О ВИДОВОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ МОЛЮСКОВ РОДА MENTISSA (GASTROPODA, CLAUSILIIDAE)

Виды эндемичных для горного Крыма рода Mentissa имеют разную степень морфологической обособленности (Байдашников, 1990). Они населяют различные горные местообитания и фитоценозы, отличаясь вертикальной фитоценотической приуроченностью и ареалами. Так, M. canalisfera обитает в подстилке и среди валежника только в лесах 2—3-го поясов * по всему горному Крыму. M. gracilicosta и M. velutina являются облигатными петрообитами и обитают в лесах, редколесьях и на томилярях— безлесных скальных обнажениях с очень редкими кустарниками и травостоям (Шеляг-Сосонко и др., 1980), но при этом M. gracilicosta распространен в 1—2-м поясах на юго-западе и диодонкитными островами на востоке горного Крыма, а M. velutina — во 2—4-м поясах центрального участка Главной гряды Крымских гор (см. выше).

M. canalisfera среди видов рода наиболее обособлен морфологически (по строению раковины и гениталий), приближавшись частично к подродовому уровню. Поэтому по многолетним наблюдениям за этим видом в течение трехлетней работы не обнаружено гибридов с двумя другими представителями рода, с которыми он часто встречается совместно благодаря широкому ареалу в горно-лесном Крыму. Следовательно, предкокуляционные изолирующие механизмы представлены достаточно полно у M. canalisfera, и можно говорить о тройном барьере нескрещиваемости — значительные различия в строении гениталий, разные местообитания и вертикальная фитоценотическая приуроченность. По-видимому, существует и посткокоуляционные изолирующие механизмы.

Таким образом, M. gracilicosta и M. velutina вполне обособлены от предыдущего вида, но в меньшей степени дифференцируются между собой морфологически и экологически. Так, они значительно отличаются по строению раковины и меньше — по строению гениталий. Оба вида являются облигатными петрообитами, но разобщены разной вертикальной приуроченностью и ареалом. Поэтому в целом они отличаются между собой больше, чем ясные подвиды, и не связаны переходом промежуточных популяций как некоторые подвиды одного из них — M. gracilicosta **.


Третий вид — M. velutina по сравнению с двумя остальными является более молодым и потому с менее продвинутой видовой дифферен-

** Описание подвидов M. gracilicosta находится в печати.

ISSN 0084-5604. Вестн. зоологии. 1990. № 4. 3
циацией, в первую очередь, из-за небольших отличий в строении генита-
лий и совпадения местоположений с M. gracilicosta. При этом возникает
вопрос, насколько они обособлены, что сводится главным образом к то-
му, фертильны или стерильны друг с другом эти два таксона? Ответ
на возникший вопрос неожиданно был найден в естественных условиях.

При уточнении распространения M. gracilicosta и M. velutina обнару-
жене соприкосновение их ареалов в нескольких местах на юго-западе
Крымских гор: вблизи села Соколиное (на горе Орлиный Залет и в
Большом Каньоне Крыма), в самой западной части Ай-Петринской яйлы
между селами Соколиное и Оползевое, на южном склоне этой яйлы
возве последнего села и над Симеизом — Алупкой. Западнее и южнее
линии соприкосновения ареалов широко распространен M. gracilicosta
(на севере от каньона р. Бельбек до Севастополя). Восточное линии
соприкосновения ареалов — по центральному участку Главной гряды
простирается ареал M. velutina вдоль Ай-Петринской яйлы и ее склонов
через Ялтинскую и Никитскую яйлу до восточной части Бабуган-Яйлы.
Вследствие разной вертикальной приуроченности этих двух видов M. gra-
cilicosta еще распространен в приморской части восточнее Оползевого
до Алупки под ареалом M. velutina, охватывающего здесь верхнюю часть
склонов под Ай-Петринской яйлой. Кроме того, под горой Ай-Петри об-
наружены изолированные популяции M. gracilicosta с переходом между
двумя его подвидами, которые обособлены от основных популяций тех
же подвидов ареалом M. velutina. Это свидетельствует об относительно
недавнем сокращении распространения у M. gracilicosta и его расшире-
нии у M. velutina по Ай-Петринской яйле и ее склонам.

