

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
ОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

**ЕСТЕСТВЕННЫЕ
НАУКИ
И
ЭКОЛОГИЯ**

ЕЖЕГОДНИК

ВЫПУСК 13

Межвузовский сборник научных трудов

Омск – 2008

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ, ГЕНЕТИКА, ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

М. В. Винарский

Омский государственный педагогический университет

ВЕРОЯТНЫЕ ПУТИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ (MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA), ОБИТАЮЩИХ ВНЕ ГИГАНТСКИХ ОЗЕР

Несмотря на сравнительно хорошую изученность пресноводных легочных моллюсков, процессы видообразования в этой группе животных остаются в целом мало понятными. Подавляющее большинство работ в этой области выполнено на материале малакофаун крупных древних озер (ancient lakes в англоязычной литературе), существующих сотни тысяч и миллионы лет. Давно известно, что в водоемах такого типа нередко формируются высокоэндемичные фауны, в которых представлены целые «букеты» видов, возникшие в ходе широкой адаптивной радиации. В древних озерах малакофауна развивается на протяжении многих геологических эпох, а непрерывность геологической летописи озерных отложений позволяет проследить эволюцию филетических линий. Это имеет значение не только для малакологии, но и для эволюционной теории. Хрестоматийным примером этого рода является эволюция плиоценовых моллюсков рода *Viviparus* в озерах юга Европы (рис. 1), детально прослеженная известным палеонтологом М. Неймайром [19]. Работу Неймайра неоднократно цитировали для доказательства правоты дарвинизма [6]. Однако во второй половине XX в. данные об ископаемых пресноводных моллюсках бассейна оз. Туркана в Кении послужили фактическим материалом для подтверждения уже неदारвиновской эволюционной концепции «прерывистого равновесия» [64]¹.

Работы о видообразовании моллюсков в крупных древних озерах выходят в свет с достаточной регулярностью [25; 30; 31; 35; 37; 39; 40]. Что же касается широко распространенных и совершенно обычных видов легочных моллюсков, обитающих вне гигантских озер, таких как обыкновенный прудовик (*Lymnaea stagnalis*) или роговая катушка (*Planorbium corneum*), то об их происхождении до сих пор ничего определенного сказать невозможно.

Данная работа носит преимущественно обзорный характер. Её цель – рассмотреть возможные механизмы видообразовательного процесса у пресноводных Pulmonata, основываясь на данных таксономии, палеонтологии и эволюционной теории. Иллюстрации взяты из материалов по тем группам, которые представлены в малакофауне Западной Сибири и непосредственно изучаются автором.

1. Что может рассказать геологическая летопись о процессе видообразования пресноводных моллюсков?

¹ Н. Voeger [39], однако, замечает, что во второй половине XX в. неймайровские эволюционные ряды (см. рис. 1) получили принципиально иную интерпретацию. Многие современные авторы рассматривают приведенные Неймайром «мутации» (= последовательно сменявшие друг друга виды) не как самостоятельные виды, а как внутривидовые формы изменчивости небольшого числа полиморфных видов. То же относится и к эволюционным рядам Уиллиамсона из Турканского бассейна, авторская интерпретация которых неоднократно подвергалась серьезной критике [33; 38; 44].

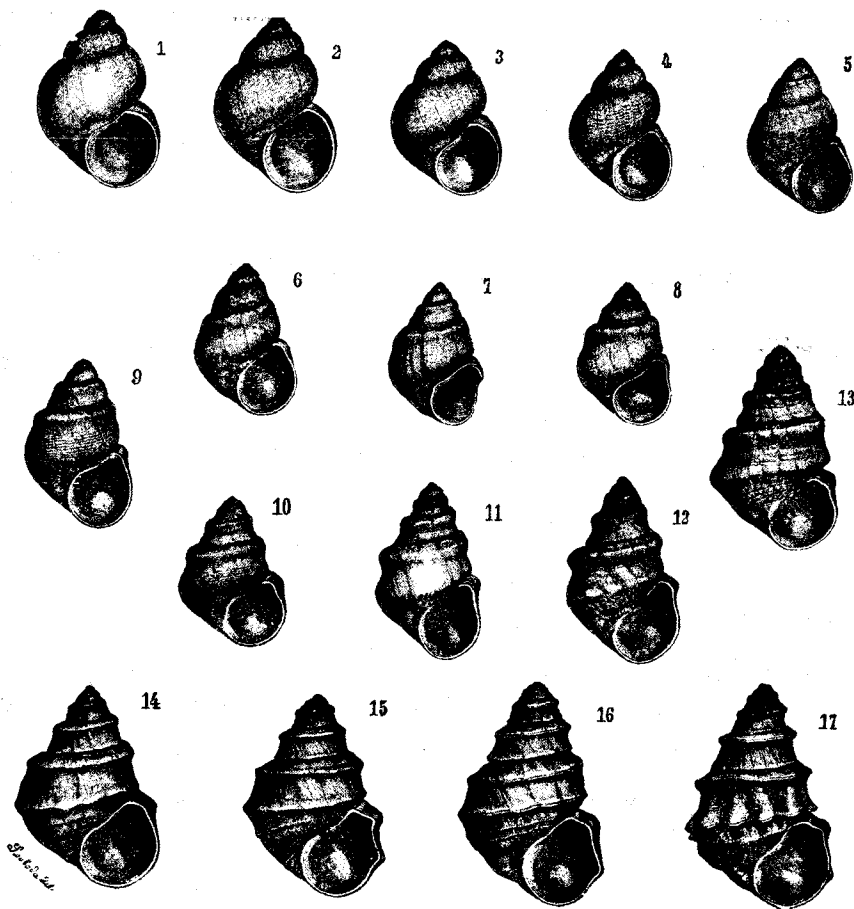


Рис. 1. Последовательный ряд развития палюдин (*Viviparus*) из плиоценовых отложений Западной Славонии стал широко цитируемым примером непрерывной последовательности видообразовательного процесса (из [19])

