака bidens). Таким чином, в області гібридизації процеси формування мінливості якісними ознакам відбуваються незалежно від процесів формоутворення черепашки.

Главной целью настоящей работы было изучение временной изменчивости конхологических признаков в области гибридизации между *B.bidens* и *B.cylindrica* за пять лет, прошедших с момента ее первого описания [1]. Область гибридизации обособлена от соседних популяций *B.bidens* (моллюски *B.cylindrica* в непосредственной близости от области гибридизации не встречаются). Поэтому все возможные изменения морфометрических признаков раковины или частот альтернативно варьирующих признаков раковины (доли особей, несущих палатальную складку в глубине устья и доли пигментированных морф) всецело должны определяться взаимодействием генофондов двух гибридизирующих видов.

Как и во время первого обследования в 1991 г., в июне 1996 г. нами было собрано по 50 половозрелых особей наземных моллюсков *Brephulopsis spp.* из пяти зон области гибридизации (подробное описание зон гибридизации см. в работе [1]), на раковинах которых были промерены шесть основных морфометрических показателей: высота раковины, ширина раковины, высота завитка, высота последнего оборота, высота и ширина устья [2]. Все промеры проведены под бинокулярным микроскопом МБС-1 с точностью до 0,05 мм. Для всех изученных морфометрических признаков затем были рассчитаны значения среднего арифметического, среднего квадратичного отклонения и коэффициента вариации.

Сравнение показателей изменчивости конхологических показателей между соответствующими выборками 1991 г. и 1996 г. проводилось с использованием t-критерия Стьюдента [3]. Кроме того, для обобщенных данных за 1991 г. и 1996 г. (всего для 500 особей) был проведен анализ главных компонент. Для первых двух главных компонент определялись нагрузки для каждой компоненты на исходные признаки раковины, коэффициенты компонентной корреляции и доля изменчивости, описываемой каждой главной компонентой [4].

В каждой зоне области гибридизации определялись: частота встречаемости особей с палатальной складкой в глубине устья и частота встречаемости пигментированных морф.

Интенсивность потока генов (m) была рассчитана на основе формулы [5]:

$$m = 1 - [(p_t - P) / (p_0 - P)]^{1/t},$$

где P — частота аллеля у вида-донора; p_0 — частота аллеля у вида-акцептора до начала гибридизации; p_t — частота аллеля у вида-акцептора в области гибридизации; t — число генераций, прошедших с начала гибридизации.

Вся статистическая обработка материала производилась с использованием пакета прикладных программ STATISTICA v.5.0 [6, 7].

Качественные признаки. За пять лет, прошедших с момента первого описания симферопольской области гибридизации между наземными моллюсками *Brephulopsis spp.*, отмечено изменение частот доли пигментированных морф и доли особей с палатальной складкой в глубине устья. Наиболее характерной особенностью этих изменений является формирование двух групп зон в пределах области гибридизации, для которых значения частот этих признаков стали более сходными, чем были в 1991 году. Это – зоны гибридизации №№ 1-3 и №№ 4-5. Если в 1991 году для обоих признаков в области гибридизации имелись ярко выраженные клины (основания которых лежали в зоне *bidens*), то в 1996 году вместо этих клин появляется резкий перепад значений - "ступенька" – на границе между зонами № 3 и № 4. При этом за прошедшие пять лет достоверно повысилась частота пигментированных морф в зоне гибридизации № 3 и частота особей с палатальной складкой в зонах области гибридизации №№ 2-4 (во всех случаях $p < 0,05$).

Так как для моллюсков *B.cylindrica* характерно отсутствие в популяциях особей с палатальной складкой (то есть частота этого аллеля равна нулю), а в популяциях *B.bidens* частота этого аллеля равна единице, то мы смогли оценить интенсивность потока гена "наличие/отсутствие палатальной складки в глубине устья" от вида *B.bidens* к виду *B.cylindrica* за весь период существования области гибридизации. Приняв продолжительность одной генерации моллюсков равной примерно двум годам (за 20 лет существования симферопольской области гибридизации, таким образом, сменилось около 10 поколений), интенсивность потока данного гена тогда может быть оценена в 0,025 и 0,028 для зон области гибридизации №№ 4 и 5, соответственно, тогда как для зоны № 3 (зона усиленной гибридизации) данный показатель более чем в три раза выше - 0,085. Таким образом, можно предположить, что поток генов от *B.bidens* к *B.cylindrica* идет со средней интенсивностью около 2,5-3 % за одно поколение. Несмотря на то, что полученные значения базируются только на одном показателе и носят весьма приближенный характер, особенности изменчивости морфометрических признаков (см. работу [1] и ниже приведенные материалы) также свидетельствуют о том, что интенсивность потока генов между этими двумя видами в изучаемой области гибридизации является весьма значительной.

