

УДК: 595.143: 57.063.6:591.522

Роль екологічних і історичних факторів та міжвидової конкуренції в формуванні ареалів п'явок (Hirudinida)

С.Ю.Утевський¹, М.В.Владимирська¹, Д.Палатов²

¹Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна (Харків, Україна)

²Московський державний університет імені М.В.Ломоносова (Москва, Росія)

Досліджено і проаналізовано значення історичних, географічних і екологічних факторів, міжвидової конкуренції та гібридизації для видоутворення і формування ареалів у п'явок. Отримані результати щодо закономірностей поширення, філогеографії і репродуктивної біології свідчать про різні механізми формування ареалів у видів з наземними стадіями в життєвому циклі та у видів, які ведуть виключно водний спосіб життя. Видоутворення й формування ареалів видів, які не мають високої здатності розповсюджуватися на суходолі, відбувалося переважно через дію історичних факторів – виникнення географічних бар'єрів у минулому. Навпаки, види з наземними стадіями у життєвому циклі мають паскоподібні ареали, що простягаються зі сходу на захід і збігаються з головними природними зонами.

Ключові слова: п'явки, *Hirudo*, видоутворення, екологічна стратегія.

Роль экологических и исторических факторов и межвидовой конкуренции в формировании ареалов пиявок (Hirudinida)

С.Ю.Утевский, М.В.Владимирская, Д.Палатов

Исследовано и проанализировано значение исторических, географических и экологических факторов, межвидовой конкуренции и гибридизации для видообразования и формирования ареалов у пиявок. Полученные результаты по закономерностям распространения, филогеографии и репродуктивной биологии свидетельствуют о различных механизмах формирования ареалов у видов с наземными стадиями в жизненном цикле и у видов, которые ведут исключительно водный образ жизни. Видообразование и формирование ареалов видов, не имеющих высокой способности к распространению на суше, происходило в основном под действием исторических факторов – возникновения географических барьеров в прошлом. Напротив, виды с наземными стадиями в жизненном цикле имеют лентовидные ареалы, простирающиеся с востока на запад и совпадающие с основными природными зонами.

Ключевые слова: пиявки, *Hirudo*, видообразование, экологическая стратегия.

The role of ecological and historical factors and interspecific competition in range formation of the leeches (Hirudinida)

S.Yu.Utevsky, M.V.Vladymyrska, D.Palatov

The importance of historical, geographical and environmental factors, interspecific competition and hybridization for speciation and range formation in leeches was investigated and analyzed. The results regarding patterns of distribution, reproductive biology and phylogeography indicate different mechanisms of range formation in species with terrestrial stages in their life cycles and in species that are exclusively aquatic. Speciation and range formation of the species that do not have ability to spread on the land have occurred under the effect of historical factors: emergence of geographical barriers in the past. The species with terrestrial stages in their life cycles, vice versa, have belt-like ranges that extend from the east to the west and correspond to major terrestrial landscapes.

Key words: leeches, *Hirudo*, speciation, ecological strategy.

П'явки (Hirudinida) відіграють помітну роль у водних екосистемах, становлячи значну частину макрзообентосу, деякі види успішно опанували суходіл (Лукин, 1976; Утевський і др., 2001; Эпштейн, 1982; Sawyer, 1986). Кілька видів п'явок використовуються в медицині протягом тисячоліть (Баскова, Исаханян, 2004), а окремі представники цієї групи є небезпечними паразитами людини та тварин (Лукин, 1976; Эпштейн, 1987; Epshtein, Utevsky, 1993; Nagasawa, 1988). Гостро стоїть питання про охорону рідкісних видів п'явок (Wells, Coombes, 1987; Wells et al., 1983; Sağlam, 2011). Види роду *Hirudo* є модельними об'єктами експериментальної біології, а саме нейрофізіології, екотоксикології та

біології розвитку (Sawyer, 1986; Zapkuvienė, Petrauskienė, 2000; Petrauskienė, 2001, 2004, 2008), медичні п'явки знайшли своє місце в сучасній медицині (Whitaker et al., 2004a, b). До цього часу дуже мало було відомо про фактори і механізми видоутворення та формування ареалів у п'явок. Ця стаття присвячена огляду нещодавніх досліджень видоутворення в цій групі тварин.

Методологія досліджень еволюційної історії не може ґрунтуватися на безпосередньому спостереженні, натомість застосовуються різного роду опосередковані свідоцтва. Отже, мікроеволюція і видоутворення вивчаються на прикладі споріднених видів, які нещодавно і неповністю розійшлися. Це дає можливість виявити фактори і механізми видоутворення, які діють на його завершальних стадіях.

