

КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Е. Д. ШИМКОВИЧ, С. В. МЕЖЖЕРИН

**ЗОНА ГЕННЫХ ИНТРОГРЕССИЙ
У БОЛЬШОГО ПРУДОВИКА
В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ**

КАЗАНЬ

2016

УДК 594.381.5:575.22

ББК 28.64

Шимкович Е.Д., Межжерин С.В.

Зона генных интрогрессий у большого прудовика в Восточной Европе / Е.Д. Шимкович, С.В. Межжерин. – Казань, 2016. – 127 с.

Рецензенты:

канд. биол. наук, доцент, зам. директора по науке Татарского
отделения ФГБНУ ГосНИОРХ **Ф.М. Шакирова**;
докт. биол. наук, профессор кафедры зоологии и общей
биологии КФУ **Ф.М. Соколина**

Монография посвящена комплексному таксономическому исследованию структуры поселений, выявлению зоны генных интрогрессий у прудовика большого *Lymnaea stagnalis* s. lato на территории Восточной Европы с применением данных морфометрического и аллозимного анализа.

Результаты данной работы можно применить при издании определителей легочных моллюсков, усовершенствовании зоогеографического районирования и методологии ГИС-моделирования, в частности, ее генетического направления. Результаты исследований могут быть использованы при преподавании курсов зоологии, экологии, генетики, эволюционной биологии и спецкурсов в высших учебных заведениях.

Печатается по решению

Ученого совета Подготовительного факультета

для иностранных учащихся

Протокол №8 от 21.04.2016 г.

© Казанский университет, 2016

© Шимкович Е.Д., Межжерин С.В.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
РАЗДЕЛ 1. Обзор литературы	7
1.1. История таксономических исследований европейских лимнеид и их современные системы	7
1.2. Понятие интрогрессивной гибридизации	19
1.3. История четвертичных оледенений и геногеография европейских широкоареальных видов животных	32
РАЗДЕЛ 2. Материал и методы исследований	36
2.1. Материал	36
2.2. Методы	40
2.2.1. Сбор и транспортировка моллюсков	40
2.2.2. Конхиолого-анатомические исследования	40
2.2.3. Электрофоретический анализ	43
2.2.4. Картография и ГИС-моделирование	43
2.2.5. Статистическая обработка и создание базы данных	44
РАЗДЕЛ 3. Состав, географическое распространение и численность представителей <i>Lymnaea stagnalis</i> s. lato в пределах Украины	45
РАЗДЕЛ 4. Аллозимная изменчивость представителей <i>Lymnaea stagnalis</i> s. lato в пределах Украины	48
4.1. Аллозимная изменчивость и выбор полиморфных локусов.....	48
4.2. Популяционно-генетический анализ <i>L. stagnalis</i> s. lato	51
4.3. Сравнение генных пулов <i>L. stagnalis</i> s. str. и <i>L. fragilis</i>	54
4.4. Геногеография <i>L. stagnalis</i> s. lato в пределах Украины	57
РАЗДЕЛ 5. Морфологическая изменчивость	61
5.1. Общая характеристика изменчивости абсолютных и относительных признаков раковины и половой системы у <i>L. stagnalis</i> s. lato	61
5.2. Диагностика и индивидуальная изменчивость формы раковины у <i>L. stagnalis</i> s. str. и <i>L. fragilis</i>	67
5.2.1. Конхиологическая изменчивость	68
5.2.2. Изменчивость признаков половой системы	71
5.3. Морфологическая изменчивость западного и восточного алловидов <i>L. stagnalis</i> s. lato	73
5.3.1. Конхиологическая изменчивость	73

5.3.2. Изменчивость признаков половой системы	80
РАЗДЕЛ 6. Обсуждение результатов	83
6.1. Сравнительный анализ географии и структуры гибридной зоны <i>L. stagnalis</i> s. lato и <i>P. corneus</i> s. lato	83
6.2. Значение климатических и генетических факторов в поддержке стабильности гибридной зоны у двух близких видов брюхоногих моллюсков	87
6.3. Систематика и концептуальные представления о виде у широкоареальных палеарктических видов моллюсков	95
6.4. Днепровское оледенение как причина образования викарных видов в разных группах животных	98
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	103
ЛИТЕРАТУРА	105

ВВЕДЕНИЕ

Чрезвычайно высокая изменчивость раковины европейских пресноводных брюхоногих моллюсков стала причиной неоднозначности систематики многих групп, что вызвало довольно оживленную дискуссию среди малакологов. До конца XX в. четко определились как приверженцы традиционных взглядов, которых с определенными замечаниями можно считать сторонниками концепции широкоареальных полиморфных видов (Jackiewicz, 1998; Glöer, 2002 и др.), так и защитники к тому времени более новой идеи, согласно которой многочисленные морфологические формы – отдельные виды (Старобогатов, 1976, 1977; Стадниченко, 1990, 2004; Хохуткин и др., 2009 и др.). В результате проведенных ревизий в восточноевропейской фауне брюхоногих резко возросло число симпатрических видов, которые, по мнению авторов, репродуктивно изолированы.

Не стал исключением и прудовик большой *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) s. lato. Этот массовый вид легочных моллюсков обитает в водоемах разного типа, а его ареал охватывает почти всю умеренную зону Северного полушария. Поэтому нет ничего странного в его чрезвычайно высокой конхиологической изменчивости. В соответствии со взглядами Я. И. Старобогатова (Старобогатов, 1976), только в Восточной Европе этот вид в широком понимании представлен тремя видами, два из которых – *L. stagnalis* s. str. и *L. fragilis*, – как показали специальные исследования (Стадниченко, 1990, 2004), на территории Украины массовые, живут совместно и встречаются приблизительно в равном соотношении.

Выход из запутанных проблем систематики широкоареальных изменчивых видов часто пролегает в другой плоскости, чем просто добавление статуса вида морфологически отличным симпатрическим формам. Геногеографические исследования многих видов широкоареальных животных показывают (Межжерин, 1994, 1997), что, на самом деле, их нужно рассматривать как надвид, состоящий из двух и больше викарных видов – алловидов. В случае парапатрии алловидов в зонах контакта почти всегда имеют место генные интрогрессии, и, соответственно, встречаются гибридные, промежуточные по диагностическим признакам особи. Таким образом, гибридизация, происходящая на до-

вольно больших пространствах, сглаживает морфологические расхождения викарных видов. При этом стойкость границ ареалов алловидов обычно связана с наличием довольно резких ландшафтных или климатических переходов в зоне парапатрии.

Исследования по интрогрессивной гибридизации проводятся на генетическом уровне, поскольку только использование биохимических или молекулярных маркеров разрешает выделить географические эволюционно-дискретные группы (алловиды) и закартировать гибридные зоны. Одним из наиболее целесообразных методов для такого рода исследования является аллозимный анализ, выбор которого обусловлен кодоминантным наследованием белков, что позволяет четко определять гибридные особи.

Следует отметить, что исследования парапатрических видов и зон их гибридизации в последние годы вызывают интерес, независимо от того, решает ли конкретная работа запутанные вопросы таксономии. Считается (Arnold, 1996, 2010), что интрогрессии генов играют важную роль в поддержании уровня генетической изменчивости, необходимого для предотвращения инбридинга.

Таким образом, все вышеупомянутое представляет исследование видовой и, соответственно, генетической структуры поселений прудовика большого и зоны его генных интрогрессий на территории Восточной Европы не только крайне своевременным, но и довольно актуальным.

Мы выражаем глубокую признательность всем тем, кто оказал нам помощь и содействие при подготовке и написании этой работы. Искренняя благодарность за методическую помощь, предоставление ценных консультаций и советов доктору биологических наук, доценту А. В. Гарбару и доктору биологических наук, профессору А. П. Стадниченко. Особая благодарность кандидату биологических наук Е. И. Жалай. За всестороннюю помощь в работе и за помощь в сборе материала благодарим сотрудников отдела эволюционно-генетических основ систематики Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАНУ, преподавателей, аспирантов и студентов Житомирского государственного университета имени Ивана Франко, Д. Ф. Шимкович. Особую благодарность за филологическое редактирование рукописи выражаем О. Д. Проботюк.

РАЗДЕЛ 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. История таксономических исследований европейских лимнеид и их современные системы

Моллюски семейства прудовиков (*Lymnaeidae*) имеют широкий ареал расселения, они освоили разнообразнейшие места обитания: от родниковых ручьев до горячих источников, от постоянных до эфемерных водоемов, от пресных до солоноватых вод. Адаптация моллюсков к разным условиям жизни сопровождалась, как правило, значительными морфологическими изменениями, которые, прежде всего, отражались на строении раковины. По этой причине системы данного семейства, построенные на основании конхиологических признаков, очевидно, могли оперировать лишь сходством или отличием раковины, но не в состоянии были определить природу и сущность этих отличий.

За весь период исследований были предложены многочисленные варианты систем семейства *Lymnaeidae*, большая часть которых сейчас имеет лишь историческое значение.

Наиболее характерной особенностью ранних систем прудовиков, построенных на основании конхиологических признаков, было стремление их авторов выделить как можно большее число форм видового или подвидового рангов (Reeve, 1884). Так, К. Вестерлюнд (Westerlund, 1985) в пределах вида *L. stagnalis* только в Палеарктике начислял 28 разновидностей, а Дж. Бургинья (Bourguignat, 1862) даже старался делить этот вид на множество самостоятельных видов.

Выделение таксонов разного ранга носило сугубо субъективный характер. Так, система Ж. Сервена (Servain, 1881) включала 20 групп родового ранга только для Центральной Европы. Эти группы объединяли 157 видов и 48 разновидностей. Автором очень точно отмечены отличия между группами, однако ошибочно определен ранг этих отличий. Детализация внешнего строения, произвольное определение ранга и границ таксонов сделали систему Ж. Сервена искусственной, в которой виды одного подрода стали принадлежать к разным группам.

К. Вестерлюнд (Westerlund, 1985) в своей системе резко сократил количество родов, но ввел несколько подродовых групп в роде *Lymnaea*.

Эта система, за некоторыми исключениями, наиболее правильно определяет родовые и подродовые группы моллюсков. Значительно больше ошибок допущено при выделении видов и разновидностей, что стало следствием использования при их описании только конхиологического метода. Нужно также указать, что система К. Вестерлюнда оказалась неадекватной еще и потому, что в ней отсутствовали много подродов рода *Lymnaea*.

Близких с К. Вестерлюндом взглядов на построение системы прудовиков придерживался А. Локард (Locard, 1983), который выделял роды *Lymnaea* и *Amphiperlea*, но не считал целесообразным выделять в пределах рода *Lymnaea* подроды.

В начале XX столетия на основании конхиологических признаков было разработано еще несколько вариантов систем прудовиков. В них не только четко наметилась тенденция к увеличению количества родовых групп, но и была начата попытка обосновать распределение семейства прудовиков на несколько подсемейств и даже самостоятельных семейств.

В частности, В. Дыбовский (Dybowski 1903; 1908), используя особенности строения раковины, старался в пределах России разделить семейство *Lymnaeidae* на три семейства, каждое из которых включало несколько родов. В этой системе четко прослеживается субъективная оценка конхиологических признаков, что в итоге привело к неоправданному распределению семейства прудовиков на несколько самостоятельных семейств и увеличения числа родов. Несколько позже, но уже Б. Дыбовским (Dybowski 1913), были частично устранены некоторые слишком очевидные ошибки, допущенные В. Дыбовским. Семейство прудовиков стало единым, но включало пять подсемейств с шестью родами.

Дж. Тиле (Thiele, 1931) в пределах семейства прудовиков оставляет два подсемейства, сокращает число родов, но выделяет подроды и секции как внутривидовые группирования. Положительной стороной этой системы является то, что автор сократил число родов, объединив почти всех прудовиков в один род *Lymnaea*, что отвечало действительному положению дел.

Во второй половине XX столетия, главным образом для потребностей палеонтологии, А. Цильхом (Zilch, 1959-1960) на основании кон-

хиологических признаков был создан новый вариант системы прудовиков, который включал как рецентные, так и ископаемые виды. Основным недостатком предложенной системы являлось неоправданно большое количество родов, которые он выделял (девять рецентных родов), тогда как границы многих подродов определены автором более точно.

Обзор систем прудовиков, построенных исключительно на основе конхиологических признаков, свидетельствует, что особенности морфологии их раковин всегда были причиной неоднозначности взглядов на систематику этого семейства как на родовом, так и на подродовом уровнях. Постепенно в малакологии накапливались сведения, которые свидетельствовали о том, что виды, не отличающиеся по особенностям строения раковины, могут иметь довольно значительные отличия в строении половой системы. Учитывая это, а также высокую изменчивость конхиологических признаков, при таксономическом анализе начали использовать изучение анатомического строения половых органов моллюсков.

Появление первых систем прудовиков на основании конхиолого-анатомических признаков связано с исследованиями Ф. Бейкера (Baker 1911; 1928). В пределах Неоарктики он выделил сначала семь рецентных родов, но достаточных оснований для их выделения (прежде всего, анатомических) нет (табл. 1.1).

Б. Хубендик (Hubendick, 1951), напротив, попробовал широко использовать анатомический метод на видовом уровне, однако неоправданно преувеличил таксономическое значение морфологии дистальных отделов половой системы, что не только ограничило возможности этого метода, но и привело к ошибочным выводам при размежевании видов и таксонов выше вида. Б. Хубендик показал, что для выделения большого количества родов в пределах семейства *Lymnaeidae* выявленных анатомических особенностей недостаточно. Однако вместе с объединением старых родов прудовиков в один род *Lymnaea* Б. Хубендик отверг его деление на подроды. Поскольку Б. Хубендик считал, что нет оснований для выделения подродов в роде *Lymnaea*, то все выявленные отличия в анатомии моллюсков он использовал для размежевания таксонов лишь видового ранга. В результате ревизии все разнообразие видов семейства *Lymnaeidae* на Земле было сведено к одному роду, который включает 39 видов с тремя подвидами.

Таблица 1.1.

**Системы прудовиковых мира в соответствии с исследованиями
разных авторов**

По Ф. Бейкеру (Baker, 1911, 1928)	По М. Яцкевич (Jackiewicz, 1998)	По Н. Д. Круглову (Круглов, 2005)
1.	2.	3.
Семейство Lymnaeidae	Семейство Lymnaeidae	Семейство Lymnaeidae
Подсемейство Lymnaeinae Род <i>Lymnaea</i> (Lamarck, 1799)	Род <i>Lymnaea</i> (Lamarck, 1799)	Род <i>Lymnaea</i> (Lamarck, 1799)
	Подрод <i>Lymnaea s. str.</i>	Подрод <i>Lymnaea s. str.</i>
Род <i>Pseudosuccinea</i> (Baker, 1908)		Не исследованы
	Подрод <i>Bulinnea</i> (Haldeman, 1841)	
	Подрод <i>Acella</i> (Haldeman, 1841)	
Род <i>Radix</i> (Montfort, 1810)	Подрод <i>Radix</i> (Montfort, 1810)	Подрод <i>Radix</i> (Montfort, 1810)
		Подрод <i>Peregriana</i> (Servain, 1881)
	Не исследованы	Подрод <i>Cerasina</i> (Kobelt, 1880)
	Подрод <i>Muxas</i> (Sowerby, 1822)	Подрод <i>Muxas</i> (Sowerby, 1822)
	Не исследованы	Подрод <i>Bullastra</i> (Bergh, 1901)
Подрод <i>Pacifimuxas</i> (Kruglov et Starobogatov, 1985)		
Подрод <i>Austropeplea</i> (Cotton, 1842)		
		Подрод <i>Limnobulla</i> (Kruglov et Starobogatov, 1985)
Род <i>Galba</i> (Schranck, 1803) Подрод <i>Galba s. str.</i>	Подрод <i>Galba</i> (Schranck, 1803)	Подрод <i>Galba</i> (Schranck, 1803)

Таблица 1.1. (Продолжение)

1.	2.	3.
Подрод <i>Pseudogalba</i> (Baker, 1913)	Не исследованы	Подрод <i>Pseudogalba</i> (Baker, 1913)
Подрод <i>Hinkleya</i> (Baker, 1928)		Подрод <i>Sibirigalba</i> (Kruglov et Starobogatov, 1985)
		Подрод <i>Walterigalba</i> (Kruglov et Starobogatov, 1985)
		Подрод <i>Pectinidens</i> (Pilsbry, 1912)
		Подрод <i>Orientogalba</i> (Kruglov et Starobogatov, 1985)
		Подрод <i>Sphaerogalba</i> (Kruglov et Starobogatov, 1985)
Подрод <i>Stagnicola</i> (Leach, 1830)	Подрод <i>Stagnicola</i> (Leach, 1830)	Подрод <i>Stagnicola</i> (Leach, 1830)
Подрод <i>Nasonia</i> (Baker, 1928)	Не исследованы	Подрод <i>Pseudobulinus</i> (Kruglov et Starobogatov, 1985)
Подрод <i>Polyrhytis</i> (Meek, 1876)		Подрод <i>Wahliana</i> (Servain, 1881)
		Подрод <i>Polyrhytis</i> (Meek, 1876)
Подрод <i>Omphiscola</i> (Rafinesque, 1819)	Род <i>Omphiscola</i> (Beck, 1837)	Подрод <i>Omphiscola</i> (Rafinesque, 1819)
Не исследованы	Не исследованы	Род <i>Aenigmomphiscola</i> (Kruglov et Starobogatov, 1981)

Фундаментальные исследования Б. Хубендика и созданная им система прудовиков не нашли общего признания. По мнению исследователей, прежде всего, советских (Круглов, 2005), эта система дает возможность разграничить лишь конгломераты видов. Система же Ф. Бейкера, напротив, несмотря на некоторые противоречивые моменты в выделении таксонов выше вида, разрешает более точно определять виды и

разновидности рода *Lymnaea*. Именно этим нужно объяснять то, что система Ф. Бейкера до сих пор с некоторыми дополнениями признается малакологами американского континента.

Как показали исследования многих авторов (Стадниченко, 1968; 1969; Hudes, 1966; Jackiewicz, 1959), анатомический метод можно более широко использовать на видовом, подродевом и родовом уровнях (Круглов, Старобогатов, 1981; 1983; 1984 и др.). Для этого необходимо лишь более тщательно отбирать те особенности строения половой системы, которые были бы важными для рода, подрода и вида и которые можно было бы успешно использовать для определения принадлежности отдельных особей к разным таксонам.

Постепенно (к середине 50-х годов XX столетия) был накоплен огромный материал относительно фауны прудовиков для многих районов бывшего СССР. Отсутствие у исследователей единого подхода при определении таксонов разного ранга (обусловленного несовершенством системы прудовиков) значительно снижало ценность этого материала, поэтому назрела острая необходимость привести все сведения о фауне моллюсков в соответствие с современным (для того времени) уровнем развития систематики и на этой основе более точно определить видовой состав фауны прудовиков бывшего СССР. Именно эту задачу должна была выполнить работа В. И. Жадина (Жадин, 1952) «Моллюски пресных и солоноватых вод СССР». В этой работе для семейства *Lymnaeidae* автор использует с некоторыми изменениями систему Ф. Бейкера (Baker, 1911; 1928).

Со временем система прудовиков в редакции В. И. Жадина (Жадин, 1952) подверглась серьезной критике, которая связана, как считали ее оппоненты (Старобогатов, 1967; 1970; 1976), с поверхностным использованием конхиологического и анатомического методов исследований, а также довольно произвольным определением границ таксонов родового ранга (необоснованное выделение пяти родов и отмена всех подродевом). Так, В. И. Жадин выделил 12 видов прудовиков, а изменчивость представителей этого семейства объяснял полиморфной природой этих видов. Следует отметить, что определитель В. И. Жадина (Жадин, 1952) продолжительное время служил основным пособием для малакологов СССР, и сейчас он считается довольно авторитетным изданием.

Перестройка системы прудовиков в дальнейшем была сделана Я. И. Старобогатовым и его учениками (Круглов, 2005; Старобогатов,

1967; 1970; 1971; 1976), принимающими род *Lymnaea* в широком понимании как такой, который включает большое количество подродов, имеющих разницу в форме раковины, в строении радулы и органов половой системы. Наиболее полно система прудовиков на родовом и подродовом уровне изложена в монографии Я. И. Старобогатова (Старобогатов, 1970) и включает для бывшего СССР один род и восемь рецентных подродов (позднее были выделены еще два рецентных подрода).

Если система прудовиков на родовом и подродовом уровнях получила дальнейшее развитие, то на видовом уровне почти все подроды были изучены недостаточно. Дальнейшие исследования фауны моллюсков в указанном аспекте не решили этой проблемы, хотя и было получено большое количество материала из многих регионов СССР (Затравкин, 1980; Иззатулаев, 1972; Лазарева, 1967 а, 1967 б; Стадниченко 1968; 1969; 1979; 1983; Хохуткин, 2009).

Позднее Н. Д. Кругловым (Круглов, 1985; 2005) осуществлена новая ревизия семейства Lymnaeidae фауны СССР и фауны Европы и Средней Азии (табл. 1.1) на основе конхиологических, анатомических и экологических характеристик с использованием метода экспериментального скрещивания. Всего в фауне этих регионов выделено два рода, 13 подродов и 135 видов (для сравнения, у В. И. Жадина – только 12).

Семейство Lymnaeidae, согласно системе Н. Д. Круглова (Круглов, 2005), включает два рецентных рода: *Lymnaea* (Lamarck, 1799) и *Aenigmatomphiscola* (Kruglov et Starobogatov, 1981).

Ареалы видов подрода *Lymnaea* s. str. (Lamarck, 1799) охватывают почти всю умеренную зону Северного полушария (север Евразии и Северная Америка севернее Мексики). В Палеарктике подрод представлен шестью видами (Давыдов и др., 1981). В фауне Украины отмечено три вида подрода (Стадниченко, 2004). Формирование подрода, как считают авторы, связано с Балтийским и Средиземноморским фаунистическими центрами (Старобогатов, 1970).

Согласно этой системе, подрод *Stagnicola* (Leach, 1830) включает 24 рецентных вида, распространенных в Евразии и Северной Америке (Круглов, Старобогатов, 1986). В Украине подрод представлен семью видами (Стадниченко, 1990). Его формирование происходило в миоцене (Балтийский и Средне-Дунайский центры) (Старобогатов, 1970).

Подрод *Corvusiana* (Servain, 1881) распространен в Европе (два вида), и лишь один вид этого подрода проник в Среднюю Азию. Формирование подрода в основном происходило в Балтийском фаунистическом центре (Круглов, Старобогатов, 1984).

Подрод *Omphiscola* (Rafinesque, 1819) включает три редчайших вида, которые встречаются в водоемах Балтийской зоогеографической провинции. За пределами этого региона они отмечены лишь на юге Франции и в Северной Африке. Формирование подрода происходило в наибольшей мере за счет мио-плейстоценовой фауны севера Европы (Круглов, Старобогатов, 1981).

Подрод *Peregriana* (Servain, 1881) распространен в Европе, но ряд его представителей встречается в Западной Сибири и других регионах Азии. В состав подрода входит 46 видов. Подрод, вероятно, возник в Европе на протяжении неогена и вместе с европейской фауной распространился восточнее, где позднее проходило формирование эндемических азиатских видов (Круглов, Старобогатов, 1983; 1984).

Подрод *Galba* (Schrank, 1803) включает девять видов, распространенных в Европе, Средней Азии и горных районах Центральной Азии (Круглов, Старобогатов, 1985). Ископаемые представители известны с верхнеюрских залежей. Формирование подрода связано с Балтийским и Средиземноморским фаунистическими центрами (Старобогатов, 1970).

Виды подрода *Muxas* (Sowerby, 1822) распространены в бассейнах Балтийского и Северного морей (четыре вида). Некоторые из них встречаются в бассейне Волги, в Казахстане и Западной Сибири (Круглов, Старобогатов, 1985). В фауне Украины отмечено два вида, которые являются редчайшими в этом регионе (Стадниченко, 1990).

Подрод *Radix* (Montfort, 1810) представлен 34 видами, распространенными преимущественно в Азии. Лишь два вида встречаются в Европе (Kruglov, Starobogotov, 1993). Формирование европейских видов подрода связано с Балтийским фаунистическим центром (Старобогатов, 1970).

Второй род семейства Lymnaeidae – *Aenigmatomphiscola* – включает три вида, ареалы которых ограничены тремя провинциями Палеарктики: Иртышской, Средневожской и Окско-Донской. Формирование рода связано с юго-восточными регионами Западной Сибири (мио-плиоцен) (Круглов, Старобогатов, 1981).

Следует отметить, что система прудовиков Н. Д. Круглова и Я. И. Старобогатова была признана только малакологами СССР. За его пределами до настоящего времени используются системы, созданные на основе классических подходов Ф. Бейкера и Б. Хубендика.

Так, современная американская система прудовиков (Burch, 1982) построена на основе системы Ф. Бейкера. Дж. Берч, вслед за Ф. Бейкером, разделяет семейство Lymnaeidae на большое количество родов, несмотря на то, что анатомические исследования Б. Хубендика (Hubendick, 1951) свидетельствуют о необходимости их объединения в один род *Lymnaea*.

Система прудовиков М. Яцкевич (Jackiewicz, 1998), принятая в ряде стран Европы, базируется на системе Б. Хубендика. Автор разделяет семейство Lymnaeidae на два рода: *Omphiscola* (Beck, 1837) с одним видом *O. glabra* (O. F. Müller, 1774) и *Lymnaea* (Lamarck, 1799). В пределах последнего рода М. Яцкевич выделяет пять подродов, в состав которых входят десять европейских видов (табл. 1.1). Сделана ревизия сборного вида *L. palustris* (O. F. Müller, 1974), показавшая необходимость выделения из последнего пяти самостоятельных видов, два из которых – *L. corvus* (Gmelin, 1791) и *L. vulnerata* (Küster, 1862) – отнесено к подроду *Lymnaea* s. str., а три вида (*L. turricula* (Held, 1836), *L. palustris* (O. F. Müller, 1774) и *L. occulta* (Jackiewicz, 1959) – к подроду *Stagnicola*.

Признанная система лимнеид в странах Западной Европы в целом является стабильной, за исключением нескольких противоречивых моментов. Дискуссию вызывают вопросы включения *L. corvus* в подрод *Lymnaea* s. str., таксономический статус *L. ovata* (некоторые исследователи считают его формой *L. peregra*), выделение *Omphiscola* в отдельный род или подрод и некоторые номенклатурные вопросы.

Система прудовиков Н. Д. Круглова имеет несколько номенклатурных расхождений с системой М. Яцкевич. Так, *L. (S.) turricula* в понимании М. Яцкевич отвечает видам секции *Berlaniana* по Н. Д. Круглову. Видовое же название *L. (S.) turricula* (Held, 1836) последним автором применяется к виду из другой секции – *Fenziana* (подрод *Stagnicola*), виды которой по системе М. Яцкевич отождествляются с *L. (S.) palustris*. Название *L. vulnerata* (Küster, 1862) Н. Д. Кругловым применяется к виду секции *Ladislavella* подрода *Stagnicola*, для которого М. Яцкевич использует название *L. (S.) occulta*. В системе М. Яцкевич

название *L. vulnerata* применяется к виду из подрода *Lymnaea* s. str. (табл. 1.1). Есть и другие незначительные расхождения.

В данном исследовании первоначально использованная система и номенклатура прудовиков, которая была предложена Н. Д. Кругловым (1985; 2005). Согласно этой системе и последним данным, полученных именно на ее основании (Стадниченко, 1995, 2004; Стадниченко и др., 1992 а; 1992 б), семейство Lymnaeidae в Украине представлено одним родом с восемью подродами, который объединяет свыше 30 видов (табл.1.2).

Таблица 1.2.

Видовой состав фауны прудовиковых Украины по представлениям разных систем

По М. Яцкевич (Jackiewicz, 1998)	По А. П. Стадниченко (Стадниченко, 2004)
1.	2.
<p><u>Род <i>Lymnaea</i> Lamarck, 1799</u> Подрод <i>Lymnaea</i> s. str. <i>L. stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)</p>	<p><u>Род <i>Lymnaea</i> Lamarck, 1799</u> Подрод <i>Lymnaea</i> s. str. <u>Секция <i>Lymnaea</i> s. str.</u> <i>L. stagnalis</i> (Linnéus, 1758) <i>L. fragilis</i> (Linnéus, 1758) <i>L. doriana</i> (Bourguignat, 1862)</p>
<p><i>L. corvus</i> (Gmelin, 1791)</p>	<p>Подрод <i>Corvusiana</i> Servain, 1881 <u>Секция <i>Corvusiana</i> s. str.</u> <i>L. corvus</i> (Gmelin, 1791) <i>L. gueretiniana</i> (Servain, 1881)</p>
<p>Подрод <i>Stagnicola</i> Leach, 1830 <i>L. palustris</i> (O. F. Muller, 1774)</p>	<p>Подрод <i>Stagnicola</i> Leach, 1830 <u>Секция <i>Stagnicola</i> s. str.</u> <i>L. palustris</i> (O. F. Muller, 1774) <i>L. atra</i> (Schranck, 1803) <u>Секция <i>Fensiana</i> Servain, 1881</u> <i>L. callomphala</i> (Servain, 1881) <i>L. turricula</i> (Held, 1836)</p>
<p><i>L. occulta</i> (Jackiewicz, 1959)</p>	<p><u>Секция <i>Ladislavella</i></u> <u>(W. Dybowski, 1903)</u> <i>L. vulnerata</i> (Küster, 1862)</p>

Таблица 1.2. (Продолжение)

1.	2.
<i>L. turricula</i> (Held, 1836)	<p><u>Секция <i>Berlaniana</i></u> (Kruglov et Starobogatov, 1986) <i>L. danubialis</i> (Schranck, 1803) <i>L. berlani</i> (Bourguignat, 1862)</p>
<i>L. peregra</i> (O. F. Müller, 1774)	<p>Подрод <i>Peregriana</i> (Servain, 1881) <u>Секция <i>Peregriana s. str.</i></u> <i>L. peregra</i> (O. F. Muller, 1774) <i>L. bakowskiana</i> (Clessin, 1879) <u>Секция <i>Cyphideana</i> (Servain, 1881)</u> <i>L. fulva</i> (F. Schmidt, 1847) <i>L. monnardi</i> (Hartmann, 1844) <u>Секция <i>Ampullaceana</i></u> (Servain, 1881) <i>L. intermedia</i> (Lamarck, 1822) <i>L. ovata</i> (Draparnaud, 1805) <i>L. ampullacea</i> (Rossmoesler, 1835) <i>L. balthica</i> (Linné, 1758) <u>Секция <i>Bouchardiana</i></u> (Servain, 1881) <i>L. lagotis</i> (Schranck, 1803) <i>L. fontinalis</i> (Studer, 1820) <i>L. tumida</i> (Held, 1836) <i>L. patula</i> (Da Costa, 1778) <i>L. hartmanni</i> (Studer, 1820)</p>
<p>Подрод <i>Muxas</i> Sowerby, 1822 <i>L. glutinosa</i> (O. F. Muller, 1774)</p>	<p>Подрод <i>Muxas</i> (Sowerby, 1822) <i>L. glutinosa</i> (O. F. Muller, 1774)</p>
<p><u>Род <i>Omphiscola</i> (Besk, 1837)</u> <i>O. glabra</i> (O. F. Muller, 1774)</p>	<p>Подрод <i>Omphiscola</i> (Rafinesque, 1819) <i>L. clavata</i> (Westerlund, 1885)</p>
<p>Подрод <i>Galba</i> (Schranck, 1803) <i>L. truncatula</i> (O. F. Muller, 1774)</p>	<p>Подрод <i>Galba</i> (Schranck, 1803) <u>Секция <i>Galba s. str.</i></u> <i>L. truncatula</i> (O. F. Muller, 1774) <i>L. subangulata</i> (Roffiaen, 1868) <i>L. goupili</i> (Moquin-Tandon, 1855) <i>L. oblonga</i> (Puton, 1847)</p>
<p>Подрод <i>Radix</i> (Montfort, 1810) <i>L. auricularia</i> (Linnaeus, 1758)</p>	<p>Подрод <i>Radix</i> (Montfort, 1810) <u>Секция <i>Radix s. str.</i></u> <i>L. auricularia</i> (Linné, 1758) <i>L. psilia</i> (Bourguignat, 1862)</p>

По системе, которая употребляется европейскими исследователями (Jackiewicz, 1998), семейство в Украине должно быть представлено двумя родами, четырьмя подродами и лишь девятью видами (табл. 1.2).

Причем, европейские исследователи считают, что прудовик большой *Lymnaea stagnalis* – это единый полиморфный вид, а представители советской малакологической школы рассматривают его как комплекс видов. В частности, в фауне Украины присутствуют три вида (Стадниченко 2004): многочисленным и широко распространенным является *L. stagnalis* (Linnéus, 1758), также массовым является *L. fragilis* (Linnéus, 1758), а *L. doriana* (Bourguignat, 1862) – очень редким. Диагноз этих видов базируется на пропорциях раковины.

В последнее время начали активно проводить молекулярно-генетические исследования лимнеид (Carmichael et al., 1993; Remigio, 2002; Remigio, Blair, 1997), направленные в основном на выяснение филогенетических связей.

Тем не менее, полученные данные относительно генетической структуры отдельных видов рода *Lymnaea* (Trouvé et al, 2003; Puurtinen et al., 2004) и отсутствие сопряженности между типом раковины и характером аллозимной изменчивости, установленные для *Lymnaea peregra* в северо-западной Ирландии (Evans, 1989), подтверждают точку зрения, что увеличение числа видов, вероятнее всего, не адекватно естественной системе.

По данным П. Гльоера как приверженца широкой концепции вида (Glöer, 2002 и др.), для фауны Европы характерны широкоареальные высокоизменчивые полиморфные виды. Он, а также К. Мейер-Брук и М. Баргус (Meier-Brook, Barges, 2002) считают реальными 15 видов прудовиков, объединенные в 15 родов.

Таким образом, взгляды на систематику европейских лимнеид, высказывавшиеся представителями разных научных школ, довольно противоречивые.

1.2. Понятие интрогрессивной гибридизации

Гибридизационные события вызывают особый, повышенный интерес у представителей разных биологических дисциплин, прежде всего, генетиков, эволюционистов, зоологов и ботаников.

Интерес генетиков вызван тем, что искусственная гибридизация является ключевым генетическим методом и именно с исследований по гибридизации гороха, проведенных Г. Менделем, и началась генетика как наука. При межвидовой гибридизации – объединении в одном геноме хромосомных наборов или генов разных видов – можно наблюдать весьма интересные явления, одним из которых является генетическая нестабильность (Хесин, 1985). Исследования по нестабильности генома являются актуальными не только в области чистой генетики, но и эволюционной биологии, так как доказывают принципиально иные возможности преобразования генома (Корочкин, 1983; Гвоздев, 1998) в дивергировавших филумах.

Особое внимание к гибридизации эволюционистов также вполне понятно. Ведь при гибридизации отдаленных видов может происходить мгновенное видообразование, связанное с полиплоидизацией генома, а в некоторых случаях переход к однополым формам, размножающимся партеногенетически. На сегодняшний день гибридогенное видообразование можно считать единственным экспериментально доказанным способом образования нового вида. (Майр, 1968; 1974; Грант, 1980; 1984; Dowling, Secor, 1997 и др.). Повышенный интерес у эволюционистов вызывает и такое следствие межвидовой гибридизации как обогащение генофонда одного вида генами другого. Считается, что это может быть важным фактором поддержания генетического разнообразия (Arnold, 1996).

Внимание зоологов и ботаников к гибридизации также является вполне естественным. Ведь гибридизация разрушает основную догму систематики, согласно которой вид – это репродуктивно изолированная система. Причем в ряде случаев гибридизация происходит не только между близкими видами, которые четко диагностируются только генетическими методами по кариотипам, биохимическим генным маркерам или последовательностям ДНК, тогда как морфологами никогда и не признавались, а затрагивает и достаточно надежные с точки зрения ти-

пологов так называемые морфологические виды. Схожая ситуация традиционно отмечалась у низших позвоночных животных, в частности у рыб (Hubbs, 1955; Schwartz, 1972; Verspoor, Hammart, 1991; Scribner et al., 2000). Именно здесь можно наблюдать достаточно массовую гибридизацию даже представителей разных родов (Goodfellow et al., 1986; Wood, Jordan, 1987; Berrebi et al., 1989). Многочисленны случаи гибридизации «хороших» видов и у земноводных (Sage, Selander, 1979; Kocher, Sage, 1986; Gergus et al., 1999; Masta, 2002; Berger, 1977; Yanchukov et al., 2006). В последнем случае гибридизация происходила между традиционно признаваемыми видами, статус которых сомнений не вызывал. Лавинообразно накапливающиеся данные по гибридизации в природе не только видов растений, где массовость этого явления давно уже стала очевидной (Грант, 1984; Arnold, 1996; Rosenfield, 1998; Arnold et al., 2010), но и у животных поставили систематиков перед необходимостью смены концепции вида. Именно поэтому сейчас все чаще вместо биологической концепции, базирующейся на примате репродуктивной изоляции в природе, на первый план выходит так называемая эволюционная концепция (Cracraft, 1983; McKittrick, Zink 1987), согласно которой вид – эволюционная единица, характеризующаяся определенным набором уникальных аллелей. Причем в этом случае факт строгой репродуктивной изоляции сам по себе не имеет большого значения, поскольку ограниченный обмен генетической информации между эволюционными единицами вполне допускается.

Значение гибридизационных процессов в систематике ни в коем случае не исчерпывается только теоретическим аспектом этой проблемы. Необходимость исследования гибридизационных процессов следует из практической необходимости диагностики гибридизирующих видов, различения гибридов от особей родительских видов. Ведь гибриды по своей морфологии занимают промежуточное положение. В этом случае диагностические признаки гибридных особей, как правило, трансgressируют с особями родительских видов и, к тому же, как бы «заполняют» хиатус в значениях этих признаков у родительских видов. Крайне сложной оказывается ситуация, когда гибриды репродуктивно автономны, например, за счет партеногенеза, и сосуществуют только с одним из родительских видов, как, например, имеет место в диплоидно-полиплоидных популяциях карасей (Межжерин, Кокодий, 2009). В этом

случае границу между гибридами и особями одного из родительских видов по морфологическим признакам провести почти невозможно.

