

С. В. Межжерин, Д. А. Гарбар, А. В. Гарбар

Ресистематика моллюсков рода *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины: опыт решения проблемы на основе геногеографического подхода

(Представлено членом-корреспондентом НАН Украины И. А. Акимовым)

*The genogeographic analysis of the distribution of gene frequencies of two biochemical loci in the populations of mollusk *Planorbarius corneus* s. lato on the Ukraine's territory confirmed the reality of two allospecies whose areas are confined to the Eastern — North-Eastern and Central — Western regions, correspondently. The introgressive nature of hybridization between mollusks species which are divided by a narrow hybrid zone confirms the inapplicability of the symbiotopic species concept to this species complex, since the polytypicism of *P. corneus* s. lato is realized in accordance to the model of vicariating species. We note the hybrid zone features such as narrowness; asymmetric character of gene introgression; correspondence to zones borders of different numbers of dry days, and the availability of isolated hybrid populations, possibly of polyploid specimens, on the Lower Dnieper.*

Нет, пожалуй, ни одной группы животных, в систематике которой в такой степени проявились бы противоречия между сторонниками узкой и широкой трактовки вида, как у па-леарктических пресноводных моллюсков, в частности представителей подкласса легочных Pulmonata. Одной из групп с запутанной систематикой является род *Planorbarius*. Если традиционно в европейской части ареала рода признавался только один вид катушка роговидная *P. corneus* и этой точки зрения и сейчас придерживается большинство европейских малакологов [1, 2], то В. Я. Старобогатов с последователями разделили вид на пять [3], а затем еще и на восемь видов [4]. В результате, если вначале число видов этого рода в фауне Украины достигло пяти [5], то позднее, судя по приведенным ареалам [4], должно увеличиться до восьми. Причем все вновь выделенные виды обитают совместно и не имеют четких биотопических предпочтений.

Проведенное генетическое маркирование особей симбиотопических популяций четырех предполагаемых видов показало, что они не обладают свойством генетической прерывистости [6] и, соответственно, уровни межвидовой изменчивости гораздо ниже их общей географической. Следовательно, все эти "виды" должны рассматриваться в пределах *P. corneus*. Однако предварительно проведенный географический анализ генетической структуры популяций дал основание считать, что вид *P. corneus* по ареалу неоднороден и вполне может представлять собой надвид, состоящий из викарирующих видов — аллоидов, связанных друг с другом переходными гибридными зонами.

С целью более детального выяснения степени разобщенности выявленных генетически дискретных викарирующих форм этого моллюска и характера генетических процессов, протекающих в зоне их контакта, была исследована изменчивость локуса Es-1, ранее показавшего высокую степень генетического полиморфизма и представленного четырьмя аллелями [11]. Всего было исследовано 790 экземпляров из 27 географических выборок катушек,

