

С. В. Межжерин, В. М. Титар, А. В. Гарбар, Д. А. Гарбар,
Е. Д. Коршунова, Е. И. Жалай

**Механизмы стабилизации гибридных зон
у пресноводных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata):
тестирование гипотез путем моделирования
экологической ниши**

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

*Описано зони інтрогресивної гібридизації між східними й західними аловидами легеневиких прісноводних моллюсків катушки рогової *Planorbis corneus* та ставковика великого *Lymnaea stagnalis* у межах України. Розташування й характер зон гібридизації між аловидами цих, на перший погляд, екологічно близьких видових комплексів багато в чому схожі, хоча розміри зон неоднозначні — в *L. stagnalis* вона майже у два рази ширше. Моделювання екологічної ніші й екстраполяція на цій основі можливих ареалів аловидів показали, що механізми стабілізації гібридних зон у цих видових комплексах різні: у більш стенобіонтного й відносно нечисленного виду *P. corneus* — це в першу чергу екологічні фактори, а в еврібіонтного й більш масового *L. stagnalis* — в основному, очевидно, генетичні.*

Географические аспекты интрогрессивной гибридации, проходящей на стыках ареалов викарных видов, относятся к разряду актуальных вопросов не только эволюционной генетики [1], но и систематики, традиционно базирующейся на представлениях о виде как репродуктивно замкнутой системе. Интрогрессивная природа гибридации замещающих близкородственных видов обусловлена их значительным генетическим сходством, проявляющимся на геномном и хромосомном уровнях. Последнее обстоятельство обуславливает свободное прохождение кроссинговера и рекомбинацию генетического материала у гибридов первого поколения, которые в ряду последующих скрещиваний друг с другом образуют потомство с самыми разными сочетаниями генетического материала родительских видов [1–4]. При этом гибридизация протекает настолько легко и свободно, что в гибридных зонах не только не встречаются чистые родительские виды, но даже гибриды F_1 , а присутствуют исключительно рекомбинантные особи, причем зачастую генетический материал одного вида содержится в виде незначительной примеси — генов интрогрессий в геноме другого.

Один из самых обсуждаемых вопросов — это причины стабильности гибридных зон, расположение которых, как установлено [4, 5], сохраняется на протяжении столетий, а вероятнее всего, тысячелетий. Обычно выделяют два фактора стабильности.

Первый — экологический, родительские виды имеют разные биотопические предпочтения, а потому взаимопроникновение особей разных видов резко ограничено и виды контактируют только на стыках ареалов. Такое объяснение подходит для узких зон, когда гибридизация происходит в области острого экотона [4], например, на границах горного и равнинного рельефа, лесного и степного ландшафтов. Однако большинство известных гибридных зон располагается в равнинной местности, где отсутствует явный биотопический контраст, хотя тенденции к климатическим предпочтениям у гибридирующих видов