Еще одна практическая сложность – это номенклатурные вопросы, связанные с приданием того или иного таксономического статуса гибридным формам. В частности, эта дискуссия касается аллодиплоидных гибридогенетических или аллотриплоидных партеногенетических форм. Проблема заключается в том, что в Кодексе зоологической номенклатуры (2000), в отличие от Кодекса ботанической номенклатуры (2001), не предусмотрены обозначения гибридов. Поэтому одни исследователи предпочитают животным гибридам давать видовые названия, например, аллодиплоидному гибриду зеленых лягушек необоснованно придается статус вида *Pelophylax esculentus* Linnaeus, 1758 (Бергер, 1976), тогда как другие исследователи (Межжерин и др., 2010) предпочитают подобным образованиям давать гибридное обозначение с использованием названий родительских видов через дефис. Таких исследователей большинство (Осинов и др., 1990; Schultz, 1969; Bogart et al., 1987; Echelle et al., 1988; Alves et al., 2001 и др.).

Согласно сложившейся классификации гибридизационных событий, происходящих в природе (Майр, 1968; 1974), можно рассматривать два явления такого рода: гибридизацию интрогрессивную (аллопатрическую) и гибридизацию от случая к случаю.

Первый тип гибридизации происходит между викарными видами, ареалы которых либо слегка накладываются, либо только контактируют друг с другом, образуя зону парapatрии. Викарные виды генетически и морфологически очень близки, время дивергенции у них незначительно, обычно насчитывает несколько сотен тысяч лет (Межжерин, 1998), а потому гибридизацию между ними можно еще называть близкородственной. Поскольку в случае интрогрессивной гибридизации особи гибридизирующих видов имеют одинаковое строение гомологичных хромосом, то в профазе-1 эти хромосомы способны легко конъюгировать, что приводит к нормальному прохождению мейоза и рекомбинации генетического материала. Таким образом, в случае интрогрессивной гибридизации гибриды не только фертильны, но и способны скрещиваться как в себе, так и беккроссировать с особями родительских видов. В результате появляются особи с самыми разными пропорциями

генетического материала родительских видов, то есть происходят интрогрессии (внедрения) генетического материала одного вида в геном другого.

При интрогрессивной гибридизации в зоне гибридизации практически невозможно встретить гибридов первого поколения (Yanchukov et al., 2006), встречаются только различного рода интрогрессанты, у которых процент альтернативного генетического материала может колебаться от 50% до нескольких единиц. Как считается многими учеными (Arnold, 1996; 2010; Dowling, Secor, 1997; Barton, 2010; Крюков и др., 2001; Межжерин и др., 2009), значение интрогрессивной гибридизации состоит в увеличении генетического разнообразия видов животных и растений, создании фонда мобилизационного резерва изменчивости.

Гибридизация от случая к случаю происходит между существенно дивергировавшими симпатрическими видами с перекрывающимися ареалами. Как правило, подобные случаи гибридизации достаточно редки и, в отличие от интрогрессивной гибридизации, когда гибридное скрещивание в пределах зоны парапатрии практически равновероятно скрещиванию внутри вида, их возможность гораздо меньше и составляет единицы и менее процента. Типичными примерами такого рода гибридизации является межродовая гибридизация у рыб, например, между плотвой *Rutilus rutilus* и лещом *Abramis brama* (Wood, Jordan, 1987), которая происходит постоянно, но частота этого события, судя по достаточно большой редкости гибридов, составляет доли процента. Из-за того, что подобного рода гибридизация имеет место между генетически отдаленными видами, то этот случай гибридизационных явлений правильно называть отдаленной гибридизацией. При этом из-за существенных отличий в строении гомологичных хромосом родительских видов нормальный мейоз не происходит. Может иметь место полуклонирование – гибридогенез, то есть на премейотических стадиях будет происходить элиминация хромосомного набора одного из родительских видов. Такой способ воспроизводства у позвоночных животных известен у мелких карпозубых и карповых видов рыб Нового Света (Schultz, 1969 и др.), а также зеленых лягушек комплекса *P. esculentus* (Боркин и др., 1987).

Еще один способ воспроизводства гибридов при запрете на мейоз – партеногенез, который связан с амитозом – заменой редукционного де-

ления (мейоза) двумя последующими митозами. Этот способ воспроизводства неизбежно приводит к аллополиплоидии (Dufresne, Hebert, 1994). Он обычен у растений, но достаточно редок у животных. Поэтому в классической генетике долго считалось (Гершензон, 1979), что аллополиплоидия у животных практически не встречается. Следствием амитоза являются гаметы той же степени ploидности, что и соматические клетки (диплоидные у диплоидного организма, триплоидные у триплоида и т. д.). Такой способ гибридного воспроизводства часто сопряжен с сетчатым видообразованием (Боркин, Даревский, 1980). Он отмечен в целой группе видов низших позвоночных: рыб (Васильев, 1984; Осинев и др., 1990; Межжерин, Кокодий, 2010; Alves et al., 2001; Echelle et al., 1988; Alves et al., 2001; Saitoh et al., 2010), амфибий (Межжерин, Писанец, 1995а; 1995б; Vogart et al., 1987) и рептилий (Даревский, 1974).

Таким образом, принципиальным отличием гибридизации от случая к случаю от интрогрессивной гибридизации является и то обстоятельство, что при воспроизводстве этих гибридов будут получаться только гибриды первого поколения. При таком способе гибридизации за редчайшим исключением (Межжерин, Морозов-Леонов, 1997) интрогрессии генов не наблюдаются.

Проблеме интрогрессивной гибридизации посвящен целый ряд теоретических работ (Barton, 2010; Gay et al., 2008; Gompert Z., Buerkle, 2011; Harrison, Rand 1989; Hewitt, 1989; Brunhoff et al., 2003). Исследования по этому вопросу, как правило, проводятся вместе с анализом пространственной структуры популяций в рамках направления, традиционно называемого в отечественной генетике – геногеографией (Алтухов, 1992; 2003; Воронцов, 1980; 1983). Обычно задача, стоящая перед такого рода картографированием генных частот, состоит в вычленении мест гибридизации или, как их еще принято называть, гибридных зон, а в случае их значительной ширины – зон генных интрогрессий.

Интрогрессивная гибридизация чрезвычайно распространена у растений (Грант, 1984; Arnold, 1996; Karrenberg, Favre, 2008; Usher et al., 2010), но также, как показали специальные исследования, базирующиеся на использовании разнообразных генных маркеров, вполне обычна и в мире животных. В настоящий момент случаи интрогрессивной гибридизации отмечены у целого ряда видовых групп, относящихся к разным типам, классам и отрядам (табл. 1.3).

Наиболее подробно изучена интрогрессивная гибридизация у рыб. Чаще всего она встречается у пресноводных голарктических групп видов. Описана интрогрессивная гибридизация и у моллюсков – у двустворчатых американских унионид (Kat, 1986) и морских мидий (Coustau et al., 1991). Интрогрессивная гибридизация предполагается у живородок рода *Viviparus* (Katoh, Ribi, 1996) и точно выявлена в популяциях легочного моллюска *Planorbarius corneus* (Межжерин и др., 2005; 2006; Гарбар, 2006)) на территории Украины. Исследования последнего вида вызывают особый интерес.

Проведенное геногеографическое исследование по локусу *Es-1* показало, что в пределах Украины вид *Planorbarius corneus* в широком понимании следует рассматривать не состоящим, как предполагали «дробители» (Кривошеина, Старобогатов, 1973), из четырех симпатрических видов, а из двух аллопатрических: восточного (располагающегося на левом берегу Днепра) и западного (на Правобережье) (Межжерин и др., 2005; 2006). В этом случае очевидно, что гибридная зона проходит приблизительно по руслу Днепра, причем ее ширина составляет порядка 100 км. При этом отмечена более выраженная интрогрессия генов, маркирующих восточный алловид, в популяции западного, тогда как три аллеля, свойственных западному алловиду, ограничены в своем продвижении в восточные популяции этого вида. Это означает, что выявленная в пределах Украины гибридная зона пресноводных брюхоногих моллюсков обладает свойством асимметрии.

Важной особенностью гибридных зон является их стабильность во времени. Несмотря на то, что гибридизация происходит в зонах постоянно, тем не менее, они не расширяются, а сохраняют прежнюю структуру, сформировавшуюся на протяжении тысячелетий. Именно благодаря такому их свойству возник «феномен гибридных зон», который подробнее всего изучен у домашних мышей и жерлянок, ставших классическим объектом такого рода исследований.

Популяционно-генетические исследования домашних мышей на основании геногеографического картирования были проведены в Дании, Германии, Чехии, Словении (Межжерин и др., 1994). Они доказали, что между двумя синантропными видами домашних мышей *Mus musculus s. str.* и *M. domesticus*, которых сейчас рассматривают в качестве отдельных видов и которые имеют соответственно северно-евроазийский и средиземноморский типы ареалов, проходит гибридная

зона шириной в несколько десятков километров. Интересно, что эта зона разделяет Европу на две области: с сухим континентальным климатом, где живет *M. Musculus*, и теплым океаническим, где распространена *M. domesticus*. Подробные генетические исследования гибридной зоны в Дании показали (Boursot et al., 1984), что здесь имеет место особая интрогрессивная гибридизация, причем, как показало использование мтДНК маркеров (Vanlenberghe et al., 1988), гибридизация асимметричная: самцы *M. domesticus* скрещиваются с самками *M. musculus*. Исследователи считают, что история формирования этой зоны насчитывает не менее нескольких сотен лет.

Подобные исследования гибридных зон домашних мышей были проведены и в Закавказье. Они показали (Межжерин и др., 1994; Mezhzherin et al., 1999), что здесь размещена зона гибридизации уже трех видов: северного *M. musculus*, который направляется с Северного Кавказа, и двух южных – *M. domesticus* и *M. praetextus*, – что направляются с юго-западного и юго-восточного регионов. Причем в этом случае гибридная зона простирается на сотни километров, и она мало похожа на европейскую зону, которая является только узкой лентой, расположенной по стыку ареалов двух европейских видов. Тогда как гибридная зона в Закавказье – это по-настоящему широкая зона генных интрогрессий.

Совсем иная ситуация складывается в Восточной Азии, где северную часть ареала также занимает *M. musculus*, а юг (субтропики и тропики) – отдельный вид – *M. castaneus*. Исследование кариологической и аллозимной изменчивости домовых мышей этого региона (Spiridonova et al., 2011) доказали, что появление или увеличение концентрации генов, маркирующих южную форму, в популяциях домовых мышей на территории Дальнего Востока России четко коррелирует с близостью климата к субтропическому (Межжерин и др., 1994). Очевидно, что зона интрогрессий в этом случае растягивается уже даже не на сотни, а на тысячи километров. Интересно, что в пределах гибридной зоны Восточной Азии можно выделить несколько подзон. Так, исследования мышей Японского архипелага (Vonhomme et al., 1989) показали, что даже здесь существуют зоны концентрации определенных гаплотипов, четко привязанные к соответствующим климатическим границам.

История исследований гибридной зоны европейских жерлянок *Bombina bombina* – *B. variegata* насчитывает почти 80 лет. Их взаимоотношения также следует считать типичным случаем интрогрессивной гибридизации, что доказывают многочисленные исследования (Szymura, Barton, 1986; Янчуков и др., 2003; Yanchukov et al., 2006; Covaiciu-Marco, 2009 и др.). Сейчас установлено, что по предгорьям всех Карпат происходит гибридизация горной желтобрюхой (*B. variegata*) и равнинной краснобрюхой (*B. bombina*) жерлянок. Ширина гибридной зоны в условиях этого острого экотона, которым является предгорье, составляет несколько десятков километров, и при этом гибридизация между видами происходит очень легко. Этот процесс идет настолько без осложнений, что в гибридной зоне даже отсутствуют гибриды первого поколения.

Подводя итог проведенному обзору, касающемуся вопросов интрогрессивной гибридизации, следует отметить следующие ключевые моменты:

1. Интрогрессивная гибридизация – явление широко распространенное не только у растений, но и животных.

2. Оно встречается в самых разных группах животных и чаще всего наблюдается у широкоареальных видов, представляющих собой надвидовое образование с несколькими викарными видами.

3. Ключевой особенностью интрогрессивной гибридизации является образование гибридных зон или зон генных интрогрессий, главная черта которых – стабильность в пространстве и во времени. Это свойство получило название «феномен гибридных зон».

Таблица 3.1.

**Надежно установленные случаи интрогрессивной гибридизации
разных групп животных**

Систематическая принадлежность	Вид или группа видов	Метод идентификации	Литературный источник
1.	2.	3.	4.
Arthropoda			
Insecta			
Orthoptera			
Grillidae	<i>Allonemobius socius</i> – <i>A. fasciatus</i>	ДНК	Ross, 2008
Tettigoniidae	<i>Ch. albomarginatus</i> – <i>Ch. oschei</i>	морфометрия	Vedenina, 2011
Hemiptera			
Gerridae	<i>Limnoporos notabilis</i> – <i>L. dissortis</i>	аллозимы	Klinbergenberg, 2000
Coleoptera			
Carabiidae	<i>Carabus auronitens</i>	аллозимы	Drees, 2011
Lepidoptera			
Lycaenidae	<i>Lycaeides idas</i> – <i>L. melissa</i>	ДНК	Gompert et al, 2010
Mollusca			
Gastropoda			
Pulmonata			
Cerionidae	<i>Cerion</i>	аллозимы	Woodruff, 1989
Planorbidae	<i>Planorbarius corneus</i>	аллозимы	Межжерин и др. 2006
<u>Architaenioglossa</u>			
Viviparidae	<i>Viviparus ater</i> – <i>V. contectus</i>	аллозимы	Katoh, Ribi, 1996
Bivalvia			
Unionoida			
Unionidae	<i>Anadonta cataracta</i> – <i>A. grandis</i>	аллозимы	Kat, 1986
	<i>Lampsilis radiate</i> – <i>L. siliquadea</i>	аллозимы	Kat, 1986

Таблица 3.1. (Продолжение)

1.	2.	3.	4.
<u>Mytiloidea</u>			
Mytilidae	<i>Mytilus edulis</i> – <i>M. galloprovincialis</i>	аллозимы	Coustau et al., 1991
Chordata			
Osteichthyes			
Clupeiformes			
Clupeidae	<i>Alosa alosa</i> – <i>A. fallax</i>	аллозимы	Alexandrino et al., 1996
Salmoniformes			
Salmonidae	<i>Oncorhynchus clarki</i> – <i>O. mykiss</i>	аллозимы	Bartkey, Gall, 1991
	<i>Oncorhynchus</i> spp.	аллозимы	Carmichael et al., 1993
	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> – <i>O. tschawytscha</i>	аллозимы	Rosenfield, 2000
	<i>Salmo clarki seleniris</i>	аллозимы	Busack, Gall, 1981
	<i>Salmo gairdneri</i> – <i>S. clarki clarki</i>	аллозимы	Campton, Uter 1985
	<i>Salmo trutta</i> complex	ДНК	Giuffra et al, 1996
	<i>Salvelinus malma</i> – <i>S. leucomaenis</i>	ДНК	Yamamoto et al., 2006
	<i>Salmo salar</i> – <i>S. trutta</i>	аллозимы	Leaniz, Verspoor, 1989
Cypriniformes			
Catostomidae	<i>Catostomus latipinnis</i> – <i>Xyrauchen texanus</i>	аллозимы	Buth et al., 1987
Cyprinidae	<i>Chondrostoma toxostoma</i> – <i>C. nasus</i>	аллозимы	Costedoat et al., 2005
	<i>Chondrostoma arcasii</i> – <i>Ch. macrolepidotus</i>	аллозимы, мтДНК	Gante, 2004
	<i>Notropis cornutus</i> – <i>N. chrysocephalus</i>	аллозимы	Dawling et al., 1989
	<i>Campostoma oligolepis</i> – <i>C. anomalum</i>	аллозимы	Rakocinski, 1980

Таблица 3.1. (Продолжение)

1.	2.	3.	4.
Cobitidae	<i>Cobitis taenia</i> – <i>C. tanaitica</i>	аллозимы	Межжерин, Павленко, 2009
	<i>C. hankugensis</i> – <i>C. longicarpus</i>	мтДНК	Saitoh, Kim, Lee, 2001
Cyprinodontiformes			
Cyprinodontidae	<i>Xiphophorus swordtails</i>	мтДНК	Culumber et al., 2011
	<i>Cyprinodon bovinus</i> – <i>C. variegatus</i>	аллозимы, мтДНК	Echelle A. Echelle A. 1997
	<i>Cyprinodon variegatus</i> – <i>C. pecosensis</i>	аллозимы	Echelle, P. J. Connor? 1989
Perciformes			
Centrarchidae	<i>Micropterus punctulatus</i> – <i>M. dolomieu</i>	аллозимы, мтДНК	Avisé et al., 1997; Pierce, Avyle, 1997
	<i>Micropterus coosae</i> – <i>M. dolomieu</i>	морфометрия	Pipas, Bulow, 1997
	<i>Micropterus dolomieu</i> – <i>M. treculi</i>	аллозимы	Whitmore, 1983
	<i>Lepomis</i> spp.	аллозимы, мтДНК	Avisé, Sanders, 1984
	<i>Enneacanthus gloriosus</i> – <i>E. obesus</i>	аллозимы	Graham, Felley, 1985
Siganidae	<i>Siganus</i>	ДНК	Kuriwa et al., 2007
Cichlidae	<i>Tilapia spilurus</i> – <i>T. leucosticta</i>	морфометрия	Elder et al., 1971
	<i>Oreochromis mossambicus</i> , <i>O. mortimeri</i> , <i>O. macrochir</i>	аллозимы	Gregg, 1998
	<i>Oreochromis leucostictus</i> – <i>O. niloticus</i>	мтДНК	Nyingi, Agnèse, 2007
Labridae	<i>Thalassoma</i> spp.	ДНК	Yaakub et al., 2006

Таблица 3.1. (Продолжение)

1.	2.	3.	4.
Amphibia			
Caudata			
Salamandridae	<i>Triturus cristatus</i> – <i>T. dobrogicus</i>	аллозимы	Морозов- Леонов и др., 2003
	<i>Taricha torosa</i>	мтДНК	Kuchta, 2007
Anura			
Discoglossidae	<i>Bombina bombina</i> – <i>B. variegata</i>	аллозимы, ДНК	Szymura, Barton, 1986; Янчуков и др., 2003; Yanchukov et al., 2006; Covaiciu- Marco, 2009.
Bufonidae	<i>Bufo viridis</i> subgroup	мтДНК	Colliard, 2010
	<i>Bufo americanus</i> group	мтДНК	Fontenot, 2011 Masta et al., 2002
Ranidae	<i>Rana pipiens</i> complex	аллозимы	Kocher, Sage, 1986; Sage, Selander, 1979
	<i>Rana esculenta</i>	аллозимы	Межжерин, Морозов, 1997
	<i>Rana ridibunda</i>	мтДНК	Plötner et al., 2008
Reptilia			
Squamata			
Colubridae	<i>Thamnophis butleri</i> – <i>T. radix</i>	ДНК	Fitzpatrick, 2008
	<i>Nerodia sipedon</i> – <i>N. fasciata</i>	ДНК	Mebert, 2008
Aves			
Passeriformes			
Corvidae	<i>Corvus cornix</i> – <i>C. corone</i>	морфология, ДНК	Крюков, Блинов, 1989; Haas et al., 2010

Таблица 3.1. (Продолжение)

1.	2.	3.	4.
Muscicapidae	<i>Ficedula hypoleuca</i> – <i>F. albicollis</i>	ДНК	Adamík, Bures, 2007
Pipridae	<i>Manacus</i>	ДНК	Yuri et al., 2009
Mammalia			
Rodentia			
Muridae	<i>Mus musculus</i> – <i>M. domesticus</i>	мтДНК, аллозимы	Hunt, Selander, 1973; Boursot et al., 1984; Vanlerberghe et al., 1986; Darvish et al., 2005; Rajabi-Maham et al., 2008; Teeter et al., 2010 Dufková et al., 2011; Macholán, et al. 2011; Spiridonova et al, 2011
	<i>Mus musculus</i> – <i>M. domesticus</i> – <i>M. praetextus</i>	аллозимы	Mezhzherin et al., 1998
Sciuridae	<i>Tamias</i>	ДНК	Good et al., 2003
Geomyidae	<i>Thomomys bottae</i> – <i>Th. townsendii</i>	аллозимы	Patton et al., 1984
Artiodactyla			
Cervidae	<i>Cervus nippon</i> – <i>C. elaphus</i>	ДНК	Senn, Pemberton, 2009
	<i>Odocoileus</i>	мтДНК	Carr, Hughes, 1993

1.3. История четвертичных оледенений и геногеография европейских широкоареальных видов животных

Расширение филогенетических исследований, вовлечение новых объектов растительного и животного мира сделало существенно необходимым и актуальным формирование теоретической базы. Действительно, что стоит за географической изменчивостью биохимических генных маркеров или гаплотипов ДНК? Сначала одни исследователи считали, что это исторические события, связанные с различного рода генетическими феноменами, такими как «эффект горлышка бутылки» или «эффект основателя», а другие считали, что за различиями в частотах генов популяций разных частей ареала вида скрывается адаптивный смысл. Этот спор представителей разных научных школ получил название дискуссии нейтралистов и адапционистов (Левонтин, 1978; Алтухов, 1983). Последние (Кирпичников, 1972, 1987; Ayala, 1972 и др.) твердо придерживались точки зрения, что за любой генетической изменчивостью, в том числе и географической, стоит естественный отбор в той или иной его форме, который позволяет отдельным особям или популяциям приспосабливаться к меняющимся условиям существования. Тогда как нейтралисты утверждали, что эти различия – следствие нейтральных с точки зрения приспособления событий, вызванных глубоко случайными и историческими факторами (King, Jukes, 1969; Кимура, 1985).

Следует сказать, что эта дискуссия, достаточно остро проходившая в 70-х годах XX столетия и базировавшаяся в то время на новых данных относительно биохимической изменчивости, потеряла всякий смысл после открытия в середине 80-х годов необычайно обширного полиморфизма на уровне ДНК, который со временем стали трактовать как гипервариабельность генома (Geffrey et al., 1985 а; 1985 б). С того времени стало ясно, что каждая особь, за исключением представителей одного клона, уникальна на уровне первичной структуры ДНК. Стало очевидно, что такая огромная степень генетической изменчивости не может быть объяснена с позиций адаптивных представлений, а только как следствие нейтральных мутационных или рекомбинационных событий. В том числе, стало очевидным, что за генетической дифференциацией

популяций разных частей ареала действительно стоят случайные генетические процессы, которые, тем не менее, отражают вполне закономерную картину различного рода геологических событий.

Таким образом, полученные доказательства нейтральности генетического полиморфизма дали основание для предпочтения большинством популяционных генетиков нейтральных механизмов поддержания генетической изменчивости. Это сделало общепринятой интерпретацию данных по географической изменчивости, полученных при геногеографическом анализе видов на протяжении их ареалов, уже не с позиций приспособления организмов к разным условиям существования, а с точки зрения особенностей геологических процессов, отразившихся в истории расселения видов. В результате было сформировано целое направление – филогеография. По определению его основоположников (Avice et al., 1997; Avice, 1998; 2000), филогеография представляет собой изучение исторических процессов, ответственных за временные закономерности географического распределения особей. Эти закономерности напрямую связаны с направлением, названным «генной генеалогией». Особенно удобными в техническом отношении для филогеографических исследований стали маркеры изменчивости на уровне первичной структуры ДНК, в особенности митохондриальной. Следует подчеркнуть, что ни филогеография, ни генная генеалогия совершенно не исключают использование технически более трудоемких маркеров: таких как, например, аллозимы. Очевидно, что это направление следует рассматривать в рамках классической геногеографии, но, в отличие от более прикладной геногеографии, больше связанной с понятием генофонда (Алтухов, 1992), филогеография акцентирована на воссоздание исторических особенностей формирования ареала конкретного вида.

В этой связи, очевидно, большой интерес вызывают геологические события позднего Кайнозоя, прежде всего уровня плейстоцена, – именно в это время происходило формирование ареалов большинства современных видов. В области Палеарктики особый интерес вызывают две группы геологических событий: межматериковые контакты в Берингии, обеспечившие относительно недавние миграции азиатских видов в Северную Америку и, наоборот, американских видов в Евразию (Воронцов, Ляпунова, 1976), а также четвертичные ледниковые периоды, сопровождавшиеся периодами интергляциала. Последние события

вызывают особый интерес европейских исследователей (Hewitt, 2000; 2001; 2004).

Глобальные климатические изменения, происходившие в Европе в четвертичный период и связанные с осциллирующими оледенениями, не могли не отразиться на динамике ареалов большинства европейских видов. Эти трансформации, естественно, сопровождались изменениями генетической структуры популяций современных видов животных и растений. Благодаря ряду методов генетического маркирования структуры отдельных особей и популяций, можно, изучив географическую структуру поселений, отследить генетические и ареалогические последствия вышеупомянутых геологических процессов, происходивших во время Четвертичных оледенений (Brunhoff et al., 2003; Coyer et al., 2003; Bhagwat, Willis, 2008; Nesbø et al., 1999; Hewitt, 2000; 2001; 2004; Janko et al., 2001; Weiss, Ferrand, 2007; Svenning et al., 2007; Veith et al., 2003).

Несмотря на то, что большинство исследований касаются Средиземноморья как главного региона исследований (Bilton et al., 1998; Hewitt, 2001; Weiss, Ferrand, 2007), пожалуй, все же одним из самых перспективных направлений филогеографических исследований остается изучение не южных рефугиумов, а генетические последствия одного из наибольших оледенений – Днепровского оледенения. Оно началось приблизительно 230 тыс. лет назад и закончилось 130 тыс. лет назад. Основной язык ледника проходил по Днепровской низменности вплоть до современного Днепропетровска. Оледенение сформировало три основных рефугиума: Европейский (Правобережная Украина и далее к западу); Донской (бассейн Дона) и Южно-Уральский. К этому следует добавить, что ледник вобрал в себя настолько много воды, что многие моря превратились в сухие равнины, соединив изолированные ранее острова и континенты. Появление такого рода сухопутных мостов оказало огромное влияние на формирование современных ареалов (Culing et al., 2006; Coyer et al., 2003; Svenning et al., 2007; Hewitt, 2000).

В настоящий момент ряд геногеографических исследований, выполненных на основе аллозимов, в частности по зеленым лягушкам (Межжерин и др., 2010 а; 2010 б; Ростовская, 2011) и двустворчатым моллюскам (Межжерин и др., 2010 а; Васильева, 2011), доказывают перспективность анализа географической изменчивости широкоареальных видов в пределах Украины, базируясь на концепции четвертичных оледенений, в особенности самого большого – Днепровского.

Особое внимание при геногеографических исследованиях Западной Палеарктики вызывает вопрос направленности прохорезов в постледниковье в процессе реколонизации ареалов. В этой связи актуальным было бы привлечение моделей, основанных на концепции «генетических ветров в Палеарктике» (Межжерин 2009 в), главной идеей которой является наличие направленных миграций живых организмов в масштабе Палеарктики. Эти направленные миграции обеспечивают внедрение генов восточных популяций в западные. В случае если речь идет об алловидах, то процесс реализуется за счет интрогрессивной гибридизации, когда гены «восточного алловида» инкорпорируются в геном западных, а в случае «хороших» видов – за счет большего миграционного потенциала восточных видов по сравнению с западными. Это означает большую значимость восточных рефугиумов при реколонизации европейских ареалов по сравнению с западными, в частности это касается и Днепровского оледенения.

В целом обоснование концепции «генетических ветров» базируется на следующих положениях (Межжерин и др., 2009 в): во-первых, степень генетической дифференциации таксонов восточнопалеарктических филумов однозначно больше, чем западных; во-вторых, виды восточнопалеарктических филумов монотипичнее и имеют ареалы более обширные, чем западные, причем зачастую – транспалеарктические (Межжерин, 1997). Следствие этого – «большая эволюционная магистраль» (Simpson, 1954), проходящая по Палеарктике и являющаяся местом передвижения восточнопалеарктических видов в западном направлении; восточнопалеарктические виды, очевидно, подвижнее и легко расширяют ареалы в направлении западной части Палеарктики, тогда как обратное продвижение выражено гораздо слабее. Причем наряду с экологическими факторами, обеспечивающими преимущества восточным видам в передвижении, вероятно, есть факторы и сугубо генетические. Возможно, отсюда такое большое число адвентивных видов в Европе, имеющих восточноазиатское происхождение.

Таким образом, подводя итог анализу литературных источников, касающихся вопросов относительно недавней геологической истории и географии генов, можно утверждать, что такие исследования являются вполне актуальными, особенно если они касаются гибридизирующих видов и затрагивают гибридные зоны.

РАЗДЕЛ 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Материал

Фактической базой исследования послужили как главным образом собственные сборы моллюсков авторами, так и сборы других специалистов (сотрудников и студентов естественного факультета Житомирского государственного университета имени Ивана Франко, сотрудников отдела эволюционно-генетических основ систематики Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины), которые были сделаны в период 2005-2010 годов в 20 областях Украины (табл. 2.1).

Как правило, брались выборки взрослых особей по «принципу рендомной выборки».

Всего собрано 740 особей из 49 пунктов. Экспедиционные маршруты охватывают практически всю территорию Украины. Места сбора материала представлены на карте (рис. 2.1). Материал был собран в водоемах разного типа: реках, каналах, водохранилищах, озерах, прудах.



Рис.2.1. Места сбора материала

Таблица 2.1

Материал, использованный для конхиологических и генетических исследований

№	Место сбора	Широта, долгота	Водоем	n
1.	2.	3.	4.	5.
1.	Винницкая обл., Казатинский р-н, с. Кашперовка	49° 51' 41" 28° 53' 32"	р. Закиянка	26
2.	Винницкая обл., г. Винница	49° 14' 0" 28° 29' 0"	р. Южный Буг	9
3.	Волынская обл., Шацкий р-н, пгт. Шацк	51° 29' 24" 23° 55' 48"	о. Песочное	7
4.	Днепропетровская обл., г. Кривой Рог	47° 55' 12" 33° 24' 00"	р. Ингулец	14
5.	Донецкая обл., Славянский р-н, с. Райгородок	48° 54' 19" 37° 43' 25"	пойменное озеро	14
6.	Днепропетровская обл., г. Днепропетровск	48° 27' 60" 35° 01' 05"	р. Днепр	5
7.	Житомирская обл., г. Житомир	50° 14' 17" 28° 34' 25"	р. Тетерев	10
8.	Житомирская обл., Житомирский р-н, с. Дубовец	50° 20' 55" 28° 26' 48"	пруд	32
9.	Житомирская обл., г. Коростень	50° 57' 00" 28° 37' 48"	р. Уж	14
10.	Житомирская обл., г. Овруч	51° 19' 0" 28° 48' 0"	пруд	7
11.	Житомирская область, Коростенский р-н, с. Бежи	51° 01' 11" 28° 41' 36"	пруд	20
12.	Житомирская обл., Радомышльский р-н, с. Гута-Забелюцкая	50° 27' 09" 29° 21' 01"	р. Тетерев	6
13.	Закарпатская обл., Ужгородский р-н, г. Свалява	48° 32' 24" 22° 59' 24"	р. Латорица	12
14.	Закарпатская обл., Ужгородский р-н, с. Красное	48° 25' 51" 22° 16' 22"	р. Латорица	20
15.	Запорожская обл., г. Запорожье	47° 51' 00" 35° 09' 00"	р. Самара	14
16.	Киевская обл., Барышевский р-н, пгт. Барышевка	50° 22' 13" 31° 19' 43"	пруд	17
17.	Киевская обл., Вышгородский р-н, с. Боденьки	50° 49' 57" 30° 43' 35"	пойма р. Десна	20

Таблица 2.1 (продолжение)

1.	2.	3.	4.	5.
18.	Киевская обл., г. Белая Церковь	49° 48' 00" 30° 06' 36"	р. Рось	10
19.	Киевская обл., г. Переяслав-Хмельницкий	50° 04' 12" 31° 26' 24"	р. Трубеж	9
20.	Киевская обл., г. Киев, массив Новобеличи	50° 28' 27" 30° 21' 07"	озеро	25
21.	Кировоградская обл., г. Знаменка	48° 42' 46" 32° 39' 53"	пруд	18
22.	Кировоградская обл., г. Кировоград	48° 30' 15" 32° 15' 47"	р. Ингул	17
23.	Львовская обл., г. Львов	49° 49' 48" 24° 00' 36"	оз. Глина Навария	8
24.	Николаевская обл., Первомайский р-н, с. Мигея	48° 02' 23" 30° 56' 48"	р. Южный Буг	14
25.	Одесская обл., г. Вилково	45° 24' 36" 29° 37' 48"	канал ПМК	17
26.	Одесская обл., с. Приморское	45° 58' 16" 30° 16' 54"	канал	8
27.	Полтавская обл., г. Полтава	49° 34' 28" 34° 34' 07"	р. Ворскла	25
28.	Полтавская обл., Полтавский р-н, г. Лубны	50° 00' 58" 32° 59' 19"	р. Сула	17
29.	Полтавская обл., Чутовский р-н, с. Чутово	49° 42' 51" 35° 09' 31"	р. Коломак	16
30.	Ровенская обл., Корецкий р-н, г. Корец	50° 37' 11" 27° 09' 19"	р. Корчик	19
31.	Сумская обл., Конотопский р- н, с. Шевченково	50° 58' 51" 34° 44' 59"	канал	20
32.	Сумская обл., Тростянецкий р-н, с. Ивановка	50°22'08" 35° 09' 23"	ставок	3
33.	Сумская обл., Середино-Буд- ский район, Деснянско-Старо- гудский нац. парк, с. Очкино	52°13'42" 33° 22' 38"	р. Десна	10
34.	Сумская обл., Сумской р-н, г. Сумы	50°54'00" 34° 48' 00"	р. Псел	11
35.	Харьковская обл., Харьковский р-н, г. Харьков	49° 58' 48" 36° 15' 36"	р. Харьков	13
36.	Харьковская обл., Змиевский р-н, с. Гайдары	49° 38' 13" 36° 18' 46"	р. Северский Донец	16

Таблица 2.1 (продолжение)

1.	2.	3.	4.	5.
37.	Херсонская обл., г. Голая Пристань	46° 31' 13" 32° 31' 32"	р. Конка	15
38.	Хмельницкая обл., г. Славута	50° 18' 43" 26° 52' 36"	р. Утка	30
39.	Хмельницкая обл., Полонский р-н, с. Кустовцы	49° 55' 18" 27° 24' 42"	пруд	14
40.	Хмельницкая область, Хмельницкий р-н, г. Полонное	50° 07' 32" 27° 30' 39"	р. Хомора	18
41.	Черкасская обл., Каневский р- н, с. Липляве	49° 45' 32" 31° 31' 06"	«Кривые озера»	18
42.	Черкасская обл., Корсунь-Шевченковский р-н, с. Хлеровка	49° 27' 15" 31° 02' 21"	р. Рось	21
43.	Черкасская обл., Каменский р-н, г. Каменка	49° 01' 52" 32° 05' 51"	пруд	12
44.	Черкасская обл., г. Умань	48° 44' 24" 30° 12' 36"	р. Уманка	6
45.	Черкасская обл., г. Черкасы	49° 25' 12" 32° 03' 00"	Кременчуг- ское вдхр.	9
46.	Черниговская обл., Бахмачский р-н, с. Батурин	51° 20' 00" 32° 53' 00"	р. Сейм	30
47.	Черниговская обл., Бобровиц- кий р-н, с. Новый Быков	50° 35' 48" 31° 40' 23"	пруд	5
48.	Черниговская обл., Нежинский р-н, г. Нежин	51° 02' 17" 31° 53' 10"	пруд	20
49.	Черниговская обл., Нежинский р-н, с. Липов Рог	51° 04' 41" 31° 57' 06"	пруд	19

Примечание: № – номер выборки; n – число особей в выборке.

2.2. Методы

2.2.1. Сбор и транспортировка моллюсков

На небольших глубинах моллюсков собирали непосредственно со дна водоема и водной растительности вручную и с помощью сачка, а с больших глубин – с помощью специальных сеток.

Моллюсков транспортировали в небольших полотняных мешочках, помещенных, в свою очередь, в пакеты из полиэтилена. Чтобы избежать повреждения раковин и мягких частей тела моллюсков, их обкладывали водной растительностью.

2.2.2. Конхиолого-анатомические исследования

Для конхиологических исследований использованы 740 экз. моллюсков с неповрежденной раковиной. Измерение раковины исследуемых форм проводили по следующим параметрам: высота раковины (ВР), ширина раковины (ШР), высота завитка (ВЗ), высота устья (ВУ) и ширина устья (ВУ). Схема основных промеров раковины представлена на рис. 2.2.

Ширину раковины измеряли по перпендикуляру к ее оси. Измерения проводили с точностью до 0.1 мм. На основе линейных параметров были рассчитаны конхиологические индексы. Подсчитывали количество оборотов (КО). Цвет определяли по сухим раковинам визуально.

Для анатомических исследований изменчивости внутренних органов был использован фиксированный материал. Всего исследовано 130 экз. моллюсков, собранных весной и осенью 2010 г. в одних и тех же водоемах. Схема половой системы *Lymnaea stagnalis* представлена на рис. 2.3.

Моллюсков фиксировали 50%-ным этанолом, через сутки его заменяли на 70%-ный этанол. Вскрытие моллюсков проводили под микроскопом МБС-1 в 70%-ном этаноле.

Освобожденное от раковины тело моллюска закрепляли на дне ванночки с помощью булавок брюшной стороной вниз: две булавки – в ногу, а третью – в верхушку расправленной лопасти гепатопанкреаса.