Палеонтологические данные со времен Дарвина признаются одним из важнейших источников информации для эволюционной биологии. В частности, изучение ископаемых организмов дает возможность реконструировать родословные ныне живущих таксонов путем нахождения переходных форм, связывающих потомков и предков. С другой стороны, возможности палеонтологии ограничены спецификой ископаемого материала. Геологическая летопись неполна, содержит большие разрывы, а корреляция слоев, изучаемых геологами в отдаленных местностях, часто бывает затруднена, из-за чего возникают противоречия в датировке относительного возраста таксонов [23]. Далее, как отмечалось палеонтологами ещё во времена Дарвина, переходные формы сравнительно редко обнаруживаются в геологической летописи. Изучение ископаемых практически не дает реальной возможности проследивать такие явления, как естественный отбор и видообразование, ибо «разрешающая способность геологической летописи даже в исключительных случаях не превышает нескольких десятилетий» [33, с. 25]. Одно из немногих исключений представляют непрерывные серии озерных отложений, накапливавшиеся на протяжении нескольких геологических периодов (см. выше).

Однако для видов Pulmonata, возникших и обитающих вне гигантских древних озер, вероятность попадания в такие серии очень мала. Как неоднократно подчеркивалось [39; 48; 57], большинство видов легочных гастропод заселяют преимущественно кратковременно существующие местообитания, такие как сравнительно мелководные озера, срок существования которых не превышает тысяч или десятков тысяч лет, а обычно – гораздо меньше. Считается, что в таких условиях микроэволюционный процесс, раз начавшись, быстро прерывается и не доходит до своего завершения, т. е. возникновения новых видов. Синтетическая теория эволюции, рассматривающая микроэволюцию как очень медленный процесс накопления незначительных изменений в популяциях [6], объясняет это малым числом поколений, успевающих сменить друг друга за время существования водоема. Однако этого времени вполне достаточно для возникновения «микрореографической»

межпопуляционной изменчивости [47; 48]. Но и это случается далеко не всегда, потому что как бы хорошо ни были изолированы пресноводные водоемы в пространстве, некоторый обмен генами между населяющими их популяциями все-таки происходит. Известно много способов перемещения пресноводных животных из одного изолированного водоема в другой. В частности, описаны многочисленные случаи переноса пресноводных моллюсков водоплавающими птицами, рыбами, земноводными, крупными насекомыми и даже транспортными средствами человека [28; 53; 56]). Одно из наиболее ранних описаний переноса пресноводных легочных моллюсков птицами и летающими насекомыми принадлежит Ч. Дарвину и включено в XIII главу его «Происхождения видов» [9] (см. также [8]).

Нужно отметить также, что палеонтологи, изучающие ископаемых моллюсков, вынуждены работать только с признаками раковины, так как части мягкого тела сохраняются лишь в исключительно редких случаях (хотя недавно описано строение фоссилизированных мягких тканей морской гастроподы из силурийских отложений возрастом около 425 млн лет, см. [59]). Для описания видов пресноводных Pulmonata и их надежной идентификации в последующем признаки раковины недостаточны. Известны случаи, когда два надвидовых таксона легочных моллюсков обладают различным планом строения совокупительного аппарата, но практически неразличимы по форме и размерам раковины [13]. В настоящее время новые виды Pulmonata крайне редко описывают только на основе конхологии [4].

Это означает, что определения видовой принадлежности Pulmonata только по признакам раковины следует признавать *вероятностными*, причем не существует, видимо, никакой возможности априорно оценить вероятность ошибочного определения. С точки зрения неонтолога, нахождение в слоях горных пород раковин, отличающихся от современных видов, ещё не является абсолютным доказательством их видовой самостоятельности, так как внутривидовая изменчивость конхологических признаков может быть очень велика (см., например, [3]), но оценить её размах на палеонтологическом материале довольно трудно. То же верно и для обратных случаев, когда в ископаемом состоянии обнаруживаются раковины, определяемые как принадлежащие современным видам и родам. Известны ситуации, когда ископаемые виды, отнесенные к современным родам, например *Viviparus*, на деле оказывались представителями совсем других – и уже давно вымерших – таксонов [29].

Учитывая возможность ошибочного отнесения ископаемых раковин к современным видам, можно все-таки попытаться использовать палеонтологические данные для приблизительного определения абсолютного возраста ныне живущих таксонов пресноводных моллюсков.

Анализ палеонтологических публикаций позволяет предполагать, что многие широко распространенные ныне виды существуют как минимум с позднего неогена. Например, в отложениях новостаничной свиты, стратотип которой расположен в окрестностях Омска, датированных нижним плиоценом с абсолютным возрастом около 5 млн лет, обнаружены такие виды, как *Lymnaea auricularia* (L.), *L. lagotis* (Schrank), *Planorbarius corneus* (L.), *Planorbis planorbis* (L.), *Anisus acroniscus* (Férussac) [11]. Все это – широко распространенные и массовые виды современных водоемов юга Западной Сибири. Есть и более древние виды легочных моллюсков, дожившие до наших дней. Так, вид *Acroloxus lacustris* (L.) из семейства Acroloxidae отмечен в миоценовых слоях Зайсанского бассейна [17].

Неогеновый возраст многих обычных видов гастропод согласуется с данными по другим пресноводным организмам. Так, по сведениям Г. В. Никольского [20], в неогеновых слоях Евразии присутствуют такие виды рыб, как щука, судак, окунь, причем их морфологические отличия от современных особей настолько малы, что не достигают даже подвидового уровня.

Таким образом, палеонтология практически не дает прямых свидетельств видообразовательного процесса у пресноводных пульмонат. Поэтому мы должны обратиться к обсуждению возможных путей видообразования, которые прослеживаются при изучении современных моллюсков.

2. Возможные механизмы видообразования у пресноводных Pulmonata.

Анализ литературных данных показывает, что в обсуждаемой группе животных процесс возникновения новых видов может происходить несколькими способами, соответствующими различным моделям видообразования, изучаемым эволюционной биологией. Речь идет о аллопатрическом (географическом), симпатрическом (экологическом) и сальтационном (макромутационном) сценариях, для каждого из которых можно подобрать соответствующие примеры. Однако нередко реконструкция видообразовательного процесса носит лишь гипотетический характер, так как основывается на косвенных доказательствах и предположениях, которые представляются наиболее вероятными данному автору или в рамках определенной эволюционной модели.

2.1. Аллопатрическое (географическое) видообразование. Классическая модель, ещё около полувека назад рассматривавшаяся как единственно возможная для животных [16]. Новые виды образуются в ходе расселения предковых форм в новые места обитания и образования там пространственно изолированных популяций, которые постепенно приобретают генетическую специфичность [6]. Так возникают пары или даже серии близких видов, ареалы которых не перекрываются (явление викарианса).

Хорошим примером викарирующих видов гастропод можно привести аллопатрическую пару *Lymnaea (Stagnicola) terebra* (Westerlund, 1885) – *L. (S.) liogyra* (Westerlund, 1897). Первый из них широко распространен в Сибири и Восточной Европе и был описан под названием *Galba occulta* Jackiewicz, 1959 [62]. Второй обитает только в водоемах бассейна Амура и, как предполагают Я. И. Старобогатов и Э. А. Стрелецкая [32], является потомком *L. terebra*, вселившимся некогда на Дальний Восток России.

2.2. Симпатрическое (экологическое) видообразование. В. Грант [6] предлагает различать два варианта симпатрического видообразования. Первый, так называемое *смежно-симпатрическое видообразование* (или *аллотопное*, по терминологии Я. И. Старобогатова), идет путем образования экологических рас, занимающих примыкающие друг к другу и различные по условиям обитания участки в пределах ареала вида. Хорошим примером этого рода могут служить расы по хозяину у насекомых-фитофагов, а также различных членистоногих эктопаразитов, клещей и насекомых, формирование которых становится первым шагом к возникновению новых видов [6; 42; 51].

Хотя в определенном смысле этот модус видообразования близок к аллопатрическому (в обоих случаях присутствует пространственная изоляция, хотя и разного масштаба), Я. И. Старобогатов [28] считает их принципиально различными. В случае географического образования дивергируют не столько изолированные популяции, сколько сами экосистемы, в состав которых они входят. А при смежно-симпатрической модели эволюционируют сами популяции, приспособляясь к неоднородности условий в пределах одной экосистемы.

Второй вариант, *биологически-симпатрическое* видообразование [6], предполагает возникновение репродуктивной изоляции в пределах одной популяции, особи которой распределены в пространстве без какой-либо сегрегации по микробиотопам. Грант считает этот вариант видообразования крайне маловероятным.

Аллотопное видообразование у Pulmonata хорошо изучено на малакофаунах гигантских древних озер. Так, у байкальских видов планорбид рода *Choanomphalus* Gerstfeldt, 1859 и эндемичных блюдечек семейства Acroloxidae обнаружена сегрегация по занимаемым биотопам [28; 30; 36]. Например, морфологические сходные виды байкальских акролоксид являются литофильными, но при этом «предпочитают заселять различные микрониши одного и того же субстрата. Виды рода *Pseudancylastrum* и подрода *Gerstfeldtiancylus* s.str. поселяются на открытых площадках камней с окатанной поверхностью, тогда как карликовые *Kozhoviancylus* и *Baicalancylus* предпочитают расщелины и углубления в твердом субстрате» [36, с. 543].

Что касается водоемов, не относящихся к группе гигантских древних озер, то аллотопическая дивергенция может происходить и в них. По крайней мере, изучение меж- и внутривидовой изменчивости у легочных моллюсков позволяет это предполагать.

Видообразовательные события в условиях биологической симпатрии среди пресноводных Pulmonata могут протекать, по-видимому, только макромутационным путем.

2.3. Макромутационное видообразование пресноводных Pulmonata значительно облегчается тем обстоятельством, что все представители этой группы являются гермафродитами. Это снимает проблему поиска полового партнера с аналогичной мутацией, ибо в отсутствие такового мутантная особь успешно размножается самооплодотворением.

Известны как минимум два варианта макромутационного образования видов легочных моллюсков. Первый из них связан с изменением числа хромосом в геноме (анэуплоидией). Я. И. Старобогатов [28] иллюстрирует его на материале видов семейства Lymnaeidae. Для большинства подродов рода *Lymnaea* число хромосом в гаплоидном наборе равно 18. Однако у ряда подродов гаплоидное число ниже: у *Radix* и *Peregriana* $n = 17$, а у *Austropeplea* и *Orientogalba* $n = 16$. Автор связывает это обстоятельство с макромутационным видообразованием путем хромосомных перестроек [28]. С точки зрения А. Инабы [49] и С. Пэттерсона и Дж. Берча [54], предок всех лимнеид имел минимальное гаплоидное число хромосом ($n = 16$), а в ходе дальнейшей эволюции оно возросло до 18 и даже 19 (у североамериканского вида *Lymnaea rustica*). Однако, по мнению Н. Д. Круглова [12], все

могло происходить с точностью до наоборот, так как наиболее архаичный, с точки зрения этого автора, подрод *Corvusiana* имеет 18 хромосом в гаплоидном наборе.

Неполнота наших знаний о филогенезе лимнеид пока не дает возможности окончательного выбора между этими гипотезами, поэтому здесь применим принцип, сформулированный С. В. Мейеном: «по готовым формам нельзя однозначно реконструировать становление этих форм» [18, с. 8].

Значительное число полиплоидных видов известно в семействах *Bulinidae* и *Planorbidae* [41; 46], однако их происхождение может быть двояким: либо путем мутаций, либо путем гибридизации [28; 46]. Во втором случае мы сталкиваемся с ещё одним модусом видообразования, именно с гибридным, или сетчатым, видообразованием, которое происходит преимущественно у растений [6; 34], но изредка встречается и у животных [5]).

Другим, очень нетривиальным, способом мутационного видообразования является изменение направления завитости раковины (хиральности), который характерен почти исключительно для моллюсков, имеющих спирально завитую раковину. Известно, что большинство гастропод имеют правозавитую раковину [61] и лишь незначительное число видов и таксонов более высокого ранга (из пульмонат это семейства *Clausiliidae* и *Physidae*) характеризуются облигатной левозавитостью. Однако иногда встречаются инверсии завитости, т. е. особи с нетипичной для вида хиральностью. Классическим примером этого являются левозавитые прудовики видов *L. stagnalis* и *L. peregra*. Около 80 лет назад изучение генетики левозавитости у этих животных привело к открытию явления материнского наследования [58]. Оказалось, что направление завитости раковины полностью определяется генотипом материнской особи¹, а именно единственным геном, мутация которого приводит к инверсии завитости [43]. Лето- и правозавитые особи асимметричны, в частности, их половые отверстия находятся на разных сторонах тела, и копуляция между ними невозможна. Так сальтационным путем возникает репродуктивная изоляция между предками и потомком-мутантом, что потенциально может привести к формированию нового вида. Возможность такого пути видообразования у легочных моллюсков неоднократно обсуждалась в литературе [1; 2; 6; 28; 45; 60].

Мне известен только один случай почти несомненного макромутационного видообразования у пресноводных *Pulmonata* путем инверсии хиральности. В составе семейства *Lymnaeidae* имеется лишь один таксон, для которого характерна облигатная левозавитость раковины. Это – подрод *Pseudobulinus* Kruglov et Starobogatov, 1993 рода *Lymnaea*, представители которого обитают на Гавайских островах и отличаются от видов близкого подрода *Pseudoisidora* Thiele, 1931 только направлением навивания оборотов [55].

Для облигатно правозавитых видов прудовиков характерна крайняя редкость появления левозавитых мутантов и в тех популяциях, где они возникают, их доля не превышает 1–2 % [43]. В свое время мне посчастливилось найти в коллекции Зоологического института РАН и описать интереснейшую выборку *L. stagnalis* из природного местообитания, в которой соотношение левозавитых и правозавитых особей составляло 35:8 [63]. Можно предполагать, что оно близко к тому соотношению, которое было в природе в момент отбора материала (июль 1917 г., оз. Плоское в Санкт-Петербургской губернии). В то же время известны виды наземных легочных гастропод, полиморфные по признаку направления завитости раковины [45; 52]. Возможно, этот полиморфизм поддерживается естественным отбором.

3. Гипотетическая модель экологического видообразования пресноводных *Pulmonata*, обитающих вне гигантских древних озер.

Во многих семействах пресноводных *Pulmonata* имеются пары или целые серии близких видов (рис. 2), анализ различий между которыми позволяет понять возможные пути их возникновения. Я. И. Старобогатов и Т. Я. Ситникова [30] именуют подобные серии морфологическими рядами. Термином «близкие виды» вслед за И. Загороднюком [10] здесь обозначаются такие сестринские виды, которые различаются между собой только размерными или размерно-зависимыми (например, индексами), но не качественными признаками.

В составе семейства *Lymnaeidae* можно указать следующие пары (серии) близких видов: *Lymnaea* (*L.*) *stagnalis* (L., 1785) – *L.* (*L.*) *fragilis* (L.) – *L.* (*L.*) *doriana* (Bourguignat, 1862) – *L.* (*L.*) *media* (Hartmann in Kobelt, 1877) – *L.* (*L.*) *bodamica* (Miller, 1873); *L.* (*Radix*) *auricularia* (L.) – *L.* (*R.*)

¹ Хотя прудовики являются гермафродитами, у них преобладает перекрестное оплодотворение, в ходе которого одна особь выполняет роль «самца», а другая – роль «самки». Автогамия наблюдается лишь в случаях, когда перекрестное оплодотворение по каким-либо причинам невозможно.

psilia (Bourguignat, 1862); *L. (Peregriana) balthica* (L.) – *L. (P.) ovata* (Draparnaud, 1805) – *L. (P.) intermedia* Lamarck; *L. (P.) fontinalis* (Studer, 1820) – *L. (P.) lagotis* (Schrank, 1803); *Aenigmomphiscola uvalievae* Kruglov et Starobogatov, 1981 – *Ae. kazakhstanica* Kruglov et Starobogatov, 1981. В семействе Physidae обнаруживаются: *Physa fontinalis* (L.) – *Physa adversa* (Da Costa, 1778) – *Ph. bulla* (O. F. Müller, 1774); *Aplexa hypnorum* (L., 1758) – *A. turrita* (O. F. Müller, 1774) – *A. ataxiaca* (Fagot, 1844). Семейство Planorbidae дает следующий ряд примеров: *Anisus spirorbis* (L., 1758) – *A. leucostoma* (Millet, 1813) – *A. septemgyratus* (Rossmäessler, 1835); *A. contortus* (L., 1758) – *A. crassus* (Da Costa, 1778); *Hippeutis euphaea* (Bourguignat, 1864) – *H. diaphanella* (Bourguignat, 1864) и т. д.

Как правило, все виды в перечисленных выше парах (сериях) имеют сходную форму раковины и сходное строение половой системы, а их различия сводятся к различиям в значениях конхологических индексов, пропорциях копулятивного аппарата и тому подобных количественных признаках. При этом во всех перечисленных случаях ареалы видов в той или иной степени перекрываются.

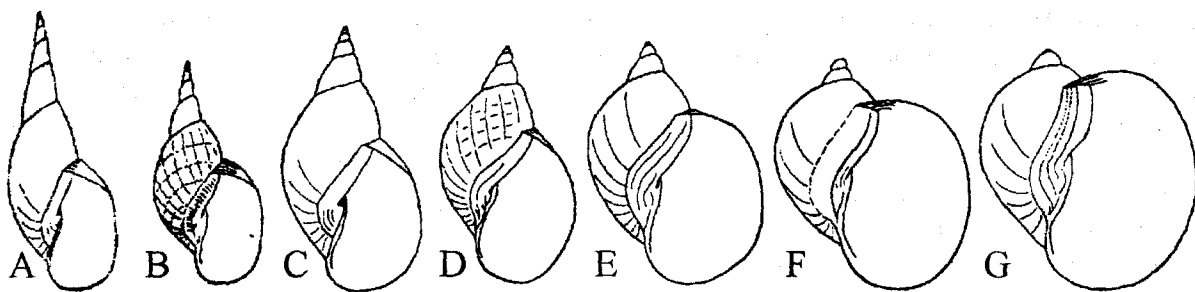


Рис. 2. Морфологический ряд раковин моллюсков подрода *Lymnaea* s.str.: (A–B) *L. fragilis*; (C–D) *L. stagnalis*; (E) *L. doriana*; (F) *L. media*; (G) *L. bodamica*. В этой серии близкородственных видов можно проследить переход от шиловидной и очень стройной раковины к практически уховидной с очень низким завитком. Изображения раковин взяты из [50]. Масштаб не соблюден

Например, виды подрода *Lymnaea* (*Lymnaea* s.str.) семейства прудовиковых образуют морфологический ряд, в котором наблюдается постепенный переход от очень стройных, с шиловидным завитком раковин (у *L. fragilis*) к видам с уховидной раковиной и довольно низким завитком (*L. media*, *L. bodamica*) (см. рис. 2). Эти виды отличаются как по скорости навивания оборотов, так и по соотношению размеров завитка и последнего оборота. Сходная картина различий наблюдается и в остальных таксонах Lymnaeidae, Physidae и других групп с турбоспиральной раковиной.

Я. И. Старобогатов [26] предположил, что подобного рода различия непосредственно связаны с процессом дыхания моллюсков и могут отражать дивергенцию видов по биотопам. Так, при увеличении числа оборотов и образовании более стройной раковины объем легочной полости и площадь её дыхательной поверхности могут оставаться неизменными, но зато длина свободного мантийного края обязательно будет меньше, чем у исходных форм. Это приводит к тому, что для дыхания используется только атмосферный воздух, и не случайно такой «многооборотной» формой раковины обладают моллюски, ведущие амфибиотический образ жизни («малые» прудовики подродов *Galba*, *Sibirigalba* и др.) либо обитающие на часто осушаемых мелководьях, в периодически пересыхающих водоемах и т. п. («болотные» прудовики подродов *Corvusiana* и *Stagnicola*).

Противоположная тенденция ведет к сокращению числа оборотов и гипертрофии последнего оборота, на долю которого приходится теперь большая часть объема раковины (см. рис. 2, F, G). При этом объем легочной полости и площадь дыхательной поверхности сохраняются прежними или даже уменьшаются, зато возрастает длина свободного мантийного края, которая может теперь использоваться для дыхания в качестве жабры [26]. Легочная полость при этом может заполняться водой, так что моллюски уже не используют атмосферный воздух для дыхания и никогда не поднимаются к поверхности воды. Именно такой образ жизни характерен для видов с малооборотной и широкой раковиной, дышащих растворенным в воде кислородом (прудовики подродов *Peregriana*, *Radix*, катушки подрода *Gyraulus* рода *Anisus* и т. д.).

Принимая во внимание эти соображения, можно предположить, что подобные серии близкородственных видов, в настоящее время имеющих обширные ареалы и нередко обитающие совместно в одних и тех же водоемах, возникли в результате аллопатричного видообразования. Почти на-

верняка это происходило в крупных, непересыхающих водоемах озерного типа, где интенсивность действия гидрологических, гидрохимических и иных значимых для гидробионтов факторов неодинакова в различных участках акватории. Таким образом, все происходит в соответствии с описанной В. Грантом моделью, когда «дивергенция вызывается дизруптивным отбором в соседних зонах, которые различаются по условиям среды, и до некоторой степени защищена от затопления благодаря частичному пространственному разделению этих зон» [6, с. 265–266].

Вернемся к морфологическому ряду видов *Lymnaea* s.str. Можно предположить, что исходным видом в этой серии был *L. stagnalis*, обладающий относительно высоким завитком (меньшим, чем у *L. fragilis*, но гораздо более крупным, чем у *L. media*) и умеренно вздутым последним оборотом (так что раковина ещё не приобретает уховидную форму). Дальнейшая эволюция шла в двух противоположных направлениях. Адаптация к обитанию в прибойной зоне крупных озер привела к возникновению «малооборотных» видов с уховидной раковиной (*L. bodamica*, *L. doriana*, *L. media*), вздутый последний оборот которой свидетельствует о наличии у моллюсков широкой мощной ноги, необходимой для прочного прикрепления к субстрату в условиях сильного прибоя. Просмотр коллекции Зоологического института РАН показал, что практически все известные местообитания «малооборотных» видов *Lymnaea* s.str. – это полноводные озера с каменистой литоралью, такие как озеро Святозеро в Карелии. Находки *L. doriana*, кроме того, сделаны в ряде горных озер Алтая и Тувы [7; 22]. При обитании в прибойной зоне подъем к поверхности воды для дыхания становится невозможным, и единственным выходом для легочных моллюсков становится использование растворенного в воде кислорода.

Второе направление эволюции морфологического ряда заключалось в адаптации к маловодным и даже периодически пересыхающим водоемам, где дыхание атмосферным воздухом с помощью легкого является вполне эффективным. На этом пути возник очень широко распространенный вид *L. fragilis*, для которого характерна очень стройная, вплоть до шиловидной, «многооборотная» раковина. Этот вид, в сравнении с *L. stagnalis*, заселяет гораздо более широкий спектр водоемов, иногда он встречается в очень мелких пойменных водоемах, которые заполняются водой на 2–3 месяца после половодья. По моим наблюдениям, в Западной Сибири *L. stagnalis* крайне редко встречается в непостоянных местообитаниях, в частности, в пойме Иртыша он повсеместно замещен *L. fragilis*.