Видоутворення і формування ареалів у морських п'явок: вирішальна роль історичних факторів

Досить давно вже було помічено, що споріднені види займають протилежні сторони географічних бар'єрів. Дж.Аллен (Allen, 1907) назвав такий характер поширення споріднених і водночас географічно ізольованих видів законом Джордана, який було сформульовано таким чином: якщо взяти будь-які види у будь-якому регіоні, малоімовірно знайти найближчі споріднені види у тому ж регіоні, але скоріше вони будуть знайдені у сусідній області, відокремленій від першої певним бар'єром. Ернст Майр у своїх класичних працях (Mayr, 1942, 1963) вперше підсумував різноманітні й розпоршені свідоцтва вікаріантного алопатричного видоутворення. Джеррі Койн і Аллен Опп (Coyne, Opp, 2004) перелічили шість головних типів свідоцтв на користь цього процесу. Ми торкнемося деяких з них, що узгоджуються з результатами наших досліджень. Найсильнішим аргументом, що підтверджує вікаріантне видоутворення, є географічна узгодженість видових ареалів з географічними і кліматичними бар'єрами. Після спостереження того, що багато сестринських видів риб поширені по протилежних сторонах Панамського перешийку, Девід Старр Джордан назвав таких географічно ізольованих родичів «парами близнюкових видів» (Jordan, 1908). Їхнє географічне поширення свідчило про те, що новоутворений суходільний бар'єр сприяв видоутворенню. Наші власні спостереження поширення морських п'явок у Світовому океані привели до схожих висновків. Наприклад, розділення споріднених видів *Notostomum cyclostomum* Johansson, 1898 і *Notostomum laeve* Levinsen, 1882 виникло через закриття Берингової протоки (Utevsky et al., 2007). *Notostomum laeve* поширений в Арктиці та в суміжних водах Північної Атлантики, тоді як *N. cyclostomum* живе в північній частині Тихого океану (Епштейн, 1967). Іншим прикладом видоутворення, викликаного географічною ізоляцією, є *Pontobdella muricata* Linnaeus, 1758 і *Pontobdella vosmaeri* Apathy, 1888. Останній, за думкою Р.Сойєра (Sawyer, 1986), виник у Середземному морі через закриття Гібралтарської протоки. До цих двох видів можна також додати пару видів, один з яких живе у Північній Атлантиці і суміжних частинах Арктики – *Oceanobdella microstoma* (Johansson, 1898), і дуже схожий з ним *Oceanobdella alba* (Epshtein et Utevsky, 1996) з північної частини Тихого океану. Ще однією парою є, імовірно, *Crangonobdella fabricii* (Malm, 1863) з Арктики і Північної Атлантики та північнотихоокеанська *Crangonobdella maculosa* Utevsky, 2005. *Heptacyclus scorpii* (Malm, 1863) і *Heptacyclus virgatus* (Oka, 1910) – морфологічно дуже подібні види з амфібореальним поширенням, які теж можуть слугувати прикладом близнюкової пари.

Однак, цей підхід залишався дещо проблематичним. По-перше, парні види визначалися через морфологічні відмінності, не було свідоцтв щодо репродуктивної ізоляції між членами пари. По-друге, не було філогенетичних даних, які б доводили, що члени пари дійсно є сестринськими видами. Якщо це не так, то неможливо припустити, що ареал їхнього спільного предка був розділений географічним бар'єром. Нові філогенетичні методи показали, що існує принаймні одна пара близнюкових видів, що водночас є сестринськими. Наш філогенетичний аналіз свідчить, що *N. laeve* і *N. cyclostomum* є сестринськими видами (Utevsky et al., 2007). Щодо інших згаданих вище видів, то дуже схожі *H. scorpii* і *H. virgatus* не виявилися сестринськими (Williams, Burreson, 2006). На цей час бракує даних про філогенетичні відносини багатьох видів, що могли б вважатися близнюковими, натомість результати філогенетичних досліджень свідчать про те, що після появи географічного бар'єру між Тихим і Північним Льодовитим океанами виникло кілька споріднених видів, які, однак, не утворюють пар. Імовірно, пари сестринських видів, які були предками сучасних представників родів *Heptacyclus* і *Oceanobdella*, виникли завдяки неодноразовому закриттю Берингової протоки; згодом вони дивергували в умовах географічної ізоляції і дали значну кількість споріднених видів, які належать до родів *Heptacyclus* і *Oceanobdella*.

Вплив екологічних факторів і міжвидової конкуренції на формування ареалів видів роду *Hirudo*

Поширення чотирьох видів медичних п'явок досить точно корелює з основними типами ландшафтів у Західній Палеарктиці. Ареали видів роду *Hirudo* перетинаються, але жорстких географічних бар'єрів між ними не спостерігається. Це наводить на думку про можливість парапатричного видоутворення. Проте наразі ми не можемо впевнено стверджувати, чи насправді в цьому випадку має місце саме парапатричне видоутворення, оскільки близько споріднені види з ареалами, що межують або перетинаються, можуть виникнути також через алопатричне видоутворення і подальше розширення ареалів.

Медичні п'явки, будучи ектопаразитами, мають кращі можливості для розповсюдження, ніж більшість справжніх водних тварин. Їхні хазяї-хребетні можуть розповсюджувати п'явок, переносючи їх через суходіл і море. Висока мобільність хазяїв, а також здатність п'явок тривалий час жити поза водою (Епштейн, 1954; