

УДК 575.17:595.14

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ ДВУХ ВИДОВ ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ (*GASTROPODA*, *PULMONATA*) ФАУНЫ УКРАИНЫ

С.В. МЕЖЖЕРИН¹, А.В. ГАРБАР², Е.Д. КОРШУНОВА², Д.А. ГАРБАР²,
Е.И. ЖАЛАЙ¹

¹Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30. ГСП
01601, Украина, e-mail: mezhh@izan.kiev.ua

²Житомирский государственный университет им. Ивана Франко,
ул. Б. Бердичевская, 40, Житомир
10002, Украина, e-mail: saguaroklub@mail.ru

*Географический анализ распределения генных частот полиморфных локусов *P. corneus* и *L. stagnalis* показал, что они являются надвидами, в составе каждого из которых присутствует по два викарирующих алловида. Границы их ареалов практически полностью совпадают и приурочены у одного к восточным и северо-восточным областям, а у второго к центральным и западным соответственно.*

*Ключевые слова: аллозимы, филогеография, интрогрессивная гибридизация, моллюски, *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius corneus*.*

Введение. Пресноводные легочные моллюски *Lymnaea stagnalis* (Linne, 1758) и *Planorbarius corneus* (Linne, 1758) широко распространены в Северном полушарии. Поэтому нет ничего удивительного в их высокой конхиологической изменчивости, которая привела к их разделению на большое число морфологических видов [1]. Полученные в последнее время данные по генетической структуре отдельных видов рода *Lymnaea* [2] и отсутствие сопряженности между типом раковины и характером аллозимной изменчивости [3] подтверждают точку зрения, что увеличение числа видов, вероятнее всего, неадекватно естественной системе.

Ранее проведенный морфологический и геногеографический анализ *P. corneus* [4, 5], в пределах которого выделялось от 4 до 8 видов [1], показали, что на самом деле это надвидовой комплекс викарных гибридирующих видов.

Задачей настоящего исследования является сравнительное исследование генетической изменчивости *P. corneus* и *L. stagnalis* в пределах Украины.

© С.В. МЕЖЖЕРИН, А.В. ГАРБАР, Е.Д. КОРШУНОВА, Д.А. ГАРБАР, Е.И. ЖАЛАЙ, 2008

Материалы и методы

Основой данного исследования послужили выборки моллюсков, собранные в течение 2002–07 гг. в водоемах Украины. Исследовано 790 экз. из 27 географических выборок *P. corneus*, (рис. 1) и 394 экз. из 22 географических выборок *L. stagnalis* (рис. 2).

Электрофоретический анализ проводился в 7,5% полиакриламидном геле и непрерывной системе буферов [6]. У *P. corneus* исследовали изменчивость локуса *Es-1*, ранее показавшего высокую степень генетического полиморфизма [4]. Для анализа брали гемолимфу и в некоторых случаях мышцы ноги. У *L. stagnalis* в водных экстрактах ткани ноги изучали изменчивость аспартаминотрансферазы (*Aat-1*), малатдегидрогеназы (*Mdh-1*) и неспецифических эстераз (*Es-1, -2, -3, -4*).

Результаты и обсуждение

Генетическая структура *P. corneus*. По характеру распределения генных частот можно выделить 5 зон распространения роговых катушек на территории Украины, которые не только характеризуются разными частотами аллелей, но и могут трактоваться в контексте генетических процессов, протекающих в этом видовом комплексе (рис. 1).

Северо-Восток и Восток Украины – ареал восточной формы. В 11 выборках из водоемов бассейнов рек: Десны, Псла, Сулы и Северского Донца обнаружены исключительно особи с генотипом *Es-1^{d/d}* (рис. 1). Только в выборке из г. Недригайлов была отмечена особь *Es-1^{a/d}*.