Таким образом, схема аллтопного видообразовательного процесса представляется следующим образом. Исходный предковый вид вселяется в новое местообитание – крупный полноводный водоем, в пределах которого имеется значительное разнообразие биотопов. Известно, что после вселения вида в новое местообитание (адаптивную зону) почти всегда следует быстрый «взрыв» фенотипической изменчивости [24]. Дивергенция по зонам, различным по условиям среды, вызывает формирование более или менее дискретных конхологических форм, которые могут стать самостоятельными видами в результате воздействия дизруптивного отбора. После исчезновения водоема, например, в результате заполнения его осадками, возможно расселение вновь сформированных видов в другие местообитания. Так образуются серии близких видов, ареалы которых полностью или частично перекрываются. Таким образом, крупные озера, существующие десятки тысяч (но не миллионы!) лет, могут выступать в качестве очагов видообразования, или видообразовательных центров, а сформировавшиеся в них виды потенциально способны впоследствии расселиться на очень большой территории.

Можно предположить, что существование неогенового видообразовательного центра на юго-востоке Западной Сибири, о котором пишут Н. Д. Круглов и Я. И. Старобогатов [13], было связано с ныне исчезнувшими озерами Горного Алтая, такими как ископаемое озеро в Чуйской и Курайской впадинах, где интенсивно шли видообразовательные процессы [21]. В Южной Европе в плиоцене также существовали крупные озерные бассейны – Паннонский и Дакийский, с которыми связывается происхождение так называемой левантинской фауны, в составе которой было большое число видов Unionidae и Viviparidae [27].

Возможно, одну из стадий такого процесса можно в наши дни наблюдать в оз. Телецкое, сходном по гидрологическим характеристикам с гигантскими древними озерами, но гораздо более молодом (возраст озера оценивается примерно в 22 000 лет, см. [15]). Вселение в озеро вида *Lymnaea* (*Peregriana*) *zazurnensis* Mozley, 1934, широко распространенного по северным и восточным районам Сибири, привело к формированию двух производных форм (рис. 3), одна из которых имеет уховидную раковину с меньшим числом оборотом, чем у *L. zazurnensis*, а другая – более стройную, чем у предкового вида раковину с заметно возвышающимся завитком. По мнению Н. Д. Круглова и Я. И. Старобогатова [14], эта форма уже достигла видового уровня дивергенции и была опи-

сана авторами как особый вид *L. teletzkiana* Kruglov et Starobogatov, 1984. Уховидная форма достоверно различается от *L. zazurnensis* по пропорциям копулятивного аппарата, хотя по признакам раковины хиатус между ними отсутствует. Её таксономический ранг остается неясным.

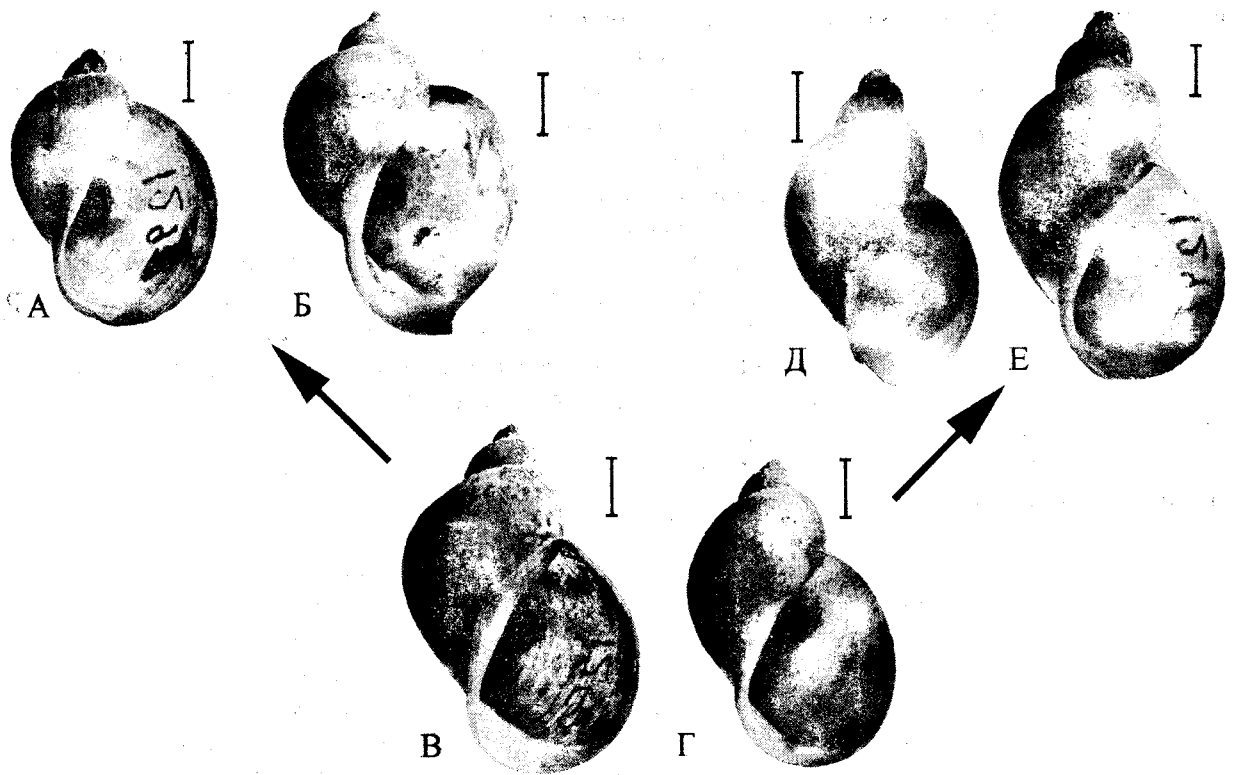


Рис. 3. Вероятные пути морфологической дивергенции *L. zazurnensis* в оз. Телецкое. (А–Б) Уховидная форма неясного таксономического статуса; (В–Г) *L. zazurnensis*; (Д–Е) *L. teletzkiana* (ориг.). Масштабная линейка 2 мм

Таким образом, можно почти определенно утверждать, что видообразовательный процесс у пресноводных легочных моллюсков идет в соответствии с различными моделями, но, поскольку происхождение большинства близкородственных видов невозможно объяснить с помощью сценариев макромутационного и аллопатрического видообразования, модель смежно-симпатрического (алло-топного) видообразования может оказаться наиболее часто реализованной в природе.