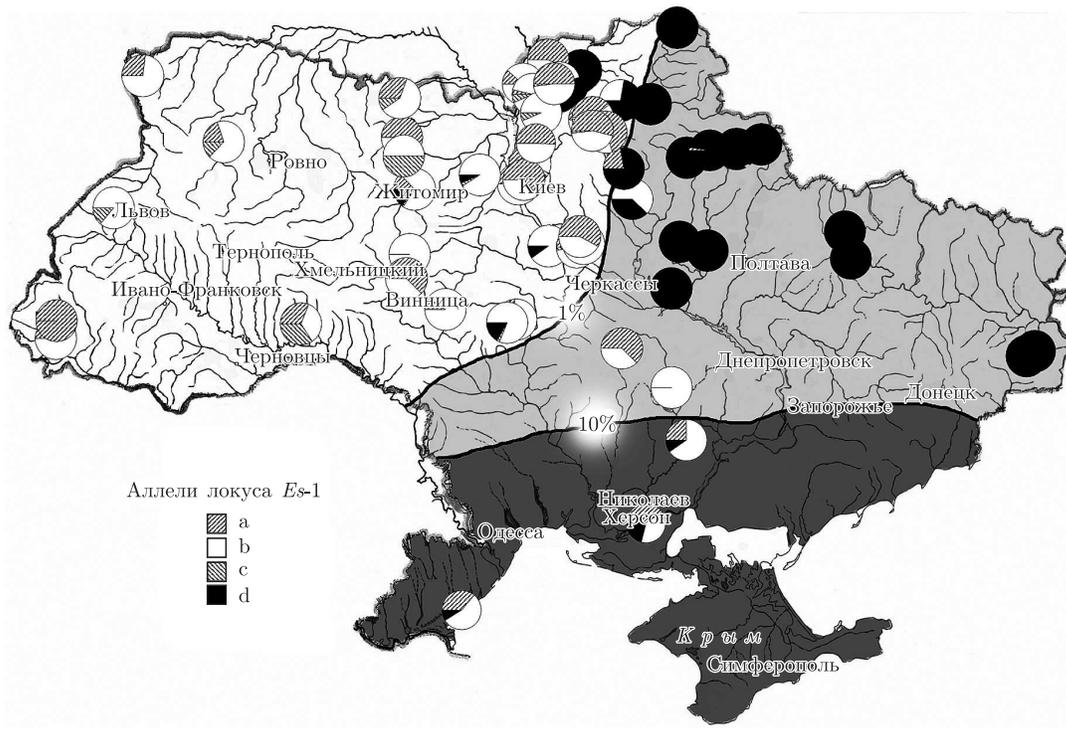
все же имеют место. В подобных ситуациях гибридные зоны могут простираться на сотни километров, а потому их правильнее интерпретировать как зоны генных интрогрессий. Недостатком экологической трактовки стабилизации гибридных зон, прежде всего, служит то обстоятельство, что экологические факторы не позволяют объяснить, почему “генные диффузии” на протяжении тысячелетий ограничиваются достаточно узким регионом, поскольку на уровне единичных генов теряются экологические предпочтения родительских видов и отдельные гены должны свободно “расползаться” по ареалу.

Механизм действия второго — генетического — фактора стабилизации гибридных зон состоит в том, что особи-носители чужеродных генов элиминируются естественным отбором как малоприспособленные, либо гаметы-носители этих генов не проходят мейоз. В этом случае остается непонятным, почему носители единичных чужеродных аллелей являются такими уязвимыми, тогда как гибридные особи вполне жизнеспособны и в зонах гибридизации просто вытесняют особей родительских видов.