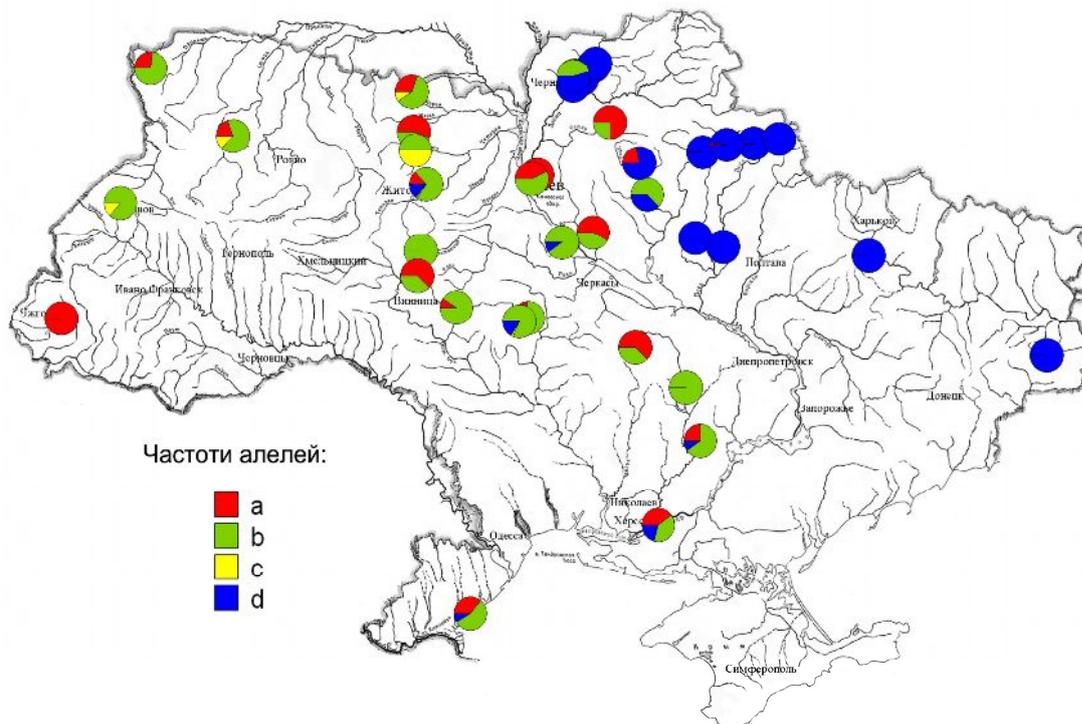


Рис. 1. Распределение частот аллелей полиморфного локуса Es-1 в популяциях моллюска *P. corneus s. lato* на территории Украины

охватывающих практически весь ареал вида на территории Украины. В большинстве случаев для электрофоретического анализа бралась гемолимфа, однако в некоторых выборках, где моллюски предварительно замораживались, — мышцы ноги.

В результате анализа изменчивости локуса Es-1 в популяциях *P. corneus* было обнаружено четыре аллеля, которые очень неравномерно распределены по территории Украины (рис. 1). При этом географическая изменчивость генных частот доказывает четкую дифференциацию северо-восточных и восточных поселений моллюска от центральных и западноукраинских, между которыми находится переходная зона, которую следует интерпретировать как место интрогрессивной гибридизации. В целом на территории Украины можно выделить пять зон, которые характеризуются не только разными частотами аллелей, но и могут трактоваться в контексте дифференциации и генетических процессов, протекающих в этом видовом комплексе.

Северо-восток и Восток Украины — ареал восточной формы. Исключительно особи с генотипами Es-1^a были обнаружены в 11 выборках моллюсков из следующих водоемов: р. Северский Донец (окр. с. Гайдары, Змиевский р-н, Харьковской обл., $n = 22$), оз. Айдар (пгт Счастье, окр. г. Луганск, $n = 13$), оз. Дурова (г. Сумы, $n = 100$), водоемы бассейна р. Десна (каналы в черте г. Чернигов, $n = 18$; пруд в п. Анисов, окр. г. Чернигов, $n = 25$), р. Снов (Городнянский р-н Черниговской обл., $n = 41$), р. Псел (с. Белоцерковка, Полтавская обл., $n = 23$), р. Хорол (с. Вишняки, Полтавская обл., $n = 9$), р. Сула (г. Ромны, $n = 30$; с. Печище, $n = 30$; г. Недригайлов, $n = 30$, все из Сумской обл.). В последней выборке была отмечена особь с генотипом Es-1^{a/d}.

Левобережное Приднепровье — гибридная зона. В Среднем Приднепровье — это достаточно узкая полоса от г. Чернигов до р. Днепр, где сосредоточены популяции, в которых

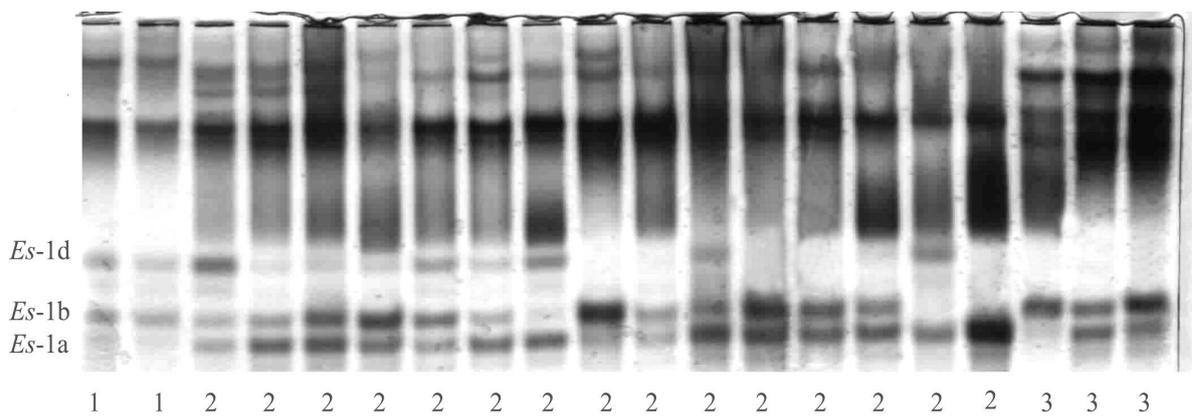


Рис. 2. Изменчивость спектров неспецифических эстераз мышц в популяциях *P. corneus s. lato*: 1— р. Стрижень, г. Чернигов (гибридная); 2 — низовья р. Днепр, г. Голая Пристань ("полиплоидная" гибридная); 3 — Яворивский национальный парк (чистая западная форма)

содержатся два аллеля, маркирующие восточные и западные формы. В выборке из р. Стрижень (г. Чернигов, $n = 71$) были обнаружены $Es-1^d$ и $Es-1^b$ ($p = 0,46$), которые образовывали три генотипа, наблюдаемые и ожидаемые распределения которых хорошо соответствовали друг другу ($\chi^2 = 0,001$), что отвечает модели панмиксной популяции. Аналогичная ситуация наблюдалась в выборке из р. Удай (г. Пирятин, Полтавская обл., $n = 16$), где обнаружены те же $Es-1^b$ (0,62) и $Es-1^d$ (0,38) с генотипами в равновесном соотношении ($\chi^2 = 0,3$). В популяции из водоема г. Прилуки ($n = 25$) содержится другая пара аллелей $Es-1^a$ (0,22) и $Es-1$ (0,78), генотипы которых также находятся в равновесии ($\chi^2 = 0,7$). Обращает на себя внимание и то обстоятельство, что у моллюсков из двух последних гибридных популяций гемолимфа была прозрачная, а не красная, как у катушек из других мест. В выборке из водоема г. Нежин ($n = 12$) аллель $Es-1^d$ не обнаружен, а два выявленных $Es-1^a$ (0,75) и $Es-1^b$ (0,25) представлены только соответствующими гомозиготами. Это единственная выборка из 27 исследованных, где было неравновесное соотношение генотипов ($\chi^2 = 11,81$; $P < 0,01$).

Правобережье (вплоть до Карпат) — зона ареала западной формы, где в части популяций наблюдается незначительная интрогрессия гена $Es-1^d$, маркирующего восточный аллоид. Его средняя частота на Правобережье составляет 0,04. В выборках из водоемов Житомирской области частота аллеля $Es-1^d$ была 0,11 ($n = 175$), Киевской — 0,045 ($n = 55$), Черкасской — 0,068 ($n = 66$), Кировоградской — 0,046 ($n = 43$), Днепропетровской — 0,075 ($n = 20$), Одесской (низовья р. Дунай) — 0,09 ($n = 50$). В более западных областях: в Винницкой ($n = 51$), Львовской ($n = 7$) и на Волыни ($n = 38$), этот аллель не обнаружен вообще. Доминирует на Правобережье аллель $Es-1^b$ (0,70), далее следует аллель $Es-1^a$ (0,23). Их частоты меняются по региону достаточно мозаично (см. рис. 1). В популяциях северо-западной части правобережной части Украины встречается аллель $Es-1^c$, средняя частота которого (0,03) в целом на Правобережье незначительна.

Закарпатье — изолированная зона, у моллюсков которой (окр. г. Ужгород, $n = 56$) фиксирован аллель $Es-1^a$.

Нижний Днепр — гибридная изолированная группировка. Выборка интересна уже тем, что на территории Украины представляет собой южный изолят этого вида (окр. г. Голая Пристань, $n = 15$). Здесь у 40% особей выявлены необычные множественные спектры, отвечающие полигетерозиготным генотипам $Es-1^{aab/d}$, $Es-1^{ab/dd}$ или $Es-1^{abb/d}$ с эффектом дозы (рис. 2). Такого рода спектры обычны для тетраплоидной конституции, хотя этот случай

и не похож на классическую амфидиплоидию, когда пропорция родительских генов равна 1 : 1. Соотношение аллелей западного $Es-1^a$ (0,43) и $Es-1^b$ (0,36) и восточного $Es-1^d$ (0,21) аллоидов промежуточное, хотя и сдвинуто в сторону первого. Кроме того, для моллюсков этой популяции характерны гибридные спектры еще по одному диагностическому локусу — $Es-3$, который экспрессируется в мышцах и у восточной и западной форм представлен альтернативными аллелями $Es-3^a$ и $Es-3^b$. Любопытно, но у особей выборки из р. Стрижень (г. Чернигов), которая по локусу $Es-1$ была определена как гибридная, был зафиксирован аллель $Es-3$, т. е. по второму локусу она должна быть отнесена к восточной форме.

Таким образом, анализ географического распределения аллелей полиморфных локусов $Es-1$ и $Es-3$ по ареалу катушки подтверждает правильность сделанного ранее [6] предварительного заключения о существовании в пределах Украины двух аллоидов в рамках одного надвидового комплекса *P. corneus* s. lato. Между ними существует достаточно узкая гибридная зона, которая в Среднем Приднепровье начинается в г. Чернигов и тянется до р. Днепр, что дает ширину до 100 км. При этом гены восточной формы проникают в ареал западного аллоида на сотни километров (по югу от р. Днепр до р. Дунай), тогда как интрогрессия генов западной формы в ареал восточной не идет далее гибридной зоны.

Выявленный случай интрогрессивной гибридизации парapatрических видов *P. corneus* нельзя назвать стандартным, поскольку по ряду особенностей он отличается от классической модели гибридных зон, образующихся на стыках ареалов близких видов. Как правило, узкие гибридные зоны викарирующих видов формируются на границах различных климатических зон и поддерживаются в местах, где "стыкуются" разные типы ландшафтов. И эти зоны тем уже, чем резче переход от одного типа ландшафта к другому, чем теснее виды привязаны к биотопам и чем они многочисленнее. Классическим примером такого рода межвидовых отношений является гибридизация целой группы пар горных и равнинных видов амфибий: жерлянок [7] и тритонов [8, 9], которая происходит в предгорьях Карпат — в местах, сочетающих в себе как горные лесные закрытые биотопы, так и равнинные открытые. На первый взгляд пределы распространения аллоидов катушек не проходят ни по естественным преградам (по водосборным бассейнам), ни по границам природно-климатических областей. Однако, как выяснилось, она четко совпадает с географией регионов с разной угрозой засухи [10]. Так, западная форма располагается в зоне минимальной угрозы, доля засушливых дней здесь не превышает 1% (рис. 3). Восточная форма на Левобережье в основном обитает в пределах зоны с вероятностью засушливых дней от 1 до 10%, а в зоне с высокой вероятностью засухи свыше 10% (юг степной зоны) катушки встречаются исключительно в бассейнах крупных рек Днепр, Днестр и Дунай. С учетом этого обстоятельства становится объяснимой асимметричность генных интрогрессий, которая связана либо с физиологическими особенностями восточной формы, обеспечивающими ей устойчивость к пересыханиям, либо, что более вероятно, с ее привязанностью к рекам и более глубоким водоемам. Очевидно, что для восточного аллоида, приспособившегося к жизни в более засушливых районах, нет ограничения для миграции в более влажные западные районы, а вот для миграции западного вида на восток в континентальные зоны существуют более серьезные преграды. Это, в конечном счете, и определяет асимметричность генных интрогрессий у этих видов моллюсков.

Таким образом, *P. corneus* — это не группа из пяти-восьми симбиотопично обитающих видов, а надвид, состоящий из викариантов, соединенных друг с другом гибридными зонами разной ширины. Важно подчеркнуть, что интрогрессивная природа гибридизации, с одной стороны, подтверждает легкость, с которой происходит обмен генами видов рода