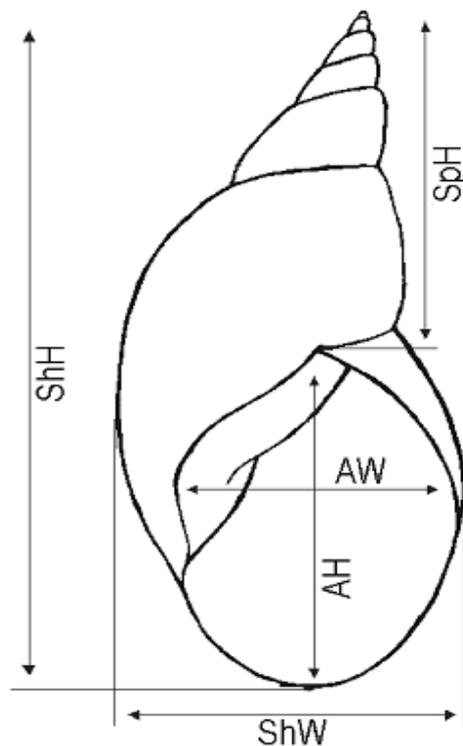


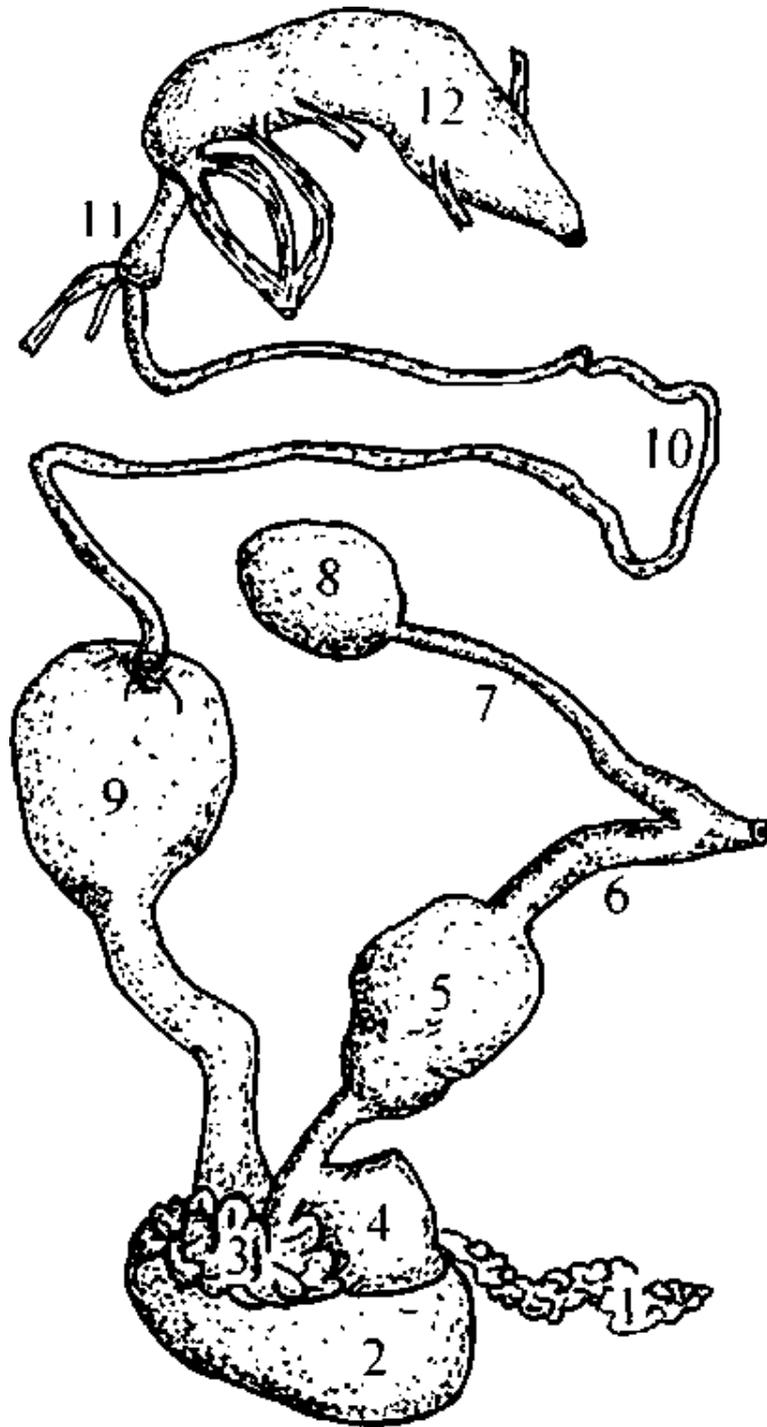
Рис. 2.2. Промеры раковины прудовиковых (схема):

ShH – высота раковины; ShW – ширина раковины; SpH – высота завитка;
 AH – высота устья; AW – ширина устья

Первый разрез проводили от пневмостома по краю мантии поперек тела и от пневмостома к гепатопанкреасу вниз. По линии разреза край мантии отворачивали и прикрепляли булавками ко дну ванночки. Вторым разрезом освобождали дистальные отделы половой системы. Осторожно подрезали у основания мышцы-ретракторы и выделяли препуциум с пениальным рукавом, отделяли препуциум вместе с куском эпителия. После этого выделяли женский отдел половой системы. После выделения всех органов репродуктивной системы разъединяли мужской и женский ее отделы.

Измеряли длину пениального рукава (ДПР) и препуциума (ДПП) и определяли индекс копулятивного аппарата (ИКА = ДПР / ДПП). Обращали внимание на форму проксимального и дистального отделов простаты, форму матки и провагины, длину протока сперматеки и форму ее дистальной части. На тотальных препаратах определяли характер складчатости дистального отдела простаты.

Результаты конхиолого-анатомических измерений сопоставляли с данными Н. Д. Круглова (Круглов, 2005) и М. Яцкевич (Jackiewicz, 1998).



**Рис. 2.3. Половая система *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758)
по М. Яцкевич (Jackiewicz, 1998):**
 1 – гонада; 2 – белковая железа; 3 – лабиринт;
 4 – нидамента́льная железа; 5 – матка; 6 – провагина; 7 – проток
 сперматеки; 8 – резервуар сперматеки; 9 – простата; 10 – семяпровод;
 11 – пениальный рукав 12 – препуциум.

2.2.3. Электрофоретический анализ

Для электрофоретического анализа использовано 740 животных из 49 мест сбора, охватывающих практически весь ареал распространения рода на территории Украины (табл. 2.1).

Электрофоретический анализ проводили в 7,5% полиакриламидном геле и трис-ЭДТА Na_2 -боратной системе с $\text{pH} = 8,5$ (Peacock et al., 1965). Дегидрогеназы и другие ферменты с димерной структурой подвергали электрофорезу в течение 2,5 часов, а неспецифические эстеразы разделяли в течение 1,5 часов. Электрофорез проводили при напряжении 200 V и силе тока 140 mA. Перед постановкой электрофореза ферментов в течение одного часа с целью снижения силы тока проводили предварительный электрофорез.

В водных экстрактах ткани ноги изучали изменчивость следующих ферментов, которые приблизительно кодируются соответствующими локусами: аспаратаминотрансфераза (*Aat-1*), малатдегидрогеназа (*Mdh-1*), неспецифические эстеразы (*Es-1*, *Es-2*, *Es-3*, *Es-4*), супероксиддисмутазы (*Sod-1*), фосфоглюкомутаза (*Pgm-1*). Окраска гелей на определенные ферменты проводилась по стандартным гистохимическим методикам, разработанным именно для электрофореза (Корочкин и др., 1977; Harris, Norkinson, 1976). Электрофореграммы сканировали, а затем анализировали.

2.2.4. Картография и ГИС-моделирование

Пространственный анализ распределения аллелей проведен с помощью программы Mapinfo Professional v.7.8. Для построения геногеографических карт использовали программу Diva GIS.

Кроме того, нами предполагалось проведение ГИС-моделирования, конечным результатом которого должно было стать установление возможного распространения видов соответственно особенностям их современных ареалов и мест обитания. Такая процедура осуществляется с помощью компьютерного моделирования на основе технологии геоинформационных систем (ГИС). При этом установленное местонахождение вида привязывалось к известному набору современных климатических и биоклиматических показателей. С этой целью разработаны различные модели – в частности, нами использована модель BIOCLIM

(Busby, 1991). Она позволяет использовать даже неполные и фрагментарные данные о распространении видов или их генотипов. Учитывая пределы отдельных биоклиматических параметров на территории, где отмечены особи вида, составляется пространственная модель, в которой комбинации параметров благоприятны для обитания. В литературе подобный подход получил название «моделирование экологической ниши» (Martinez-Meyer, 2005).

2.2.5. Статистическая обработка и создание базы данных

Для создания базы данных, математической и статистической обработки использовались программные пакеты Microsoft Excel v. 9. 0, Statistica v. 6. 0.

РАЗДЕЛ 3.

СОСТАВ, ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *LYMNAEA STAGNALIS* *S. LATO* В ПРЕДЕЛАХ УКРАИНЫ

Как известно (Стадниченко, 2004), в пределах акваторий Украины встречаются три вида надвидового комплекса *Lymnaea stagnalis s. lato* – это *Lymnaea stagnalis s. str.*, *L. fragilis* и *L. doriana*. Причем, последний вид крайне малочисленный. С одной стороны, надежность и простота диагностики этих трех видов состоит в том, что вместо достаточно субъективного компараторного метода, для различения этих видов используются индексы промеров раковины, которые дополняются индексами промеров половой системы (Круглов, 2005). С другой, определение видов на практике оказывается достаточно сложным, поскольку разные авторы рекомендуют для их различения разные признаки.

Так, Я. И. Старобогатов (Старобогатов, 1977) предлагает использовать такой показатель как отношение высоты завитка к высоте устья, а Н. Д. Круглов (Круглов, 2005) рекомендует использовать для этого основной индекс раковины (отношение высоты раковины к ее ширине), а также индексы половой системы (отношение двух промеров копулятивного аппарата). Такая неоднозначность при определении требует специального анализа надежности каждого из предложенных критериев, а также дополнительных усилий при обсуждении полученных результатов.

Использование индексов, предложенных Я. И. Старобогатовым (Старобогатов, 1977), показало, что в пределах Украины действительно обитают два вида в его понимании – *L. stagnalis s. str.* и *L. fragilis*. Вид *L. doriana* не обнаружен. При этом на долю *L. stagnalis s. str.* приходится приблизительно 26% всех исследованных особей. Похожие данные получены и с помощью основного конхиологического индекса, рекомендованного Н. Д. Кругловым (Круглов, 2005). В пределах Украины присутствуют оба вида, однако, если в первом случае на особей *L. stagnalis s. str.* приходилась приблизительно четвертая часть от общего количества особей, то во втором, по Н. Д. Круглову, они составили более трети (35%). Такие различия в определении особей по разным критериям вызывают сомнения если не в корректности выделения этих видов вообще, то, по крайней мере, в правильности одного из диагнозов, в частности.

Подобные противоречия могут быть устранены только одним способом – путем генного маркирования популяций данных дискуссионных видов и последующего морфометрического анализа с использованием одномерной и многомерной статистики.

Еще один вопрос, требующий специального анализа, – это географическое распространение этих двух предполагаемых видов по территории Украины. Из-за того, что идентификация этих видов разными способами неоднозначна, географический анализ следует проводить для пары видов, выделенных в соответствии с тем или иным автором.

Представленная на картах (рис. 3.1, 3.2) доля особей того или иного вида в исследованных выборках прудовиков, определенных в соответствии с критериями того или иного автора, дает следующие результаты. Виды зачастую встречаются в одних и тех же биотопах (выборках). При этом распределение двух «видов» прудовиков на территории Украины оказывается достаточно равномерным. Это означает, что на территории Украины ни у одного из видов нет явных географических или биотопических предпочтений в распространении. А это, помимо всего прочего, весьма симптоматично, поскольку по отношению к этим видам не срабатывают традиционно важные для большинства «хороших» видов географический и экологический критерии, то есть, особи этих видов не имеют ни биотопических, ни географических предпочтений.

Таким образом, проведенный в этой главе анализ данных по распространению и численности видов, в понимании сторонников более подробной систематики, дает основание для достаточно важных для дальнейшего анализа заключений.

Во-первых, разные морфологические признаки неоднозначно определяют виды *L. fragilis* и *L. stagnalis*. Причем, различия в определении видового состава по разным критериям составляют более, чем 10% особей. Это, конечно, недопустимо.

Во-вторых, предполагаемые некоторыми исследователями виды *L. fragilis* и *L. stagnalis* распространены широко по всей территории Украины и зачастую образуют совместные поселения, а значит, не имеют четких географических или экологических предпочтений в своем распространении.

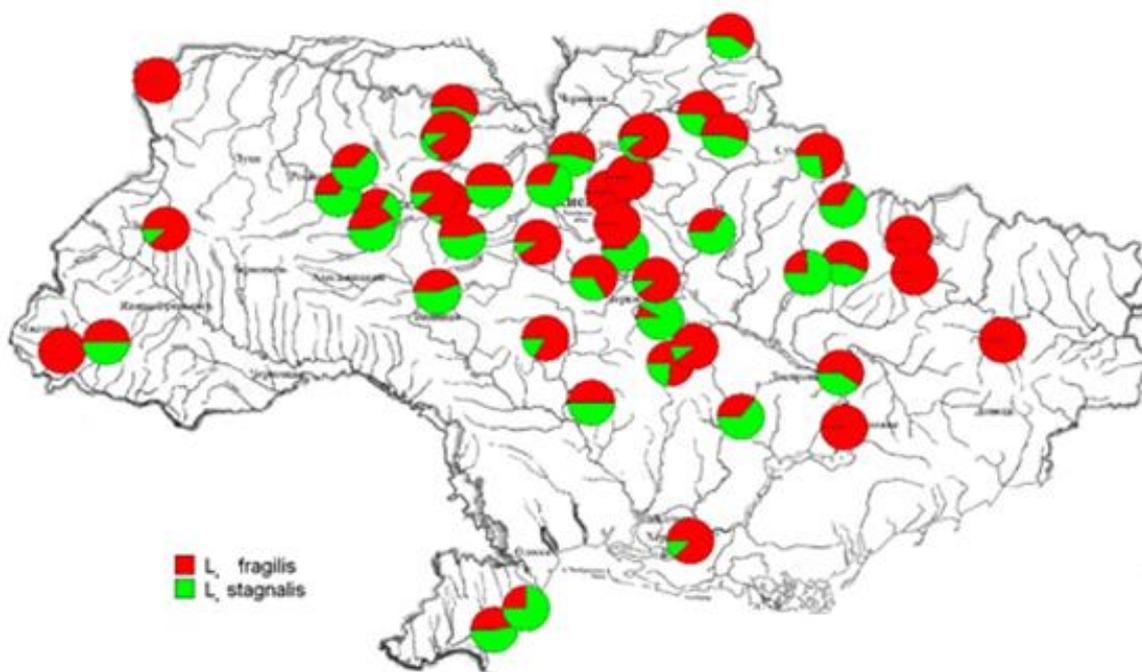


Рис. 3.1. Распределение в исследованных выборках прудовиков особей *L. fragilis* и *L. stagnalis* на территории Украины. Определение видов по Я. И. Старобогатову (Старобогатов, 1977)

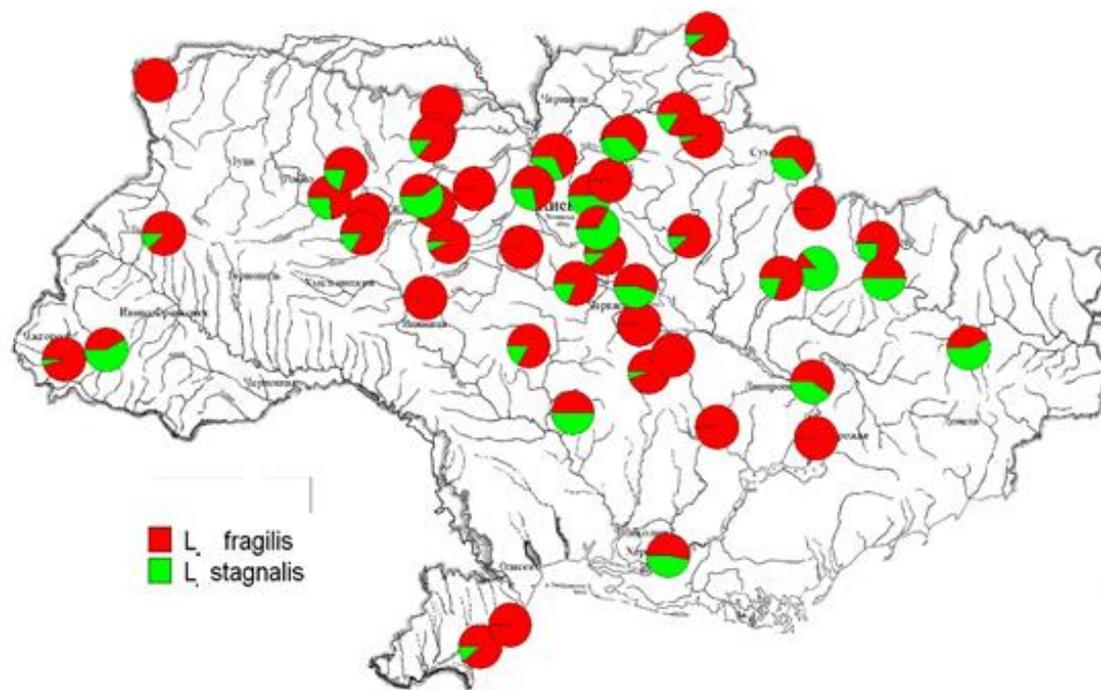


Рис. 3.2. Распределение в исследованных выборках прудовиков особей *L. fragilis* и *L. stagnalis* на территории Украины. Определение видов по Н. Д. Круглову (Круглов, 2005)

РАЗДЕЛ 4.

АЛЛОЗИМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *LYMNAEA STAGNALIS S. LATO* В ПРЕДЕЛАХ УКРАИНЫ

4.1. Аллозимная изменчивость и выбор полиморфных локусов

Методом электрофореза в полиакриламидном геле изучена изменчивость нескольких ферментных систем, которые давали наиболее качественные результаты как непосредственно при электрофоретическом разделении, так и при последующем гистохимическом окрашивании гелей (табл. 4.1).

Таблица 4.1.

Ферменты, номера энзимной комиссии (№), локусы, их кодирующие, а также органы, из которых проводилась их экстракция, использованные при исследовании прудовика большого *Lymnaea stagnalis s. lato*

Фермент	№	Локусы	Орган
Аспаратаминотрансфераза	КФ 2.6.1.1	<i>Aat-1</i>	нога
Лейцинаминопептидаза	КФ 3.4.1.1	<i>Lap</i>	печень
Малатдегидрогеназа	КФ 1.1.1.37	<i>Mdh-1</i>	нога
Неспецифические эстеразы	КФ 3.1.1.1	<i>Es-1</i> <i>Es-2</i> <i>Es-3</i> <i>Es-4</i>	гемолимфа, нога, печень
Супероксиддисмутаза	КФ 1.15.1.1	<i>Sod-1</i>	нога, печень

Кроме того, предварительно проанализирован еще и ряд других ферментов (лактатдегидрогеназа, алкогольдегидрогеназа, глицерол-3-фосфатдегидрогеназа, ксантиндегидрогеназа,), которые не дали четких результатов. Таким образом было идентифицировано восемь локусов.

Аспаратаминотрансфераза представлена на геле единственной неизменчивой фракцией. Наиболее адекватной является следующая интерпретация: растворимая форма этого фермента кодируется у боль-

шого прудовика одним мономорфным локусом. Изучено четыре выборки – №№ 7, 13, 21 и 28 (табл. 2.1). Во всех случаях изменчивость не обнаружена.

Лейцинаминопептидаза также была представлена на электрофореграмме единственной полосой активности. Наиболее очевидной следует считать модель наследования, аналогичную предыдущей: «один фермент – один локус». Фермент проанализирован в трех выборках – №№ 7, 13, 28 (табл. 2.1). Везде был мономорфен. Есть все основания считать, что локус у данного вида весьма консервативен.

Малатдегидрогеназа – обычно достаточно малоизменчивый фермент, при данных условиях электрофореза представлен на электрофореграмме одной сплошной полосой. Адекватной моделью наследования следует считать систему «один фермент – один локус». Проанализирован в восьми выборках (№№ 7–10, 21, 26, 28, 30) (табл. 2.1). Везде был мономорфным.

Неспецифические эстеразы у прудовика большого – мультилокусная система (рис. 4.1) с двумя полиморфными локусами. Мономорфным или, по крайней мере, с нечеткой интерпретацией данных оказался локус *Es-1*. Однозначно мономорфным был локус *Es-3*. Локус *Es-2* был сильно полиморфен, но не давал надежно воспроизводимых в разных выборках результатов. Кодировается этот локус двумя-тремя аллелями, но изменчивость его, вероятнее всего, во многом обусловлена определенными физиологическими факторами. Именно поэтому активность самого фермента и подвижность его продуктов менялась, особенно в разные сезоны. Учитывая вышесказанное, данный локус из дальнейшего анализа исключен.

Особый интерес вызвал полиморфный локус *Es-4*. Судя по электрофоретической картине, – это дублицированный вариант локуса *Es-3*, но представленный двумя аллелями. Поскольку в гетерозиготе продукты этого локуса представлены двойной полосой, то очевидно, что фермент имеет мономерную природу. Это, в общем, характерно для большинства неспецифических эстераз.

Супероксиддисмутаза на электрофореграммах была представлена одним инвариантным спектром, что отвечает однолокусной интерпретации. Исследован в четырех выборках (№№ 7, 11, 27, 28) (табл. 2.1).

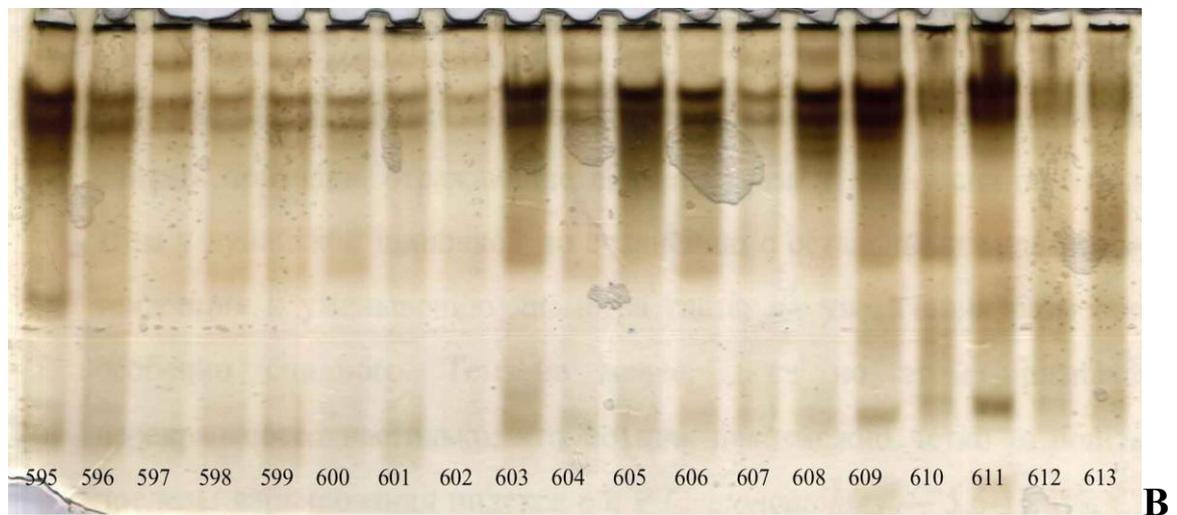
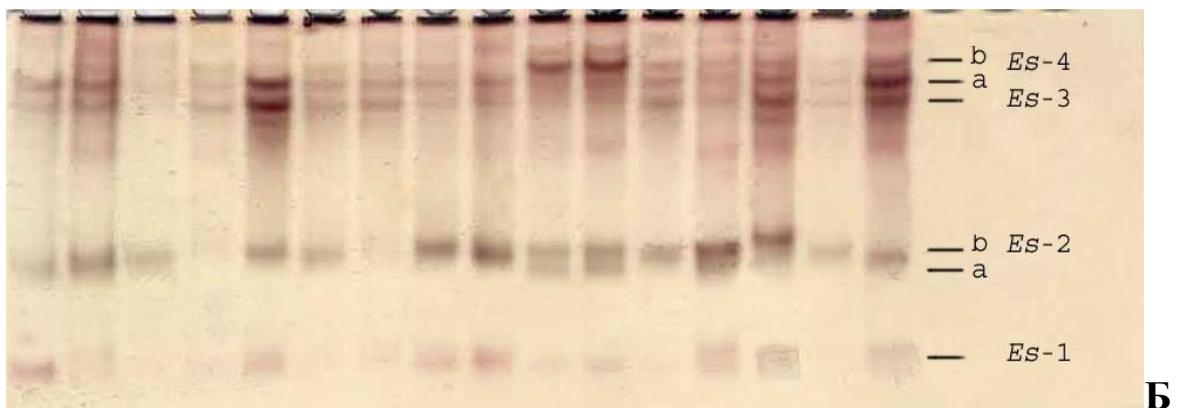
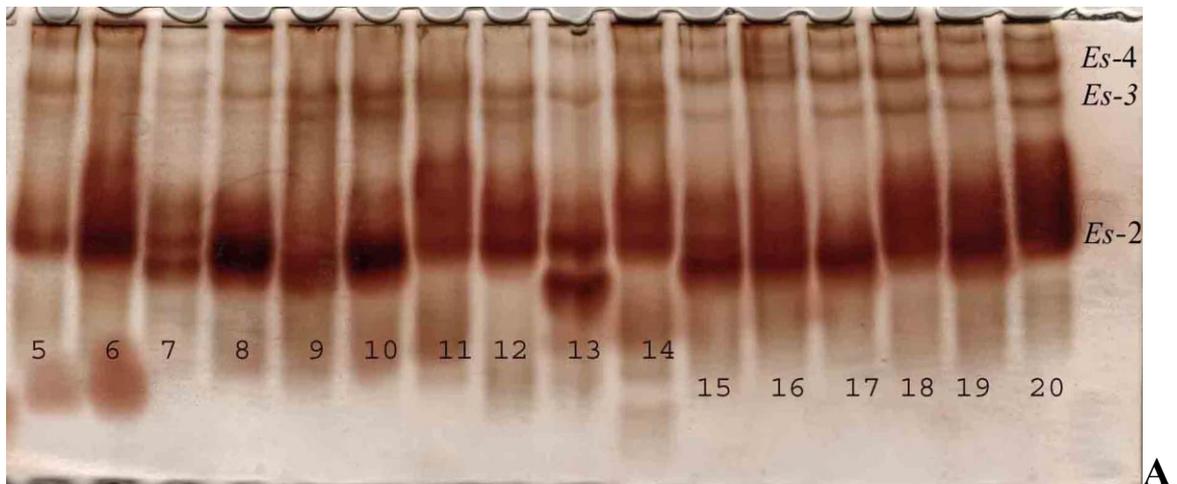


Рис. 4.1. Изменчивость и полокусная интерпретация спектров неспецифических эстераз у особей *Lymnaea stagnalis s. lato* разных популяций: А – №№ 5-14 р. Тетерев, окрестности г. Житомира, №№15-20 – р. Псел (фиксация альтернативных аллелей по локусу *Es-4*); Б – Нижний Днепр, г. Голая Пристань (полиморфизм локуса *Es-4*); В – р. Тетерев, окрестности г. Коростень (фиксация генотипа *Es-4^{aa}*).

Таким образом, подводя краткий итог исследований, результаты которых представлены в данном подразделе, можно отметить достаточно высокую аллозимную консервативность популяций *Lymnaea stagnalis* s. lato по исследованной выборке ферментов. Полиморфными были только локусы неспецифических эстераз, для которых, в принципе, и характерен высокий уровень аллозимной изменчивости.

4.2. Популяционно-генетический анализ *L. stagnalis* s. lato

Любое изучение природы генетического полиморфизма для видов, которые затруднительно или невозможно скрещивать в лабораторных условиях, так или иначе, предполагает проведение специального популяционного генетического анализа. В данном случае потребность такого рода исследования, прежде всего, продиктована необходимостью подтверждения предполагаемой диаллельной генетической природы изменчивости локуса *Es-4*. Обычно для этого используют анализ эмпирического и теоретического распределения генотипов. Последний получают на основе формул, вытекающих из закона Харди-Вайнберга. Если речь идет о популяциях амфимиктических организмов, то, в случае правильной генетической интерпретации признаков, должно иметь место четкое соответствие числа наблюдаемых и ожидаемых генотипов, что проверяется статистически.

Перед тем, как сопоставлять эмпирические и теоретические распределения, следует обратить внимание на характер распределения частот аллелей локуса *Es-4* в исследованных популяциях. По сути, исследованные популяции прудовика большого в классическом понимании пределов этого вида можно разделить на три группы (рис. 4.2).

В одних популяциях фиксирован аллель *Es-4^b*. Доля таких популяций составляет 22,8%. В других представлен только альтернативный аллель *Es-4^a*. На эти выборки приходится порядка 28,1%. А в третьих выборках этот локус полиморфен, в них встречаются оба аллеля и, как правило, представлены все три генотипа. Частота этих выборок составляет 49,1%.

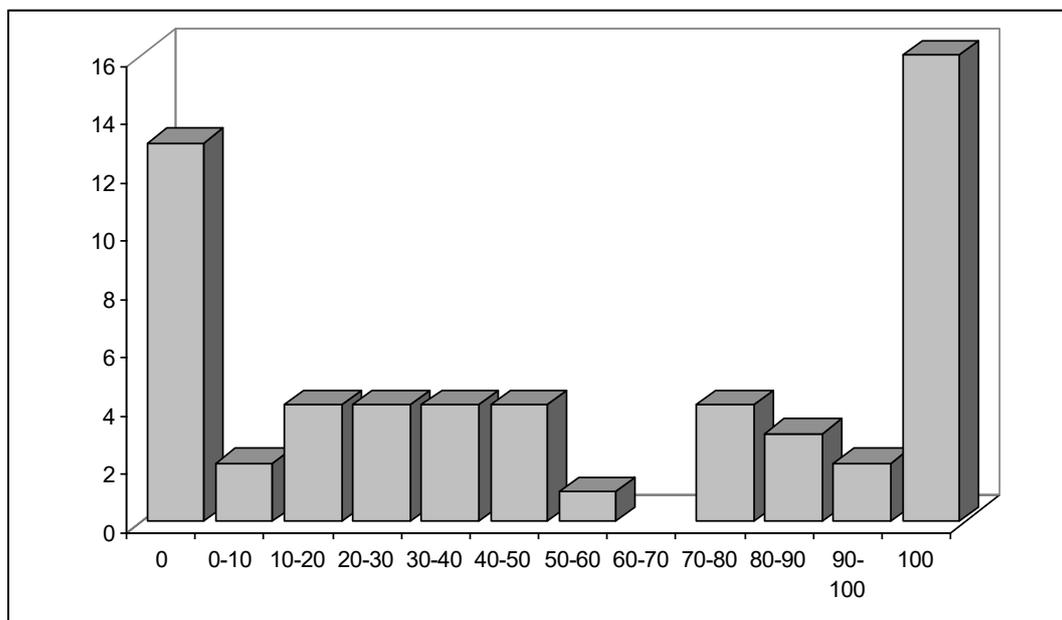


Рис. 4.2. Распределение частоты аллеля *Es-4^a* в исследованных выборках прудовика большого *Lymnaea stagnalis s. lato* на территории Украины.

По оси абсцисс – частоты аллеля, по оси ординат – число выборок

Такой характер распределения полиморфных локусов, связанный с фиксацией альтернативных аллелей, представляет существенный интерес, поскольку, с одной стороны, свидетельствует об эволюционно значимой дифференциации, с другой, – дает основания считать, что между популяциями этого вида явно имеют место определенные ограничения генных потоков. При этом выборки, в которых два аллеля встречаются приблизительно в равном соотношении, совсем немного – всего 16, и они, соответственно, подверглись анализу (табл. 4.2).

Сопоставление эмпирического и теоретического распределений в 16-ти наиболее полиморфных выборках показало в 15-ти из них достаточно хорошее соответствие распределения генотипов по локусу *Es-4*. Только в одной небольшой по объему выборке из бассейна р. Южный Буг из окрестностей с. Мигея был обнаружен достоверный избыток гетерозигот.

Следует отметить, что в среднем, несмотря на небольшие по размеру выборки, четких тенденций к снижению дефицита или, наоборот, к избытку гетерозиготных генотипов не наблюдается. Среднее значение соотношения N_o/N_e составило 0,98, что очень близко к единице. Это сви-

детельствует о том, что в исследованных популяциях прудовика система размножения действительно близка к амфимиксису, а популяции панмиктичны.

Таблица 4.2.

Частоты аллелей и распределения генотипов локуса *Es-4*; соотношение числа присутствующих гетерозиготных особей (N_o) к тем, что ожидаются (N_e); значения критерия χ^2 , полученные при сравнении эмпирического и теоретического распределений генотипов

№ вы-бор-ки	Частоты аллелей		Распределения генотипов						N_o/N_e	χ^2
			Эмпирические			Теоретические				
	a	b	aa	ав	bb	aa	ав	bb		
2	0,62	0,38	5	4	1	3,80	4,70	1,50	0,85	0,65
9	0,64	0,36	6	6	2	5,73	6,45	1,81	0,93	0,06
16	0,44	0,56	2	7	7	3,11	7,89	5,00	0,89	1,30
19	0,50	0,50	2	5	2	2,25	5,00	2,25	1,00	0,06
20	0,82	0,18	20	11	0	20,98	9,18	1,00	1,20	1,41
21	0,22	0,78	1	6	11	0,87	6,18	10,95	0,97	0,02
24	0,42	0,58	0	10	2	2,12	5,80	4,04	1,72	6,19*
25	0,75	0,25	5	2	1	4,50	3,00	0,50	0,67	0,89
26	0,56	0,44	6	7	4	5,33	8,38	3,29	0,84	0,46
30	0,69	0,31	11	4	3	8,57	7,73	1,76	0,52	3,37
31	0,32	0,68	2	7	8	1,78	7,48	7,86	0,94	0,06
37	0,56	0,44	4	9	2	4,75	7,38	2,87	1,22	0,74
38	0,88	0,12	24	5	1	23,23	6,34	0,43	0,79	1,05
45	0,25	0,75	0	4	5	0,56	3,38	5,06	1,19	0,68
42	0,19	0,81	1	8	12	0,76	6,46	13,82	1,24	0,68
41	0,17	0,83	1	4	13	0,52	5,08	12,40	0,79	0,70

* Значение χ^2 отвечает уровню достоверности $p < 0,05$.

Таким образом, проведенное исследование дает все основания считать, что представленная аллельная интерпретация генетического полиморфизма локуса *Es-4* вполне адекватна, а раз так, то он вполне пригоден для дальнейшего популяционно-генетического анализа процессов, протекающих в популяциях этого вида.

4.3. Сравнение генных пулов *L. stagnalis* s. str. и *L. fragilis*

Полученные результаты географического анализа свидетельствуют о крайне неравномерном распределении частот аллелей полиморфного локуса *Es-4* по выборкам, что однозначно противоречит мнению о присутствии в Украине двух симпатрических и даже симбиотопических видов прудовиков. Дело в том, что, с одной стороны, в пределах Украины около половины популяций прудовика большого (в широком понимании этого таксона) имеют фиксации альтернативных аллелей, тогда как, с другой стороны, в подавляющем большинстве случаев выборки представлены особями двух видов. Эта несогласованность распределений особей и генов уже сама по себе вызывает сомнение в адекватности выделения видов *L. stagnalis* s. str. и *L. fragilis* по признакам раковины.

Проведенный более детальный анализ распределений генотипов в выборках этих двух предполагаемых видов показывает, что распределение частот аллелей полиморфного локуса *Es-4* у них не отличается, причем вне зависимости от того, по каким критериям определяли особей: то ли по признакам, предложенным Я. И. Старобогатовым, то ли Н. Д. Кругловым. Во всех четырех случаях (табл. 4.3) частоты аллелей были приблизительно равными и близкими к 0,5. Это означает, что достоверные отличия в частотах аллелей не были обнаружены как при сравнении разных видов, идентифицированных по критериям обоих авторов, так и одного и того же «вида», выделенного по разным критериям.

Это дает основание считать, что выделение особей этих видов по Н. Д. Круглову или Я. И. Старобогатову является, с точки зрения генетической структуры популяций, во многом случайным, поскольку, в противном случае, если виды – это все-таки генетически, исторически и репродуктивно отличные сущности, то должны были бы наблюдаться определенные различия в частотах аллелей.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что при анализе распределений генотипов в обобщенных выборках очевиден явный дефицит гетерозигот. Это свидетельствует о том, что в случае с поселениями прудовика речь идет о генетически разнокачественных популяциях. При этом разделение на две генетические группы популяций не отвечает идентификации видов по морфологическим признакам.

Таблица 4.3.

**Распределения генотипов и частоты аллелей локуса *Es-4*
в популяциях двух предполагаемых видов, идентифицированных
в соответствии с различными диагнозами, на территории
Украины (обобщенные данные)**

<i>L. stagnalis s. str.</i>						
Определение	Генотипы			Частоты аллелей и их стандартное отклонение		N
	aa	ab	bb	a	b	
По Н.Д. Круглову	69	21	91	$0,44 \pm 0,03$	$0,56 \pm 0,03$	181
По Я.И. Старобогатову	109	30	110	$0,50 \pm 0,02$	$0,50 \pm 0,02$	249
<i>L. fragilis</i>						
Определение	Генотипы			Частоты аллелей и их стандартное отклонение		N
	aa	ab	aa	ab	aa	
По Н.Д. Круглову	230	72	227	$0,50 \pm 0,15$	$0,5 \pm 0,015$	529
По Я.И. Старобогатову	192	62	210	$0,48 \pm 0,02$	$0,52 \pm 0,02$	464

Еще одним доказательством того, что генетическая изменчивость по полиморфному локусу не отвечает разделению видов по морфологическим критериям, является четкая сопряженность изменчивости частот аллелей у разных видов из одних и тех же выборок. Проведенный корреляционный анализ (рис. 4.3) показал практически функциональную связь между этими показателями ($r = 0,95$; $p < 0,001$).