Количественные признаки. Первое, что бросается в глаза при сравнении значений показателей раковины в 1991 и 1996 гг., это прежде всего повышение средних значений, практически, по всем рассматриваемым при-

знакам, причем в большинстве случаев это повышение – достоверное. Исключение составляет только высота завитка раковины у моллюсков из зон гибридизации №№ 1-4. Таким образом, можно отметить, что за пять лет, прошедших с момента первого описания области гибридизации, раковина моллюсков увеличивалась в размерах, а кроме того, изменялись и ее пропорции (соотношение между завитком и последним оборотом). Характерно, что у наземных моллюсков рода *Brephulopsis* формирование завитка раковины и последнего оборота происходит относительно независимо друг от друга и, таким образом, общий морфотип раковины подвержен значительной вариабельности.

От генеральной тенденции изменения морфотипа раковины в области гибридизации диаметрально отличается тенденция изменений размеров и пропорций раковины в зоне гибридизации № 5. В этой зоне происходит достоверное понижение общих размеров раковины (прежде всего высоты, ширина раковины при этом остается без изменений) за счет значительного снижения размеров завитка. Пока трудно ответить на вопрос, чем вызвано снижение раковины в зоне гибридизации № 5, но при этом заслуживает особого внимания тот факт, что по направленности изменений размеров и пропорций раковины все зоны области гибридизации (за исключением пятой) оказываются сходными. Таким образом, процессы формирования изменчивости по качественным признакам и процессы формирования изменчивости по количественным признакам идут независимо друг от друга.

В области гибридизации за анализируемый период времени происходит формирование своеобразного – "химерного" - фенотипа гибридов: размеры раковины в целом увеличиваются (признак *cylandrica*), однако при этом повышается доля особей, имеющих устьевую арматуру (признак *bidens*).

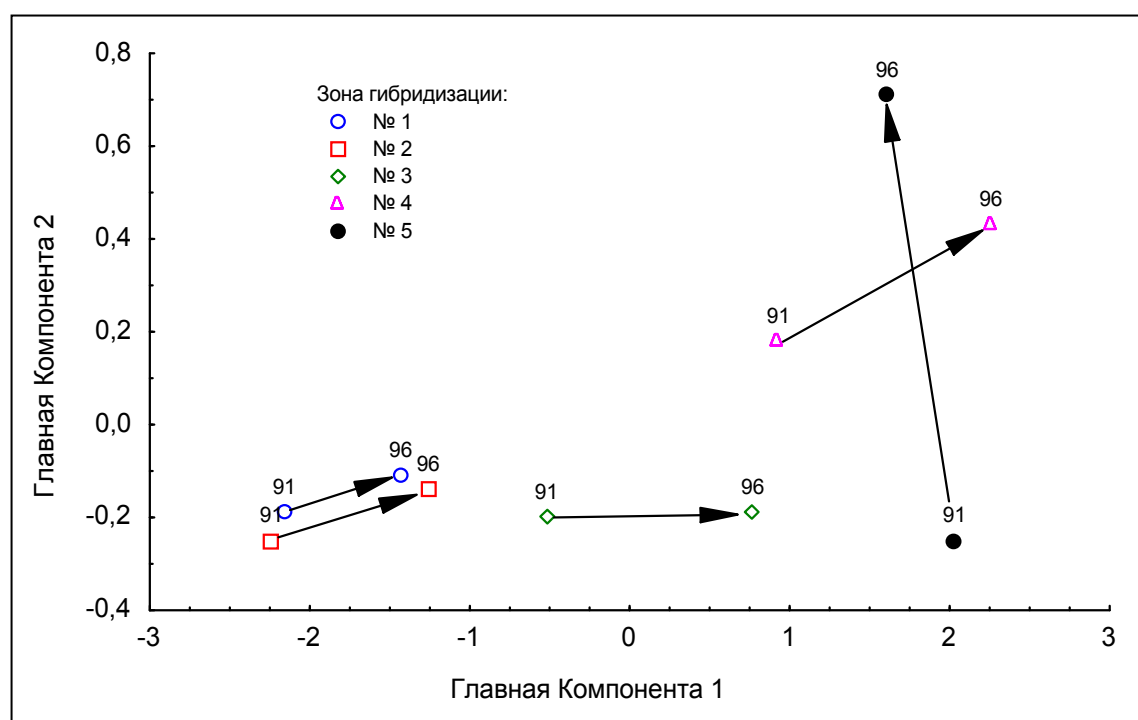


Рис. 1. Распределение центроидов выборок моллюсков *Brephulopsis* spp. из различных зон области гибридизации в 1991 и 1996 гг. в пространстве первых двух главных компонент.