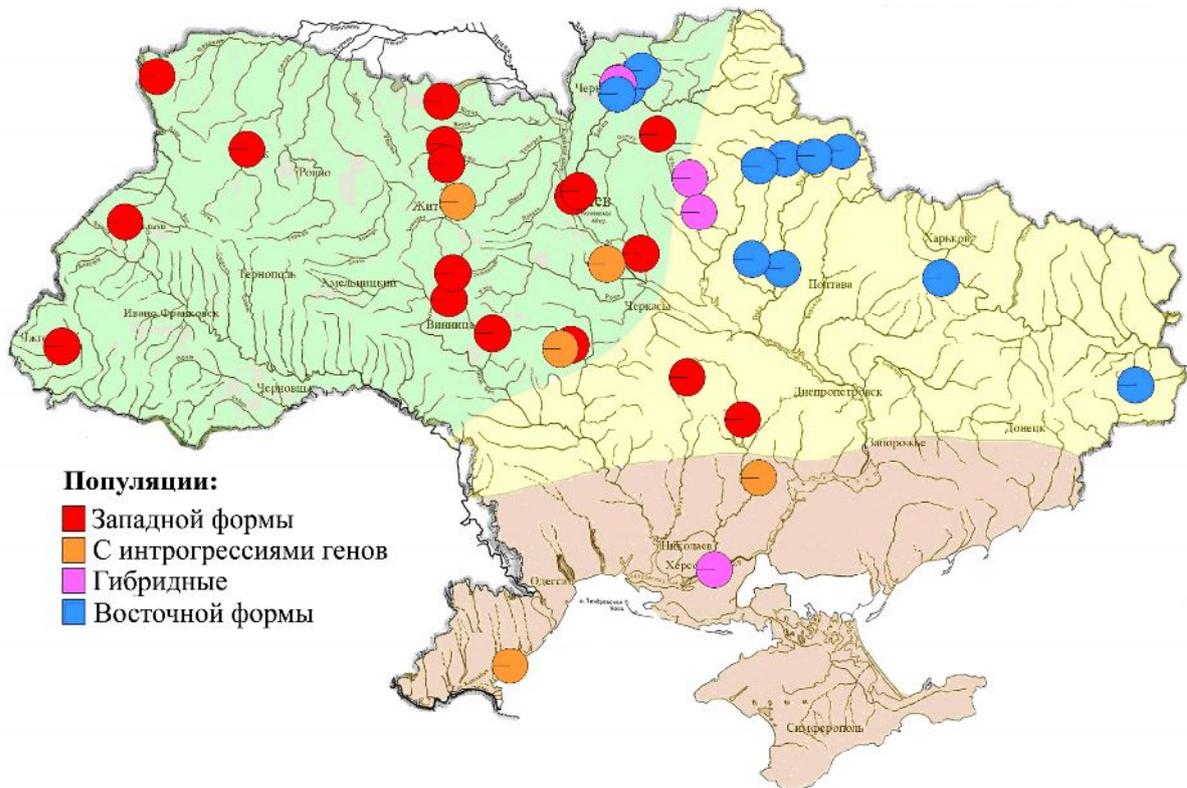


Рис. 3. Зоны с разной вероятностью распространения засухи в теплый период [10] и распределение популяций *P. corneus* s. lato с разной степенью генных трансгрессий: западная зона — менее 1%; восточная — от 1 до 10%, южная от 11%

Planorbarius в природе, с другой — доказывает нереальность совместного существования видов моллюсков этого рода, поскольку из-за отсутствия репродуктивных барьеров даже искусственно созданное надвидовое сообщество через незначительное число поколений превратится в единую генетически полиморфную популяцию.

1. Falkner G., Obrdlik P., Falkner M. Mollusques continentaux de France. - Paris: Museum National d'Histoire Naturelle, 2002. - 350 p.
2. Gloer P. Die Subwassergastropoden Nord und Mitteleuropas Bestimmungsschlüssel, 2. Lebensweise, Verbreitung. - Conch Books, 2002. - 327 p.
3. Кривошеина Л. В., Старобогатов Я. И. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны горной части бассейна верхнего Иртыша // Зоол. журн. - 1973. - 22, вып. 3. - С. 348-355.
4. *Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий* / Под ред. С. Я. Цаллохина. Т. 6: Моллюски, полихеты, немертины. - Санкт-Петербург: Наука, 2004. - 528 с.
5. Стадниченко А. П. Прудовиковообразные (пузырчковые, витушковы, катушковы). - Киев: Наук. думка, 1990. - 292 с. - (Фауна Украины. Т. 29, вып. 4).
6. Межжерин С. В., Гарбар Д. А., Гарбар А. В. Систематическая структура комплекса *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) s. lato: анализ аллозимных маркеров и морфометрических признаков // Вестн. зоологии. - 2005. - 39, № 6. - С. 11-17.
7. Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Янчуков А. В. Характер генных интрогрессий в гибридной зоне *Vombina vombina* (L., 1761) - *Vombina variegata* (L., 1758) (Amphibia, Discoglossidae) Прикарпаття // Доп. НАН України. - 2001. - № 5. - С. 161-164.

8. Морозов-Леонов С.Ю., Межжерин СВ., Куртяк Ф. Ф. О гибридизации гребенчатого (*Triturus cristatus*) и дунайского (*Triturus dobrogicus*) тритонов в Закарпатье // Вестн. зоологии. - 2003. - 37, № 2. - С. 88-91.
9. Kotlik P., Zavadil V. Natural hybrids between the newts *Triturus montandoni* and *T. vulgaris*: morphological and allozyme data evidence of recombination between parental genomes // Folia Zoologica. - 1999. - 48. - P. 211-218.
10. Логвинов К. Т. Опасные явления погоды // Природа Украинской ССР. Климат. - Киев: Наук. думка, 1984. - С. 113-144.

*Институт зоологии
им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев
Житомирский государственный
университет им. Ивана Франко*

Поступило в редакцию 27.02.2006