Подтверждает этот вывод еще и очень схожий четко бимодальный характер распределений частот аллелей у разных видов прудовиков (рис. 4.4.).

Подводя итог результатам исследований, изложенным в данном подразделе, можно с очень высокой степенью вероятности утверждать, что для территории Украины наиболее адекватной систематической конструкцией является схема с одним широкоареальным видом, который состоит из двух географически дифференцированных форм. Вместе с тем, полученные результаты нельзя считать 100% доказательствами того, что именно одновидовая концепция полностью адекватна. Ведь не исключено, что расширение числа исследованных локусов даст

маркеры, диагностичные для этих видов, а характер генетической изменчивости по одному локусу теоретически может быть вполне сопоставимым у близких видов.

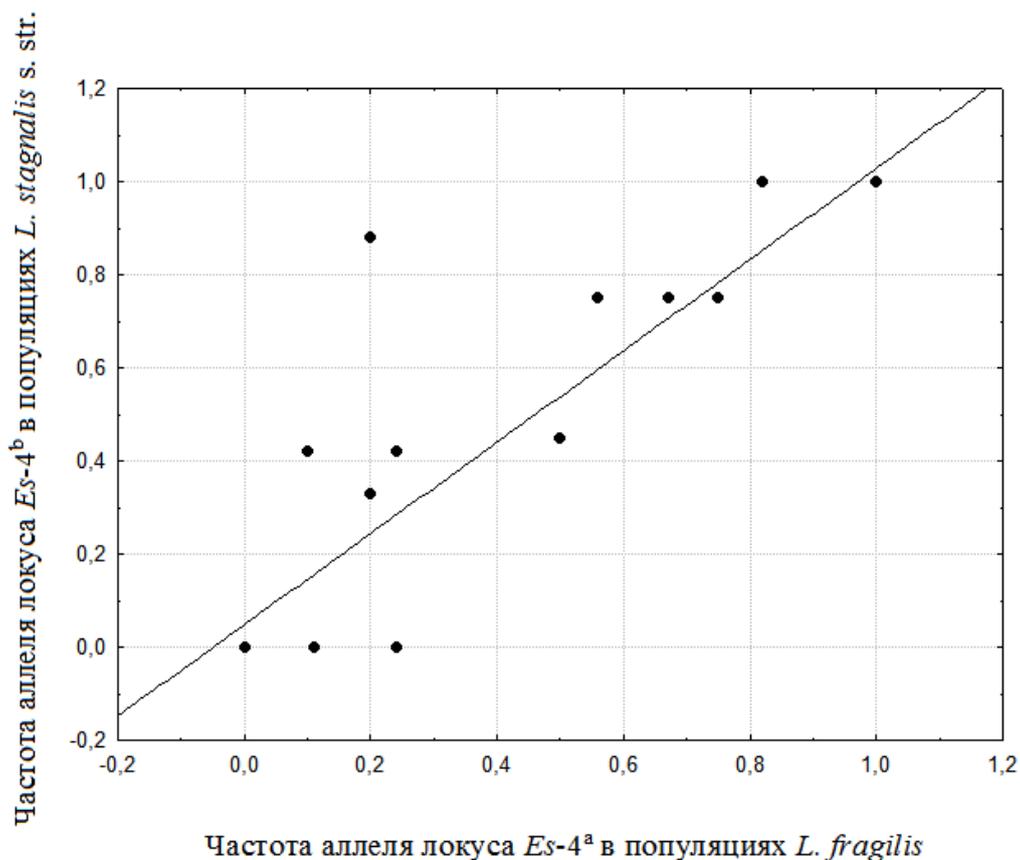


Рис. 4.3. Изменчивость частот аллелей локуса *Es-4* у особей *L. stagnalis* в зависимости от частот аллелей этого же локуса у особей *L. fragilis* той же выборки. Определение видов проведено по Н. Д. Круглову (Круглов, 2005)

Поэтому главная задача последующего анализа состоит в определении причин того, почему географическая изменчивость локуса характеризуется полимодальным центробежным распределением, причем с явной тенденцией к фиксации альтернативных аллелей. Если речь идет о модели двух викарных видов с зоной генных интрогрессий, то это не только позволит решить вопрос о правильности концепции относительно двух симпатрических видов, но и по-новому взглянуть на систематику прудовика большого.

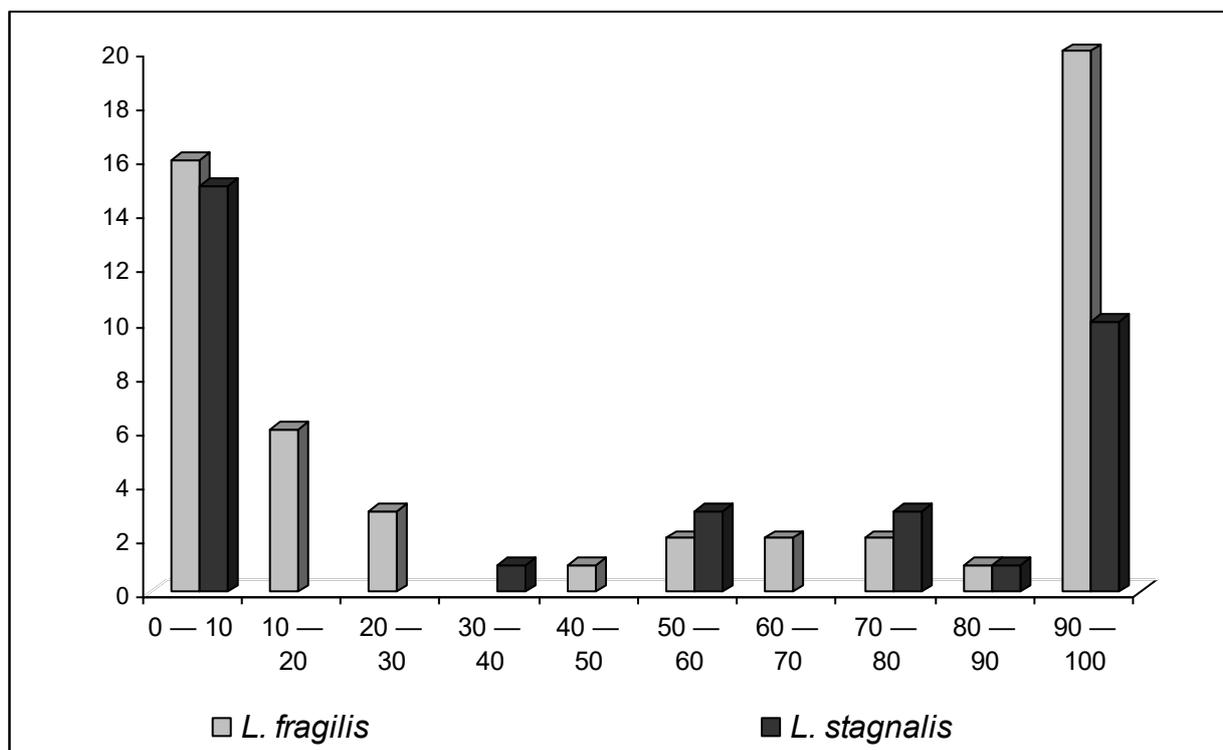


Рис. 4.4. Распределение частоты аллеля *Es-4^a* в популяциях двух предполагаемых видов прудовиков. Определение видов сделано в соответствии с критериями Н. Д. Круглова (Круглов, 2005). По оси ординат – частота аллеля, по оси абсцисс – число выборок

4.4. Геногеография *L. stagnalis* s. lato в пределах Украины

Установленная тенденция четкой фиксации альтернативных аллелей в популяциях прудовика большого в широком понимании в пределах Украины вызывает особый интерес.

Дело в том, что U-образные распределения частот аллелей в популяциях животных и растений, которые имеют отрицательно биномиальную природу и обычно отражают генетическую изменчивость на значительных пространствах, обычно обусловлены интрогрессивной гибридизацией двух аллопатрических видов (Arnold, 1996; Barton, Hewitt, 1985; Yanchukov et al., 2006). В данном случае такое заключение чрезвычайно важно, поскольку оно не просто не поддерживает, а, безусловно, отвергает концепцию двух симпатрических видов.

Действительно, географический анализ распределения частот аллеля локуса *Es-4* однозначно доказывает присутствие на территории

Украины двух генетически отличных форм прудовика, каждая из которых характеризуется фиксацией альтернативного аллеля (рис. 4. 5). При этом имеет место переходная область генных частот, которая в подобных случаях интерпретируется как зона генных интрогрессий.

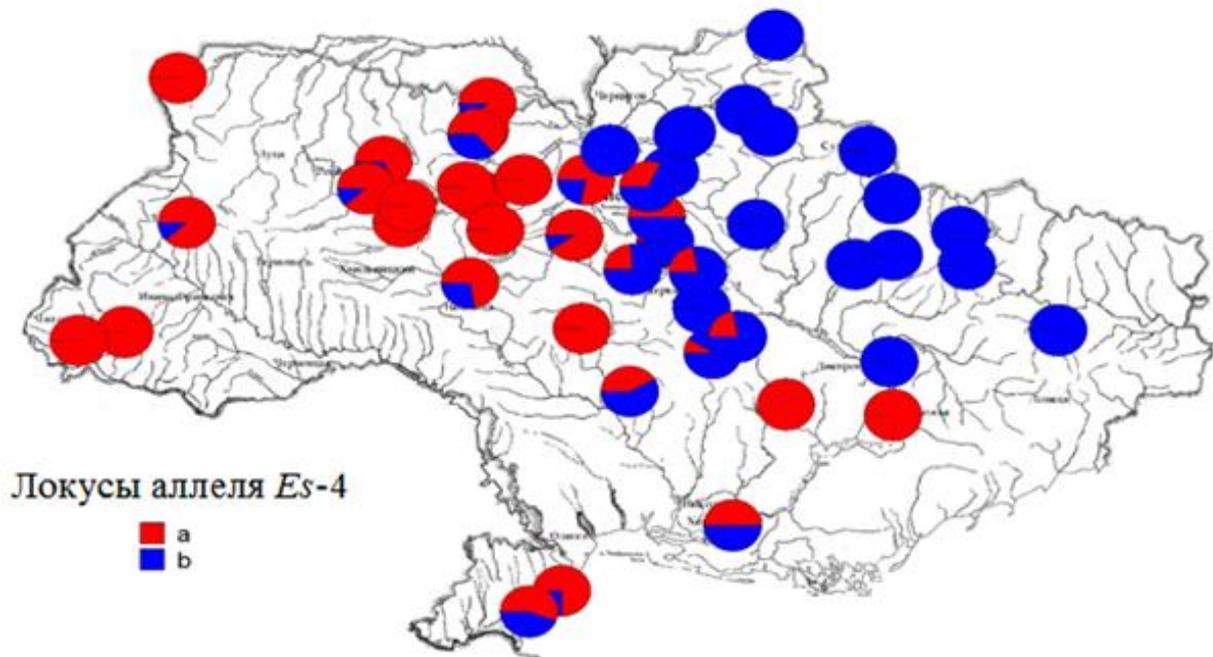


Рис. 4.5. Распределение частот аллелей локуса *Es-4* в популяциях *L. stagnalis* s. lato по территории Украины

В целом же ситуация по регионам Украины выглядит следующим образом (рис. 4.5). В популяциях прудовика в Восточной и на большей части Левобережной Украины: бассейны Северского Донца и левых притоков Днепра (Десна, Остер, Сейм, Сула) – наблюдается четкая фиксация аллеля *Es-4^b*.

В выборках из Центральнеднепровского бассейна встречаются оба аллеля. Как показали проведенные расчеты (табл. 4.2), в этих популяциях наблюдается соответствие закону Харди-Вайнберга. Это свидетельствует об отсутствии ассортативности в скрещиваниях моллюсков с разными генотипами.

В Южном Приднепровье и Южной Украине представители этого вида встречаются только непосредственно в бассейнах крупных рек (Днепра, Южного Буга, Дуная). Возможно, именно поэтому здесь имеет место такая выраженная мозаичность генетической структуры популяций. Попадают выборки, в которых оба аллеля присутствуют в более

или менее равном соотношении (Нижний Дунай, Нижний Днепр); а также выборки, в которых фиксирован либо аллель *Es-4^b* (Кировоград, Днепропетровск), либо аллель *Es-4^a* (Запорожье). Таким образом, в этом регионе распределение частот аллелей в популяциях носит достаточно хаотичный характер, но при этом можно отметить некоторое преобладание аллеля *Es-4^b*, характерного для восточных популяций.

Правобережные популяции этого моллюска (бассейны рек Тетерев, Уж, Ирпень, Припять) характеризуются четким доминированием альтернативного восточным популяциям аллеля *Es-4^a*. Частота восточного аллеля *Es-4^b* не превышает значения 0,2, а обычно даже ниже, а в ряде выборок этот аллель отсутствует вообще. Такой характер распределения свидетельствует об интрогрессивном механизме появления этого аллеля на Правобережье. Обусловлен он направленными миграциями моллюсков с востока на запад.

Практически все популяции прудовика западноукраинского региона (Западное Полесье, Волынь, Закарпатье) содержат только аллель *Es-4^a*. Хотя в восточных пределах региона (Ровенщина) с незначительной частотой все же встречаются аллели *Es-4^b*.

Таким образом, подводя итоги региональному анализу географического распространения аллелей локуса *Es-4* в популяциях этого вида моллюсков в пределах Украины, можно сделать вывод о наличии четкой долготной клины. Это делает возможным проведение количественного исследования, в котором, с одной стороны, будет представлена градусная сетка, а с другой, – частоты аллелей. Регрессионный анализ показывает (рис. 4.6), что формально на каждый градус долготы четко приходится изменение частоты аллеля порядка 9,1%. Однако, как видно из рис. 4.6, в данном случае отсутствует прямолинейный равномерный процесс, а происходит своего рода фазовый переход от одного генетического состояния к другому.

Таким образом, проведенное исследование географического распределения частоты аллелей в выборках *Lymnaea stagnalis* s. lato дает основание для некоторых заключений.

Во-первых, в пределах Украины обитают два аллопатрических вида *Lymnaea stagnalis* s. lato, четко отличающиеся по частотам аллелей локуса *Es-4*. Один из них обитает в водоемах восточных областей Украины (бассейны Северского Донца и Левобережных притоков Днепра), ареал второго охватывает западную Украину и отчасти Правобережье.

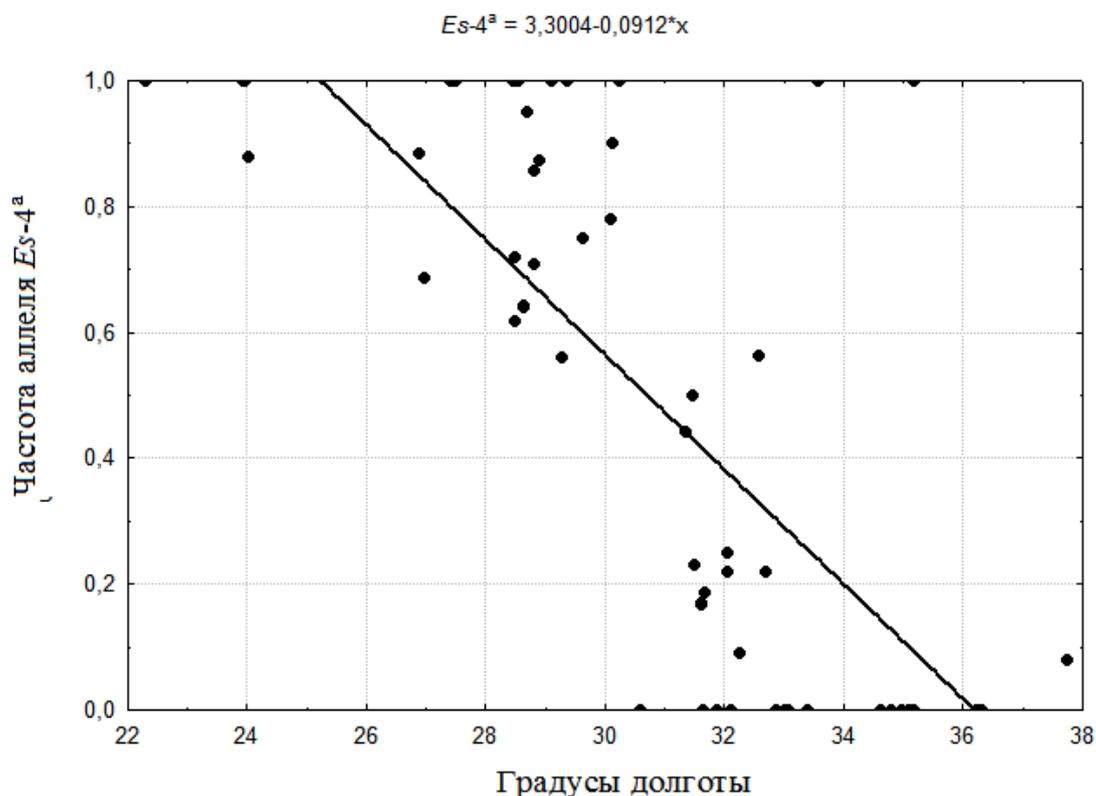


Рис. 4.6. Изменение частоты аллелей $Es-4^a$ в зависимости от долготы в популяциях *Lymnaea stagnalis* s. lato в пределах Украины. Линией представлена регрессионная прямая, точками – эмпирические данные

Во-вторых, между ними существуют переходная зона генных интрогрессий. Расположение этой зоны в первом приближении совпадает с руслом Днепра. Причем, она гораздо уже в области Среднего Приднепровья и явно шире в южной части ареала. Гибридная зона асимметрична, что связано с более высокой степенью проникновения восточных генов в западные популяции. Это находит свое отражение в четкости восточной границы (между алловидами и гибридной зоной) и размытости западной – когда просто невозможно провести видимую переходную границу между западной формой и гибридной зоной.

Таким образом, в случае с большим прудовиком речь может лишь идти только о двух викарных видах, соединенных друг с другом асимметричной зоной генных интрогрессий и образующих надвидовой комплекс *Lymnaea* (superspecies) *stagnalis*.

РАЗДЕЛ 5. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

5.1. Общая характеристика изменчивости абсолютных и относительных признаков раковины и половой системы у *L. stagnalis* s. lato

Поскольку основой для выделения сторонниками точки зрения наличия двух симпатрических видов в пределах *L. stagnalis* s. lato послужил морфометрический анализ, в частности, индексы раковины и индекс копулятивного органа, то без специального анализа исследование статуса *L. stagnalis* s. str. и *L. fragilis* именно на основании этих признаков оставалось бы неполным.

В таблице 5.1 приведены основные статистические показатели (средние значения, лимиты изменчивости и стандартные отклонения) для обобщенной выборки половозрелых моллюсков, в свою очередь составленной из двух выборок: одной – из бассейна р. Тетерев (западная форма), а второй – из Графского озера г. Нежина (восточная форма).

Таблица 5.1.

Основные статистические параметры изменчивости промеров раковины и половой системы в обобщенной выборке *Lymnaea stagnalis* s. lato (N – общее число исследованных особей, M – средние значения, Min – минимальное значение; Max – максимальное значение; SD – стандартное отклонение)

Признаки*	N	M	Min	Max	SD
ДПП	129	4,02	2,5	6,25	0,814
ДПР	129	1,07	0,55	2	0,314
ВР	129	43,4	30	54,3	4,56
ШР	129	21,0	14,3	27,9	2,47
ВУ	129	23,82	16,4	30,2	2,59
ШУ	129	15,73	11	22	2,02
ВЗ	129	22,79	15	30,2	2,92

* Расшифровка признаков в разделе 2. Материал и методы исследований

Причем, каждая из величин в равной пропорции представлена весенней и осенней выборками. Во всех четырех выборках встречаются особи, которых следует относить либо к *L. fragilis*, либо к *L. stagnalis s. str.*

Проведенный корреляционный анализ (табл. 5. 2) показал достаточно высокую степень корреляции между абсолютными значениями признаков раковины (внутри себя) и признаками мужской половой системы (рис. 5.1).

Таблица 5.2.

Матрица коэффициентов корреляции (по Пирсону) между абсолютными значениями признаков (конхиологических и половой системы) в обобщенной выборке *Lymnaea stagnalis s. lato*

Признаки *	ДПП	ДПР	ВР	ШР	ВУ	ШУ	ВЗ
ДПП	1,00	0,81	0,06	0,21	0,15	0,15	0,06
ДПР	0,81	1,00	0,06	0,20	0,14	0,15	0,02
ВР	0,06	0,06	1,00	0,82	0,80	0,64	0,82
ШР	0,21	0,20	0,82	1,00	0,70	0,69	0,72
ВУ	0,15	0,14	0,80	0,70	1,00	0,55	0,59
ШУ	0,15	0,15	0,64	0,69	0,55	1,00	0,63
ВЗ	0,06	0,02	0,82	0,72	0,59	0,63	1,00

* Расшифровка признаков в разделе 2. Материал и методы исследований

Средний показатель корреляции для всех признаков составил $r = 0,45$. Изменчивость конхиологических признаков коррелировала на уровне $r = 0,70$ ($p < 0,001$), а признаки половой системы были связаны между собой на уровне $r = 0,81$; ($p < 0,001$). Любопытно, но признаки половой системы и раковины практически не сопряжены друг с другом. Средний показатель связи между этими группами признаков составил только 0,12, что статистически недостоверно. Слабая достоверная связь $r = 0,2-0,21$ ($p < 0,05$) обнаружена только между параметрами половой системы и шириной раковины.

Таким образом, с одной стороны, имеет место высокая степень скоррелированности между признаками одной структурно-функциональной группы, а с другой, существует две независимых группы признаков – промеры раковины и мужской половой системы.

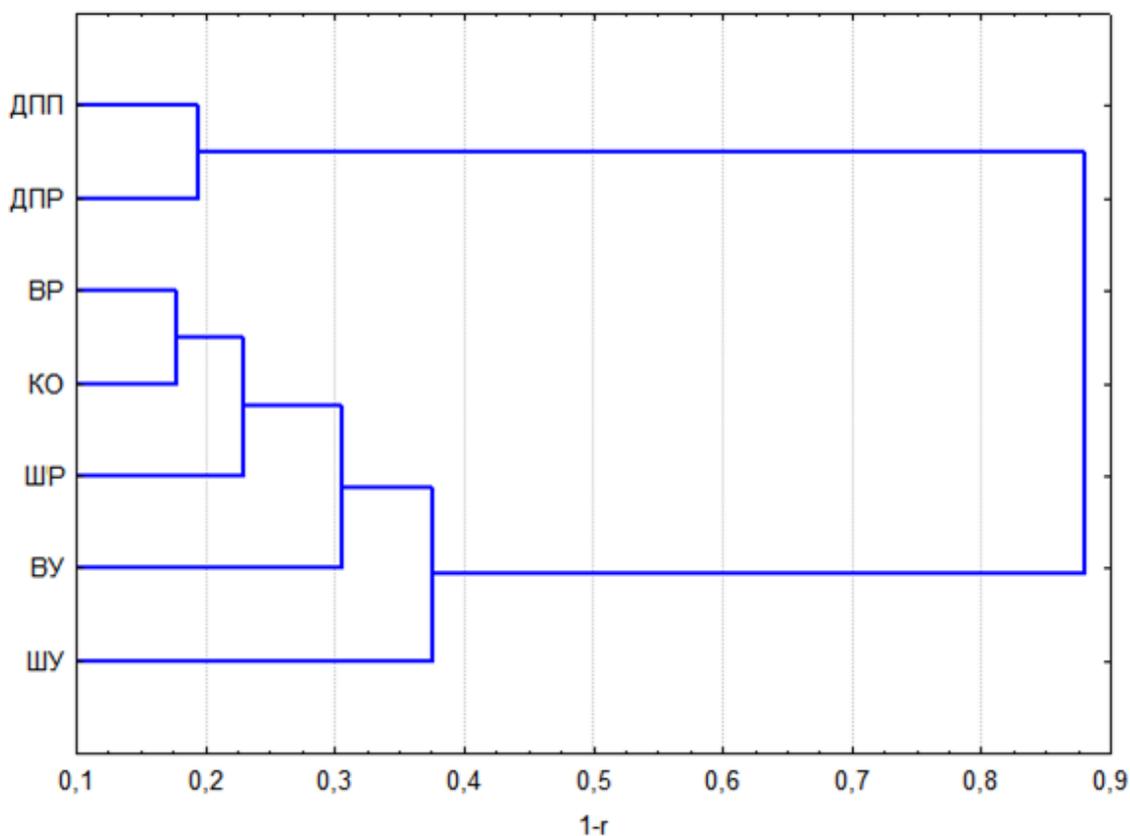


Рис. 5.1. Кластер корреляций между абсолютными признаками в смешанной выборке *Lymnaea stagnalis s. lato*, построенный по алгоритму UPGMA
 r – значение коэффициента корреляции

Из-за такой тесной связи между признаками становится очевидной необходимость перехода к индексам, степень корреляции между которыми обычно существенно меньше, чем между абсолютными признаками. Это реально приводит к увеличению числа независимых параметров изменчивости. В табл. 5.3 приведены основные статистические параметры всех возможных индексов раковины и индекс копулятивного аппарата.

С учетом того, что определенное биологическое, а может даже и диагностическое значение, кроме пропорций, могут иметь еще и абсолютные показатели, то при оценке степени сопряженности индексов было дополнительно использовано еще два измерения: высота раковины и длина пениального рукава.

Таблица 5.3.

Основные статистические параметры изменчивости промеров раковины и половой системы в обобщенной выборке *Lymnaea stagnalis* s. lato (N – общее число исследуемых особей, M – средние значения, Min – минимальное значение; Max – максимальное значение; SD – стандартное отклонение)

Индекс*	N	M	Min	Max	SD
ДПП/ДПР	129	3,92	2,67	5,83	0,76
ШР/ВУ	129	0,48	0,37	0,56	0,036
ШУ/ВР	129	0,55	0,43	0,63	0,038
ВУ/ВР	129	0,36	0,28	0,51	0,037
ВЗ/ВР	129	0,52	0,39	0,64	0,039
КО/ВР	129	0,12	0,09	0,17	0,012
ВУ/ШР	129	1,14	0,91	1,38	0,099
ШУ/ШР	129	0,75	0,58	1,19	0,082
ВЗ/ШУ	129	1,09	0,88	1,68	0,109
КО/ШР	129	0,24	0,18	0,35	0,029
ШУ/ВУ	129	0,66	0,49	0,89	0,078
ВЗ/ВУ	129	0,96	0,76	1,27	0,11
КО/ВУ	129	0,21	0,17	0,30	0,02
ШУ/ВЗ	129	1,46	1,03	2,04	0,163
ШУ/КО	129	0,32	0,23	0,45	0,042
ВЗ/КО	129	0,22	0,17	0,33	0,029

Средний уровень корреляции, как и ожидалось, оказался невысоким ($|r| = 0,28$), хотя встречаются признаки (табл. 5.4, рис. 5.2), которые достаточно тесно коррелируют друг с другом. Всего можно выделить семь корреляционных групп признаков, практически не связанных друг с другом.

Чрезвычайно любопытным должно считаться то обстоятельство, что диагностические индексы (ШР/ВР, ДПП/ДПР, ВЗ/ВУ) оказались в совершенно разных субкластерах, то есть в данном случае варьируют практически независимо друг от друга. Этого теоретически не должно было быть, поскольку особи, относимые к *L. fragilis* и *L. stagnalis* s. str.,

как раз отличаются значениями этих индексов, – следовательно, в обобщенной выборке между изменчивостью этих индексов должна быть явная сопряженность.

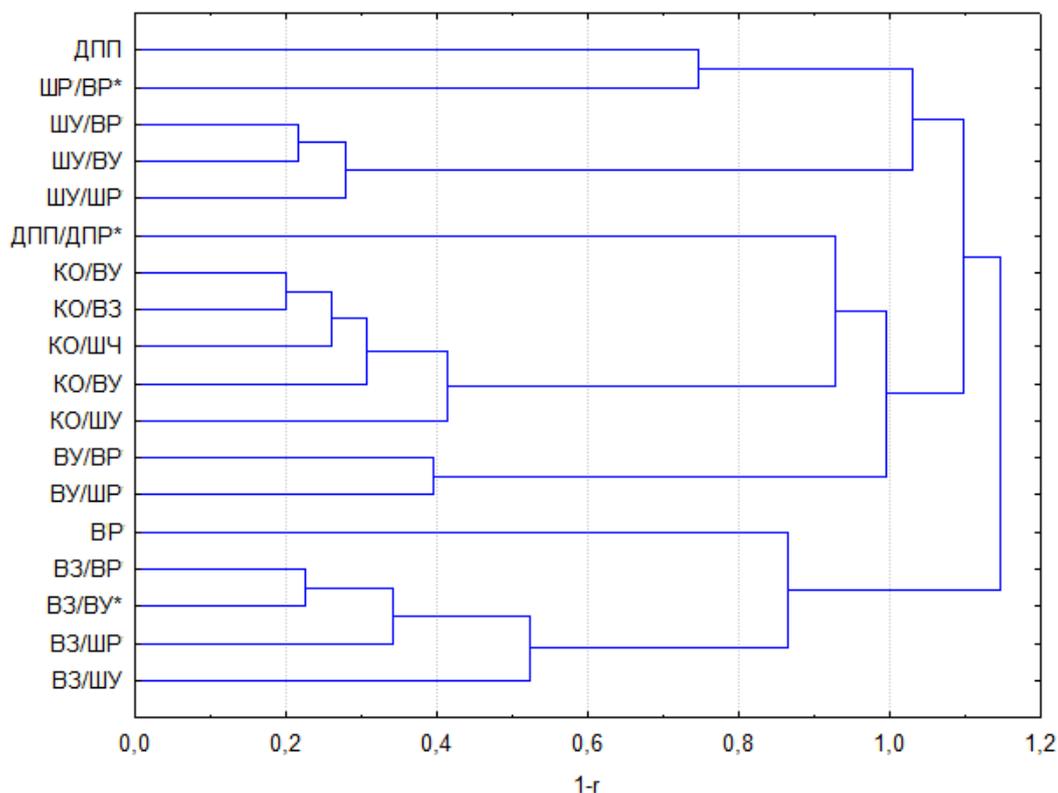


Рис. 5.2. Кластер корреляций (значения по модулю) между индексами и некоторыми абсолютными признаками в смешанной выборке *Lymnaea stagnalis s. lato*, построенный по алгоритму UPGMA

По сути, полученный в этом подразделе вывод, касающийся низкой степени скоррелированности диагностических индексов, также ставит под сомнение правильность выделения этих видов и отражает главный результат анализа, проведенного в данном подразделе.

Таблица 5.4.

Матрица коэффициентов корреляции (по Пирсону) между индексами в обобщенной выборке *Лутнаеа stagnalis s. lato*

Признаки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1 ДП	1,00	-0,20	0,06	0,25	0,16	0,11	-0,00	-0,04	-0,07	-0,07	-0,18	-0,18	-0,01	-0,12	-0,15	-0,09	-0,11	-0,03
2 ДП/ДПР	-0,20	1,00	-0,07	-0,14	-0,11	-0,03	0,09	0,03	0,01	0,08	0,18	0,12	0,04	0,13	0,11	0,09	0,06	-0,02
3 ШР/ВУ	0,06	-0,07	1,00	-0,13	-0,26	-0,23	-0,01	-0,96	-0,09	-0,16	0,07	-0,78	-0,06	0,15	-0,74	0,20	-0,60	-0,77
4 ШУ/ВР	0,25	-0,14	-0,13	1,00	0,22	0,34	0,13	0,16	-0,64	-0,35	-0,63	-0,47	0,16	-0,04	-0,01	-0,23	-0,15	0,03
5 ВУ/ВР	0,16	-0,11	-0,26	0,22	1,00	0,13	-0,18	0,27	0,60	-0,05	-0,30	0,08	-0,51	-0,75	-0,40	-0,21	0,13	0,30
6 ВЗ/ВР	0,11	-0,03	-0,23	0,34	0,13	1,00	0,23	0,21	-0,18	0,75	-0,04	0,00	0,78	0,08	0,12	-0,74	-0,60	0,03
7 ВР	-0,00	0,09	-0,01	0,13	-0,18	0,23	1,00	0,01	-0,24	0,17	0,68	-0,06	0,31	0,78	0,11	0,47	-0,17	-0,58
8 КО/ВР	-0,04	0,03	-0,96	0,16	0,27	0,21	0,01	1,00	0,08	0,11	-0,10	0,79	0,02	-0,16	0,77	-0,18	0,65	0,80
9 ВУ/ШР	-0,07	0,01	-0,09	-0,64	0,60	-0,18	-0,24	0,08	1,00	0,25	0,29	0,44	-0,53	-0,55	-0,31	0,03	0,22	0,20
10 ШУ/ШР	-0,07	0,08	-0,16	-0,35	-0,05	0,75	0,17	0,11	0,25	1,00	0,43	0,35	0,69	0,15	0,15	-0,56	-0,48	-0,00
11 ВЗ/ШУ	-0,18	0,18	0,07	-0,63	-0,30	-0,04	0,68	-0,10	0,29	0,43	1,00	0,32	0,16	0,63	0,10	0,50	-0,04	-0,47
12 КО/ШР	-0,18	0,12	-0,78	-0,47	0,08	0,00	-0,06	0,79	0,44	0,35	0,32	1,00	-0,03	-0,09	0,71	-0,04	0,65	0,69
13 ШУ/ВУ	-0,01	0,04	-0,06	0,16	-0,51	0,78	0,31	0,02	-0,53	0,69	0,16	-0,03	1,00	0,54	0,36	-0,51	-0,59	-0,15
14 ВЗ/ВУ	-0,12	0,13	0,15	-0,04	-0,75	0,08	0,78	-0,16	-0,55	0,15	0,63	-0,09	0,54	1,00	0,33	0,43	-0,20	-0,57
15 КО/ВУ	-0,15	0,11	-0,74	-0,01	-0,40	0,12	0,11	0,77	-0,31	0,15	0,10	0,71	0,36	0,33	1,00	-0,05	0,53	0,58
16 ШУ/ВЗ	-0,09	0,09	0,20	-0,23	-0,21	-0,74	0,47	-0,18	0,03	-0,56	0,50	-0,04	-0,51	0,43	-0,05	1,00	0,44	-0,42
17 ШУ/КО	-0,11	0,06	-0,60	-0,15	0,13	-0,60	-0,17	0,65	0,22	-0,48	-0,04	0,65	-0,59	-0,20	0,53	0,44	1,00	0,63
18 ВЗ/КО	-0,03	-0,02	-0,77	0,03	0,30	0,03	-0,58	0,80	0,20	-0,00	-0,47	0,69	-0,15	-0,57	0,58	-0,42	0,63	1,00

5.2. Диагностика и индивидуальная изменчивость формы раковины у *L. stagnalis* s. str. и *L. fragilis*

Как известно, исследователи предлагают разные признаки для различения видов *L. fragilis* и *L. stagnalis*. В частности, Я. И. Старобогатов использовал отношение высоты завитка к высоте устья. Если у особи высота завитка выше высоты устья, то ее следует считать принадлежащей к *L. fragilis*, если меньше, – то к *L. stagnalis* (Стадниченко, 2004). Сейчас российские малакологи (Хохуткин и др., 2009) предпочитают пользоваться диагностическим признаком, рекомендованным Н. Д. Кругловым (Круглов, 2005): отношение высоты раковины к ее ширине. Согласно конхиологическому критерию, разработанному Н. Д. Кругловым, у особей *L. fragilis* высота раковины в два и более раза превышает ее ширину, а у *L. stagnalis* их соотношение менее 2,0. Как показал статистический анализ, между изменчивостью индекса высоты раковины к ее ширине (ВР/ШР) и высоты завитка к высоте устья (ВЗ/ВУ) в обобщенной выборке, составленной из *L. fragilis* и *L. stagnalis* восточных и западных регионов, наблюдается крайне низкая степень корреляции. Очевидно, что и определение по этим признакам будет давать достаточно противоречивые результаты. И это действительно имеет место: коэффициент корреляции между особями, отнесенными к тому или иному виду по критериям Я. И. Старобогатова или Н.Д. Круглова, составляет только $r = 0,16$ ($n = 757$; $p < 0,001$). И хотя формально такая корреляция при столь значительном объеме выборки высоко достоверна, тем не менее, на практике это означает следующее: из 226 особей, согласно критерию Н. Д. Круглова, отнесенных к *L. stagnalis*, только 49 (из 273) подтверждаются по Я. И. Старобогатову. Конечно, такое противоречие в оценках не исключает того, что это деление на виды объективно, но только при условии, что один из критериев, предложенный разными авторами, очень неточный. Для того, чтобы ответить на этот вопрос, и предпринято исследование изменчивости моллюсков как по отдельным диагностическим признакам – с помощью одномерных, так и всего комплекса – с помощью многомерных методов статистического анализа.

5.2.1. Конхиологическая изменчивость

Распределение индекса ВЗ/ВУ, предложенного первоначально Я. И. Старобогатовым для различения предполагаемых им видов, для общей выборки исследованных особей представлено на рис. 5.3.