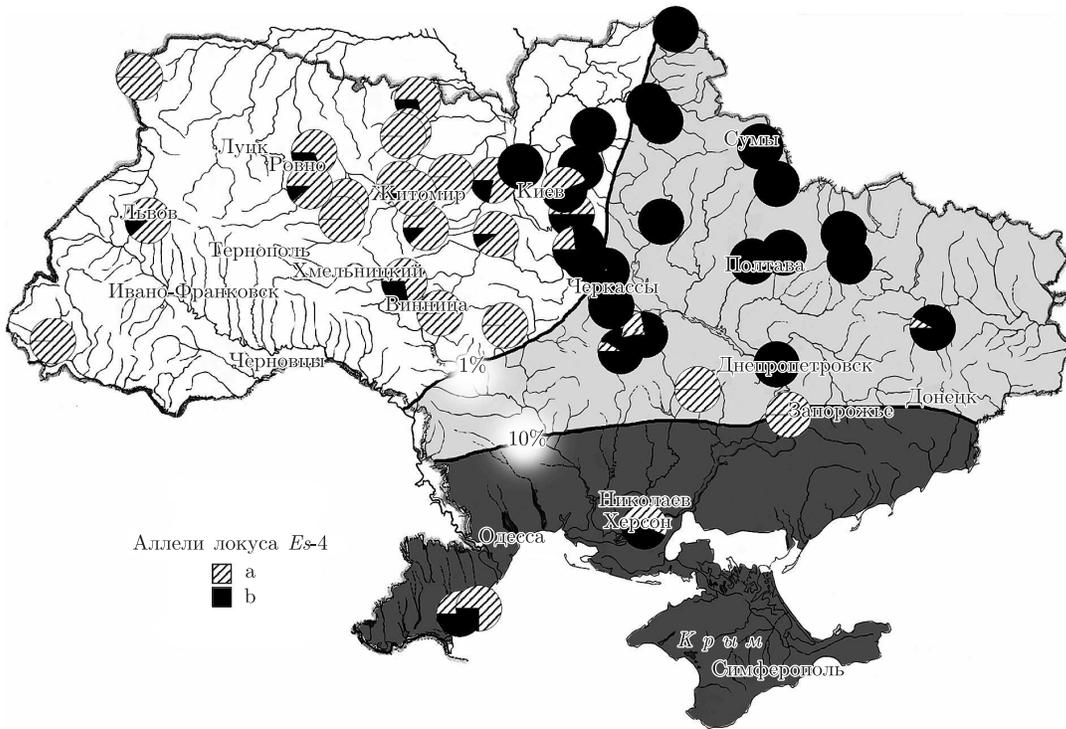
Очевидно, что каждая из вышеизложенных гипотез имеет свои слабые стороны, а потому проверка их адекватности остается весьма актуальной. В данной работе в качестве такого рода теста предполагается спрогнозировать возможное распространение родительских видов, основываясь на особенностях их современных ареалов и мест обитания с помощью компьютерного моделирования на основе технологии геоинформационных систем (ГИС). При этом местонахождения вида привязываются к известному набору современных климатических и биоклиматических показателей. Для этой цели разработаны различные модели, в частности применяемая нами BIOCLIM [6], позволяющая использование неполных и даже фрагментарных данных о распространении видов или отдельных их генотипов. С учетом пределов отдельных биоклиматических параметров на территории, где отмечены особи вида, составляется пространственная модель, где сочетания параметров благоприятны для пребывания. В литературе подобный подход получил название “моделирование экологической ниши” [7].

Одной из групп, представители которой образуют четко очерченные зоны генных интрогрессий, являются пресноводные легочные моллюски, в частности видовые комплексы: катушка роговидная *Planorbis corneus* s. lato и прудовик большой *Lymnaea stagnalis* s. lato [8–10], для которых характерны сходные экологические предпочтения. Исследования, проведенные на территории Украины путем анализов аллозимов локусов неспецифических эстераз, выявили следующие особенности гибридных зон (рис. 1): наличие в пределах каждого надвидового комплекса восточного и западного викарных видов (алловидов), граница между которыми проходит по бассейну Днепра в общем направлении с северо-востока на юго-запад; четко выраженный интрогрессивный характер гибридизации, причем диффузии генов асимметричны с западным вектором; отсутствие явной ландшафтной или биотопической обусловленности границы между видами, хотя можно отметить некоторую привязанность восточных алловидов к более засушливым регионам (см. рис. 1), что для моллюсков, обитающих в мелких пересыхающих водоемах, может оказаться лимитирующим фактором их распространения.

Отличия в гибридных зонах исследуемых видовых комплексов заключаются в двух обстоятельствах. Во-первых, в большем продвижении восточного алловида *L. stagnalis* по сравнению с таковым *P. corneus* в западном направлении. В пределах *L. stagnalis* граница зоны гибридизации начинается возле Киева, тогда как у *P. corneus* она размещается на 100 км восточнее — в районе Чернигова. Во-вторых, зона генных интрогрессий алловидов *P. corneus* в несколько раз уже, чем *L. stagnalis*. Так, у *P. corneus* гибридная зона начи-



a



b

Рис. 1. Изменчивость частот аллелей локуса *Es-1* в популяциях катушки роговидной *P. corneus* (a) и аллелей локуса *Es-4* в популяциях прудовика большого *L. stagnalis* (б) в пределах Украины. Изолиниями показано распределение засушливых дней в году