Библиографические примечания:

1. Александров Д. А., Сергиевский С. О. Об одном варианте симпатрического видообразования у брюхоногих моллюсков // Моллюски, основные результаты их изучения. – Л.: Наука, 1979. – Сб. 6. – С. 153–154.
2. Анистратенко В. В., Байдашников А. А. Эволюционное значение инверсии завитости раковин у моллюсков // Вестник зоологии. – 1991. – № 2. – С. 10–14.
3. Березкина Г. В. Внутрипопуляционная изменчивость морфологии раковины у *Lymnaea atra* (Schrank, 1803) (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) // Естественные науки и экология: межвузов. сб. науч. трудов. Ежегодник ОмГПУ. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 2006. – Вып. 10. – С. 86–90.
4. Винарский М. В. Становление морфологической конвенции вида пресноводных легочных моллюсков (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeiformes) // XXII Люблищевские чтения: Современные проблемы эволюции (сб. докладов). – Ульяновск, 2008. – Т. 1. – С. 236–244.
5. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: КМК Scientific press, 2004. – 432 с.
6. Грант В. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
7. Давыдов А. Ф., Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. Экспериментальное скрещивание двух форм *Lymnaea stagnalis* и вопросы систематики подрода *Lymnaea s. str.* (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. – 1981 – Т. 60, вып. 9. – С. 1325–1337.

8. Дарвин Ч. О способах распространения пресноводных двустворок // Дарвин Ч. Сочинения. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 3. – С. 758–760.
9. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. – СПб.: Наука, 2001. – 568 с.
10. Загороднюк І. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – Львів, 2004. – Вып. 38. – С. 21–42.
11. Зажигин В. С., Зыкин В. С. Новые данные по стратиграфии плиоцена юга Западной Сибири // Стратиграфия пограничных отложений неогена и антропогена Сибири. – Новосибирск: Наука, 1984. – С. 29–53.
12. Круглов Н. Д. Моллюски семейства Прудовинов (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии (Особенности экологии и паразитологическое значение). – Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. – 508 с.
13. Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. Новый род лимнеид и система подрода *Omphiscola* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. – 1981 – Т. 60. – № 7. – С. 965–972.
14. Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. К морфологии и систематике видов подрода *Peregriana* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) Азиатской части СССР и сопредельных районов // Зоол. журн. – 1984. – Т. 63. – Вып. 1. – С. 22–33.
15. Лепневá С. Г. Жизнь в озёрах // Жизнь пресных вод СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 257–552.
16. Майр Э. Систематика и происхождение видов (с точки зрения зоолога). – М.: Изд-во иностр. лит., 1947. – 504 с.
17. Мартинсон Г. Г., Кянсен-Ромашкина Н. П. (ред.). Палеолимнология Зайсана. – Л.: Наука, 1980. – 184 с.
18. Мейен С. В. Нетривиальная биология (заметки о...) // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51. – № 1. – С. 4–14.
19. Неймайр М. История Земли. – СПб.: Просвещение, 1903. – Т. 2. – 848 с.
20. Никольский Г. В. Об относительной стабильности вида и некоторых вопросах таксономии // Зоол. журн. – 1968. – Т. 47. – № 6. – С. 860–874.
21. Попова С. М., Девяткин Е. М., Старобогатов Я. И. Моллюски Кызылгирской свиты Горного Алтая. – М.: Наука, 1970. – 96 с.
22. Прозорова Л. А., Шарый-Оол М. О. Водные легочные моллюски (Gastropoda, Pulmonata) Тувы // Бюл. дальневосточного малакологического общества – Владивосток: Дальнаука, 1999. – Вып. 3. – С. 11–25.
23. Раун Д., Стенли С. Основы палеонтологии. – М.: Мир, 1974. – 390 с.
24. Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. – М.: Изд-во иностр. лит., 1948. – 358 с.
25. Ситникова Т. Я., Шимараев М. Н. О глубоководных «карлика» и «гигантах» среди байкальских эндемичных гастропод // Журнал общей биологии. – 2001. – Т. 62. – № 3. – С. 226–238.
26. Старобогатов Я. И. К построению системы пресноводных легочных моллюсков // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1967. – Т. 42. – С. 280–304.
27. Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. – Л.: Наука, 1970. – 372 с.
28. Старобогатов Я. И. Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Общая геология. – М.: ВИНТИ, 1985. – Т. 20. – 95 с.
29. Старобогатов Я. И. Родовой состав семейства Viviparidae (Gastropoda Pectinibranchia Vivipariformes) // Новые данные по систематике и экологии моллюсков. – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. – С. 26–32.
30. Старобогатов Я. И., Ситникова Т. Я. Пути видообразования моллюсков озера Байкал // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51. – № 4. – С. 499–512.
31. Старобогатов Я. И., Ситникова Т. Я. Процесс видообразования в гигантских озерах (на примере моллюсков оз. Байкал) // Экологические исследования Байкала и байкальского региона. – Иркутск, 1992. – С. 18–53.
32. Старобогатов Я. И., Стрелецкая Э. А. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Восточной Сибири и севера Дальнего Востока // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фауны – Л.: Наука, 1967. – С. 221–268.
33. Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. – М.: Наука, 1987. – 251 с.
34. Цвелев Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. – М.: КМК Scientific press, 2005. – 407 с.
35. Широкая А. А. Байкальские эндемичные моллюски семейства Acroloxidae (Gastropoda: Pulmonata): Морфология, таксономия, распределение и формирование фауны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2005. – 28 с.
36. Широкая А. А., Максимова М. В., Ситникова Т. Я. Распределение моллюсков семейства Acroloxidae (Gastropoda, Pulmonata) в озере Байкал // Зоол. журн. – 2008. – Т. 87. – Вып. 5. – С. 532–546.
37. Albrecht C., Trajanovski S., Kuhn K., Streit B., Wilke T. Rapid evolution of an ancient lake species flock: freshwater limpets (Gastropoda: Ancyliidae) in the Balkan lake Ohrid // Organisms, Diversity and Evolution. – 2006. – V. 6. – P. 294–307.