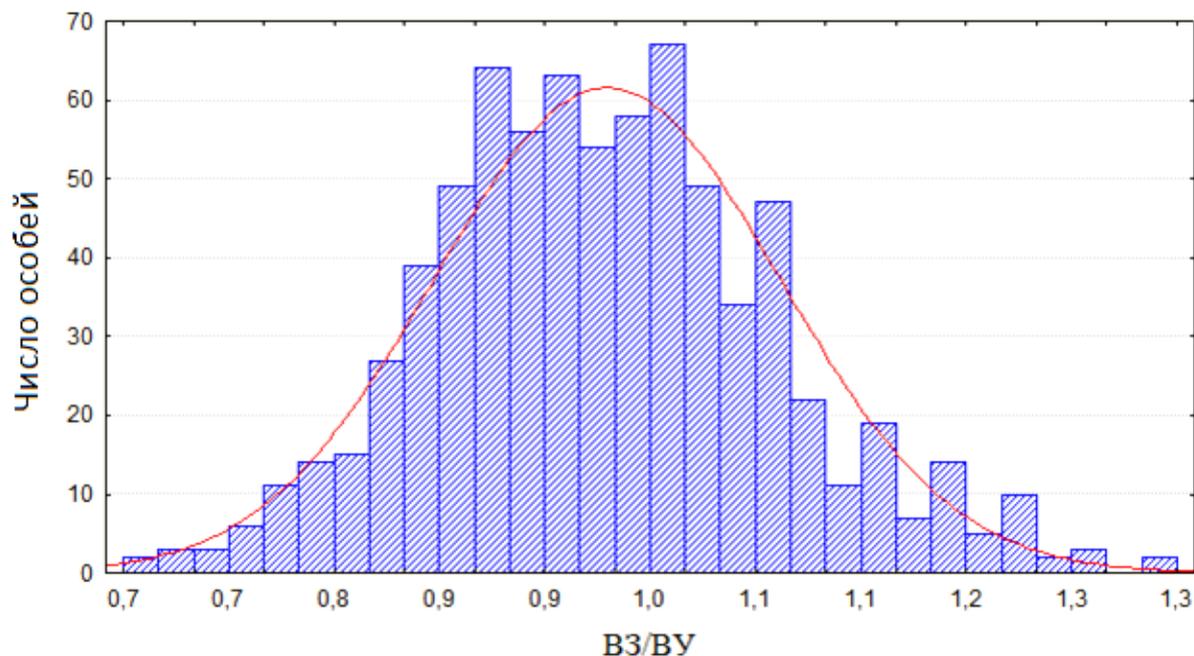


Рис. 5.3. Изменчивость индекса ВЗ/ВУ в общей выборке прудовиков

Примечание: значения индекса ВЗ/ВУ < 1 – особи *L. stagnalis* s. str;
ВЗ/ВУ > 1 – особи *L. fragilis*.

Оно имеет характер положительно биномиального распределения. По своей форме – близко к нормальному со средним значением 0,97, стандартным отклонением 0,11, достоверно положительным коэффициентом асимметрии $0,248 \pm 0,092$ и отсутствием достоверной эксцессивности $0,20 \pm 0,18$. Таким образом, в данном случае имеется явление непрерывного континуума случайно распределенных значений без какого-либо хиатуса в пределах значения индекса 1,0, которое является критическим при разделении этих видов. На практике это означает отсутствие морфологической дискретности по этому параметру и, более того, техническую невозможность строгого отнесения особей к тому или иному виду. Последнее связано с тем, что измерения, выполненные «разной рукой» у моллюсков с близкими значениями высоты устья и

высоты завитка, вероятнее всего, будут приводить к достаточно случайному отнесению особей к тому или иному виду. Такой же результат может даже давать разная степень округления значений.

Аналогичная ситуация и с индексом ВР/ШР, предложенным уже Н. Д. Кругловым для разделения симпатрических видов в пределах *L. stagnalis* s. lato. (рис. 5.4).

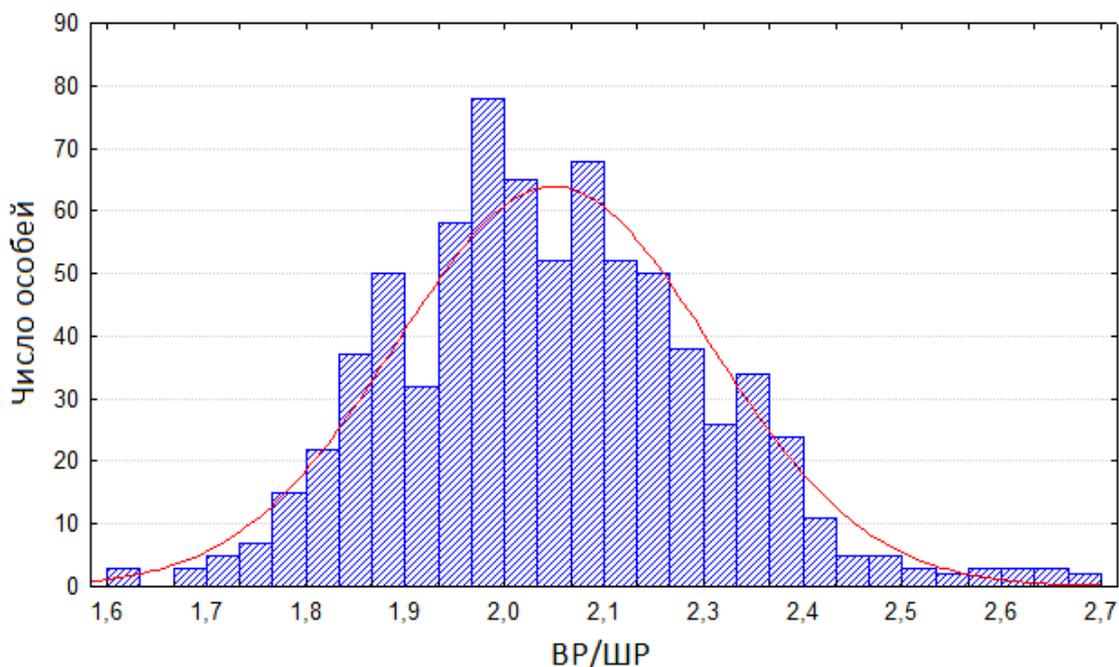


Рис. 5.2.1. Изменчивость индекса ВР/ШР в общей выборке прудовиков

Примечание: значения индекса ВР/ШР > 2 – особи *L. fragilis*; ВР/ШР < 2 – особи *L. stagnalis* s. str.

Распределение и в данном случае также близко к нормальному ($M = 2,08$; $SD = 0,18$; $As = 0,38 \pm 0,09$; $Ex = 0,45 \pm 0,18$), хотя и с достоверными положительными коэффициентами асимметрии и эксцесса. В нем отсутствует какая-либо тенденция к хиатусу в области критического, по мнению автора диагноза, значения 2,0. Это, в конечном счете, означает, что отнесение особей к тому или иному предполагаемому виду при значениях признаков, близких для этих видов, представляется весьма субъективным.

Отсутствие какой-либо дискретности на уровне отдельных морфологических признаков, в общем, требует подтверждения и на уровне ряда признаков. С этой целью использован один из самых наглядных

методов многомерной статистики сопряженных морфологических признаков – метод главных компонент. Он был последовательно применен к абсолютным признакам (рис. 5.5) и индексам (рис. 5.6) для общей совокупности исследованных моллюсков.

И в том, и в другом случае результаты показывают непрерывный континуум значений. Правда, характер распределений явно отличается. В первом случае особи распределяются в виде вытянутого клина. Во втором – в виде облака неопределенной формы.

Однако, так или иначе, отсутствуют какие-либо центры концентраций значений. Все это доказывает отсутствие морфологической дискретности в исследованной группе моллюсков как на уровне отдельных признаков, так и на уровне группы изученных абсолютных и относительных конхиологических признаков. К аналогичным результатам подводит и трехмерный анализ, то есть привлечение еще и третьей компоненты. И в этом случае распределение не носит агрегированного характера с несколькими центрами концентрации значений.

Таким образом, проведенный морфометрический анализ с использованием одного диагностического признака или всего комплекса конхиологических признаков, подводит к выводу о том, что выделение видов *L. stagnalis* s. str. и *L. fragilis* по параметрам раковины является не объективным.

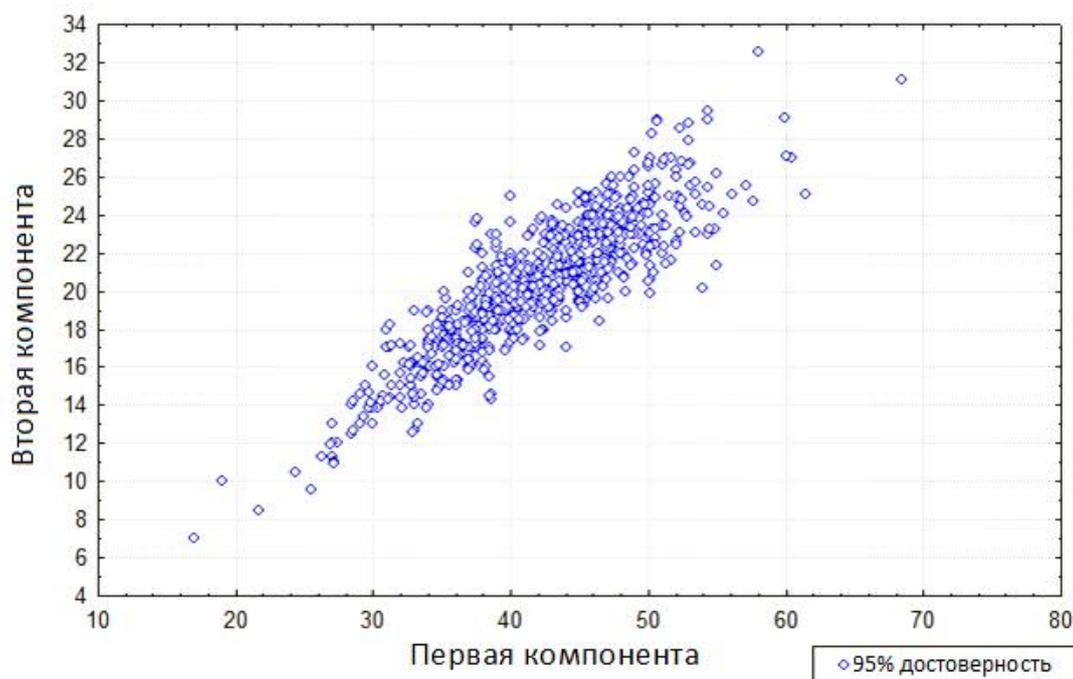


Рис. 5.5. Распределение особей *L. stagnalis* s. lato в пространстве двух главных компонент по комплексу абсолютных промеров раковины

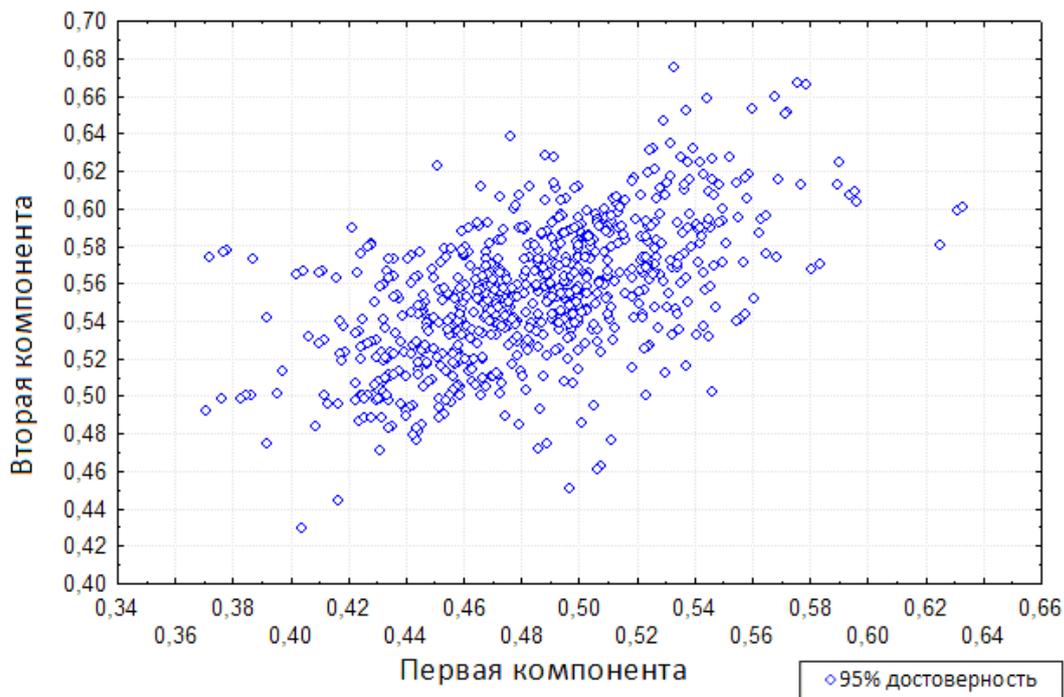


Рис. 5.6. Распределение особей *L. stagnalis s. lato* в пространстве двух главных компонент по комплексу индексов раковины

5.2.2. Изменчивость признаков половой системы

В качестве еще одного диагностического признака, отличающего *L. stagnalis* от *L. fragilis*, Н. Д. Кругловым был предложен индекс копулятивного аппарата (ИКА), представляющий собой отношение длины пениального рукава (ДПР) к длине препуциума (ДПП). Соответственно, особи со значениями этого индекса до 3,75 относятся к *Lymnaea stagnalis*, свыше 4 – к *L. fragilis*. На рис. 5.7 четко видно, что в этом интервале отсутствует хиатус, хотя полностью нельзя исключить того, что именно он сдвинут в сторону больших значений.

Однако, это чрезвычайно маловероятно, поскольку при измерении признаков половой системы были соблюдены в строгости все методические приемы, рекомендованные Н. Д. Кругловым. Кроме того, ИКА – это признак относительный, а потому его значения практически не зависят, например, от нюансов методики фиксации материала.

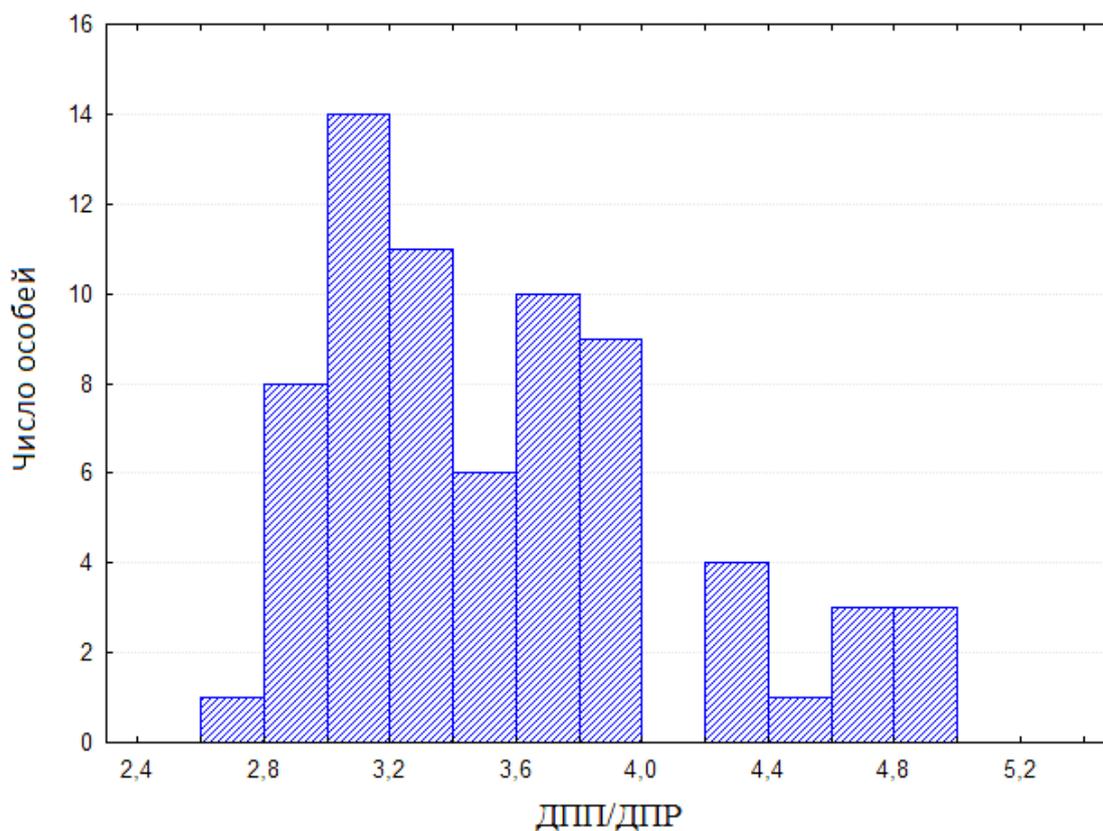


Рис. 5.7. Распределение особей *Lymnaea stagnalis s. lato* по индексу копулятивного аппарата

Проверить правильность определения видов по разным критериям можно, сопоставив отнесение особей к тому или иному виду по двум разным индексам раковины и индексу половой системы в одной и той же выборке моллюсков. Корреляционный анализ показывает, что между определениями, выполненными по разным признакам, практически нет совпадений. Определения по двум конхиологическим индексам дают некоторый достоверный коэффициент корреляции ($r = 0,25$; $n = 129$; $p < 0,01$), что вполне естественно, так как эти индексы так или иначе оценивают степень вытянутости раковины. Между признаками ИКА и индексами раковины достоверная корреляция отсутствует вообще, а значения коэффициента корреляции колеблются от 0,02 до 0,03.

Таким образом, анализ изменчивости диагностических индексов для двух предполагаемых видов *L. stagnalis s. lato*, а также всего комплекса признаков не дал результатов, подтверждающих, что между ви-

дами, выделенными Я. И. Старобогатовым и Н. Д. Кругловым, действительно имеется реальный морфологический хиатус. Более того, эти «виды» даже некорректно называть морфами.

5.3. Морфологическая изменчивость западного и восточного алловидов *Lymnaea stagnalis* s. lato

Как известно, морфологические отличия между викарными видами не являются диагностическими на уровне отдельных индивидов и обычно алловиды достаточно надежно диагностируются только «на сериях» (Межжерин и др., 1994; Межжерин, 1994). Это связано с тем, что изменчивость между алловидами обычно отражает общую тенденцию географической изменчивости надвидового комплекса. Основными диагностическими признаками для различения викарных видов остаются генные маркеры или, в отдельных случаях, особенности кариотипа. Именно поэтому по генным маркерам можно достаточно легко не только диагностировать разные виды, но и, в случае наличия зоны парапатрии, определить гибриды. При этом следует учитывать то обстоятельство, что при интрогрессивной гибридизации определение гибридной особи достаточно условно, поскольку в подобном случае происходит рекомбинация генетического материала, а это значит, что, если исследуемая особь является гибридом по одному локусу, то по другому она может представляться особью одного из родительским видов. Не исключена и обратная ситуация.

При оценке общих тенденций изменчивости *Lymnaea stagnalis* s. lato в пределах Украины была отмечена клинальная изменчивость моллюсков по комплексу абсолютных морфологических признаков (рис. 5.5). С учетом наличия западного и восточного алловидов не исключено, что эта клина отражает характер дифференциации, тем более, что эти виды соединены постепенным переходом – гибридной зоной.

5.3.1. Конхиологическая изменчивость

Использование дисперсионного анализа (one-way ANOVA) показывает, что, действительно, принадлежность особей к восточному и западному алловиду или гибридам, как это было установлено по геноти-

пам локуса *Es-4*, на самом деле, в высшей степени оказывает достоверное влияние на изменчивость всех абсолютных признаков раковины. Что касается пропорций, то из основных индексов, использованных при дисперсионном анализе, различия были достоверны только по одному – относительной ширине устья (табл. 5.5).

Таблица 5.5.

Вероятность влияния принадлежности особей *Lymnaea stagnalis s. lato* к западному или восточному алловиду по генотипам локуса *Es-4* на изменчивость определенных признаков (тест one-way ANOVA)

Признаки	df ₁	df ₂	F	p
ВР	2	723	25,43410	0,000***
ШР	2	723	23,47983	0,000***
ВУ	2	723	23,07052	0,000***
ШУ	2	723	27,18053	0,000***
ВЗ	2	723	23,82667	0,000***
КО	2	722	15,34340	0,000***
ШР/ВР	2	723	0,39539	0,67
ВУ/ВР	2	723	0,20162	0,82
ШУ/ВР	2	723	5,78747	0,003**
ВЗ/ВР	2	723	0,84498	0,43
КО/ВР	2	723	0,84498	0,43

Обозначения признаков см. в разделе «Материал и методы»
Условные обозначения: df₁ и df₂ – число степеней свободы; F – критерий Фишера; p – вероятность.

** p < 0,01; *** p < 0,001.

Характеризуя направленность изменчивости, можно отметить четкую тенденцию увеличения абсолютных значений промеров у восточного алловида по сравнению с западным (рис. 5.8-5.10). При этом гибриды, за исключением признака количества оборотов, как и должно было быть теоретически, занимают промежуточное положение. В случае с количеством оборотов, как это ни странно, максимальных значений достигают гибридные особи (рис. 5.10).

Таким образом, одномерный анализ показал, что восточные и западные аллоиды действительно отличаются по особенностям раковины, прежде всего, – по абсолютным параметрам.

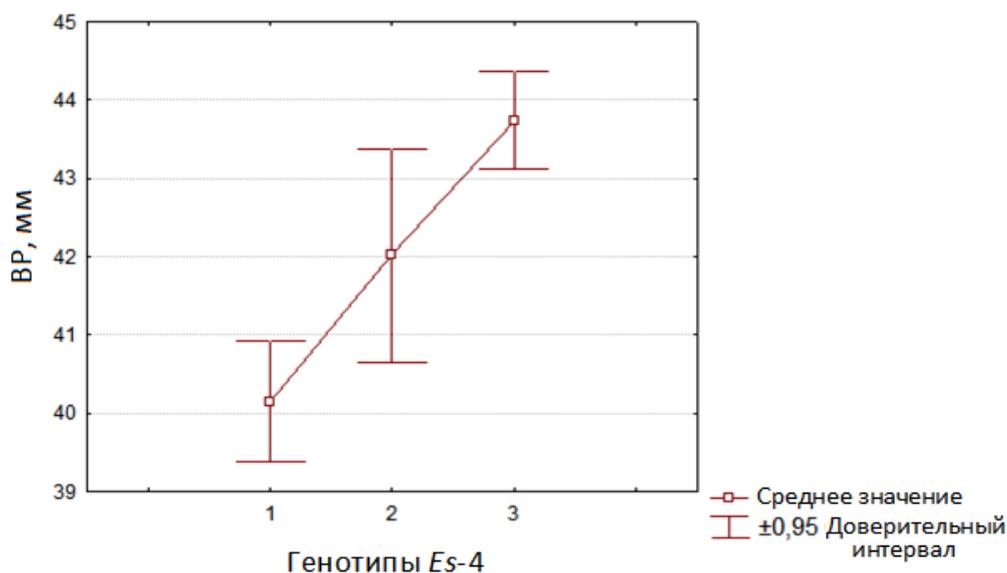


Рис. 5.8. Средние значения и доверительный интервал высоты раковины (BP) в зависимости от генотипа локуса *Es-4*

*Примечание: 1 – *Es-4^{aa}*; 2 – *Es-4^{ab}*; 3 – *Es-4^{bb}**

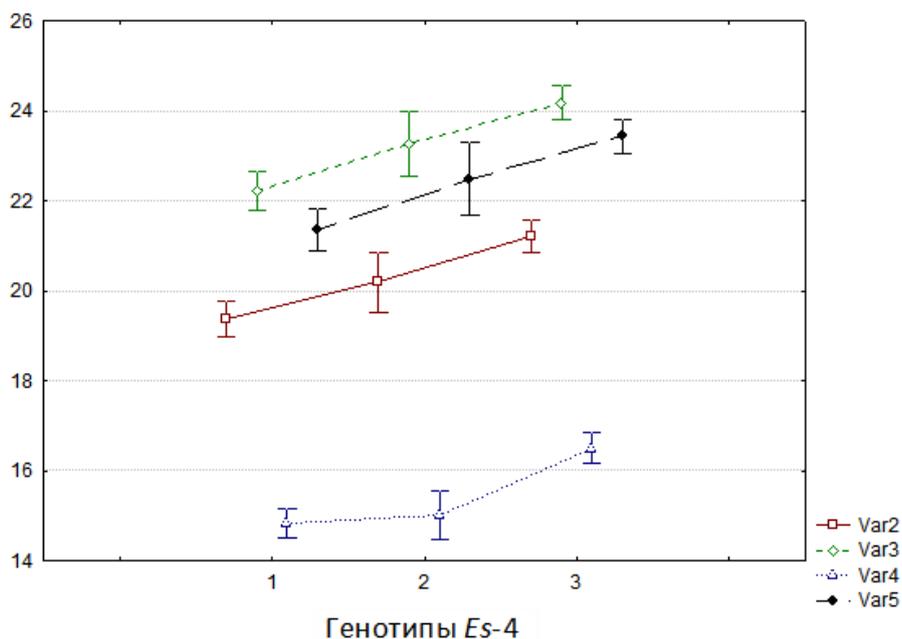


Рис. 5.9. Средние значения и доверительный интервал ряда промеров раковины в зависимости от генотипа локуса *Es-4*

Примечание: Var2 – ШР; Var3 – ВУ; Var4 – ШУ, Var5 – ВЗ.

По оси абсцисс представлены генотипы локуса *Es-4*,
по оси ординат даются мм

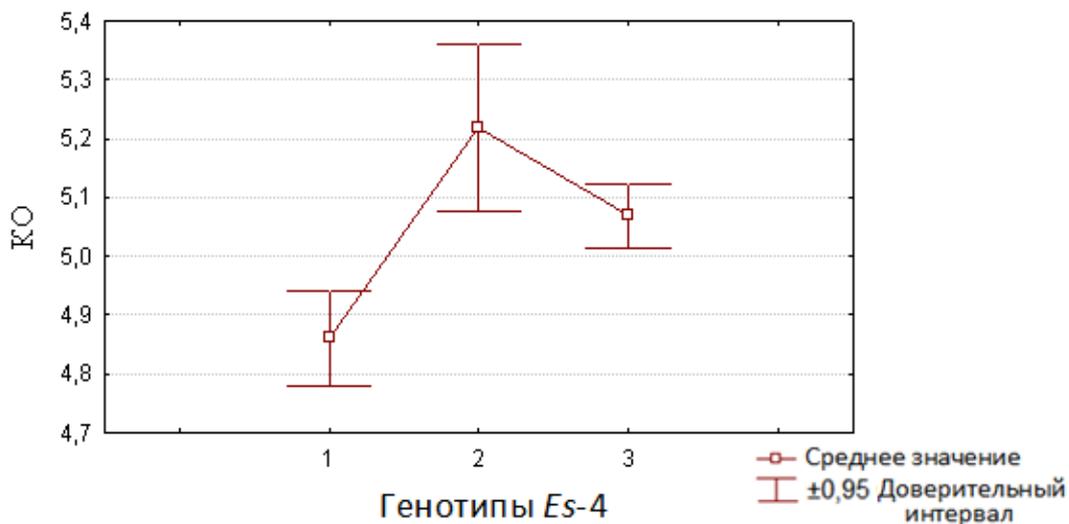


Рис. 5.10. Средние значения и доверительный интервал количества оборотов раковины (КО) в зависимости от генотипа локуса *Es-4*

Примечание: 1 – *Es-4^{aa}*; 2 – *Es-4^{ab}*; 3 – *Es-4^{bb}*

При этом максимальными отличиями характеризуются признаки, в наибольшей степени отражающие размеры раковины, – это ширина устья, высота раковины и ширина раковины. Отличия восточных и западных моллюсков по этим параметрам отчетливо видны на сериях (рис. 5.11).

В этой связи интересным было бы проведение исследования, основанного на комплексе признаков, в частности, использование дискриминантного анализа. Поскольку абсолютные и относительные признаки в разной степени отличаются у особей восточного и западного аллоидов, то и дискриминация проведена отдельно для этих групп. Результаты дискриминантного анализа показывают достаточно умеренный уровень дискриминации генотипических форм по совокупности признаков (табл. 5.6).

Так, средняя диагностичность, оцененная в процентах, составила для особей генотипически западного алловида около 55 %, восточного – существенно выше 72 %, а гибридов – только 3,1 %. В среднем уровень дискриминации составил только порядка 56 %.



Рис 5.11. Внешний вид *L. stagnalis* s. lato: восточный алловид (№№ 1–5 – г. Нежин, пруд); западный алловид (№№ 6–10 – Житомирская обл., с. Дубовец, пруд)

Таблица 5.6.

Классификационная матрица дискриминантного анализа особей *Lymnaea stagnalis* s. lato разных генотипов в целом по региону по признакам раковины

Генотипы		По абсолютным признакам				По индексам			
		%	1	2	3	%	1	2	3
1	<i>Es-4^{aa}</i>	54,6	161	3	131	33,6	99	0	196
2	<i>Es-4^{ab}</i>	3,1	42	3	51	0	35	0	61
3	<i>Es-4^{bb}</i>	72,2	91	2	241	78,5	72	0	263
В целом		55,9	294	8	423	49,9	206	0	520

Такой низкий уровень различения особей, исходя только из их генотипа, во многом вполне естественен, поскольку гибриды – это особи промежуточные по морфологии, а потому изначально должны слабо дискриминироваться. Использование индексов не привело к более высокому распределению, что вполне естественно. Средняя диагностичность составила около 50 %. Любопытным является и то обстоятельство, что степень дискриминации особей-носителей западного генотипа

всегда существенно ниже восточного. Во многом это объясняется направленным характером генных интрогрессий из восточных популяций в западные и, наоборот, ограничением генного потока в обратном направлении. Из этого вытекает, что особи восточных популяций генетически «чище» западных, так как последние в той или иной мере несут гены восточных форм, а потому их статистическая дискриминация должна быть достаточно ограниченной, по сравнению с генетически однородными особями восточных популяций.

Из-за того, что в гибридных популяциях невозможно однозначно разделить особей с восточными и западными геномами, для более «чистой» диагностики остается использовать особей только из популяций, в которых наблюдались бы фиксации альтернативных аллелей. Популяции восточного алловида – это те, в которых фиксированы аллели *Es-4^{bb}*, западного – *Es-4^{aa}* соответственно (табл. 5.7).

Таблица 5.7.

Классификационная матрица дискриминантного анализа особей *Lymnaea stagnalis* s. lato по признакам раковины разных генотипов из популяций, в которых фиксированы гомозиготные генотипы локуса *Es-4*

Генотипы		По абсолютным признакам			По индексам		
		%	1	2	%	1	2
1	<i>Es-4^{aa}</i>	58,8	117	82	34,1	68	131
2	<i>Es-4^{bb}</i>	81,6	47	209	82,4	45	211
В целом		71,6	164	291	61,3	113	342

Проведенный таким образом дискриминантный анализ показал явно более высокий уровень распределения, чем предыдущий. В этом случае средний уровень дискриминации составил 71,6 %, особей западного вида – 58,8 % и восточного – 81,6 %. По индексам их дискриминация существенно ниже – 61,3 %, западных – 34,1 %, восточных – 82,4 %. Таким образом, и в данном случае налицо та же тенденция снижения уровня диагностичности особей с генотипами *Es-4*, характерными для западной формы. Очевидно, что даже в популяциях, которые формально по исследованному локусу должны считаться генетически чи-

стыми, все же имеют место интрогрессии восточных генов, размывающие морфологический хиатус между западными и восточными алловидами.

Тенденции изменения морфологии раковины по совокупности абсолютных признаков также можно отследить с помощью многомерного анализа, в частности метода главных компонент (рис. 5.12).

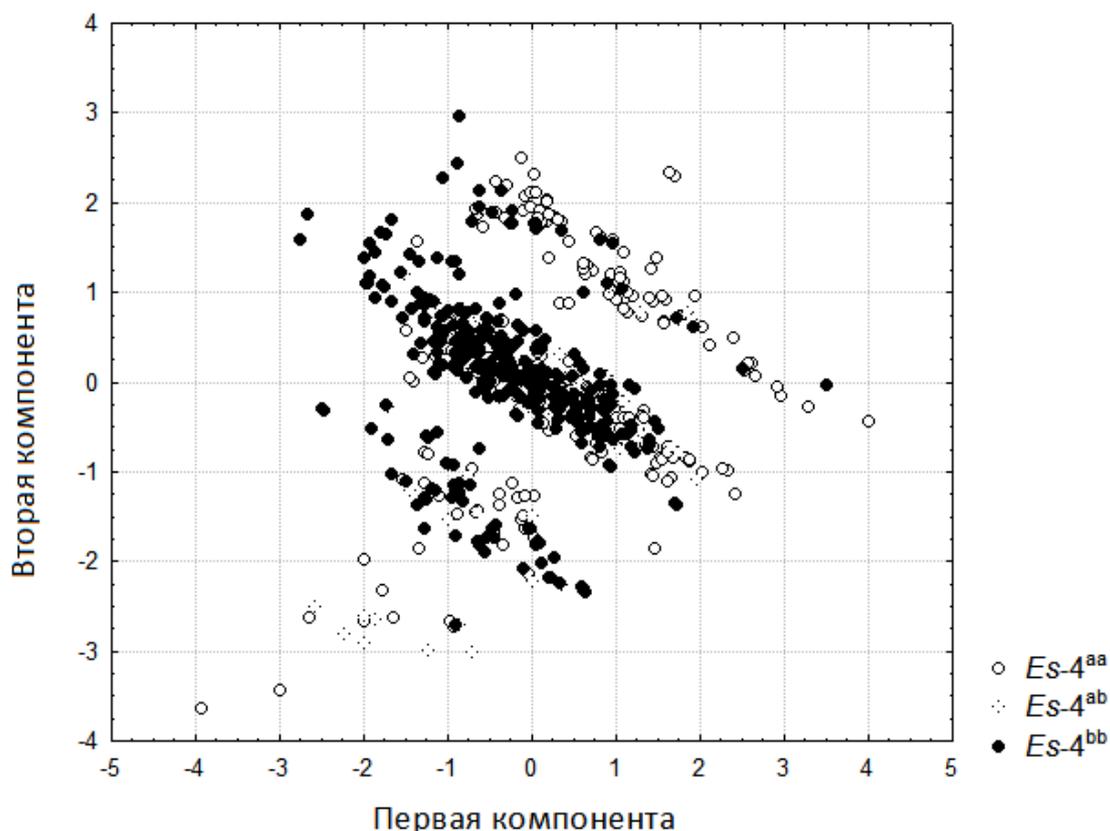


Рис. 5.12. Распределение особей *L. stagnalis* s. lato с разными генотипами локуса *Es-4* в пространстве первых двух главных компонент

Полученная картина изменчивости трех генетически различных групп особей показывает существенные перекрытия облаков рассеивания значений, причем, если особи с альтернативными гомозиготными генотипами имеют тенденцию к разным центрам концентрации значений, то гибриды располагаются более или менее равномерно по всему облаку.

Таким образом, проведенное исследование изменчивости конхиологических признаков показывает направленные изменения, прежде всего, в размерах раковины, укрупнении особей восточных популяций

по сравнению с западными. Вместе с тем, пропорции раковины практически не меняются. Единственным исключением стал признак относительной ширины устья, значение которого увеличивается в восточных популяциях. Симптоматично, что подобные изменения в морфологии наблюдаются и у близкого в экологическом отношении вида легочных моллюсков катушки роговидной *Planorbarius corneus*, популяция которой в пределах Украины генетически дифференцируется на два аллоvida. Особи из восточных популяций также, как и *Lymnaea stagnalis*, крупнее по размерам и имеют относительно широкое устье (Гарбар, 2006).

5.3.2. Изменчивость признаков половой системы

Похожая на конхиологическую ситуация наблюдается и с параметрами половой системы (табл. 5.8). В этом случае сравнивались особи из озера г. Нежина (восточный алловид) и реки Тетерев из окрестностей г. Житомира (западный алловид). Гибридные особи в выборках, в соответствии с данными, которые были получены по локусу *Es-4*, отсутствовали. Изменчивость абсолютных признаков у восточного и западного алловидов достоверно отличается, тогда как отнесение особей к восточной и западной формам не вносит достоверного вклада в изменчивость индекса копулятивного аппарата. При этом, как и следовало ожидать, исходя из укрупнения моллюсков на востоке, максимальные значения промеров полового аппарата (рис. 5.13) имеют моллюски из Нежина.

Таблица 5.8.

Вероятность влияния принадлежности особи к западному или восточному алловиду *Lymnaea stagnalis* s. lato по определенным признакам (тест one-way ANOVA)

Признак	df ₁	df ₂	F	p
ДПП	1	127	28,05	0,000***
ДПР	1	127	8,93	0,003**
ДПП/ДПР	1	127	0,60	0,44

Условные обозначения: df₁ и df₂ – число степеней свободы; F – критерий Фишера; p – вероятность.

** p < 0,01; *** p < 0,001.

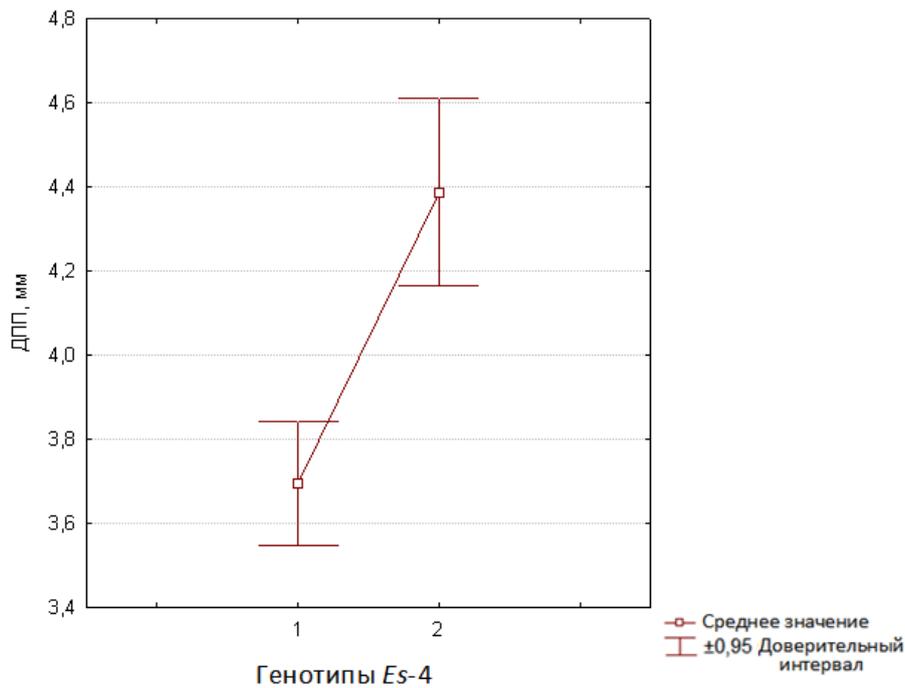


Рис. 5.13. Средние значения и доверительный интервал длины в зависимости от генотипа локуса *Es-4*

Примечание: 1 – *Es-4^{aa}*; 2 – *Es-4^{bb}*

Проведенный дискриминантный анализ по трем параметрам (двум промерам и индексу) показал достаточно высокий уровень дискриминации порядка 74% (табл. 5.9), причем, как и в случае с конхиологическими признаками, гораздо лучше определялись особи восточного генотипа *Es-4^{bb}*, чем западного, что косвенно подтверждает наличие направленных генных интрогрессий в восточном направлении.