Для рассмотрения судьбы каждой отдельной зоны гибридизации за 5 лет нами был проведен анализ главных компонент на основе шести использованных признаков раковины для особей из всех зон области гибридизации в 1991 и 1996 гг. совместно. На рисунке приведены центроиды выборок для каждой зоны области гибридизации в 1991 и 1996 гг. Таким образом, мы можем проследить судьбу каждой выборки и направленность изменений морфотипа раковины в каждой из них за 5 лет в единой системе координат. Для зон гибридизации №№ 1-3 отмечается смещение центроидов выборок, практически, параллельно оси ГК 1, которая является размерной. Следовательно, для моллюсков из этих зон гибридизации характерно только повышение общих размеров раковины, без изменения ее пропорций. Для выборки из зоны гибридизации № 4 также произошло увеличение общих размеров раковины, однако как в 1991 году, так и в 1996 году форма раковины у моллюсков из этой зоны была отличной от таковой для первых трех зон области гибридизации. Характерно, что в 1991 году форма раковины моллюсков из зоны гибридизации № 5 была, практически, такой же, как и у моллюсков из зон гибридизации №№ 1-3 (то есть, в области *bidens*). В 1996 году по общим размерам раковины и по ее пропорциям выборка из зоны гибридизации № 5 стала ближе к моллюскам из четвертой зоны гибридизации.

По-видимому, данная картина могла сформироваться благодаря тому, что исходно моллюски *B.cylindrica* были занесены где-то в районе зоны № 4, откуда и началось их расселение (и распространение их генов) по всей области гибридизации. В зоне № 5 вначале ощутимым было влияние моллюсков *B.bidens* (по-видимому, здесь оставалась локальная, но немногочисленная колония моллюсков этого вида), но затем внедрение особей *B.cylindrica* из соседней (четвертой) зоны области гибридизации привело к значительному изменению их морфотипа. Об этом свидетельствует тот факт, что изначально (по крайней мере, в 1991 году) доля особей,

несущих палатальную складку (признак *bidens*), была минимальной в зоне № 4 и более чем в два раза выше в зоне № 5 [1].

Таким образом, обобщая все вышесказанное, можно следующим образом охарактеризовать те изменения конхологических признаков, что происходили в 1991-1996 гг в симферопольской области гибридизации. В зонах области гибридизации №№ 1-3 происходила гомогенизация особей по двум использованным (по-видимому, независимым) качественным признакам; размеры раковины у моллюсков из этих зон повышались, но с сохранением пропорций раковины. В зоне области гибридизации № 4 частоты качественных конхологических признаков сравнивались с таковыми для моллюсков из зоны № 5 (и главным образом, благодаря влиянию моллюсков из этой зоны), но морфометрические показатели и пропорции раковины остались, практически, без существенных изменений. В самой же зоне № 5 частоты качественных признаков раковины остались без изменения, но существенно изменились морфометрические признаки и прежде всего пропорции раковины. Раковина моллюсков из этой зоны области гибридизации стала чуть мельче, прежде всего за счет снижения высоты завитка. Несмотря на некоторое отличие механизмов изменений, произошла некоторая гомогенизация общего морфотипа моллюсков в зонах гибридизации №№ 1-3 и №№ 4-5.

1. Крамаренко С.С., Попов В.Н. Изменчивость морфологических признаков наземных моллюсков рода *Brephulopsis* Lindholm, 1925 (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) в зоне интрогрессивной гибридизации // Журн.общ.биол. – 1993. – Т.54. – № 6. – С.682-690.
2. Шилейко А.А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) // Фауна СССР. Моллюски. – Т.3. - Вып.3. № 130. – Л.: Наука, 1984. – 399 с.
3. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш.школа, 1980. – 293 с.
4. Tissot V.N. Multivariate analysis // Heterochrony in evolution : a multidisciplinary approach (M.L.McKinney, ed.) – N.Y.: Plenum Press, 1988. – P.35-51.
5. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: В 3-х т. – М.: Мир, 1987.
6. Компьютерная биометрика (Под ред. В.Н.Носова). – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 232 с.
7. Боровиков В.П., Боровиков И.П. STATISTICA © — Статистический анализ и обработка данных в среде WINDOWS © — М.: Информационно-издательский дом "Филинь", 1997. — 608 с.

Матеріал надійшов до редакції. 15.06.01.

Крамаренко С.С. О межвидовой гибридизации между наземными моллюсками рода *Brephulopsis* (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae).

*Работа посвящена изучению изменчивости конхологических признаков в области межвидовой гибридизации между наземными моллюсками *Brephulopsis bidens* и *B.cylindrica*. В области гибридизации за пять лет ее первого описания происходит формирование своеобразного – "хищного" - фенотипа раковины – ее размеры в целом увеличились (признак *cylindrica*), но при этом повысилась доля особей, имеющих устьевую арматуру (признак *bidens*). Таким образом, в области межвидовой гибридизации процессы формирования изменчивости по качественным признакам идут независимо от формообразования раковины.*

Kramarenko S.S. On the land snail genus *Brephulopsis* (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) interspecies hybridization.

*The article touches upon the variation of the land snail *Brephulopsis* spp. conchological traits in the interspecies hybridization zone. During five years the particular shell phenotype was formed – the shell size has increased (*cylindrica*'s trait), but frequency of the individuals with apertural barrier has increased too (*bidens*'s trait).*