Левобережное Приднепровье – гибридная зона. В Среднем Приднепровье – это достаточно узкая полоса от г. Чернигов до р. Днепр, где сосре-

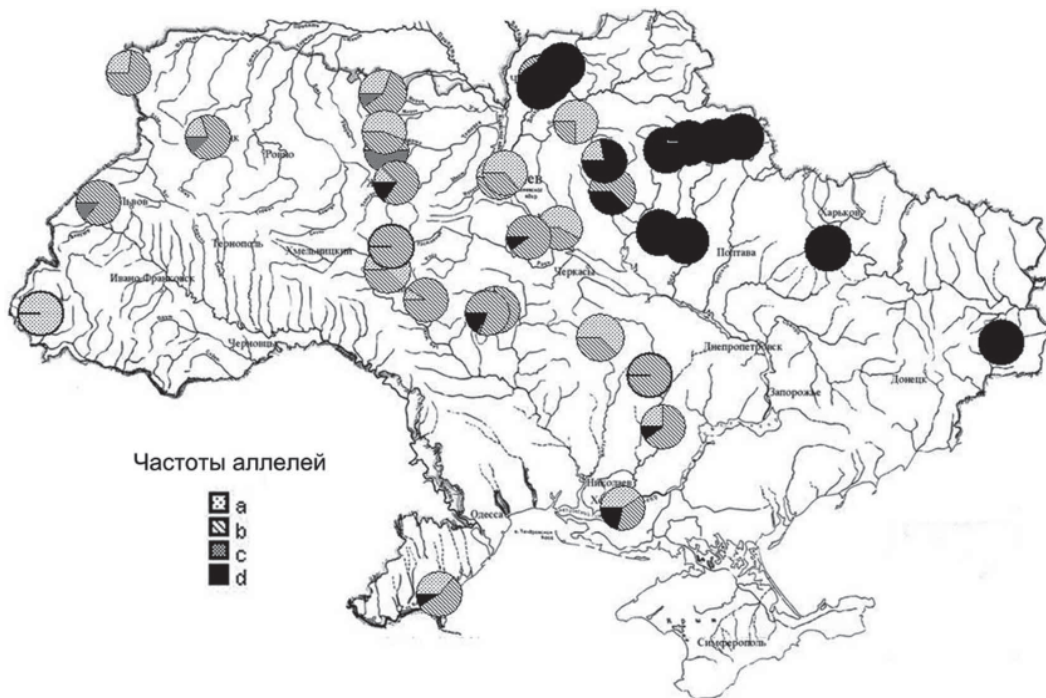


Рис. 1. Распределение аллелей локуса *Es-1 P. corneus* s. lato на территории Украины

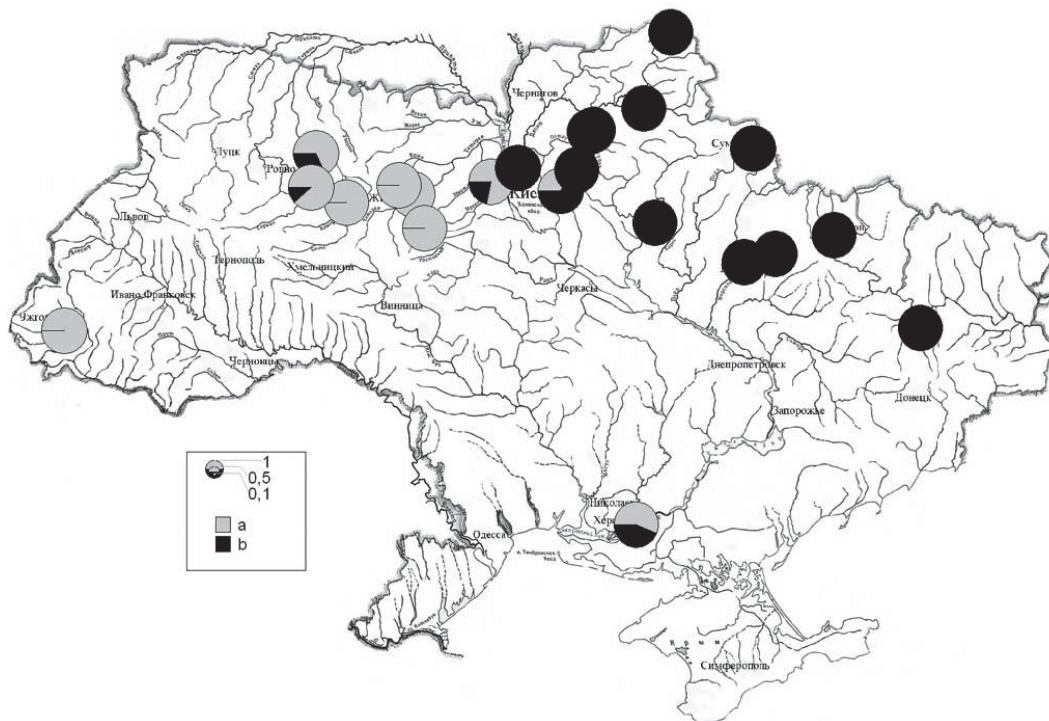


Рис. 2. Распределение аллелей локуса *Es-4 L. stagnalis s. lato* на территории Украины