Таблица 5.9.

Классификационная матрица дискриминантного анализа особей *Lymnaea stagnalis s. lato* разных генотипов из популяций, в которых фиксированы гомозиготные генотипы локуса *Es-4*

Генотипы		%	1	2
1	<i>Es-4^{aa}</i>	66,7	20	40
2	<i>Es-4^{bb}</i>	81,1	56	13
Всего		74,4	76	53

Таким образом, проведенный морфологический анализ восточного и западного алловидов *Lymnaea stagnalis* s. lato показал:

во-первых, что между восточными и западными популяциями этого вида, которые представляют разные алловиды, существуют четкие достоверные различия по абсолютным признакам и индексу, отражающему относительные размеры устья;

во-вторых, уровень дискриминации предполагаемых алловидов без учета гибридных особей выходит на уровень различения таксонов, которые надежно диагностируются на сериях;

в-третьих, установленная тенденция изменчивости морфологических признаков с запада на восток, связанная с увеличением размеров восточных популяций, очень похожа на тенденцию, ранее установленную для близкого вида – катушки роговидной, что свидетельствует о ее достаточной универсальности.

РАЗДЕЛ 6. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

6.1. Сравнительный анализ географии и структуры гибридной зоны *L. stagnalis* s. lato и *P. corneus* s. lato

Как уже подчеркивалось, гибридная зона *Lymnaea stagnalis* s. lato по многим особенностям подобна гибридной зоне катушки роговидной *P. corneus* s. lato. Структура гибридной зоны последнего вида достаточно подробно описана в ряде публикаций (Межжерин и др., 2006; 2009; Гарбар, 2006) и характеризуется следующими особенностями (рис. 6.1).

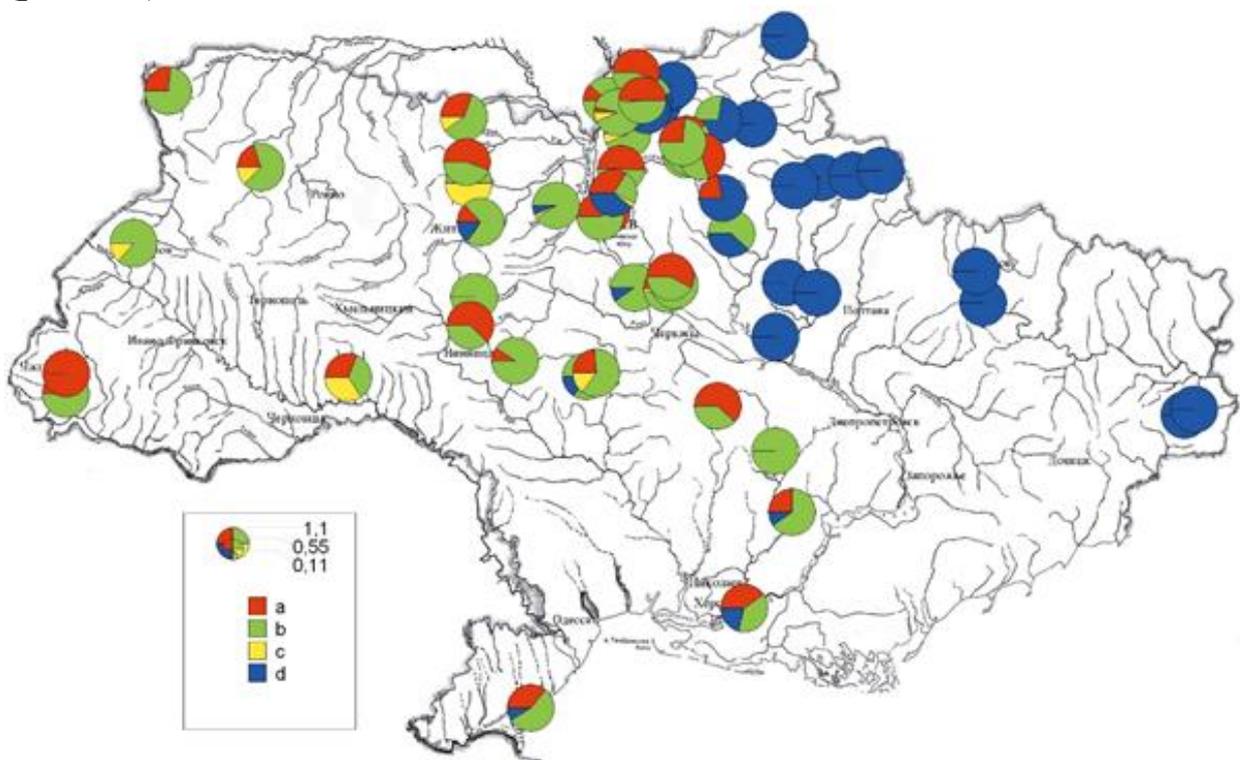


Рис. 6.1. Гибридная зона *P. corneus* s. lato, закартированная по аллозимам локуса *Es-1*

Она образована двумя алловидами: восточным (его ареал располагается в бассейне Северского Донца и левых притоках Днепра) и западным (правые притоки Днепра и Западная Украина). Гибридная зона достаточно широкая, однако ее протяженность на разных участках неодинакова. Она проходит с северо-востока на юго-запад, в целом совпадая с руслом Днепра. На Среднем Приднепровье ее восточным пределом являются популяции г. Чернигова, в водоемах которого встречаются как

гибридные, так и чистые популяции восточного алловида. Генные интрогрессии асимметричны, и гены, характерные для восточных популяций, встречаются даже в окрестностях городов Житомир и Умань. На юге интрогрессии гораздо шире и охватывают пространство от Днепра до Дуная.

Таким образом, особенности организации зоны генных интрогрессий между алловидами *L. stagnalis* s. lato и *P. corneus* s. lato совпадают по многим характеристикам. Это – наличие западного и восточного алловидов, занимающих похожие ареалы; наличие достаточно широкой зоны генных интрогрессий, проходящей по бассейну Днепра; ассиметричный характер генных интрогрессий. Аналогичен и характер распределения частот аллелей локусов, диагностирующих эти виды, имеющий так называемую U-образную форму (рис. 6.2).

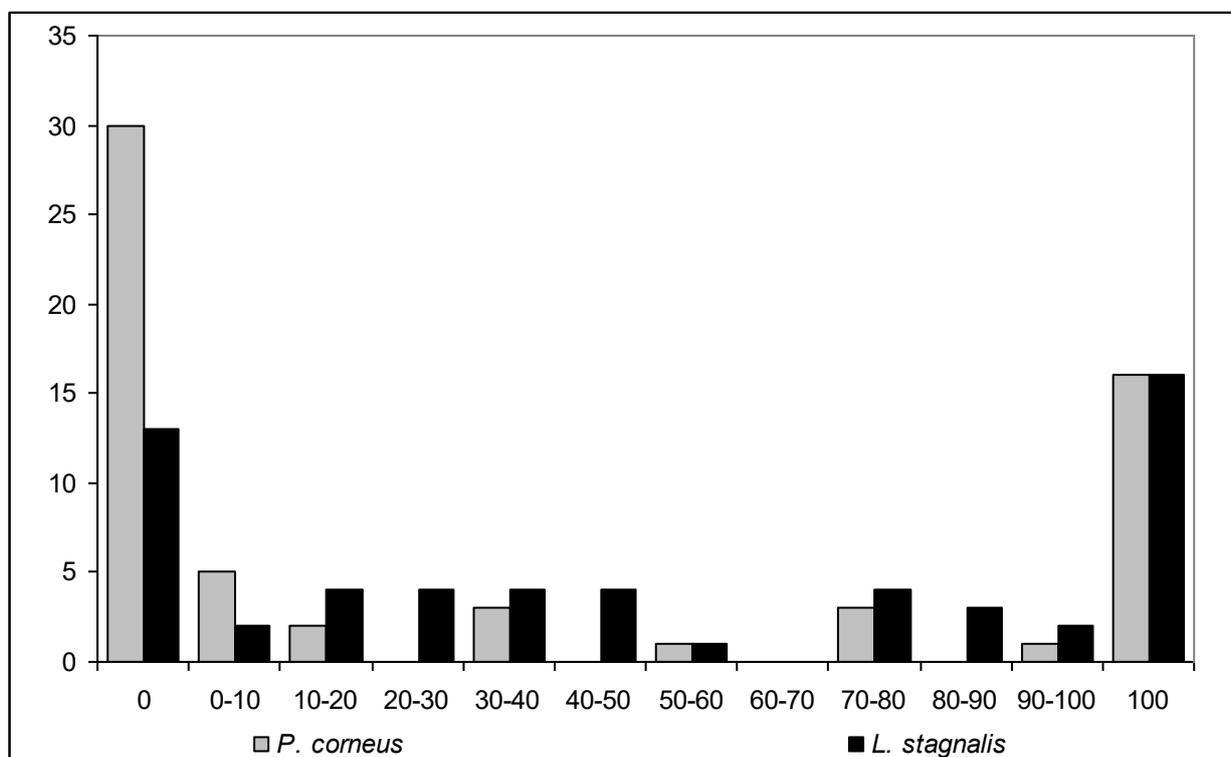


Рис. 6.2. Распределение частот аллелей локусов неспецифических эстераз, диагностирующих восточные алловиды двух надвидовых комплексов легочных моллюсков
По оси абсцисс – частоты аллелей, по оси ординат – число выборок

Вместе с тем, имеются и некоторые отличия, заключающиеся, главным образом, в двух обстоятельствах. Во-первых, это большее продвижение восточного алловида *L. stagnalis* по сравнению с таковым *P. corneus* в западном направлении. Для *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 начинается с 38° Е, а интрогрессии генов прекращаются на 24° Е. Центральная часть этой зоны простирается от 27° до 33° (рис. 6.3), что в переводе на километры составляет 924 и 328 км соответственно, тогда как у *P. corneus* максимальная ширина – от 28,5° до 34°, при основной зоне в пределах 30°-33° Е (рис. 6.4), то есть 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.

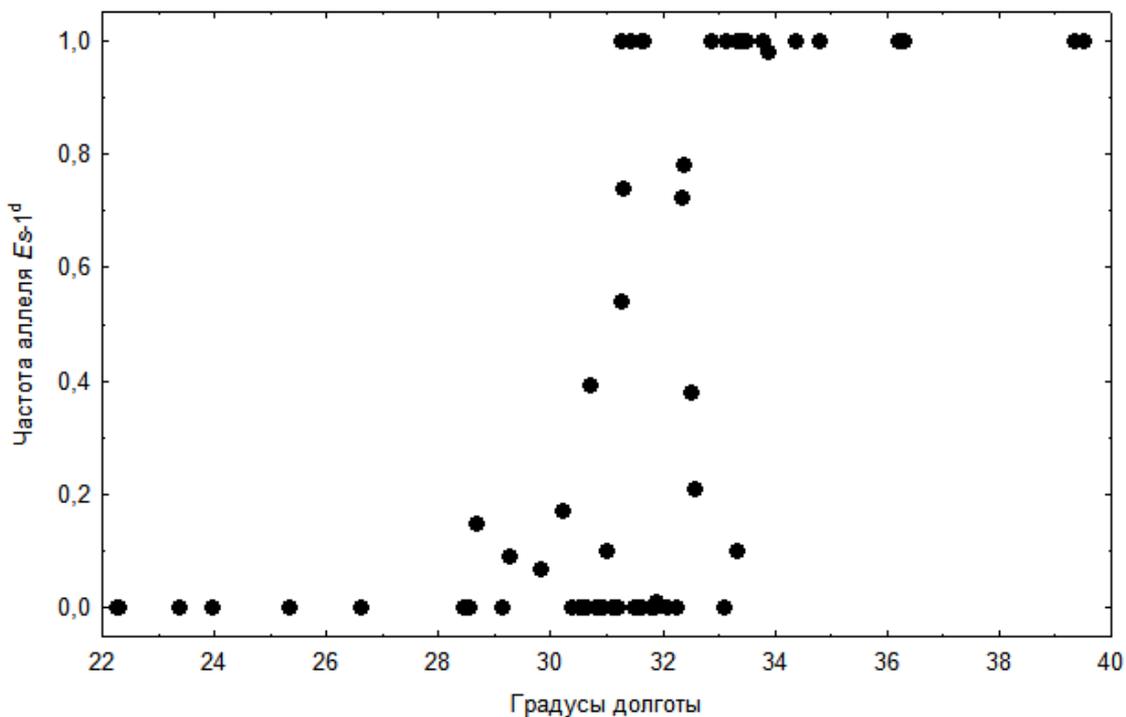


Рис. 6.3. Изменение частоты аллеля *Es-1^d* в популяциях *P. corneus s. lato* в зависимости от градусов долготы

При сравнении распределений частот аллелей диагностических локусов в популяциях двух анализируемых видов моллюсков обращает на себя внимание некоторая асимметричность концентрации значений ча-

стот. Так, в диапазоне частоты аллелей от 0 до 50% встречается 28 выборок обоих видов, тогда как в интервале от 50 до 100% – только 15. Это означает, что в первый диапазон укладывается порядка 23,9% всех исследованных выборок, а во второй – только 12,8%. Различия между этими значениями статистически достоверны ($t = 2,25$; $p < 0,05$; $n = 118$).

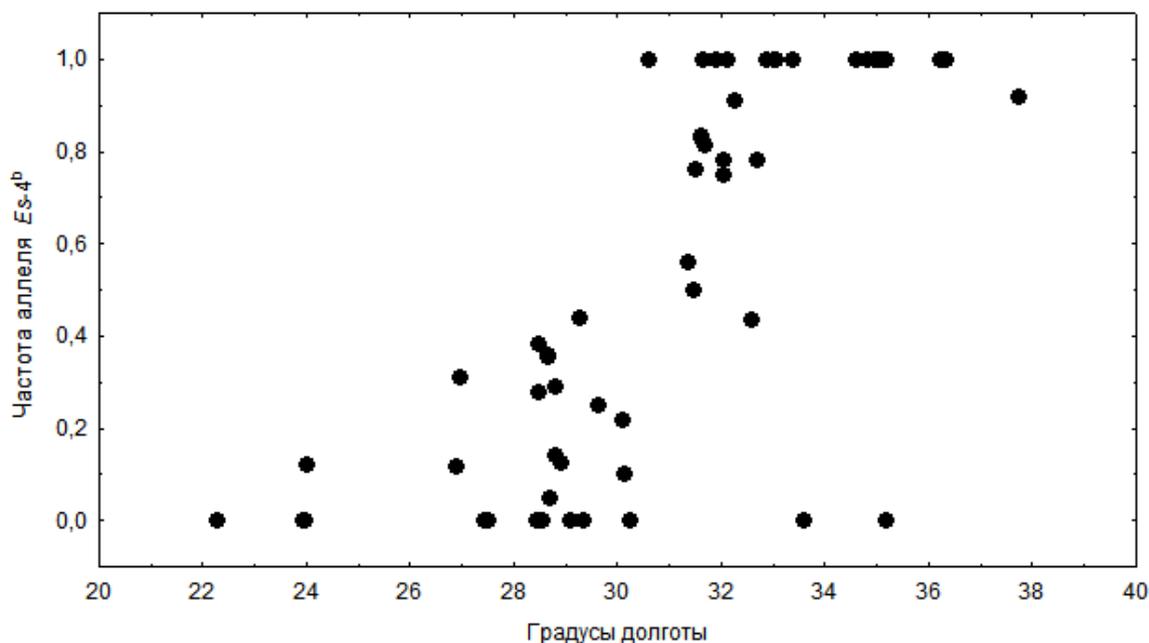


Рис. 6.4. Изменение частоты аллеля $Es-4^b$ в популяциях *L. stagnalis s. lato*

Такая неравномерность распределения объясняется асимметричностью интрогрессий генов как в одном, так и другом видовом комплексе. В конечном счете, это приводит к гораздо более частым встречам популяций с незначительным присутствием восточных аллелей. Обратные ситуации, когда в полиморфной по диагностическому локусу популяции в качестве примеси встречаются западные гены, оказываются событием гораздо более редким.

Таким образом, проведенное исследование показывает, что, несмотря на определенные различия, обусловленные особенностями биологии и экологии, историей и разной современной численностью двух видов легочных моллюсков, в генетической структуре их поселений есть много общего. Эти два надвидовых комплекса только в масштабе Украины можно представить в виде двух гибридизирующих алловидов,

соединенных широкой зоной генных интрогрессий. Такое совпадение имеет особый смысл, поскольку доказывает неслучайный характер дифференциации этих широкоареальных видов и размещения зон их контакта. Очевидно, формирование генетической структуры этих видов проходило под влиянием одного общего фактора или группы факторов, что и необходимо детально исследовать.

6.2. Значение климатических и генетических факторов в поддержке стабильности гибридной зоны у двух близких видов брюхоногих моллюсков

При исследовании гибридных зон (Arnold, 1996; Arnold et al., 2010; Barton, Hewitt, 1985; Barton et al., 1983) неоднократно подчеркивалось, что стабилизация зон интрогрессий генов в пространстве и во времени реализуется за счет ландшафтных, биотопических или климатических факторов (см. подраздел 1.2). Причем, если в одних случаях ландшафтно-биотопический фактор очевиден (ситуация с гибридной зоной краснобрюхой *Bombina bombina* и желтобрюхой *B. variegata* жерлянками) (Межжерин и др., 2001; Янчуков и др., 2002; Yanchukov et al., 2006; Covaiciu-Marcov et al., 2009; Szymura, Barton, 1986), то в других (в случае домовых мышей *Mus musculus* – *M. domesticus*) (Vanlerberghe et al., 1986; Mezhzherin et al., 1998) он во многом остается гипотетическим. Прежде всего, это касается случаев, когда стабильность зон пытаются объяснить климатическими факторами.

Факторы стабилизации гибридной зоны в случае с двумя исследованными видами легочных моллюсков не являются очевидными. То, что во многом география гибридной зоны совпадает с руслом Днепра, наводит на мысль, что эта крупная речная артерия вполне могла быть физической преградой для миграционных потоков. Это в общем парадоксальное для пресноводных организмов предположение не покажется таким уж странным, если учесть, что особи этих видов не способны к активному передвижению против течения. Поэтому смытые, к примеру, весенними паводками моллюски из левобережных популяций теоретически неспособны активно подыматься вверх по течению рек правого берега Днепра и таким образом осуществлять экспансию Западной Украины. Аналогична ситуация и с особями правобережных притоков Днепра. Вместе с тем, некоторые несовпадения границы гибридной

зоны с руслом Днепра, особенно в южной его части, наводят на мысль, что, если Днепр и является преградой для миграций, то только второстепенной. Этот вывод подтверждает такое свойство исследованных гибридных зон легочных моллюсков как асимметричность интрогрессий, которые в них происходят. Дело в том, что наличие этой особенности доказывает разный миграционный потенциал особей восточного и западного алловидов, чего не должно было быть при наличии просто физической преграды, которая обоюдно эффективна для двух алловидов.

Ранее Межжериным и др. (Межжерин и др., 2006) при анализе особенностей гибридной зоны катушки роговидной уже обсуждалась возможность климатических факторов как своего рода ограничителей миграции моллюсков, в особенности в восточном направлении. Дело в том, что приблизительно в соответствии с зоной, разделяющей алловиды, проходит основная климатическая граница Украины. Она разделяет территорию страны на две климатические зоны: юго-восточную с сухим континентальным климатом и северо-западную, характеризующуюся относительно влажным климатом и менее континентальными условиями (Природа Украинской ССР, 1984). Поэтому предполагалось, что эти легочные моллюски, в частности катушка роговидная, живущая в неглубоких водоемах, должны быть адаптированы к кратковременным пересыханиям. Если учесть, что на востоке Украины засушливых дней гораздо больше, чем на западе, то, соответственно, особи восточного алловида должны быть адаптированными к пересыханиям гораздо лучше. В такой ситуации зональность Украины по засушливым зонам во многом могла бы определять распространение восточных и западных алловидов *P. corneus* (рис. 6.5), а также границу между ними.

При этом вполне естественным будет выглядеть то обстоятельство, что более адаптированные к засушливым условиям моллюски восточного алловида достаточно свободно проникают в западные регионы, в которых условия жизни для этого вида вполне благоприятны, тогда как миграция в обратном направлении, то есть в относительно неблагоприятные области, ограничена. Именно разная приспособленность моллюсков к разным условиям существования формирует гораздо более высокий миграционный потенциал особей восточных и западных алловидов. Это, в данном случае, вызвано разной степенью адаптации моллюсков к лимитирующим факторам среды и определяет асимметричность ги-

бридных зон. Аналогичное объяснение вполне приемлемо и для прудовика (рис. 6.6), характер западно-восточного вектора дифференциации которого совпадает с известными границами засушливых дней.

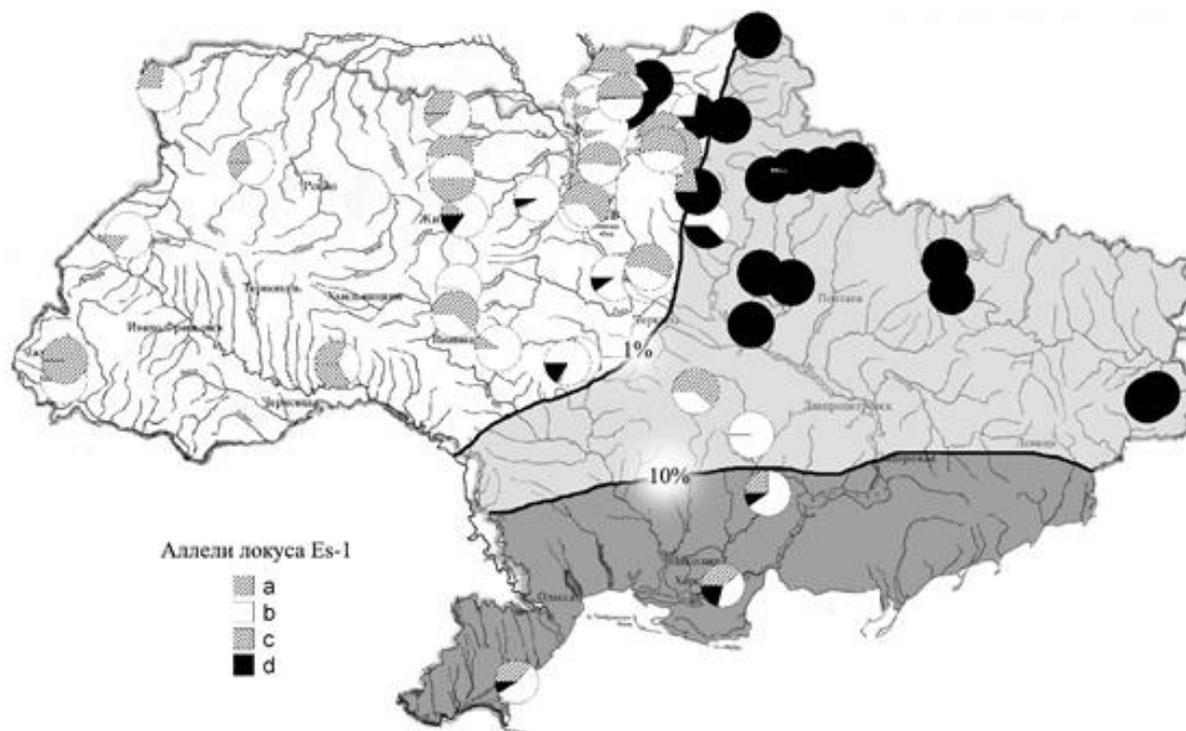


Рис. 6.5. Изменчивость частот аллелей локуса *Es-1* в популяциях катушки роговидной *P. corneus* в пределах Украины, на фоне изолиний, показывающих распределение относительного числа засушливых дней в году

Как уже отмечалось в обзоре литературы, одним из наиболее актуальных вопросов, возникающих при исследованиях гибридных зон, является выяснение причин и факторов стабильности этих гибридных зон. Ведь их география остается стабильной на протяжении тысячелетий, а значит, постоянно идущие миграционные процессы не в состоянии их «размыть».

Обычно исследователи предполагают возможность существования двух групп факторов стабильности. Первый – экологический фактор. Родительские виды характеризуются разными ландшафтно-биотопическими предпочтениями или же адаптированы к разным физическим условиям существования (температуре, влажности), а потому взаимопроникновение особей близких видов ограничено условиями среды, а виды контактируют только на стыках ареалов.

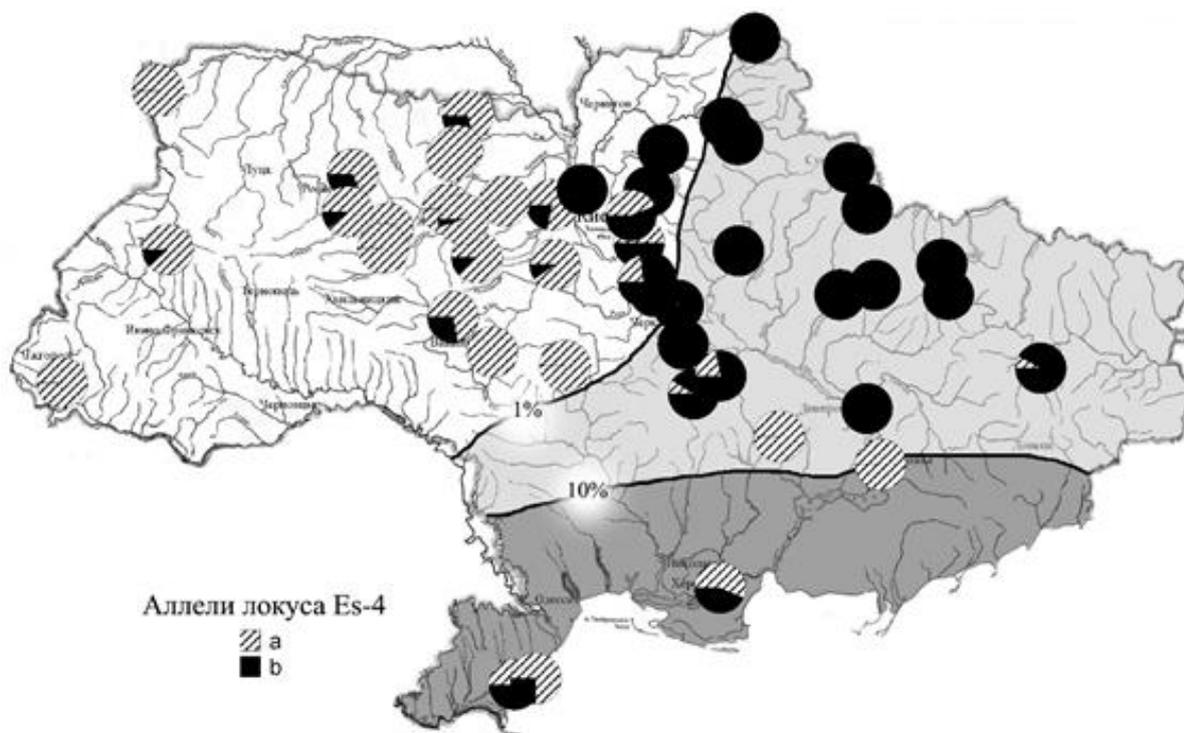


Рис. 6.6. Изменчивость частот аллелей локуса *Es-4* в популяциях прудовика большого *Lymnaea stagnalis* s. lato в пределах Украины, на фоне изолиний, показывающих распределение относительного числа засушливых дней в году

Такое объяснение достаточно хорошо для узких зон, когда гибридизация происходит, например, в области острого экотона (Yanchukov et al., 2006) на границе горного и равнинного рельефа или лесного и степного ландшафтов. Однако большинство известных гибридных зон все же располагаются на равнинной местности, где отсутствует явный экологический или ландшафтный контраст, хотя тенденции к тому, что гибридизирующие виды имеют разные климатические предпочтения, все-таки, как правило, возможны.

В подобных ситуациях гибридные зоны могут простираются на сотни километров, а потому их правильнее интерпретировать как зоны генных интрогрессий. Недостатком экологической трактовки стабилизации гибридных зон является то обстоятельство, что экологические факторы не могут объяснить, почему интрогрессии генов на протяжении тысячелетий ограничиваются узкими регионами, поскольку на уровне единичных генов теряются экологические предпочтения родительских видов, и отдельные гены должны свободно «мигрировать» по ареалу надвида.

Как известно, механизм второго (генетического) фактора стабилизации гибридных зон заключается либо в том, что особи-носители чужеродных генов имеют пониженную приспособленность и, соответственно, элиминируются естественным отбором как малоприспособленные, либо клетки-прародительницы гамет, содержащие инкорпорированные гены, не проходят нормальный мейоз. В этой ситуации остается непонятным, почему носители единичных чужеродных аллелей являются такими уязвимыми, тогда как гибридные особи вполне жизнеспособны и в зонах гибридизации настолько многочисленны, что даже вытесняют генетически чистых особей родительских видов. Кроме того, остается неясным асимметричный, как в случае с легочными моллюсками, характер интрогрессий.

Таким образом, каждая из вышеизложенных точек зрения имеет слабые стороны, а потому проверка их адекватности остается актуальной задачей. В данном исследовании в качестве проверочного теста проводится прогнозирование возможного распространения родительских видов, основанное на особенностях их современных ареалов и мест обитания с помощью компьютерного моделирования на основе технологии геоинформационных систем. В литературе подобный подход получил название «моделирование экологической ниши» (см. подраздел 2 «Методы»).

Проведенная экстраполяция ареалов восточной и западной форм алловидов с помощью этого метода *P. corneus* показывает (рис. 6,7), что их гипотетические ареалы, предполагаемые на основе природно-климатических факторов, в общем, соответствуют эмпирическим наблюдениям и, самое главное, их викарной природе, то есть четко располагаются в западно-восточном векторе. Тогда как экстраполяция *L. stagnalis* не дает адекватных наблюдаемой картине результатов (рис. 6.8).

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 двух видов.

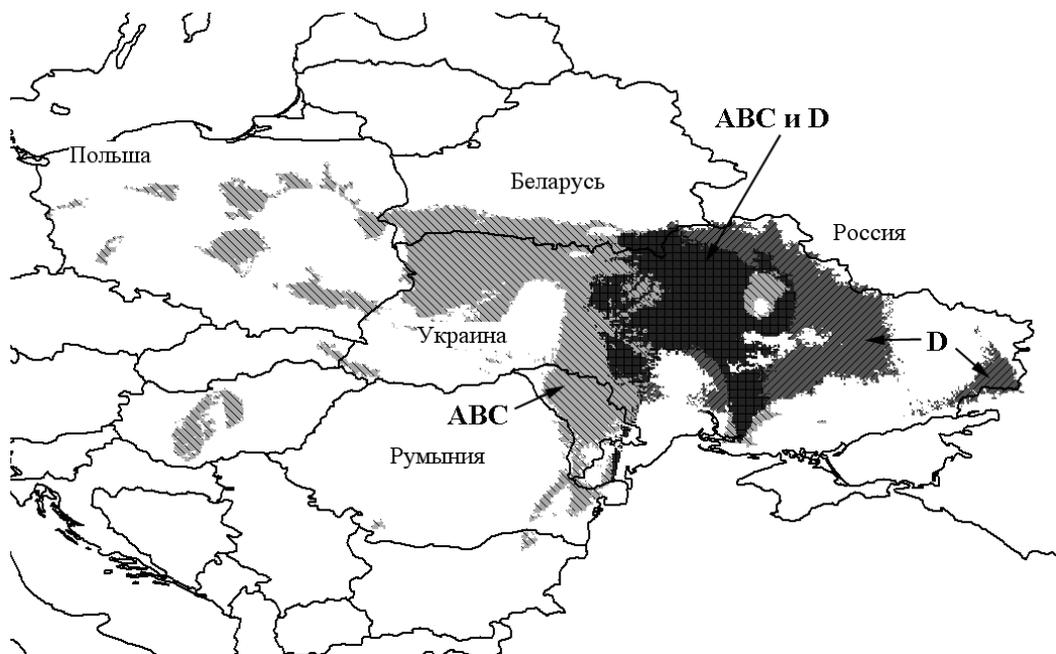


Рис. 6.7. Экстраполяция распространения особей с аллелями локуса *Es-1* по ареалу катушки роговидной *P. corneus s. lato* на основе моделирования экологической ниши

Условные обозначения: А, В, С, D – зоны, где распространены особи-носители аллелей *Es-1^a*, *Es-1^b*, *Es-1^c* и *Es-1^d* соответственно

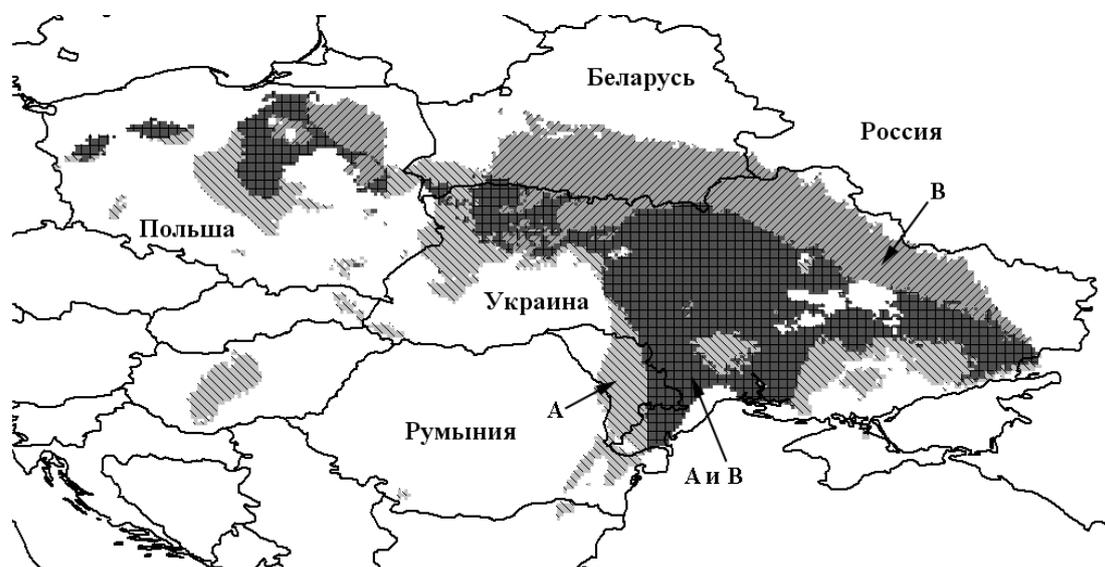


Рис. 6.8. Экстраполяция распространения особей с аллелями локуса *Es-4* по ареалу прудовика большого *L. stagnalis s. lato* на основе моделирования экологической ниши

Условные обозначения: А и В – особи-носители аллелей *Es-4^a*, *Es-4^b* соответственно

Таким образом, если в случае с *P. corneus* имеется более или менее четкое соответствие между эмпирическими и экстраполированными ареалами, то у *L. stagnalis* ареалы алловидов, промоделированные на основе биоклиматических факторов, совершенно не отвечают эмпирическим. Поэтому можно предположить, что в первом случае ареалы и, соответственно, гибридная зона стабилизируются, главным образом, экологическими факторами, тогда как во втором – генетическими механизмами, ограничивающими интрогрессии 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 и в Крыму, тогда как *P. corneus* – вид достаточно стенобионтный и не такой многочисленный. В Украине он имеет ограниченное распространение. В степную зону катушка роговидная проникает исключительно по бассейнам крупных рек, в Крыму не встречается вообще. Очевидно, что для этого стенобионтного вида природно-климатические особенности региона становятся ключевым фактором стабилизации гибридных зон, тогда как для более эврибионтного вида они отходят на второй план.

Проверить полученные результаты относительно неоднозначности факторов стабилизации ареалов у разных видовых групп можно путем анализа влияния отдельных факторов на изменчивость частот аллелей диагностического локуса (табл. 6.1).

Для этого использован дисперсионный анализ. В результате установлено, что у прудовика только один чисто географический (долгота) и два климатических (средняя влажность мая и изотермность) фактора оказывают в высшей степени достоверное влияние на распределение частот аллелей диагностического локуса в исследованной части ареала. Тогда как для катушки роговидной таких факторов оказалось в пять раз больше (15). Наряду с долготой, в высшей степени достоверное влияние на генетическую структуру популяций оказывают еще и более 10 биоклиматических факторов. Причем, наибольший вклад вносит зимняя температура, в особенности – самые низкие температуры с ноября по март, а также самая низкая температура самого холодного месяца и самая холодная температура самого холодного квартала. Осадки также оказывают определенное влияние, но их статистическая значимость оказалась гораздо меньшей.

Таблица 6.1.

Вероятное влияние разнообразных биоклиматических факторов на изменчивость частот аллелей диагностических для восточного и западного алловидов локусов у двух надвидовых комплексов легочных моллюсков

Пара-метр	<i>L. stagnalis</i>		<i>P. corneus</i>		Пара-метр	<i>L. stagnalis</i>		<i>P. corneus</i>	
	F	p	F	p		F	p	F	p
LON	11,9	0,001	26,63	0,001	tmin10	0,01	0,93	4,51	0,04
alt	4,06	0,05	0,01	0,91	tmin11	1,30	0,26	13,93	0,001
tmin1	0,74	0,39	12,49	0,001	tmax11	1,07	0,31	7,58	0,01
tmax1	1,22	0,27	7,88	0,01	tmin12	0,44	0,51	12,15	0,001
tmin2	1,58	0,21	17,22	0,001	tmax12	0,33	0,57	5,69	0,02
tmax2	3,14	0,08	14,36	0,001	bio3	15,93	0,001	10,58	0,001
tmin3	0,78	0,38	10,97	0,001	bio4	8,11	0,01	28,08	0,001
tmax3	4,16	0,05	11,20	0,001	bio6	0,74	0,39	12,49	0,001
prec4	2,41	0,13	7,34	0,01	bio7	3,85	0,05	29,44	0,001
tmin5	5,06	0,03	1,38	0,24	bio8	5,84	0,02	2,32	0,13
tmax5	3,34	0,07	4,74	0,03	bio11	1,14	0,29	11,83	0,001
prec5	11,1	0,001	5,84	0,02	bio13	3,42	0,07	6,84	0,01
tmin6	4,54	0,04	1,96	0,17	bio15	7,59	0,01	12,74	0,001
prec6	6,11	0,02	8,81	0,001	bio16	3,74	0,06	6,73	0,01
prec7	2,31	0,13	6,45	0,01	bio18	3,48	0,07	6,46	0,01

Обозначения: LON – географическая долгота; alt – высота над уровнем моря; t – температура (max – максимальная, min – минимальная, цифры обозначают порядковый номер месяца); prec – среднемесячный уровень осадков, bio3 – изотермичность; bio4 – температурная сезонность; bio6 – минимальная температура самого холодного месяца; bio7 – летний температурный диапазон; bio8 – средняя температура самого влажного квартала; bio11 – средняя температура самого холодного квартала; bio13 – осадки самого влажного месяца; bio15 – сезонность осадков (CV); bio16 – осадки самого влажного квартала; bio18 – осадки самого теплого квартала; F – показатель Фишера; p – достоверность

Таким образом, предварительное объяснение, связанное с разной степенью засушливости региона, при более тщательном анализе не нашло своего подтверждения. Основным фактором дифференциации

генных частот, как показывает формальный статистический анализ, следует считать зимние температуры. Это означает, что на ее распространение влияет именно вымерзание в самые холодные периоды года. В соответствии с этим, основным фактором ограничения продвижения особей западного вида на восток становятся явно более низкие зимние температуры более континентальных регионов востока.

У прудовика влияние экологических факторов гораздо менее выражено, несмотря на то, что сезонность осадков и изотермичность также свидетельствуют об определенной значимости экологических факторов, хотя их влияние гораздо менее значимо, чем для катушки роговидной.

Таким образом, проведенное исследование доказывает, что в стабилизации этих гибридных зон имеют свою роль как генетические, так и экологические факторы. Однако первостепенность экологического или генетического факторов зависит от экологических особенностей вида. Для более многочисленного эврибионтного вида, каковым является *L. stagnalis*, зоны генных интрогрессий которого значительно шире, более важными становятся генетические ограничения, а для стенобионтного *P. corneus*, который характеризуется более узкой зоной, – экологические.

6.3. Систематика и концептуальные представления о виде у широкоареальных палеарктических видов моллюсков

Середина 70-х годов XX столетия в малакологии ознаменовалась широкой ревизией видового состава палеарктических групп пресноводных моллюсков, которая была предпринята Я. И. Старобогатовым и его учениками (Круглов, Старобогатов, 1987; 1983 а; 1983 б; Старобогатов, 1977; 1967; 1976; 1970). Ее необходимость была продиктована необычайно высокой степенью морфологической и географической изменчивости моллюсков. Этот необычайно высокий полиморфизм раковины, как впоследствии выяснилось, был вызван, прежде всего, спецификой среды обитания. Тем не менее, предпринятая советскими исследователями ревизия разнообразия морфологических форм, хотя во многом и оказалось ошибочной, была для своего времени достаточно актуальной, особенно с учетом того, что ареалы пресноводных моллюсков обширны, а многие виды имеют палеарктическое и даже голарктическое

распространение. Она акцентировала внимание на проблеме необычайно высокой изменчивости пресноводных моллюсков и необходимости их исследования с применением генетических подходов.

Методической основой для проведенной Я. И. Старобогатовым ревизии послужили, прежде всего, разработанный им компараторный метод и, кроме того, ряд индексов, отражающих основные пропорции раковины, а также, в меньшей степени, – особенности строения других анатомических признаков. Следует сказать, что генетические исследования авторами ревизии не проводились, за исключением некоторых экспериментов по скрещиваниям (Березкина и др., 1973; Давыдов и др., 1981; Круглов, 2005), которые, однако, были осуществлены без соблюдения строгих правил генетического анализа. Необходимо отметить, что последующие исследования, в частности, связанные с электрофоретическими исследованиями двустворчатых моллюсков (Логвиненко, Кодолова, 1983; Кодолова, 1977; Кодолова, Логвиненко, 1973), дали отрицательные результаты. Они не подтвердили концепцию Я. И. Старобогатова. Остались равнодушными к этой ревизии, предпринятой «советской школой малакологов», и европейские исследователи.

В настоящее время общепринятая в Западной Европе систематика европейских пресноводных моллюсков (Jackiewicz, 1998), по сути, отражает воззрения исследователей 50-х годов XX столетия. Поэтому создается даже субъективное впечатление, что таксономия этой большой группы гидробионтов является какой-то архаичной. Кроме того, следует отметить, что генетические исследования практически не коснулись европейских пресноводных гастропод, что во многом определило отсутствие прогресса в этой области зоологической систематики. Вместе с тем, детальные генетические исследования структуры популяций, проводившиеся у животных с обширными ареалами, например, мышевидных грызунов (Межжерин, 1997; Межжерин и др., 1994), почти всегда доказывали таксономическую неоднородность видов и приводили к ревизии. В результате многие широкоареальные виды превратились в надвидовые комплексы. Необходимо сказать, что эта систематическая новация, связанная с внедрением представлений о системной, иерархической организации вида, стала настолько актуальной, что нашла отражение в четвертом издании Кодекса зоологической номенклатуры (Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2000).

Двустворчатые пресноводные моллюски семейства унионид – это чуть ли не единственная европейская видовая группировка, подвергшаяся детальным геногеографическим исследованиям (Nagel et al., 1996; 1998; 2001). Результаты этих работ дали основания считать, что в пределах некоторых видов, в частности *U. pictorum*, можно выделить ряд генетических форм со статусом алловидов. Это, прежде всего, касается Средиземноморского региона, который, как хорошо известно (Bilton et al., 1998), является зоной возникновения разнообразных эндемичных форм в пределах широкоареальных видов.

Системную организацию широкоареальных видов двустворчатых подтвердили и недавние исследования, выполненные на территории Украины (Межжерин и др., 2010; Васильева, 2011). Полученные при этом результаты генетического анализа поселений трех классических широко распространенных видов семейства Unionidae дали основание авторам этих исследований считать их надвидовыми комплексами, состоящими из двух или даже большего числа викарных видов, соединенных широкими зонами генных интрогрессий.

В частности, установлено, что у *U. pictorum* в пределах украинской части его ареала размещается зона генных интрогрессий. Она соответствует дифференциации между северо-восточным и юго-западным полюсами его европейского ареала, на всей протяженности которого четко заметна тенденция к фиксации альтернативных аллелей. Такая геногеографическая структура поселений обычно соответствует двум алловидам, имеющим фиксации альтернативных аллелей и связанным друг с другом зоной генных интрогрессий. В этом случае речь может идти о достаточно древней изоляции южных и северных групп популяций в Европе.

В случае с другим видом – *U. crassus* – ситуация несколько иная (Межжерин и др., 2011): здесь найдено отличие предгорной формы от равнинной. Очевидно при этом, что, в отличие от предыдущего вида, широкая переходная зона отсутствует. Возможна только узкая гибридная зона, связанная с переходом от предгорной формы к равнинной.

Еще один надвидовой комплекс, найденный при аналогичных исследованиях (Васильева, 2011), – это *Pseudoanadonta complanata*. В этом случае генетическая дифференциация наблюдается между популяциями бассейна Дуная и Северского Донца, а весь этот промежуток заполнен гибридными популяциями.

Таким образом, исходя из всего вышеизложенного, можно сделать вывод, что для большинства широкоареальных видов пресноводных моллюсков нормой является алловидовая структура и надвидовой статус. Поэтому проанализированные в данной работе видовые комплексы: прудовик большой *L. stagnalis* s. lato и катушка роговидная *P. corneus* s. lato – на самом деле должны трактоваться в соответствии с Кодексом зоологической номенклатуры как надвиды *Lymnaea* (superspecies) *stagnalis* и *Planarbarius* (superspecies) *corneus*.

В заключение следует подчеркнуть, что проведенное исследование во многом является начальным этапом геногеографического исследования такого широкоареального вида как *Lymnaea* (superspecies) *stagnalis*. Поэтому твердо установленным фактом следует считать только факт политипичности этого вида, то есть существование алловидовой структуры, тогда как реальное число викарных видов и границы их распространения еще предстоит уточнить. Последнее особенно актуально с учетом того, что этот прудовик большой в широком смысле имеет голарктический ареал.

6.4. Днепровское оледенение как причина образования викарных видов в разных группах животных

Проведенный выше анализ показал, что полученная картина генетической дифференциации видов легочных моллюсков на западные и восточные алловиды, соединенные гибридными переходами, определенным образом совпадает с климатическими зонами Украины и четко коррелирует с отдельными биоклиматическими факторами. Очевидно, что за тенденцией, общей для разных, хотя и близких в экологическом отношении видов, скрываются определенные закономерности формирования их ареалов и видообразования. Поскольку расположение гибридной зоны у этих моллюсков в географическом плане в целом соответствует руслу Днепра, то, в первую очередь, возникает предположение, что причиной выявленного феномена следует считать самый продолжительный этап ледникового периода в плейстоцене, который принято называть Днепровским оледенением, когда ледовый язык продвинулся далеко на юг – вплоть до нынешнего Днепропетровска. Этот период продолжался более сотни тысяч лет. За это время изолированные группы популяций – каждая в своем рефугиуме – накопили достаточное

количество генных замен. При последующей реколонизации ареала и вторичном контакте между ними возникли определенные генетические проблемы, что привело к образованию переходной зоны, которая четко маркируется альтернативными аллелями и которую принято называть зоной генных интрогрессий.

Таким образом, если обнаруженная тенденция генетической дифференциации видовых комплексов на западные и восточные формы с образованием зоны парапатрии в области ледникового языка, проходящего по течению Днепра, является общей закономерностью, то можно ожидать существования аналогичных случаев (по крайней мере, таких как наличие географически подобных областей парапатрии) для других близких видов или викарных форм с неясным таксономическим статусом. К сожалению, настолько детальные исследования генетической структуры, как для обсуждаемых в данной работе двух видов моллюсков, на объектах украинской фауны практически не проводились. Поэтому в обзоре приведены все известные случаи, в которых в той или иной мере использовались генетические признаки (кариотипы, дискретные признаки окраски) и которые бы доказывали универсальность такого рода генетической дифференциации.

Больше всего случаев четкого разделения широкоареальных массовых видов на восточные и западные викарные виды, граница между которыми, в принципе, проходит по руслу Днепра, выявлено среди млекопитающих. Это, вероятнее всего, вызвано не столько эволюционной спецификой, сколько детальной проработанностью систематики представителей этого класса позвоночных животных, в результате чего было выявлено значительное число подходящих генетических маркеров.

В первую очередь, это касается так называемых видов-двойников мелких млекопитающих, большей частью грызунов. Так, в районе бассейна Среднего Днепра имеет место интерградация двух видов-двойников группы обыкновенных полевок: западной *Microtus arvalis* s. str. и восточной *M. levis* (Загороднюк, Тесленко, 2005), особи которых можно четко идентифицировать только по кариотипам или генным маркерам. Эти виды репродуктивно изолированы. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что особи восточного вида проникают достаточно далеко на запад от места парапатрии ареалов. Единичные находки особей *M. levis* имеют место даже на западе Украины, тогда как полевки *M. arvalis* резко ограничены в своем продвижении в континентальные

степи востока Украины. В восточных областях Украины они никогда не встречаются. Эта ситуация аналогична ограничению потока генов в восточном направлении у исследованных моллюсков.

В связи с обсуждаемым вопросом очень интересной оказалась ситуация с сусликами. Это не только традиционное разделение на два достаточно близких вида, гибридизирующих в зоне парапатрии (крапчатого *Spermophilus suslicus*, обитающего на Правобережье и отчасти Левобережье (лесостепи), и малого *S. pygmaeus*, ареал которого охватывает степное Левобережье), но и относительно недавно выявленная дифференциация (Загороднюк, Федорченко, 1995; Фрисман и др., 1999) в пределах собственно крапчатого суслика. Оказалось, что правобережные популяции и часть вымерших популяций Черниговщины следует относить к отдельному виду *S. odessanus*, а левобережные (Харьковская, Сумская, Лугаская области) – к представителям номинативной формы *S. suslicus* s. str. Таким образом, пример с крапчатыми сусликами доказывает, что дифференциация алловидов проходит в целом, соответствуя руслу Днепра, которое, однако, для них не является такой уж непреодолимой преградой.

Очень интересной выглядит ситуация с хромосомными расами большой бурозубки *Sorex araneus*. Как известно, для этого вида характерен обширный хромосомный полиморфизм, связанный с робертсоновскими транслокациями. При этом каждая хромосомная раса парапатрична по отношению к другой. В местах контакта ареалов постоянно происходит гибридизация, но потомство от таких гибридных скрещиваний является ущербным. Именно пониженная жизнеспособность межрасовых гибридов в конечном счете и стабилизирует зону контактов между этими формами. По руслу Среднего Днепра располагается зона парапатрии двух хромосомных форм (Mishta et al, 2000). Причем Днепр в этом случае не выполняет роль физической преграды, поскольку разнохромосомные расы образуют поселения как на левом, так и на правом берегу.

В связи с обсуждаемой в данном разделе проблемой, очень интересно выглядит и зона интерградации двух подвидов прыткой ящерицы *Lacerta agilis*, для которых существует тенденция придания им статуса отдельных видов (Межжерин и др., 1999). Еще В. И. Тарашук в 50-х годах XX столетия выделил четкую зону контакта этих двух заметно от-

личающихся подвидов (Таращук, 1959). Она необычайно четко совпадает с основной климатической границей, разделяющей Украину на юго-восточную и северо-западную части. Недавние популяционно-фенетические исследования типов окраски у прыткой ящерицы, предпринятые в Харьковской области (Зиненко, 2006), показали, что, действительно, зона интерградации между этими подвидами напоминает гибридную зону. Она составляет только несколько десятков километров. Однако единичные особи с фенами восточного подвида отмечаются далеко на западе – даже под Киевом. Таким образом, гибридная зона у двух предполагаемых аллопатрических видов прыткой ящерицы также очень похожа на ситуацию с легочными моллюсками.

Появление нескольких гибридных или переходных зон в генных частотах, которое тоже можно было бы связывать с днепровским оледенением, обнаружено и в некоторых группах бесхвостых амфибий.

Первая – эта переходные зоны в генных частотах, выявленные у прудовой лягушки *Rana esculenta*. Причем, тип географической изменчивости генных частот в данном случае оказался настолько характерным, что исследователи даже смогли выделить три рефугиума периода самого большого оледенения: западноевропейский, донской и южно-уральский (Межжерин и др., 2010). При этом наблюдается очень характерная картина географического изменения генных частот. Аллель локуса *Ldh-B*, свойственный западноевропейским популяциям, был резко ограничен в своем распространении на восток, отразив в междуречье Днестра и Днестра переходную зону между западной и восточной формой этого вида. Интересно, что аллели восточной донской формы, которые маркируются достаточно редким у этого вида аллелем локусом *Aat-1*, в западном направлении продвигаются достаточно далеко на запад, достигая даже предгорий Карпат.

Еще одна характерная гибридная зона описана группой исследователей у чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Боркин и др., 2001). Им удалось обнаружить два криптических алловида, которые ранее никем не отмечались. И в этом случае имеет место достаточно узкая переходная зона между восточным и западным алловидами, которая надежно маркируется как размерами генома особей разных географических форм, так и аллозимами. Интересно, что исследователи промаркировали не только зону на украинской территории, которая также прохо-

дит приблизительно по бассейну Днепра, но и в европейской части России, где она тоже очень стабильна. Полученные результаты относительно этого вида являются еще одним понятным подтверждением тому, что, действительно, в самых общих чертах русло Днепра – это тот географический ориентир, который показывает место разделения восточного и западного аллоидов.

Таким образом, подводя итог анализу и обсуждению различных исследований, так или иначе касающихся вопросов генетической изменчивости и дифференциации видов в пределах их ареалов на территории Украины, можно отметить следующие закономерности.

1. Практически все широкоареальные виды являются генетически неоднородными; в пределах ареала они представлены криптическими формами, которые внешне почти не отличаются, но четко маркируются генетически.

2. Выявленная картина пространственной генетической неоднородности ряда видов в пределах Украины может однозначно трактоваться как следствие их расселения из ледниковых рефугиумов. Из-за того, что рефугиумы оставались изолированными на протяжении сотен тысяч лет, нет ничего удивительного в том, что встретившиеся формы были либо репродуктивно изолированными, либо генетически настолько отличными, что в последнем случае образовывали гибридные зоны.

3. Расположение известных гибридных и переходных зон, располагающихся в равнинной части Украины, с одной стороны, характерно для конкретной группы, а с другой, универсально – оно в общих чертах совпадает с руслом Днепра. Поскольку очевидно, что Днепр не мог быть серьезной физической преградой для большинства видов, то такая картина отражает исторические процессы, протекавшие на территории Украины. В особенности, она могла быть вызванной Днепровским оледенением, ледовый язык которого проходил далеко на юг по руслу Днепра.

4. Очевидно, что выявленная картина географической генетической дифференциации видов легочных моллюсков *P. corneus* s. lato и *L. stagnalis* s. lato не является их уникальной особенностью, а отражает универсальные тенденции генетической дифференциации в пределах Украины и Восточной Европы в целом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Монография является комплексным таксономическим исследованием с привлечением данных морфологического и аллозимного анализа структуры поселений легочного моллюска прудовика большого *Lymnaea stagnalis* s. lato на территории Украины и Восточной Европы в целом.

Авторами обосновано, что вид *L. stagnalis* s. lato – это надвидовой комплекс, состоящий из викарных видов (алловидов), ареалы которых соединены зонами генных интрогрессий.

Доказано, что симпатрические виды *L. stagnalis* s. str. и *L. fragilis*, которые выделялись приверженцами концепции Я. И. Старобогатова, являются крайними вариантами конхиологической изменчивости.

Показано, что гибридная зона между восточным и западным алловидами *L. stagnalis* s. lato характеризуется асимметрическими интрогрессиями, связанными со значительно большим миграционным потенциалом особей восточного алловида; проходит параллельно течению Днепра и по своему расположению, значительной площади и направлению интрогрессии генов подобна прежде описанной гибридной зоне катушки роговой *Planorbis corneus* s. lato.

Сравнительный геногеографический анализ дает определенные основания считать, что зона парапатрии между восточным и западным алловидами *L. stagnalis* s. lato сформирована Днепровским обледенением, а стабилизация гибридной зоны у этого вида осуществляется, прежде всего, за счет генетических факторов.

В результате проведенных исследований можно сделать следующие выводы.

1. Прудовик большой *Lymnaea stagnalis* s. lato представляет собой надвидовой комплекс, который нужно именовать *Lymnaea* (superspecies *stagnalis*). В пределах Украины он представлен восточным и западным алловидами (викарными видами). Их эволюционно-генетическая дискретность подтверждается фиксациями альтернативных аллелей по локусу фермента *Es-4* и поддерживается относительно узкой зоной генных интрогрессий.

2. Между симпатрическими «видами» *L. stagnalis* s. str. и *L. fragilis*, выделенными Я. И. Старобогатовым и его последователями, не выявлено ни диагностических генетических признаков на уровне исследованных аллозимов, ни морфологических признаков, по которым эти виды

имеют четкий хиатус, а потому они могут рассматриваться лишь как крайние варианты конхиологической изменчивости.

3. Между западным и восточным алловидами *L. (superspecies stagnalis)* существует асимметрическая интрогрессивная гибридизация, которая происходит в зоне их парапатрии, расположенной приблизительно по руслу Среднего Днепра. По своим характеристикам она очень схожа с гибридной зоной, которая была ранее описана у *Planorbarius corneus* s. lato другими авторами, хотя и отличается тем, что у прудовика она приблизительно в два раза шире и более сдвинута в западном направлении.

4. Интрогрессии генов четко направлены в западном направлении, т.е., от восточной формы к западной; обратная интрогрессия почти не происходит. Это доказывает, что восточный алловид экологически более толерантен и, соответственно, имеет больший миграционный потенциал, чем западный.

5. Моделирование экологической ниши с дальнейшей экстраполяцией на этой основе возможных ареалов алловидов, а также статистический анализ влияния разных биоклиматических факторов на изменчивость генных частот диагностических локусов доказали, что первоочередное значение в стабилизации гибридной зоны у прудовика большого *L. (superspecies) stagnalis* имеют генетические факторы, хотя, в определенной мере, не исключены и экологические.

6. География гибридной зоны у легочных моллюсков адекватна картине Днепровского обледенения. Это предположение базируется на соответствии зоны парапатрии между алловидами руслу Днепра.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аллозимная дифференциация разнохромосомных форм крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld., 1770, Rodentia) / Л. В. Фришман, В. П. Кораблев, Е. А. Ляпунова [и др.] // Генетика. – 1999. – Т. 35, № 2. – С. 378–384.
2. Аллозимная и конхиологическая изменчивость перловиц рода *Unio* (Bivalvia: Unionidae) в Украине / С. В. Межжерин, Л. А. Васильева, Е. И. Жалай [и др.] // Вестник зоологии. – 2011. – Т. 45. – № 4. – С. 307–319.
3. Алтухов Ю. П. Вклад А. С. Серебровского в генетику популяций / Ю. П. Алтухов // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 1. – С. 8–19.
4. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – М.: Наука, 1983. – 280 с.
5. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – М.: Академкнига, 2003. – 431 с.
6. Бергер Л. Является ли прудовая лягушка *Rana esculenta* complex обыкновенным гибридом? / Л. Бергер // Экология. – 1976. – № 2. – С. 37–43.
7. Березкина Г. В. Экспериментальная гибридизация как метод систематики лимнеид / Г. В. Березкина, Н. Д. Круглов, Т. Н. Исаченкова // Материалы научн. совещания зоологов пед. ин-тов. – Владимир, 1973. – С. 283–285.
8. Боркин Л. Я. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Л. Я. Боркин, И. С. Даревский // Журн. общей биологии. – 1980. – Т. 41, № 4. – С. 485–505.
9. Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб / В. П. Васильев. – М.: Наука. – 1985. – 299 с.
10. Васильева Л. А. Перлівницеві Unionidae (Bivalvia) фауни України: алозимна й морфологічна мінливість : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня кандидата біол. наук : спец. 03.00.08 «Зоологія» / Л. А. Васильева. – Київ, 2011. – 23 с.
11. Воронцов Н. Н. Генетика и география / Н. Н. Воронцов // Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. – Ереван: Изд-во АН АрмССР. – 1983. – С. 200–222.
12. Воронцов Н. Н. Генетика и проблемы трансберингийских связей голарктических млекопитающих / Н. Н. Воронцов, Е. А. Ляпунова //

Берингия в Кайнозое. – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. – С. 337–353.

13. Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы / Н. Н. Воронцов // Журнал Всес. хим. об-ва им. Д. И. Менделеева. – 1980. – Т. 25, № 3. – С. 291–314.

14. Гарбар Д. А. Моллюски роду *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata, Vulinidae) фауны Украины: анализ морфологических, каріологических та генетических признаков : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня кандидата біол. наук : спец. 03.00.08 «Зоологія» / Д. А. Гарбар. – Київ, 2006. – 21 с.

15. Гвоздев В. А. Подвижные ДНК эукариот. Ч. 2. Роль и регуляция активных генов и эволюция генома / В. А. Гвоздев // Соросовский образовательный журнал. – 1998. – № 8. – С. 15–21.

16. Генетическая изменчивость и филогеография двух видов пресноводных легочных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины / С. В. Межжерин, Е. Д. Коршунова, Д. А. Гарбар [и др.] // Вісник укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. – 2008. – Т. 6, № 1. – С. 82–87.

17. Генетика изоферментов / Л. И. Корочкин, О. Л. Серов, А. И. Пудовкин [и др.]. – М.: Наука, 1977. – 275 с.

18. «Генетические ветра» Палеарктики: приложение концепции к территории Украины / С. В. Межжерин, А. В. Гарбар, Д. А. Гарбар [и др.] // Современные взгляды на эволюцию органического мира : междунар. науч. конф., 18-20 ноября 2009 г. : тезисы докл. – К., 2009. – С. 43.

19. Геногеографическая структура европейского ареала перловицы обыкновенной *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Unionidae) по данным аллозимного анализа / С. В. Межжерин, Л. А. Васильева, Е. И. Жалай [и др.] // Вісник Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів – 2010. – Т. 8, № 2. – С. 243–249.

20. Гершензон С. М. Основы современной генетики / С. М. Гершензон. – К.: Наукова думка, 1979. – 508 с.

21. Грант В. Видообразование у растений / В. Грант. – М.: Мир, 1984. – 528 с.

22. Грант В. Эволюция организмов / В. Грант. – М.: Мир, 1980. – 408 с.

23. Давыдов А. Ф. Экспериментальное скрещивание двух форм *Lymnaea stagnalis* и вопросы систематики подрода *Lymnaea* s. str. (Gastropoda, Pulmonata) / А. Ф. Давыдов, Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1981. – Т. 60, № 9. – С. 1325–1338.

24. Даревский И. С. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся / И. С. Даревский // Труды Зоол. ин-та. – 1974. – Т. 53. – С. 335–348.

25. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В. И. Жадин // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. – Вып. 46. – М. – Л.: Наука, 1952. – 376 с.

26. Загороднюк И. В. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia) / И. В. Загороднюк, А. А. Федорченко // Вестник зоологии. – 1995. – Т. 29, № 5–6. – С. 49–58.

27. Загороднюк И. В. Виды-двойники надвида *Microtus arvalis* на Украине. Сообщение I. Распространение *Microtus subarvalis* / И. В. Загороднюк, С. В. Тесленко // Вестник зоологии. – 1986. – № 3. – С. 34–40.

28. Затравкин М. Н. Гидромалакофауна среднего течения реки Северский Донец / М. Н. Затравкин // Зоол. журн. – 1980. – Т. 59, № 11. – С. 1739–1742.

29. Зіненко О. І. Плазуни Лівобережного Лісостепу України (поширення, морфологія, таксономія, біологія, екологія) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.08 «Зоологія» / О. І. Зіненко. – К., 2006. – 21 с.

30. Иззатулаев З. И. К фауне пресноводных моллюсков Гиссарского хребта и сопредельных районов Таджикистана / З. И. Иззатулаев // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. – 1972. – Т. 48, № 3. – С. 44–49.

31. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура. – М.: Мир, 1985. – 394 с.

32. Кирпичников В. С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции / В. С. Кирпичников // Успехи современной биологии. – 1972. – Т. 74. – С. 231–246.

33. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб / В. С. Кирпичников. – Л.: Наука, 1987. – 520 с.

34. Кодолова О. П. Сравнение разных популяций двустворчатых моллюсков *Unio pictorum* и *U. tumidus* (Unionidae) по системам миогенов и морфологии раковин / О. П. Кодолова, Б. М. Логвиненко // Зоол. журн. – 1973. – № 52, вып. 7. – С. 988–999.

35. Кодолова О. П. Сравнительный анализ моллюсков семейства Unionidae по системам миогенов и морфологии раковин : автореф. дис. на соискание науч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.08 «Зоология» / О. П. Кодолова. – М., 1977. – 21 с.

36. Корочкин Л. И. Эволюционное значение генетических подвижных элементов / Л. И. Корочкин. – Цитология и генетика. – 1983. – Т. 17, № 4. – С. 67–78.

37. Кривошеина Л. В. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны горной части бассейна верхнего Иртыша / Л. В. Кривошеина, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1973. – Т. 22, № 3. – С. 348–355.

38. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia: Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства / Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук, К. Р. Мильто [и др.] // Доклады АН. – 2001. – Т. 376, № 5. – С. 707–709.

39. Круглов Н. Д. Жизненные формы лимнеид и некоторые проблемы построения системы / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. – Л.: Наука, 1987. – С. 68–70.

40. Круглов Н. Д. К морфологии и систематике видов подрода *Peregriana* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) азиатской части СССР и сопредельных районов / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1984. – Т. 63, № 1. – С. 22–33.

41. Круглов Н. Д. К морфологии и систематике европейских представителей подрода *Peregriana* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1983. – Т. 62, вып. 10. – С. 1462–1473.

42. Круглов Н. Д. Моллюски подрода *Stagnicola* рода *Lymnaea* фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata) / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Бюллетень МОИП. – 1986. – Т. 91, № 2. – С. 59–72.

43. Круглов Н. Д. Моллюски семейства Lymnaeidae СССР, особенности их экологии и паразитологическое значение (Gastropoda, Pulmonata) : автореф. дис. на соискание науч. степени доктора биол. наук : спец. 03.00.08 «Зоология» / Н. Д. Круглов. – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. – 41 с.

44. Круглов Н. Д. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии / Н. Д. Круглов. – Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. – 507 с.

45. Круглов Н. Д. Новый род лимнеид и система подрода *Omphiscola* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1981. – Т. 60, вып. 7. – С. 965–977.

46. Круглов Н. Д. Объём подрода *Galba* и сходных с ним подродов рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1985. – Т. 64, № 1. – С. 24–35.

47. Круглов Н. Д. Особенности морфологии и систематика моллюсков подрода *Corvusiana* рода *Lymnaea* (Gastropoda Pulmonata Lymnaeidae) / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Бюллетень МОИП, отдел биол. – 1984. – Т. 89, вып. 2. – С. 58–70.

48. Круглов Н. Д. «Плащеносные» прудовики (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae), их происхождение и видовой состав / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Бюллетень МОИП. – 1985. – Т. 90, № 2. – С. 69–78.

49. Круглов Н. Д. Эндемичные *Lymnaea* подрода *Peregriana* в Сибирской подобласти Палеарктики / Н. Д. Круглов, Я. И. Старобогатов // Моллюски: систематика, экология и закономерности распространения : 7 Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков : автореф. докл. – Л.: Наука, 1983. – С. 139–141.

50. Крюков А. П. Взаимодействие серой и черной ворон (*Corvus cornix* L., *C. corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации: есть ли отбор против гибридов? / А. П. Крюков, В. Н. Блинов // Журн. общ. биологии. – 1989. – Т. 50, № 1. – С. 128–135.

51. Лазарева А. И. К систематике прудовиков (сем. Lymnaeidae, Gastropoda, Pulmonata) Казахстана / А. И. Лазарева // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун. – Л.: Наука, 1967. – С. 198–203.

52. Лазарева А. И. О систематике прудовиков Казахстана из группы *Lymnaea palustris* Müller (Gastropoda, Pulmonata) / А. И. Лазарева // Зоол. журн. – 1967. – Т. 46, № 9. – С. 198–203.

53. Левонтин Р. С. Генетические основы эволюции / Р. С. Левонтин. – М.: Мир, 1978. – 351 с.

54. Логвиненко Б. М. Об уровне сходства электрофоретических спектров миогенов разных видов и родов моллюсков семейства Unionidae / Б. М. Логвиненко, О. П. Кодолова // Зоол. журн. – 1983. – № 62, вып. 3. – С. 447–451.

55. Логвинов К. Т. Опасные явления погоды / К. Т. Логвинов // Природа Украинской ССР. Климат. – К.: Наукова думка, 1984. – С. 113–144.

56. Майр Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1968. – 597 с.

57. Майр Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1974. – 460 с.

58. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый 16 Междунар. ботан. Конгрессом (Сент-Луис, Миссури, июль-август 1999 г.). – СПб.: Изд-во СПХФА, 2001. – 210 с.

59. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание 4. – СПб., 2000. – 222 с.

60. Международный кодекс зоологической номенклатуры. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. – 223 с.

61. Межжерин С. В. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978 (Amphibia, Bufonidae) Средней Азии. Дифференциация географических форм и генетические связи диплоидных видов с тетраплоидным / С. В. Межжерин, Е. М. Писанец // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 3. – С. 342–352.

62. Межжерин С. В. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978 (Amphibia, Bufonidae) Средней Азии. Описание генных систем и уровень биохимического полиморфизма / С. В. Межжерин, Е. М. Писанец // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 1. – С. 43–53.

63. Межжерин С. В. Генетична різноманітність земноводних і плазунів / С. В. Межжерин, Т. І. Котенко, С. Ю. Морозов-Леонов // Біорізноманітність Дунайського Біосферного заповідника: збереження та управління. – К.: Наукова думка, 1999. – С. 217–226.

64. Межжерин С. В. Гибридные зоны / С. В. Межжерин, Е. В. Котенкова, А. Г. Михайленко // Домовая мышь: происхождение, распространение, систематика, поведение. – М.: Наука, 1994. – С. 37–50.

65. Межжерин С. В. Диффузии генов в гибридных популяциях зеленых лягушек *Rana esculenta* L., 1758 complex (Amphibia, Ranidae) Приднепровья / С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 3. – С. 358–364.

66. Межжерин С. В. Морфологическая изменчивость и дифференциация двуполого китайского (*Carassius auratus* L., 1758) и однополого серебряного (*C. gibelio* Bloch) карасей в водоемах Украины / С. В. Межжерин, С. В. Кокодий // Вестник зоологии. – 2009. – Т. 43, № 1. – С. 39–50.

67. Межжерин С. В. Мыши Северной Евразии: систематика и сравнительная молекулярная эволюция : автореф. дис. на соискание науч.

степени доктора биол. наук : спец. 03.00.08 «Зоология» / С. В. Межжерин. – К., 1997. – 48 с.

68. Межжерин С. В. Ресистематика моллюсков рода *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины: опыт решения проблемы на основе геногеографического подхода / С. В. Межжерин, Д. А. Гарбар, А. В. Гарбар // Доповіді Національної академії наук України. – 2006. – № 9. – С. 170–175.

69. Межжерин С. В. Систематическая ревизия мышей рода *Apodemus* Каур, 1829 (Rodentia, Muridae) / С. В. Межжерин // Вестник зоологии. – 1997. – № 4. – С. 29–41.

70. Межжерин С. В. Систематическая структура комплекса *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) s. lato: анализ аллозимных маркеров и морфометрических признаков / С. В. Межжерин, Д. А. Гарбар, А. В. Гарбар // Вестник зоологии. – 2005. – Т. 35, № 6. – С. 11–17.

71. Межжерин С. В. Таксономия и современные взгляды на систему домовых мышей Палеарктики / С. В. Межжерин // Домовая мышь: происхождение, распространение, систематика, поведение. – М.: Наука, 1994. – С. 15–27.

72. Межжерин С. В. Уровни аллозимной изменчивости амфимиктических видов карасей золотого *Carassius carassius* (L., 1758) и китайского *Carassius auratus* (L., 1758) в популяциях бассейнов Днепра и Северского Донца / С. В. Межжерин, С. В. Кокодий, А. В. Кулиш // Вісник українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2009. – Т. 7, № 1. – С. 66–73.

73. Межжерин С. В. Характер генных интрогрессий в гибридной зоне *Bombina bombina* (L., 1761) и *Bombina variegata* (L., 1758) (Amphibia, Discoglossidae) Прикарпатья / С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов, А. В. Янчуков // Доповіді Національної академії наук України. – 2001. – № 5. – С. 161–164.

74. Межжерин С. В. Щиповки (Cypriniformes: Cobitidae: *Cobitis*) водоемов Украины: генетические границы видов и естественная гибридизация / С. В. Межжерин, Л. И. Павленко // Науковий вісник Ужгородського університету. Сер. Біологія. – 2009. – Вип. 25. – С. 146–154.

75. Морозов-Леонов С. Ю. О гибридизации гребенчатого (*Triturus cristatus*) и дунайского (*Triturus dobrogicus*) тритонов в Закарпатье / С. Ю. Морозов-Леонов, С. В. Межжерин, Ф. Ф. Куртяк // Вестник зоологии. – 2003. – Т. 37, № 2. – С. 88–91.

76. Осинов А. Г. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных. Диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). Характеристика триплоидной формы / А. Г. Осинов, В. П. Васильев, Е. Д. Васильева // *Вопр. ихтиологии.* – 1990. – Т. 30, вып. 2. – С. 214–220.

77. Пloidность и генетическая структура гибридных популяций водных лягушек *Pelophylax esculentus* (L., 1758) complex (Amphibia, Ranidae) Украины / С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов, О. В. Ростовская [и др.] // *Цитология и генетика.* – 2010. – Т. 44, № 4. – С. 23–28.

78. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculentus*: доказательство методом проточной цитометрии / Л. Я. Боркин, А. Е. Виноградов, Ю. М. Розанов [и др.] // *Доклады АН СССР.* – 1987. – № 5. – С. 1261–1264.

79. Природа Украинской ССР. Климат / [Ред. Логвинов К. Т., Щербань М. И.]. – К.: Наук. думка, 1984. – 232 с.

80. Природные гибридные зоны как источник генетической изменчивости / А. П. Крюков, К. В. Коробицына, Л. В. Якименко [и др.] // *Инф. вестник ВОГиС.* – 2001. – № 16. – С. 4. – Режим доступа к журн. : http://www.bionet.nsc.ru/vogis/vestnik.php?f=2001&p=16_4

81. Реконструкция ареала вида на основе анализа географической изменчивости аллозимов прудовой лягушки *R. esculenta* (= *lessonae*) / С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов, О. В. Ростовская [и др.] // *Доповіді НАН України.* – 2010. – № 2. – С. 164–169.

82. Ростовська О. В. Географічні закономірності змін структури поселень гібридних зелених жаб *Pelophylax esculentus* complex (Linnaeus, 1758) в межах України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.08 «Зоологія» / О. В. Ростовська. – Київ, 2011. – 23 с.

83. Стадниченко А. П. Обзор фауны пресноводных моллюсков Крыма / А. П. Стадниченко // *Вестн. зоологии.* – 1979. – № 1. – С. 14–19.