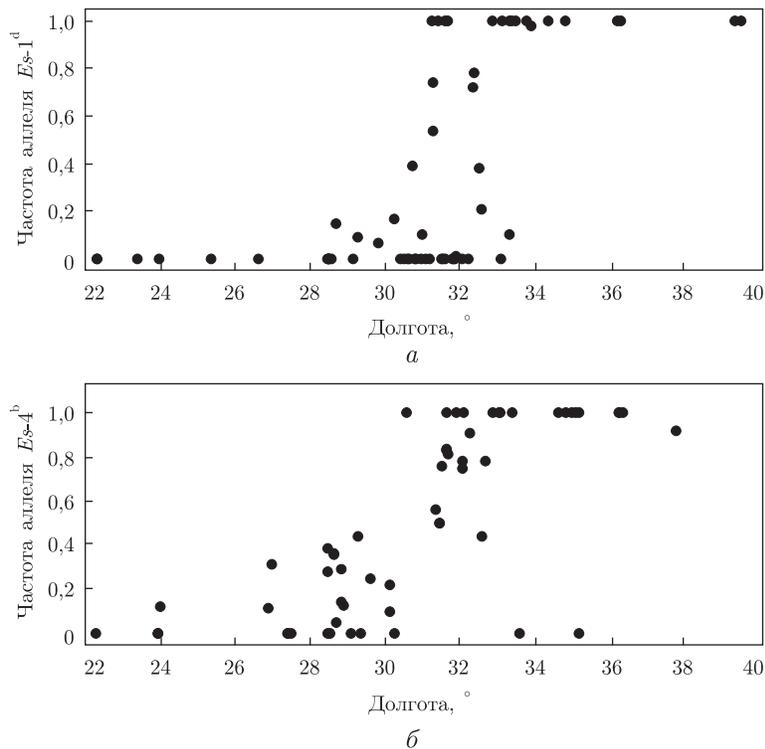


Рис. 2. Изменение частоты по градиенту долготы частоты аллеля $Es-1^d$ в популяциях катушки роговидной *P. corneus* (а) и аллеля $Es-4^b$ в популяциях прудовика большого *L. stagnalis* (б) в пределах Украины

нается с 38°E , а интрогрессии генов прекращаются на 24°E . Центральная часть этой зоны простирается от 27° до 33° (рис. 2, а), что в пересчете на расстояния составляет 924 и 328 км соответственно, тогда как у *L. stragnalis* максимальная ширина от $28,5^\circ$ до 34° при основной зоне в пределах $30\text{--}33^\circ$ (см. рис. 2, б), т. е. 363 и 198 км. Такие различия в географических масштабах генных интрогрессий дают основание считать, что механизмы стабилизации этих зон могут быть специфичными для каждого вида.

Проведенная экстраполяция ареалов восточной и западных форм алловидов *P. corneus* показывает (рис. 3), что их ареалы, предполагаемые на основе природно-климатических факторов, в общем, соответствуют эмпирическим наблюдениям и, самое главное, их викарной природе, т. е. четко располагаются в западно-восточном векторе. Экстраполяция *L. stagnalis* не дает адекватных наблюдаемой картине результатов: во-первых, теоретические ареалы продвинуты на запад и восток гораздо шире, чем есть на самом деле. В результате западный алловид оказывается распространенным вплоть до крайнего юго-востока Украины, а граница восточного располагается у западных пределов Польши. Во-вторых, граница между ареалами проходит не с юго-запада на северо-восток, а противоположным образом — с юго-востока на северо-запад. В-третьих, зоны генных интрогрессий находятся вне зон совместного обитания обоих видов (рис. 4). Таким образом, если в случае с *P. corneus* имеется более или менее четкое соответствие между эмпирическими и экстраполированными ареалами, то у *L. stagnalis* промоделированные на основе биоклиматических факторов ареалы алловидов совершенно не отвечают эмпирическим. Поэтому можно предположить, что в первом случае ареалы и, соответственно, гибридная зона стабилизируются