M. gracilicosta и M. velutina в целом имеют обособленные ареалы,
поэтому обнаруженное соприкосновение их ареалов является исключи-
тельным случаем. Линия соприкосновения не везде отчетлива. Она пре-
рывается участками с выраженным рельефом, лишеными обнажений
скальных пород и непригодных для обитания этих двух петрогонтов.
Поэтому прямой контакт между их популяциями встречается лишь в от-
дельных местах. Здесь линия соприкосновения ареалов прощается
в зону контакта популяций шириной от 200—300 м возве с. Оползевое
до 600 м в самой западной части Ай-Петринской яйлы. Зона контакта
сужается или расширяется, часто исчезая, в зависимости от скучен-
ности скальных пород, и занята гибридными особами, т. е. является зо-
nой интерградации.

Поперек этой зоны с наличием гибридных особей сделаны по четыре
выборки моллюсков (2 краяние и 2 промежуточные). У собранных осо-
бей в одинаковых экологических условиях признаки раковины и клуэзи-
лия последовательно переходят от одного вида к другому (рис. 1, 2, см.
3-ю стр. обложки), причем, цвет поверхности раковины — от светло- или
темно-коричневого у M. gracilicosta до черничьего у M. velutina. По
строению гениталий этот переход менее примечателен из-за слабее вы-
раженных отличий обоих видов (у первого яйцевод и соответственно
псевдозоохрилус чуть короче, чем у второго).

Признаки M. velutina, как и M. gracilicosta, стабильны на всем про-
тяжении их ареалов, свидетельствуя о достаточно сбалансированных их
генокомплексах. Однако гибридные особи во всех выборках очень из-
менчивы. Чаще они крупнее исходных видов, с более одутловатыми по-
следними оборотами и немного искаженной скульптурой, которая неред-
ко не вписывается в промежуточную. Очевидно, это обусловлено дезин-
терграцией родительских генокомплексов. Следствием дезинтерграции
является также ослабленная жизнестойкость гибридов, которая как и в
случаях с насекомыми (Nichols et al., 1988), по-видимому, обусловлена
частичным распадом адаптивных генных комбинаций при гибридизации.
Вероятно, этим обусловлена также малочисленность гибридов и, в пер-
вую очередь, их взрослых особей. Очевидно, до взрослого состояния
dоживают немногие из них, поскольку гибридная молодь менее жизне-

ISSN 0084-5604. Вестн. зоологии. 1990. № 4.
стойка, чем у исходных видов. Обнаруженные гибриды способны к размножению, т. к. они встречаются ближе к середине зоны интерграций, куда вряд ли могут мигрировать особи родительских видов. Конечно, такой перенос немногочисленных моллюсков возможен из других мест дождевыми потоками. Однако множество пустых (погибших) раковин гибридной молюски свидетельствуе не их повышенной смертности по сравнению с особями родительских видов, среди которых по визуальной оценке значительно меньше пустых ювенильных раковин. Зона интерграций между _M. gracilicosta_ и _M. velutina_ очень узкая (300—600 м). А известно, что в случаях нормальной жизнестойкости гибридов она достигает ширины многих километров (White, 1985). Поэтому совокупность малочисленных гибридов с их низкой жизнестойкостью нельзя назвать популяциями. Следовательно, _M. velutina_ — это «полулид» (Майр, 1974), тяготейший больше к видовому рангу, чем к подвидовому. Признаки _M. velutina_ возникли как адаптации к обитанию в иных, чем _M. gracilicosta_, вертикальных зонах. При этом они коснулись в первую очередь, строения раковины, более зависимой от внешней среды, и в меньшей степени — строения гениталий. Небольшие отличия по половой системе между ними, по-видимому, не препятствуют копуляции, о чем свидетельствует наличие гибридов.

Полосу с гибридными особями следует рассматривать как зону вторичной интерграции, учитывая обособленные популяции _M. gracilicosta_ и цельный ареал _M. velutina_. Данную зону образовались между ранее изолированными популяциями этих двух видов. Их изоляция, очевидно, была связана с территориальной разобщенностью, усиливающей разной вертикальной приуроченностью, и могла нарушиться, например, изменением фитоэкологических условий горного Крыма (см. дальше). Случай гибридизации аллопатрических видов встречаются не так уж редко в природе и возникают при нарушении барьеров несекретивности, выраженных эндемически и (или) территориально. При этом чаще всего их репродуктивные отношения ранее вообще не были известными из-за изоляции (Майр, 1974; White, 1985). Случаи же вторичных встреч полулидов среди _Clausilliidae_ отмечаются в некоторых работах Нордсек (Nordsieck, 1984).