84. Стадниченко А. П. О видовой самостоятельности *Lymnaea cornu* Gmelin, 1778 и *Lymnaea turricula* Held, 1836 (Gastropoda, Pulmonata) / А. П. Стадниченко // *Биол. науки.* – 1969. – № 11. – С. 7–13.

85. Стадниченко А. П. О роли новых и малоизвестных видов пресноводных моллюсков в жизненных циклах трематод // *Зоол. журн.* – 1983. – Т. 62, № 2. – С. 175–180.

86. Стадниченко А. П. Прудовиковообразные / А. П. Стадниченко // Фауна Украины. – К., 1990. – Т. 29, вып. 4. – 289 с.

87. Стадниченко А. П. Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Ascoloxidae) Украины / А. П. Стадниченко. – Киев: Центр учебной литературы, 2004. – 327 с.

88. Стадниченко А. П. Прудовиковые и чашечковые Украины / А. П. Стадниченко. – Житомир: ЖГПИ, 1995. – 123 с.

89. Стадниченко А. П. Прудовиковые и чашечковые Украины (биология, экология, полезное и вредное значение, методы исследования) / А. П. Стадниченко, Л. Е. Астахова, А. В. Катериненко. – Житомир: ЖГПИ, 1992. – 189 с. – Деп. в Укр. ИНТЭИ 28. 04. 92 г., № 490–Ук 92. 85.

90. Стадниченко А. П. Прудовиковые и чашечковые Украины (морфометрия, распространение, экология) / А. П. Стадниченко, Н. Н. Сластенко, Е. А. Янаки. – Житомир: ЖГПИ, 1992. – 193 с. – Деп. в Укр. ИНТЭИ 26. 06. 92 г., № 935–Ук 92. 91.

91. Стадниченко А. П. *Galba occulta* Jackiewicz, 1959 (Gastropoda, Pulmonata) – новый вид фауны СССР / А. П. Стадниченко // Зоол. журн. – 1968. – Т. 47, вып. 6. – С. 942–944.

92. Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски Gastropoda / Я. И. Старобогатов // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Планктон, бентос. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – С. 152–174.

93. Старобогатов Я. И. К построению системы пресноводных легочных моллюсков / Я. И. Старобогатов // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун. Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. – Л., 1967. – Т. 42. – С. 280–304.

94. Старобогатов Я. И. Система и филогения Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Basommatophora) / Я. И. Старобогатов // Проблемы зоологии. – Л.: Наука, 1976. – С. 79–81.

95. Старобогатов Я. И. Тип Mollusca – моллюски. Определитель пресноводных беспозвоночных (кроме насекомых) Европейской части СССР / Я. И. Старобогатов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. – С. 50–65.

96. Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара / Я. И. Старобогатов. – Л.: Наука, 1970. – 372 с.

97. Тарашук В. І. Фауна України. Т. 7. Земноводні і плазуни / В. І. Тарашук. – К.: Вид-во АН УРСР, 1959. – 246 с.

98. Хесин Р. Б. Непостоянство генома / Р. Б. Хесин. – М.: Наука, 1985. – 472 с.

99. Хохуткин И. М. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч. 1 / И. М. Хохуткин, М. В. Винарский, М. Е. Гребенников; под ред. И. А. Васильевой. – Екатеринбург: Гощицкий, 2009. – 162 с.

100. Янчуков А. В. Анализ трансекты гибридной зоны краснобрюхой (*Bombina bombina*) и желтобрюхой (*Bombina variegata*) жерлянок в Прикарпатье / А. В. Янчуков, С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов // Вестник зоологии. – 2002. – Т. 36, № 4. – С. 41–46.

101. Absence of Y-chromosome introgression across the hybrid zone between *Mus musculus domesticus* and *Mus musculus musculus* / F. Vanlerberghe, B. Dod, P. Boursot [et al.] // Genet. Res. – 1986. – V. 48. – P. 191–197.

102. Adamík P. Experimental evidence for species-specific habitat preferences in two flycatcher species in their hybrid zone / P. Adamík, S. Bures // Naturwissenschaften. – 2007. – V. 94, № 10. – P. 859–863.

103. Alexandrino P. J. Genetic polymorphism of a haemoglobin chain and adenosine deaminase in European shads: evidence for the existence of two distinct genetic entities with natural hybridization / P. J. Alexandrino, N. Ferrand, J. Rocha // J. Fish Biol. – 1996. – V. 48, Is. 3. – P. 447–456.

104. Alves M. J. Evolution in action through hybridization and polyploidy in an Iberian freshwater fish: a genetic review / M. J. Alves, M. M. Coelho, M. J. Collares-Pereira // Genetica. – 2001. – V. 111. – P. 375–385.

105. An intergeneric hybrid *Campostoma anonalun* × *Rhinichthys atratulus* from the Youghiogheny river Drainage, West Virginia / W. L. Goodfellow, R. P. Morgan, V. R. Stuffer [et al.] // Biochem. Syst. Ecol. – 1986. – V. 14, № 2. – P. 233–238.

106. Arnold M. L. Natural hybridization and evolution / M. L. Arnold. – Oxford. Univ. Press, 1996. – 232 p.

107. Assessing multilocus introgression patterns: a case study on the house mice X chromosome in Central Europe / M. Macholán, S. J. E. Baird, P. Dufková [et al.] // Evolution. – 2011. – V. 65, Is. 4. – P. 993–1010.

108. Asymmetric introgressive hybridization among Louisiana Iris species / M. L. Arnold, Sh. Tang, N. H. Marbin [et al.] // Genes. – 2010. – № 1. – P. 9–22.

- 109.** Avise J. C. Hybridization and introgression among species of sunfish (*Lepomis*): analysis by mitochondrial DNA and allozyme markers / J. C. Avise, N. C. Saunders // *Genetics*. – 1984. – V. 108. – P. 237–255.
- 110.** Avise J. C. *Phylogeography : The History and Formation of Species* / J. C. Avise. – Harvard University Press, Cambridge, MA, 2000. – 447 p.
- 111.** Avise J. C. The history and purview of phylogeography: a personal reflection / J. C. Avise // *Molecular Ecology*. – 1998. – V. 7. – P. 371–373.
- 112.** Ayala F. J. Darwinian versus non-Darwinian evolution in natural populations of *Drosophila* / F. J. Ayala // *Proc VI. Berkeley symp. math. stat. probl.* – 1972. – V. 5. – P. 302–395.
- 113.** Baker F. C. The fresh water Mollusks of Wisconsin. Pt. 1. Gastropoda / F. C. Baker // *Bulletin Wisconsin geol. Nat. Hist. Surv.* – 1928. – № 70. – P. 1–507.
- 114.** Baker F. C. *The Lymnaeidae of North and Middle America. Recent and fossil* / F. C. Baker. – Chicago: Acad. Sci., 1911. – 539 p.
- 115.** Bartley D. M. Genetic identification of native cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) and introgressive hybridization with introduced rainbow trout (*O. mykiss*) in streams associated with the Alvord basin, Oregon and Nevada / D. M. Bartley, G. A. Gall // *Copeia*. – 1991. – V. 3. – P. 854–859.
- 116.** Barton N. M. Analysis of hybrid zones / N. M. Barton, G. M. Hewitt // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* – 1985. – V. 16. – P. 113–148.
- 117.** Barton N. H. Rare electrophoretic variants in a hybrid zone / N. H. Barton, P. B. Halliday, G. M. Hewitt // *Heredity*. – 1983. – V. 50. – P. 139–146.
- 118.** Barton N. H. The role of hybridization in evolution / N. H. Barton // *Molecular Ecology*. – 2010. – V. 10. – P. 551–568.
- 119.** Berger L. Systematic and hybridization in the *Rana esculenta* complex / L. Berger // *Plenum Press New York and London*. – 1977. – P. 367–388.
- 120.** Berrebi P. An isozyme study of the natural cyprinid hybrid *Alburnus alburnus* x *Rutilus rubilio* in Greece / P. Berrebi, G. Cattaneo-Berrebi, A. Crivelli // *J. Fish Biol.* – 1989. – V. 34. – P. 307–313.
- 121.** Bhagwat S. A. Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? / S. A. Bhagwat, K. J. Willis // *J. Biogeography*. – 2008. – V. 35, Is. 3. – P. 464–482.

122. Bourguignat J. R. Notice monographique sur les limnees d'Europe du groupe de la *Limnaea stagnalis* / J. R. Bourguignat // Rev. Mag. Zool. – 1862. – Ser. 2, № 14. – P. 54–63.

123. Burch J. B. Freshwater snails (Mollusca Gastropoda) of North America / J. B. Burch. – Cincinnati, 1982. – 220 p.

124. Busack C. A. Introgressive hybridization in populations of Paiute cutthroat trout (*Salmo clarki seleniris*) / C. A. Busack, G. A. Gall // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1981. – V. 38. – P. 939–951.

125. Busby J. R. A bioclimatic analysis and prediction system / J. R. Busby // Nature Conservation : cost effective biological surveys and data analysis. – Canberra: CSIRO, 1991. – P. 64–68.

126. Buth D. G. Population differentiation and introgressive hybridization of the flannelmouth sucker and of hatchery and native stocks of the razorback sucker / D. G. Buth, R. W. Murphy, L. Ulmer // Tran. Am. Fish. Soc. – 1987. – V. 116. – P. 103–110.

127. Campton D. E. Natural hybridization between steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and coastal cutthroat trout (*Salmo clarki clarki*) in two Puget Sound streams / D. E. Campton, F. M. Utter // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1985. – V. 42. – P. 110–119.

128. Carr S. M. Direction of introgressive hybridization between species of North American deer (*Odocoileus*) as inferred from mitochondrial-cytochrome sequences / S. M. Carr, G. A. Hughes // J. Mam. – 1993. – V. 74, № 2. – P. 331–342.

129. Comparing clines on molecular and phenotypic traits in hybrid zones: a window a tension zone models / L. Gay, P.-A. Crochet, P. A. Bell [et al.] // Evolution. – 2008. – V. 62, Is. 11. – P. 2789–2806.

130. Coustau C. Genetic characterization of the hybridization between *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis* on the Atlantic coast of France / C. Coustau, F. Renaud, B. Delay // Marine Biology. – 1991. – V. 111, № 1. – P. 87–93.

131. Cracraft J. Species concepts and speciation analysis / J. Cracraft // Current ornithology. – N. Y.: Plenum Press. – 1983. – № 1. – P. 159–187.

132. Cytonuclear introgressive swamping and species turnover of bass after an introduction / J. C. Avise, P. C. Pierce, M. J. Van Den Avyle [et al.] // J. Hered. – 1997. – V. 88. – P. 14–20.

133. Darvish J. Genetic transition in the house mouse, *Mus musculus* of Eastern Iranian Plateau / J. Darvish, A. Orth, F. Bonhomme // *Folia Zool.* – 2006. – V. 55, № 4. – P. 349–357.

134. Distinctiveness in the face of gene flow: hybridization between specialist and generalist gartersnakes / B. M. Fitzpatrick, Ir. Placyk, M. L. Niemiller [et al.] // *Molecular Ecology.* – 2008. – V. 17, № 18. – P. 4107–4117.

135. Dobzhansky T. Genetics of the evolutionary process / T. Dobzhansky. – N. Y., L.: Columbia Univ. press, 1970. – 505 p.

136. Dowling T. E. Reproductive isolation and introgression between *Notropis cornutus* and *Notropis chrysocephalus* (Family Cyprinidae): comparison of Morphology, allozymes, and mitochondrial DNA / T. E. Dowling, G. R. Smith, W. M. Brown // *Evolution.* – 1989. – V. 43 (3). – P. 620–634.

137. Dowling T. E. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals / T. E. Dowling, C. L. Secor // *Annual Review of Ecology and Systematics.* – 1997. – Vol. 28. – P. 593–619.

138. Dufková P. Inheritance of selection and stochastic effects in the house mice hybrid zone / P. Dufková, M. Macholán, J. Piálek // *Evolution.* – 2011. – V. 65, Is. 4. – P. 993–1010.

139. Dufresne F. Hybridization and origin of polyploidy / F. Dufresne, P. Hebert // *Proc. Roy. Soc. Ser. B.* – 1994. – Vol. 258. – P. 141–146.

140. Dybowski B. Bemerkungen und Zusätze zur der Arbeit von Dr. W. Dybowski. Mollusken aus der Uferregion des Baikalsees / B. Dybowski // *Ежегодник зоол. музея АН.* – 1913. – Т. 17. – С. 165–190.

141. Dybowski W. Beitrag zur Kenntnis der Binnen Mollusken Littauens. Familia Limnophysidae / W. Dybowski // *Ежегодник зоол. музея АН.* – 1908. – Т. 13. – С. 267–302.

142. Dybowski W. Bemerkungen über die gegenwärtige systematik der Süßerschnecken / W. Dybowski // *Nachr. Bl. Deutsch. Mai. Ges.* – 1903. – № 35. – S. 130–145.

143. Echelle A. A. Genetic introgression of endemic taxa by non-natives: A case study with Leon Springs pupfish and sheephead minnow / A. A. Echelle, A. F. Echelle // *Con. Biol.* – 1997. – V. 11 (1). – P. 153–161.

144. Echelle A. A. Rapid, geographically extensive genetic introgression after secondary contact between two pupfish species (Cyprinodon, Cyprinodontidae) / A. A. Echelle, P. J. Connor // *Evolution.* – 1989. – V. 43. – P. 717–727.

145. Elder H. Y. Natural hybrids of the African cichlid fishes *Tilapia spilurus nigra* and *T. leucosticta*: a case of hybrid introgression / H. Y. Elder, D. J. Garrod, P. J. Whitehead // Biological Journal of the Linnean Society. – 1971. – V. 3 (2). – P. 103–146.

146. European colonization by the spined loach (*Cobitis taenia*) from Ponto-Caspian refugia based on mitochondrial DNA variation / M. A. Culing, K. Janko, A. Boron [et al.] // Molecular Ecology. – 2006. – № 15. – P. 173–190.

147. Evans N. J. Biochemical variation and shell shape in populations of the fresh-water snail *Lymnaea peregra* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) from south-west Ireland / N. J. Evans // Biol. J. Lin. Soc. – 1989. – V. 36, №1–2. – P. 65–78.

148. Evolution of mosaic hybrid zone between invasive and endemic species of Cyprinidae through space and time / C. Costedoat, N. Pech, M. Salducci [et al.] // Biol. J. of the Linnean Society. – 2005. – V. 85. – P. 135–155.

149. Evolutionary implications of a high selfing rate in the freshwater snail *Lymnaea truncatula* / S. Trouvé, L. Degen, F. Renaud [et al.] // J. Evolution. – 2003. – V. 57, № 10. – P. 2303–2314.

150. Fontenot B. E. Nuclear-mitochondrial discordance and gene flow in a recent radiation of toads / B. E. Fontenot, R. Makowsky, P. T. Chippindale // Mol. Phyl. Evol. – 2011. – V. 59, Is. 1. – P. 68–80.

151. Gante H. Introgressive hybridisation between two Iberian *Chondrostoma* species (Teleostei, Cyprinidae) revisited: new evidence from morphology, mitochondrial DNA, allozymes and NOR-phenotypes / H. Gante, M. Collares-Pereira, M. Coelho // Folia Zoologica. – 2004. – V. 53, № 4. – P. 423–432.

152. Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization / C. L. Nesbø, T. Fossheim, L. A. Vøllestad [et al.] // Molecular Ecology. – 1999. – V. 8, Is. 9. – P. 1387–1404.

153. Genetic variability and drift load in populations of an aquatic snail / M. Puurtinen, K. E. Knott, S. Suonpää [et al.] // J. Evolution. – 2004. – V. 58, № 4. – P. 749–756.

154. Genetical variation and polyphyletic origin in Japanese *Mus musculus* / F. Bonhomme, N. Miyashita, P. Boursot [et al.] // Heredity. – 1989. – V. 63. – P. 299–308.

155. Genetics of hybridization between the pocket gophers *Thomomys bottae* and *Thomomys townsendii* in Northeastern California / J. L. Patton,

M. E. Smith, R. D. Price [et al.] // Great Basin Naturalist. – 1984. – V. 44, № 3. – P. 431–440.

156. Genome constitution and reproductive biology of hybrid salamanders, genus *Ambystoma*, on Kelleys Island in Lake Erie / J. P. Bogart, L. A. Lowcock, C. W. Zeyl [et al.] // Can. J. Zool. – 1987. – Vol. 65, № 9. – P. 2188–2201.

157. Gergus E. Natural hybridization among distantly related toads (*Bufo alvaris*, *Bufo cognatus*, *Bufo woodhousii*) in Central Arizona / E. Gergus, K. B. Malmos, B. K. Sullivan // Copeia. – 1999. – V. 2. – P. 281–286.

158. Giuffra E. Phylogenetic relationships and introgression patterns between incipient parapatric species of Italian brown trout (*Salmo trutta* L. complex) / E. Giuffra, R. Guyomard, G. Forneris // Molecular Ecology. – 1996. – V. 5, Is. 2. – P. 207–220.

159. Glöer P. Die Sübwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung / P. Glöer. – Conch Books, 2002. – 327 s.

160. Glöer P. Süßwassermollusken / P. Glöer, C. Meier-Brook. – Hamburg: DJN, 1998. – 136 s.

161. Gompert Z. Bayesian estimation of genomic clines / Z. Gompert, C. A. Buerkle // Molecular Ecology. – 2011. – V. 20, Is. 10. – P. 2111–2127.

162. Graham J. H. Genomic coadaptation and developmental stability within introgressed populations of *Enneacanthus gloriosus* and *E. obesus* (Pisces, Centrarchidae) / J. H. Graham, J. D. Felley // Evolution. – 1985. – V. 39 (1). – P. 104–114.

163. Gregg R. E. Introgressive hybridization of tilapias in Zimbabwe / R. E. Gregg, J. H. Howard, F. Snhonhiwa // J. Fish Biol. – 1998. – V. 52, Is. 1. – P. 1–10.

164. Haas F. Habitat preferences and positive assortative mating in an avian hybrid zone / F. Haas, J. Knappe, A. Brodin // J. Avian Biol. – 2010. – V. 41, Is. 3. – P. 237–247.

165. Harris H. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics / H. Harris, D. A. Hopkinson. – Amsterdam: North-Holland, 1976. – 257 p.

166. Harrison R. G. Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries / R. G. Harrison, D. M. Rand // Speciation and its consequences. – New-York: Sinauer Press, 1989. – P. 111–133.

167. Hewitt G. M. A climate for colonization / G. M. Hewitt // Heredity. – 2004. – V. 92. – P. 1–2.

168. Hewitt G. M. Speciation, hybrid zones and phylogeography: or seeing genes in space and time / G. M. Hewitt // *Molecular Ecology*. – 2001. – V. 10. – P. 537–549.

169. Hewitt G. M. The genetic legacy of the Quaternary ice ages / G. M. Hewitt // *Nature*. – 2000. – V. 405. – P. 907–913.

170. Hewitt G. M. The subdivision of species by hybrid zones / G. M. Hewitt // *Speciation and its consequences*. – New-York: Sinauer Press, 1989. – P. 85–110.

171. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes / C. Brunhoff, K. E. Galbreath, V. B. Fedorov [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2003. – V. 12. – P. 957–968.

172. Hubbs C. L. Hybridization between fish species in nature / C. L. Hubbs // *Syst. Zool.* – 1955. – V. 4. – P. 1–20.

173. Hubendick B. Recent Lymnaeidae, their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution / B. Hubendick // *Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.* – 1951. – Vol. 3, № 1. – P. 1–223.

174. Hudes V. Neue Erkenntnisse über die Schnecken der Gesamtart *Galba palustris* (Müll, 1774) aus der Tschechoslowakei / V. Hudes, J. Brabenec // *Folia parasitol.* – 1966. – Bd. 13, № 2. – S. 132–143.

175. Hunt W. G. Biochemical genetics of hybridisation in European house mice / W. G. Hunt, R. K. Selander // *Heredity*. – 1973. – V. 31. – P. 11–33.

176. Hybridization in coral reef fishes: introgression and bi-directional gene exchange in *Thalassoma* (family Labridae) / S. M. Yaakub, D. R. Bellwood, L. van Herwerden [et al.] // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2006. – V. 40. – P. 84–100.

177. Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in Western Ukraine: comparisons across transects and over time / A. Yanchukov, S. Hofman, J. M. Szymura [et al.] // *Evolution*. – 2006. – V. 60, № 3. – P. 583–600.

178. Ice age cloning – comparison of the Quaternary evolutionary histories of sexual and clonal forms of spiny loaches (*Cobitis*, Teleostei) using the analysis of mitochondrial DNA variation / K. Janko, M. A. Culing, P. Rab [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2005. – V. 14. – P. 2991–3004.

179. Insights into the relationships of Palearctic and Nearctic lymnaeids (Mollusca: Gastropoda) by rDNA ITS-2 sequencing and phylogeny of stagnicoline intermediate host species of *Fasciola hepatica* / M. D. Bargues, P. Horák, R. A. Patzner [et al.] // Parasite. – 2003. – V. 10, № 3. – P. 243–255.

180. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics / J. C. Avise, J. Arnold, R. M. Ball [et al.] // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1987. – V. 18. – P. 489–522.

181. Introgression among apache, cutthroat, and rainbow trout in Arizona / G. J. Carmichael, J. N. Hanson, M. E. Schmidt [et al.] // Trans. Amer. Fish. Soc. – 1993. – V. 122. – P. 121–130.

182. Introgressive différentielle des génomes nucléaires et mitochondriaux chez deux sous-espèces de souris / P. Boursot, F. Bonhomme, J. Britton-Davidian [et al.] // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. – 1984. – V. 299. – P. 691–693.

183. Introgressive hybridization between dolly varden *Salvelinus malma* and white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* on Hokkaido Island, Japan / S. Yamamoto, S. Kitano, K. Maekawa [et al.] // J. Fish Biol. – 2006. – V. 68, Supl. A. – P. 68–85.

184. Jackiewicz M. Badania nad zmiennością i stanowiskiem systematycznym *Galba palustris* O. F. Müll / M. Jackiewicz // Prace Famis. biol. Poznan. Towarz. Pzyjaciol nauk. – 1959. – T. 19, № 3. – 54 s.

185. Jackiewicz M. European species of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Basommatophora) / M. Jackiewicz // Genus. – 1998. – Vol. 9, № 1. – 93 p.

186. Jeffreys A. J. Individual-specific «fingerprints» of DNA / A. J. Jeffreys, V. Wilson, S. L. Thein // Nature. – 1985. – V. 316. – P. 76–79.

187. Jeffreys A. J. Hypervariable «minisatellite» regions in human DNA / A. J. Jeffreys, V. Wilson, S. L. Thein // Nature. – 1985. – V. 314. – P. 67–73.

188. Karrenberg S. Genetic and ecological differentiation in the hybridizing champions *Silene dioica* and *S. latifolia* / S. Karrenberg, A. Favre // Evolution. – 2008. – V. 62, Is. 4. – P. 763–773.

189. Kat P. W. Hybridization in a Unionid faunal suture zone / P. W. Kat // Malacologia. – 1986. – V. 27, № 1. – P. 107–125.

190. Katoh H. M. Genetic evidence for natural hybridization and apparent introgression between freshwater snail species (*Viviparus ater* and *V. contectus*) / H. M. Katoh, G. Ribí // J. Evol. Biol. – 1996. – V. 9. – P. 67–82.

191. King J. L. Non-Darwinian evolution: random fixation of electively neutral mutations / J. L. King, Y. H. Jukes // *Science*. – 1969. – V. 164. – P. 788–798.

192. Klinbergenberg C. P. Introgressive hybridization between two species of waterstriders (Hemiptera: Gerridae: Limnoporus): geographical structure and temporal change of a hybrid zone / C. P. Klinbergenberg, J. R. Spence, C. K. Mirth // *J. Evol. Biol.* – 2000. – V. 13. – P. 756–765.

193. Kocher T. D. Further genetic analyses of a hybrid zone between leopard frogs (*Rana pipiens* complex) in Central Texas / T. D. Kocher, R. D. Sage // *Evolution*. – 1986. – V. 40, № 1. – P. 21–33.

194. Kruglov N. D. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part 1 / N. D. Kruglov, Y. I. Starobogatov // *Ruthenica*. – 1993. – Vol. 3, № 1. – P. 65–92.

195. Kuchta S. R. Contact zones and species limits: Hybridization between lineages of the California newt, *Taricha torosa*, in the Southern Sierra Nevada / S. R. Kuchta // *Herpetologica*. – 2007. – V. 63, № 3. – P. 332–350.

196. Leaniz C. G. Natural hybridization between Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in northern Spain / C. G. Leaniz, E. Verspoor // *J. Fish Biol.* – 1989. – V. 34, Is. 1. – P. 41–46.

197. Locard A. Les coquilles des eaux douces et saumtres de France / A. Locard. – Paris, 1893. – 327 p.

198. Martinez-Meyer E. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions / E. Martinez-Meyer // *Biodiversity Informatics*. – 2005. – I. 2. – P. 42–55.

199. McKittrick M. C. Species concepts in ornithology / M. C. McKittrick, R. M. Zink // *Condor*, 1987. – V. 90. – P. 1–14.

200. Mebert K. Good species despite massive hybridization: genetic research on the contact zone between the watersnakes *Nerodia sipedon* and *N. fasciata* in the Carolinas, USA / K. Mebert // *Molecular Ecology*. – 2008. – V. 17, Is. 8. – P. 1918–1929.

201. Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization / D. T. Bilton, P. M. Miroll, S. Mascheretti [et al.] // *Proc. R. Soc. Lond. B*. – 1998. – V. 265. – P. 1219–1226.

202. Meier-Brook C. *Catascopia*, a new genus for three Nearctic and one Palearctic stagnicoline species (Gastropoda: Lymnaeidae) / C. Meier-Brook, M. D. Barges // *Folia Malacologica*. – 2002. – №10 (2). – P. 83–84.

203. Mezhzherin S. V. The house mice, *Mus musculus* s. l., hybrid zone of Transcaucasus / S. V. Mezhzherin, E. V. Kotenkova, A. G. Mikhailenko // *Z. Säugetierkunde*. – 1998. – V. 63. – S. 154–168.

204. Mishta A. V. Karyotypic variation of the common shrew *Sorex araneus* in Belarus, Estonia, Latvia, Lithuania and Ukraine / A. V. Mishta, J. B. Searle, J. M. Wojcik // *Acta Theriologica*. – 2000. – V. 45, S. 1. – P. 47–58.

205. Molecular systematics, hybridization, and phylogeography of the *Bufo americanus* complex in Eastern North America / S. E. Masta, B. K. Sullivan, T. Lamb [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2002. – V. 24 (2). – P. 302–314.

206. Nagel K.-O. Population genetics and systematics of European Unionoidea / K.-O. Nagel, G. Badino // *Ecol. Stud.* – 2001. – V. 145. – P. 51–79.

207. Nagel K.-O. Population genetics of European Anodontinae (Bivalvia: Unionidae) / K.-O. Nagel, G. Badino, B. Alessandria // *J. Moll. Stud.* – 1996. – V. 62. – P. 343–357.

208. Nagel K.-O. Systematics of European naiads (Bivalvia: Margaritidae and Unionidae): a review and some new aspects / K.-O. Nagel, G. Badino, G. Celebrano // *Malacol. Rev.* – 1998. – Supl. 7 (Bivalvia I). – P. 83–104.

209. Nyngi D. W. Recent introgressive hybridization revealed by exclusive mtDNA transfer from *Oreochromis leucostictus* (Trewavas, 1933) to *Oreochromis niloticus* / D. W. Nyngi, J.-F. Agnès // *J. Fish Biol.* – 2007. – V. 70, Is. sa. – P. 148–154.

210. On the hybrid zone between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* in Livada Forest, North-Western Romania / S. D. Covaiciu-Marcov, S. Ferenti, H. V. Bogdan [et al.] // *Biharean Biologist*. – 2009. – V. 3, № 1. – P. 5–12.

211. Peacock F. C. Serum protein electrophoresis in acrilamide gel patterns from normal human subjects / F. C. Peacock, S. L. Bunting, K. G. Queen // *Science*. – 1965. – Vol. 147. – P. 1451–1455.

212. Phylogenetic relationships and natural hybridization in rabbitfishes (Teleostei: Siganidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA analyses / K. Kuriwa, N. Hanzawa, T. Yoshino [et al.] // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2007. – V. 45 (1). – P. 69–80.

- 213.** Phylogeography and introgressive hybridization: chipmunks (genus *Tamias*) in the northern Rocky Mountains / J. M. Good, J. R. Demboski, D. W. Nagorsen [et al.] // *Evolution*. – 2003. – V. 57, № 8. – P. 1900–1916.
- 214.** Pierce P. C. Hybridization between introduced spotted bass and smallmouth bass in reservoirs / P. C. Pierce, M. J. Van Den Avyle // *Tran. Am. Fish Soc.* – 1997. – V. 126. – P. 939–947.
- 215.** Pipas J. C. Hybridization between redeye bass and smallmouth bass in Tennessee Streams / J. C. Pipas, F. J. Bulow // *Tran. Am. Fish. Soc.* – 1998. – V. 127. – P. 141–146.
- 216.** Ploidy levels in silverside fishes (Atherinidae, Menidia) on the Texas coast: flow-cytometric analysis of the occurrence of allotriploidy / A. A. Echelle, A. F. Echelle, L. E. DeBault [et al.] // *J. Fish Biol.* – 1988. – V. 32, Is. 6. – P. 835–844.
- 217.** Post-ice age recolonization and differentiation of *Fucus serratus* L. (Phaeophyceae; Fucales) populations in Northern Europe / J. A. Coyer, A. F. Peters, W. T. Stam [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2003. – 12 (7). – P. 1817–1829.
- 218.** Rajabi-Maham H. Phylogeography and postglacial expansion of *Mus musculus domesticus* inferred from mitochondrial DNA coalescent, from Iran to Europe / H. Rajabi-Maham, A. Orth, F. Bonhomme // *Molecular Ecology*. – 2008. – V. 17, Is. 2. – P. 627–641.
- 219.** Rakocinski C. F. Hybridization and introgression between *Campostoma oligolepis* and *C. anomalum pullum* (Cypriniformes: Cyprinidae) / C. F. Rakocinski // *Copeia*. – 1980. – V. 4. – P. 584–594.
- 220.** Reeve L. A. *Conchogia iconica* / L. A. Reeve. – 1884. – 259 p.
- 221.** Remigio E. A. Molecular phylogenetic relationships in the aquatic snail genus *Lymnaea*, the intermediate host of the causative agent of fascioliasis: insights from broader taxon sampling / E. A. Remigio // *Parasitol. res.* – 2002. – V. 88, № 7. – P. 687–696.
- 222.** Remigio E. A. Molecular systematics of the freshwater snail family Lymnaeidae (Pulmonata, Basommatophora) utilizing mitochondrial ribosomal DNA sequences / E. A. Remigio, B. Blair // *J. Moll. Stud.* – 1997. – № 63. – P. 173–185.
- 223.** Repeated sampling detects gene flow in a flightless ground beetle in a fragmented landscape / C. Drees, S. Hübner, A. Matern [et al.] // *Hereditas*. – 2011. – V. 148, S. 1. – P. 36–45.

224. Replicated hybrid zones of *Xiphophorus swordtails* along an elevational gradient / W. Culumber, H. S. Fisher, M. Tobler [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2011. – V. 20, Is. 2. – P. 342–356.

225. Rosenfield J. A. Asymmetric hybridization and introgression between pink salmon and chinook salmon in the Laurentian Great Lakes / J. A. Rosenfield // *Trans Amer. Fish. Soc.* – 2000. – V. 129, №3. – P. 670–679.

226. Sage D. E. Hybridization between species of the *Rana pipiens* complex in Central Texas / D. E. Sage, R. K. Selander // *Evolution*. – 1979. – V. 33. – P. 1069–1088.

227. Saitoh K. Extensive hybridization and tetraploidy in spined loach fish / K. Saitoh, W.-J. Chen, R. L. Mayden // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2010. – V. 56, № 3. – P. 1001–1010.

228. Saitoh K. Mitochondrial gene introgression between spined loaches via hybridogenesis / K. Saitoh, I.-S. Kim, E.-H. Lee // *Zool. Sci.* – 2004. – V. 21. – P. 795–798.

229. Scale-independent criteria and scale-dependent agents determining the structure of a ground cricket mosaic hybrid zone (*Allonemobius socius* – *Allonemobius fasciatus*) / C. L. Ross, G. H. Benedix, C. Garcia [et al.] // *Biol. J. Linn. Soc.* – 2008. – V. 94, № 4. – P. 777–796.

230. Schultz R. J. Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other Vertebrates / R. J. Schultz // *Amer. Natur.* – 1969. – V. 103. – P. 605–619.

231. Schwartz F. I. World literature to fish hybrids with an analysis by family, species, and hybrid / F. I. Schwartz // *Gulf Coast Res. Lab.* – 1972. – V. 3, Is. 1. – 328 p.

232. Scribner K. Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference / K. Scribner, K. Page, M. Bartron // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. – 2000. – V. 10 (3). – P. 293–323.

233. Secondary contact between *Lycaeides idas* and *L. melissa* in the Rocky Mountains: extensive admixture and a patchy hybrid zone / Z. Gompert, L. K. Lucas, J. A. Fordyce [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2010. – V. 19, Is. 15. – P. 3171–3192.

234. Senn H. V. Variable extent of hybridization between invasive sika (*Cervus nippon*) and native red deer (*C. elaphus*) in a small geographical area / H. V. Senn, J. M. Pemberton // *Molecular Ecology*. – 2009. – V. 18, № 5. – P. 862–876.

235. Servain G. Histoire Malacologique du Lac Balaton en Hongrie / G. Servain. – Poissy, 1881. – 126 p.

236. Simpson G. G. Evolution and geography an essay on historical biogeography, with special reference to mammals / G. G. Simpson. – Oregon State System of Higher Education. – 1953. – 156 p.

237. Spiridonova L. N. Discordance in the distribution of markers of different inheritance systems (nDNA, mtDNA, and Chromosomes) in the superspecies complex *Mus musculus* as a result of extensive hybridization in Primorye / L. N. Spiridonova, K. V. Kiselev, K. V. Korobitsyna // Rus. J. Genet. – 2011. – V. 47, № 1. – P. 100–109.

238. Strong reproductive barriers in a narrow hybrid zone of West-Mediterranean green toads (*Bufo viridis* subgroup) with Plio-Pleistocene divergence / C. Colliard, G. F. Turrisi, N. Perrin [et al.] // Evolutionary Biology. – 2010. – V. 10. – P. 232–248.

239. Svenning J.-C. Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe / J.-C. Svenning, F. Skov // Global Ecology and Biogeography. – 2007. – V. 16. – P. 234–245.

240. Szymura J. M. Genetic analysis of a hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata* near Cracow in Southern Poland / J. M. Szymura, N. H. Barton // Evolution. – 1986. – V. 40. – P. 1141–1159.

241. The effect of marker choice on estimated levels of introgression across an avian (Pipridae: *Manacus*) hybrid zone / T. Yuri, R. W. Jernigan, R. T. Brumfield [et al.] // Molecular Ecology. – 2009. – V. 18 (23). – P. 4888–4903.

242. The variable genomic architecture of isolation between hybridizing species of house mice / K. C. Teeter, L. M. Thibodeau, Z. Gompert [et al.] // Evolution. – 2010. – V. 64, № 2. – P. 472–485.

243. Thiele J. Handbuch der systematische Weichtierkunde / J. Thiele // Jena, 1931. – Bd. 1. – Teil 2. – P. 377–778.

244. Usher A. V. Window of opportunity: an episode of recruitment in a *Banksia* hybrid zone demonstrates continuing hybridization and phenotypic plasticity / A. V. Usher, R. J. Whelan, D. J. Ayre // Annals of Botany. – 2010. – V. 105, № 3. – P. 419–429.

245. Vedenina V. Variation in complex courtship traits across a hybrid zone between grasshopper species of the *Chorthippus albomarginatus* group / V. Vedenina // Biol. J. Lin. Soc. – 2011. – V. 102, Is. 2. – P. 275–291.

246. Veith M. Climatic oscillations triggered post Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae) / M. Veith, J. Kosuch, M. Vences // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2003. – № 26. – P. 310–327.

247. Verspoor E. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence / E. Verspoor, J. Hammart // *J. Fish Biol.* – 1991. – V. 39, Is. sa. – P. 309–334.

248. Weiss S. Phylogeography of Southern European refugia. Evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity / S. Weiss, N. Ferrand. – Springer, 2007. – 378 s.

249. Westerlund C. A. Fauna der in der Palaarctischen Region lebenden Binnencinchylien. 5. Fam. Succineidae, Auriculidae, Lymnaeidae, Cyclostomidae und Hydrocenidae / C. A. Westerlund. – Lund: H. Ohlssons Buch dr., 1985. – 135 p.

250. Whitmore D. H. Introgressive hybridization of smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) and Guadalupe bass (*M. treculi*) / D. H. Whitmore // *Copeia*. – 1983. – V. 3. – P. 672–679.

251. Widespread unidirectional transfer of mitochondrial DNA: a case in western Palaeartic water frogs / J. Plötner, T. Uzzell, P. Beerli [et al.] // *J. Evol. Biol.* – 2008. – V. 21, Is. 3. – P. 668–681.

252. Wood A. B. Fertility of roach × bream hybrids, *Rutilus rutilus* (L.) × *Abramis brama* (L.), and their identification / A. B. Wood, D. R. Jordan // *J. Fish Biol.* – 1987. – V. 30, Is. 3. – P. 249–261.

253. Woodruff D. F. Genetic anomalies associated with *Cerion* hybrid zones: the origin and maintenance of new electromorphic variants called hybridzymes / D. F. Woodruff // *J. Linn. Soc.* – 1989. – V. 36, № 3. – P. 281–294.

254. Zilch A. *Euthyneura Gastropoda* / A. Zilch // *Handbuch der Paläozoologie*. – 1959–1960. – Bd. 6. – T. 2, № 12. – S. 1–834.