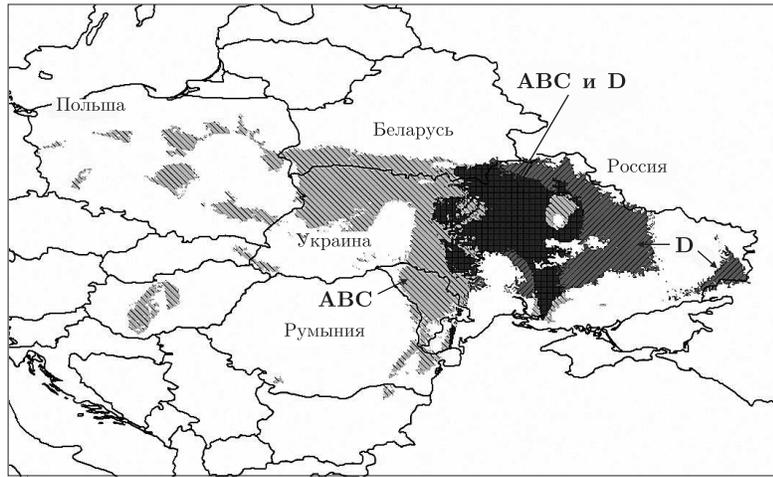


Рис. 3. Экстраполяция распространности особей с аллелями локуса *Es-1* по ареалу катушки роговидной *P. corneus* на основе моделирования экологической ниши. Условные обозначения: А, В, С, D — зоны, где распространены особи-носители аллелей *Es-1^a*, *Es-1^b*, *Es-1^c*, *Es-1^d* соответственно

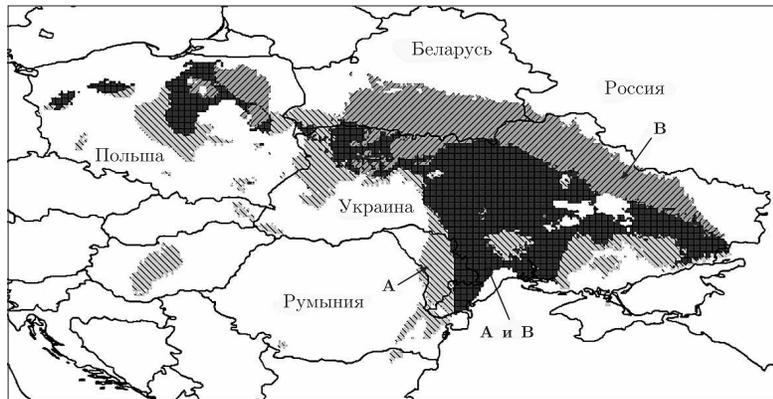


Рис. 4. Экстраполяция распространности особей с аллелями локуса *Es-4* по ареалу прудовика большого *L. stagnalis* на основе моделирования экологической ниши. Условные обозначения: А, В — особи-носители аллелей *Es-4^a*, *Es-4^b* соответственно

главным образом экологическими факторами, тогда как во втором — генетическими механизмами, ограничивающими диффузии генов от одного вида к другому. С чем это связано? Ответ достаточно очевиден — у катушки и прудовика разная экологическая валентность. Прудовик большой — относительно эврибионтный многочисленный вид, обитает по всей территории Украины, включая Крым, тогда как катушка роговидная — вид достаточно стенобионтный не такой многочисленный, в Украине имеет ограниченное распространение. В степную зону катушка проникает исключительно по бассейнам крупных рек, в Крыму не встречается вообще. Очевидно, что для этого стенобионтного вида природно-климатические особенности становятся ключевым фактором стабилизации гибридных зон, тогда как для эврибионтного вида они отходят на второй план.

Таким образом, проведенное исследование доказывает, что каждый из рассмотренных факторов играет свою роль в стабилизации гибридных зон, однако примат экологического или генетического фактора во многом зависит от стенобионтности вида.

1. *Arnold M. L.* Natural hybridization and evolution. – Oxford: Oxford. Univ. Press, 1996. – 232 p.
2. *Verspoor E., Hammart J.* Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence // *J. Fish Biol.* – 1991. – **39**, Is. sa. – P. 309–334.
3. *Межжєрєрин С. В., Котєнкова Е. В., Михайленко А. Г.* Гибридные зоны // Домовая мышь: происхождение, распространение, систематика, поведение. – Москва: Наука, 1994. – С. 37–50.
4. *Yanchukov A., Hofman S., Szymura J. M., Mezherin S. V. et al.* Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in Western Ukraine: comparisons across transects and over time // *Evolution.* – 2006. – **60**, No 3. – P. 583–600.
5. *Межжєрєрин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Янчуков А. В.* Характер генных интрогрессий в гибридной зоне *Bombina bombina* (L., 1761) – *Bombina variegata* (L., 1758) (Amphibia, Discoglossidae) Прикарпаття // Доп. НАН України. – 2001. – № 5. – С. 161–164.
6. *Busby J. R.* BIOCLIM – a bioclimatic analysis and prediction system / Ed. C. R. Margules, M. P. Austin // *Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and data Analysis.* – Melbourne: CSIRO, 1991. – P. 4–68.
7. *Martinez-Meyer E.* Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions // *Biodiversity Informatics.* – 2005. – **2**. – P. 42–55.
8. *Межжєрєрин С. В., Гарбар Д. А., Гарбар А. В.* Ресистематика моллюсков рода *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины: опыт решения проблемы на основе геногеографического подхода // Доп. НАН України. – 2006. – № 9. – С. 170–175.
9. *Межжєрєрин С. В., Гарбар А. В., Коршунова Е. Д., Жалай Е. И.* Морфологическая и генетическая изменчивость прудовика озерного, *Lymnaea stagnalis* s. lato (Gastropoda, Lymnaeidae), в водоемах Украины // *Вестн. зоологии.* – 2008. – **42**, № 4. – С. 339–345.
10. *Межжєрєрин С. В., Гарбар А. В., Коршунова Е. Д., Гарбар Д. А., Жалай Е. И.* Генетическая изменчивость и филогеография двух видов пресноводных легочных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины // *Вісн. укр. тов-ва генетиків і селекціонерів.* – 2008. – **6**, № 1. – С. 82–87.

*Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена
НАН Украины, Киев*

Поступило в редакцию 28.05.2010

**S. V. Mezherin, V. M. Tytar, A. V. Harbar, D. A. Harbar,
E. D. Korshunova, E. I. Zhalay**

**Mechanisms for stabilizing the hybrid zones in freshwater mollusks
(Gastropoda, Pulmonata): testing the hypothesis by means of ecological
niche modeling**

*The zone of introgressive hybridization between Eastern and Western European allopecies of pulmonate mollusks *Planorbarius corneus* and *Lymnaea stagnalis* within Ukraine is described. The location and nature of the zones of hybridization between these seeming, at first glance, to be ecologically similar complexes of superspecies have much in common, although they differ in sizes – in *L. stagnalis*, the zone is almost twice larger. Ecological niche modeling and corresponding distribution models show that mechanisms for stabilizing the hybrid zones are different for both allopecies: for the more ecologically specialized and relatively less abundant *P. corneus* – these are driven primarily by environmental factors, whereas, for the more ecologically general and abundant *Lymnaea stagnalis* – mostly genetic.*