Наблюдаемая зона вторичной интерграции установилась согласно равновесию адаптивных потенций _M. gracilicosta_ и _M. velutina_. Расширению зоны противостоят хорошо когадаптированные генофонды их популяций, действующие как стабилизирующие системы (Майр, 1974) и сохраняющие свою целостность, а главное — ослабленная жизнестойкость гибридов, не способных образовывать промежуточные популяции. Вероятно, при фитоэкологических изменениях зона вторичной интерграции может лишь смещаться, но вряд ли существенно отразиться на генофонде контактирующих популяций до возникновения более полного набора предкопульационного изолирующего механизма скрещивания у _M. velutina_.

Таким образом, различия в генокомplexах _M. gracilicosta_ и _M. velutina_ препятствуют образованию перехода между ними. Однако в процессе формирования _M. velutina_ и его обособления от _M. gracilicosta_ такие переходы существовали. Об этом свидетельствуют изолированные популяции с промежуточными признаками особей между этими видами.

На Демерджи, Северной Демерджи и Чатырдаге (между Алушкой и Симферополем) обитает один из подвидов _M. gracilicosta_. Особи его популяций на Чатырдаге изменяются от характерных подвидов на восточных склонах нижнего плато (возле Перевального) до промежуточных между ним и _M. velutina_ на верхнем плато, хотя последний вид здесь не распространен. Расстояние на 7—8 км переход признаков между особями с разных мест Чатырдага не имеет ничего общего с разными вертикальными климатами _M. gracilicosta_ и _M. velutina_, отличаясь лишь размерами. Примерно посередине соседней Бабуган-яйлы — на са-
моей восточной оконечности ареала *M. velutina* также обнаружены одиночные популяции особей с такими же промежуточными признаками, хотя там не распространен уже *M. gracilicosta*. Популяции этих промежуточных особей не смешиваются с таковыми *M. velutina*, так как на яйле рассматриваемые моллюски обитают только на томилярах, разделяемых сотнями метров или километровыми участками с лугами и горно-луговыми степями по выполненным местам. Следовательно, изоляция популяций промежуточных особей на вершинах разных хребтов Главной гряды свидетельствует о протяженном переходе между *M. gracilicosta* и *M. velutina* в прошлом.

Если на Чатырдаге и Бабуган-яйле сохранились отдельные промежуточные популяции между *M. gracilicosta* и *M. velutina*, то на юго-западе горного Крыма остались только их следы. Такими следами являются более широкая зона вторичной интеграции между *M. velutina* и популяциями *M. gracilicosta* из самой западной части Ай-Петринской яйлы (до 600 м) и некоторые особенности признаков у особей последних, которые частично приближаются к *M. velutina* и отличаются от особей популяций *M. gracilicosta* в других местах, в том числе интегрирующих с *M. velutina*.

Благодаря строению раковины (Байдашниковых, 1990) (более зависимому от внешних условий, чем организация гениталий), *M. velutina* адаптирован к криоксеротермым высокогорным местообитаниям горного Крыма. Поэтому его ареал ограничен, главным образом, припоянниками редколесьями и яйлами наиболее возвышенно-центрального участка Главной гряды (от Бабуган-яйлы до Ай-Петринской яйлы) и, таким образом, достаточно обособлен от распространения *M. gracilicosta*, адаптированного к более теплым низкогорным местообитаниям. Эта вертикальная дифференциация местообитаний в соответствии с адаптациями раковины способствовала становлению сбалансированного видового генома и стабильных по ареалу признаков *M. velutina*, заметно отличающихся от *M. gracilicosta*. Постоянное обособление *M. velutina* от *M. gracilicosta* не вызывает сомнений, но процесс формирования репродуктивной изоляции еще не завершился к настоящему времени, о чем свидетельствует зона вторичной интеграции между ними. Данный процесс может продолжаться по пути начинавшейся видовой дифференциации строения гениталов.

Изолированные пятна ареала *M. gracilicosta* на востоке горного Крыма вместе с основным распространением вида на его юго-западе свидетельствуют об обширном когда-то ареале единого вида со значительной вертикальной шириной по Главной гряде, учитывая еще распространение *M. velutina* и наличие переходов в относительно недавнем прошлом. При таком обширном ареале единого *M. gracilicosta* из-за отличий в экологических условиях разных высот должны были сформироваться вертикальные клины, которые известны у каждого вида наземных моллюсков в горной местности. Вероятно, тогда на наиболее возвышенно-центральном участке Главной гряды под влиянием повышенной изоляции в проходных высокогорных местообитаниях в верхнеэозипальных клинах начали развиваться адаптации, приведшие впоследствии к формированию *M. velutina*. Во время плейстоценовых похолоданий возрастала аридность климата горного Крыма, и широколиственные леса сокращали площади за счет экспансии сосняков лесов и редколесий, горнолуговых степей и томилийеров (Шелига-Сосоно и др., 1980, 1987; Лидух, 1987). Поскольку *M. gracilicosta* адаптирован к более теплым условиям нижних высот, то сокращение прежнего обширного ареала этого вида связало именно с данными фитоклиматическими изменениями в плейстоцене. Однако только одна из вероятных форм в верхнеэозипальных клинах наиболее возможный предок *M. velutina* — очевидно, могла быть более адаптирована к криоксеротермным условиям томилийеров и редколесий. По-видимому, имела тогда адаптивное преимущество, она заняла со временн
менем весь центральный участок Главной гряды. На это указывает современное распространение *M. velutina* в верхних поясах и отсутствие *M. graciliscosta* в нижних (кроме отдельных изолированных популяций в западной части) на центральном участке, что вряд ли является случайным совпадением при почти повсеместных здесь скальных обнажениях, вполне пригодных для обитания *M. graciliscosta*. Возникшее вертикально-территориальное обособление предковых форм *M. velutina* обеспечило им периферийное положение при слабой связи с *M. graciliscosta*. На первых этапах формирования *M. velutina* мог представить собой лишь местную и одновременно верхне-зональную форму *M. graciliscosta*. Она была связана переходами с другими формами последнего, о чем свидетельствуют следы и остатки промежуточных популяций на западе и восточнее современного ареала *M. velutina*. Более поздние этапы формирования *M. velutina* связаны с дальнейшим развитием адаптаций к условиям крымских яйл (4-го пояса), которые могли лишь увеличить вертикальное разнообразие и с ней привести к полной изоляции от *M. graciliscosta*.

Предполагаемый процесс формирования *M. velutina* связан не с одним, а с несколькими фитоклиматическими изменениями плейстоцена в горном Крыму. Рассмотренная выше зона вторичной интеграции между *M. graciliscosta* и *M. velutina*, очевидно, образовалась в голоцене, когда ареал первого вида мог расшириться и проникнуть в соприкосновение с таковым второго, вследствие потепления и уменьшения аридности климата. Однако популяции *M. graciliscosta*, изолированные под горой Ай-Петри частью цельного ареала *M. velutina* (см. выше), свидетельствуют о более широком распространении, чем сейчас, первого вида именно на Ай-Петринской яйле и ее склонах до того, как сюда вернули второй вид. Очевидно в рисс-вюрское время *M. graciliscosta* имел обширное распространение и еще соединялся с *M. velutina*. Однако при вюрском фитоклиматическом изменении оно сократилось и разрушились переходы ко второму. В то же время ареал *M. velutina*, адаптированного к более криоксеротермным высокогорным местообитаниям, немного расширился и охватил эту яйлу и ее склоны, видимо, синхронно с распространением некоторых петрофитов и горно-стенных эндемиков, обитающих теперь совместно с *M. velutina* на яйлинских томилиярах. На их обширное распространение в вюрское время указывают многочисленные дизъюнктивные популяции в разных местах горного Крыма, особи которых морфологически не отличаются и, следовательно, имеют недавнее обособление.

Проникновение *M. velutina* на территорию Ай-Петринской яйлы и ее склонов могло произойти с соседней Ялтинской яйлой, на которой, как и на присежающих к ней Никитской и Бабуганской яйлах, вероятно, проходили поздние этапы формирования *M. velutina* еще с рисс-вюрского времени, поскольку на следах изменений в ареалах моллюсков рисского времени судить значительно труднее. На этих трех яйлах нет следов прошлых переходов между *M. graciliscosta* и *M. velutina*, а в нижних поясах под ними отсутствует первый вид. Следовательно, данная часть Главной гряды и является центром формирования *M. velutina*.

Развитие видеообразования в ряде *Mentissa* обусловлено фитоклиматическими условиями горного Крыма и их изменениями в прошлом. Оно протекало по двум основным направлениям: первое — формирование типично лесного обитателя (*M. canalifera*), второе — развитие адаптаций к скальному обитанию не только в лесах, но также в редколесьях и томилиярах (подвиды *M. graciliscosta* и *M. velutina*). Слабое фитоклиматическое разнообразие лесных массивов горного Крыма по сравнению, например, с Карпатами, ограничило первое направление только одним эволюционно стерильным видом. Наоборот, большое разнообразие в горном Крыму скальных местообитаний увеличело возможности формо- и видеообразования второго направления. Развитие адаптаций к условиям
довольно разных местообитаний отразилось на морфологических особенностях видов обоих эволюционных направлений и породило значительную видовую обособленность M. canalislera от остальных представителей рода Mentissa.

Байдышников А. А. Обзор моллюсков рода Mentissa (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн.—1990.—69, вып. 1.—С. 21—31.
Дамянов С. Г., Лихарев И. М., Сухохински охлойви (Gastropoda terrestri).— София: Изд-во Болгарской АН, 1975.—426 с.— (Фауна на България; Т. 4).
Дидух Я. П. Луга горного Крыма и история их формирования // Ботан. журн.—1987.—72, № 10.—С. 1346—1355.
Мади Е. Популяции, виды и эволюция.— М.: Мир, 1974.—460 с.
Шевле-Сосюко Ю. Р., Дидух Я. П., Безусько И. Г. История развития биоценофона Украины // Зеленая книга украинской ССР.— Киев: Наук. думка, 1987.—С. 28—34.
Nordstieck H. Neue Taxa rezent europäischer Claussilien, mit Bemerkungen zur Bastardierung bei Claussilien (Gastropoda: Claussilidae) // Arch. Molluskenk.—1984.—114, N 4/6.—С. 189—212.
White M. J. D. Types of hybrid zones // Boll. zool.—1985.—52, N 1/2.—Р. 1—20.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена

Получено 21.02.89
АН УССР (Кiev)

УДК 595.787

К. А. Ефетов

НОВЫЙ ВИД РОДА ADSCITA (LEPIDOPTERA, ZYGAENIDAE)

ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

В сборах зеленых пестрянок (Zygaenidae, Procrisidae) из Средней Азии, переданных для изучения В. С. Мурзиным, И. Г. Плющом, а также имеющихся в коллекциях Института зоологии АН УССР (Кiev), нами обнаружены экземпляры, исследование которых позволило отнести их к новому виду, описание которого приводится ниже.

Автор считает своим долгом выразить благодарность названным колллегам за предоставленный материал, а также А. К. Загуляеву за ценные советы при написании данной статьи.

Adscita tianshanica E f e t o v, sp. n.


Голотип и паратипы—♂ переданы на хранение в Зоологический институт АН УССР (Львовскiй), паратипы: в Зоологический музей Киевского университета (♂). Зоологический музей Московского университета (♂). 13 ♀ и 2 ♀ находятся в коллекции Института зоологии АН УССР (Кiev).

О п и с а н и е (рис. 1). Основные размеры: длина тела ♀ 9,0—10,0, ♂ 8,0—9,0; длина передних крыльев ♀ 12,2—16,0, ♂ 9,2—10,0; ширина передних крыльев ♀ 4,5—6,3, ♂ 3,9—4,2; длина задних крыльев ♀ 9,5—12,5, ♂ 6,9—7,0; длина усиков ♀ 5,7—7,5, ♂ 4,2—4,6 мм. Лоб и темя зеленые с металлическим блеском. Усики ♀ двоякогребенчатые, длина гребенки в средней части усика 0,6 мм; стержень жгутика постепенно су-