доточены популяции, в которых содержатся два аллеля, маркирующие восточные и западные формы. В выборке из р. Стрижень (г. Чернигов) 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.), в популяции из водоема г. Прилуки содержится другая пара аллелей *Es-1^a* (0,22) и *Es-1^d* (0,78), генотипы которых также находятся в равновесии ($\chi^2 = 0,7$). В выборке из водоема г. Нежин 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. 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) фиксирован аллель *Es-1^a*.

Нижний Днепр — гибридная изолированная группировка (окр. г. Голая Пристань). 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.

Генетическая структура *L. stagnalis*. В результате электрофоретического анализа была установлена аллозимная изменчивость двух локусов неспецифических эстераз (рис. 2), имеющая явно выраженный географический характер. Причем, как и в случае с *P. corneus*, наблюдалась четкая дифференциация в западно-восточном направлении. Так, в популяциях прудовика Левобережной Украины: Черниговской, Сумской, Харьковской и Полтавской областей имели место фиксации аллелей $Es-2^a$, $Es-3^b$. В правобережных популяциях уже явно доминировали альтернативные аллели, хотя их фиксации наблюдались далеко не в каждой из популяций и в некоторых выборках (р. Корчик, Ровенская обл.), г. Славута, Хмельницкая обл.) присутствовали аллели, характерные для восточных областей Украины.

В выборках из Киевской области, находящейся как бы на стыке западной и восточной форм, в одних случаях (популяции Новобеличей и Барышевки) присутствовали оба аллеля, а в других (Боденьки — Левобережье) имела место фиксация восточных аллелей. В целом полученная картина распределения аллелей неспецифических эстераз и, в частности, локуса $Es-4$, продукты которого на электрофореграмме в разные сезоны исследования интерпретируются более точно, отвечает модели викарирования двух видов с относительно небольшой зоной гибридизации и достаточно широкой — генных интрогрессий.

Проведенное исследование двух пресноводных легочных моллюсков *P. corneus s. lato* и *L. stagnalis s. lato* показало очень похожие картины географической аллозимной изменчивости. Для обеих видов характерна: дифференциация на западную и восточную формы, сопровождающаяся фиксациями альтернативных аллелей, и наличие неширокой зоны генных интрогрессий, проходящей приблизительно по руслу Среднего Днепра. Очевидно, что оба эти моллюска политипичны и образуют надвидовые комплексы, представленные викарными видами, эволюционно-генетическая дискретность которых поддерживается исключительно пространственной изоляцией. Ведь совершенно очевидно, что при той легкости, с которой аллоиды в зонах контакта гибридизируют, в условиях симбиотопии близкие виды просто растворились бы друг в друге.

Общей особенностью генетической структуры поселений этих двух моллюсков является не только похожая география ареалов и расположение зоны гибридизации, но и асимметричность генных интрогрессий, которая проявляется, прежде всего, в достаточно резком ограничении продвижения генов западных форм в восточном направлении и достаточно свободном в противоположном. Очевидно, что в данном случае основным фактором, стабилизирующим гибридную зону, являются экологические особенности викарных форм, в частности их неоднозначная способность к жизни в регионах с разным уровнем риска засухи. Так, особи западных форм, приспособленные к более влажным условиям обитания, просто не способны активно мигрировать в восточном направлении, тогда как продвижение восточ-

ных форм на запад, хотя и ограничено, но все же имеет место, что и приводит к появлению интрогрессий “восточных” генов в поселениях западных форм прудовиков и катушек.

Несмотря на явно общие тенденции в характере дифференциации, в географии этих двух видовых комплексов есть и свои различия. Так, популяции *P. corneus* s. lato в Черниговской области содержат аллели либо только западной формы (окрестности Нежина), либо представляют случаи гибридных популяций (с Ядугы, Борзненский р-н, гг. Чернигов и Прилуки), либо по своему составу это типичные восточные формы (Чернигов). Тогда как у *Lymnaea* во всех изученных выборках Черниговской области обнаружены фиксации генов восточной формы. Более того, даже в Киевской области (Боденьки) встречаются исключительно восточные популяции. Это означает, что у *L. stagnalis* s. lato по сравнению с *P. corneus* s. lato гибридная зона сдвинута на запад порядка на 100 км, что может быть связано как с особенностями видовых комплексов, разной численностью популяций или даже просто историческими особенностями формирования ареалов.

Выводы

Таким образом, географический анализ распределения генных частот полиморфных локусов *P. corneus* и *L. stagnalis* показал, что они являются надвидами, в составе каждого из которых присутствует по два викарирующих аллели. Границы их ареалов практически полностью совпадают и приурочены у одного к восточным и северо-восточным областям, а у второго к центральным и западным соответ-

ственно. Общей особенностью генетической структуры поселений этих двух моллюсков является не только похожая география ареалов и расположение зоны гибридизации, но и асимметричность генных интрогрессий.

Список литературы

1. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Под общ. ред. С.Я. Цалолихина. – Т. 6. Моллюски. Полихеты. Немертины. – СПб.: Наука, 2004. – 528 с.
2. Puurtinen M., Knott K.E., Suonpaa S., van Ooik T., Kaitala V. Genetic variability and drift load in populations of an aquatic snail // Evolution Int J Org Evolution. – 2004. – V.58, №4. – P. 749-756.
3. Evans N.J. Biochemical variation and shell shape in populations of the fresh-water snail *Lymnaea peregra* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) from south-west Ireland // Biol. J. Lin. Soc. – 1989. – 36, №1-2. – P. 65-78.
4. Межжерин С.В., Гарбар Д.А., Гарбар О.В. Систематическая структура комплекса *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) s.lato: анализ аллозимных маркеров и морфометрических признаков. // Вестн. зоол. – 2005. – Т.39, № 6. – С. 11 –17.
5. Межжерин С.В., Гарбар Д.А., Гарбар О.В. Ресистематика моллюсков рода *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины: опыт решения проблемы на основе геногеографического подхода // Доповіді Національної академії наук України. – 2006. – №9. – С. 170-175.
6. Peacock A. C., Bunting S. L., Queen K. G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel // Science. – 1965. – № 147. – P. 1451.

Представлена В.А. Кунахом
Поступила 11.02.08

ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ
І ФІЛОГЕОГРАФІЯ ДВОХ ВИДІВ
ПРІСНОВОДНИХ ЛЕГЕНЕВИХ МОЛЮСКІВ
(GASTROPODA, PULMONATA) ФАУНИ
УКРАЇНИ

С.В. Межжерин¹, А.В. Гарбар²,
Е. Д. Коршунова², Д.А. Гарбар²,
Е.И. Жалай¹

Інститут зоології НАН України,
Україна, 01601,
Київ-30, вул. Б. Хмельницького, 15, ГСП,
e-mail: mezh@izan.kiev.ua
² Житомирський державний університет
ім. Івана Франка,
Україна, 10002, Житомир, вул. Б. Берди-
чевська, 40,
e-mail: saquaroklub@mail.ru

Географічний аналіз розподілу генних частот поліморфних локусів *P. corneus* і *L. stagnalis* показав, що вони є надвидами, у складі кожного з яких присутні по два вікаруючих аловида. Межі їх ареалів практично повністю збігаються і приурочені в одного до східних і північно-східних областей, а в другого — до центральних і західних відповідно.

Ключові слова: алозими, фітогеографія, інтрогресивна гібридизація, молюски, *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius corneus*.

GENETIC VARIATION AND PHYLOGEOGRAPHY OF TWO FRESHWATER SNAILS (GASTROPODA, PULMONATA) OF UKRAINE FAUNA

S.V. Mezherin¹, A.V. Garbar²,
I.P. Onischuk², R.P. Vlasenko², E.I. Zhalay

¹Schmalhausen Institute of Zoology of NAS of Ukraine, Ukraine, 01601, Kiev, B. Khmel'nitskogo 15,
e-mail: mezh@izan.kiev.ua

²Ivan Franko Zhitomyr State University, Ukraine, 10002, Zhitomir, Berdichevskaya, 40, e-mail: saquaroklub@mail.ru

Geographical analysis of distribution of genic frequencies of polymorphic locuses *P. corneus* and *L. stagnalis* has shown that they are superspecies. In structure of each of which is present on two vicariating allospecies. Borders of their areas practically completely coincide and are dated one for east and north-east areas, and at the second to central and western accordingly.

Key words: allozymes, phylogeography, introgressive hybridization, snails, *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius corneus*.