38. *Bocxlaer B. V., Van Damme D., Feibel C. S.* Gradual versus punctuated equilibrium evolution in the Turkana basin molluscs: Evolutionary events or biological invasions? // *Evolution*. – 2008. – V. 62. – № 3. – P. 511–520.
39. *Boeger H.* Evolution of freshwater molluscs // *Annal. Geol. Pays Hellen. Hors série*. – 1981. – Fasc. IV. – P. 95–99.
40. *Boss K. J.* On the evolution of gastropods in ancient lakes // *Pulmonates. Volume 2A. Systematics, Evolution and Ecology*. – London etc: Academic Press, 1978. – P. 385–428.
41. *Burch J. B.* Chromosomes of intermediate hosts of human bilharziasis // *Malacologia*. – 1967. – V. 5. – № 2. – P. 127–135.
42. *Drés M., Mallet J.* Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation // *Phil. Trans. R. Soc. London. – Series B*. – 2002. – V. 357. – P. 471–492.
43. *Freeman G., Lundelius J. W.* The developmental genetics of dextrality and sinistrality in the gastropod *Lymnaea peregra* // *Wilhelm Roux' Archives*. – 1982. – V. 191. – P. 69–83.
44. *Fryer G., Greenwood P. H., Peake J. F.* Punctuated equilibria, morphological stasis and the paleontological documentation of speciation – a biological appraisal of a case-history in an African Lake // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1983. – V. 20. – P. 195–205.
45. *Gittenberger E.* Sympatric speciation in snails: A largely neglected model // *Evolution*. – 1988. – V. 42. – P. 826–828.
46. *Goldman M. A., LoVerde Ph. T., Chrisman C. L.* Hybrid origin of polyploidy in freshwater snails of the genus *Bulinus* (Molluska, Planorbidae) // *Evolution*. – 1983. – V. 37. – № 3. – P. 592–600.
47. *Hubendick B.* Recent Lymnaeidae. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution // *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens handlingar*. – 1951. – Series 4. – V. 3. – 223 p.
48. *Hubendick B.* Aspects on the diversity of the freshwater fauna // *Oikos*. – 1962. – V. 13. – P. 249–261.
49. *Inaba A.* Cytotaxonomic studies of lymnaeid snails // *Malacologia*. – 1969. – V. 7. – № 2–3. – P. 143–168.
50. *Kruglov N. D., Starobogatov Ya. I.* Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part 1 // *Ruthenica*. – 1993. – V. 3. – № 1 – P. 65–92.
51. *Magalhaes S., Forbes M. R., Skoracka A.* et al. Host race formation in the Acari // *Experimental & Applied Acarology*. – 2007. – V. 42. – P. 225–238.
52. *Murray J., Clarke B.* The genus *Partula* on Moorea: speciation in progress // *Proc. Roy. Soc. London. – Series B*. – 1980. – V. 211. – P. 83–117.
53. *Økland J.* Lakes and snails. Environment and Gastropoda in 1,500 Norwegian lakes, ponds and rivers. – Oegstgeest: Universal Book Services; Dr. W. Backhuys Publ., 1990. – 516 p.
54. *Patterson C. M., Burch J. B.* Chromosomes of pulmonate molluscs // *Pulmonates: Systematics, Evolution and Ecology*. – London etc: Academic press, 1978. – V. 2A. – P. 171–217.
55. *Ponder W. F., Waterhouse J. H.* A new genus and species of Lymnaeidae from the Lower Franklin River, South Western Tasmania, Australia // *Journal of Molluscan Studies*. – 1997. – V. 63. – P. 441–468.
56. *Rees W. J.* The aerial dispersal of Mollusca // *Proceedings of the Malacological Society of London*. – 1965. – V. 36. – P. 269–282.
57. *Russell-Hunter W. D.* Ecology of freshwater pulmonates // *Pulmonates: Systematics, Evolution and Ecology*. – London etc: Academic press, 1978. – V. 2A. – P. 335–383.
58. *Sturtevant A. H.* Inheritance of direction of coiling in *Limnaea* // *Science. New Series*. – 1923. – V. 58. – P. 269–270.
59. *Sutton M. D., Briggs D. E. G., Siveter D. J.* et al. Fossilized soft tissues in a Silurian platyceratid gastropod // *Proceedings of the Royal Society of London. – Series B*. – 2006. – V. 273. – № 1590. – P. 1039–1044.
60. *Ueshima R., Asami T.* Single-gene speciation by left-right reversal // *Nature*. – 2003. – V. 425. – P. 679.
61. *Vermeij G.* Evolution and distribution of left-handed and planispiral coiling in snails // *Nature*. – 1975. – V. 254. – P. 419–420.
62. *Vinarski M. V.* The systematic position of *Lymnaea vulnerata* (Küster, 1862) and *L. occulta* (Jackiewicz, 1959) (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) // *Zoosystematica Rossica*. – 2003. – V. 12. – № 1. – P. 23–27.
63. *Vinarski M. V.* An interesting case of predominantly sinistral population of *Lymnaea stagnalis* (L.) (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae) // *Malacologica Bohemoslovaca*. – 2007. – V. 6. – P. 17–21 (online serial at <http://mollusca.sav.sk>).
64. *Williamson P. G.* Paleontological documentation of speciation in Cenozoic Mollusks from Turkana Basin // *Nature*. – 1981. – V. 293. – P. 437–443.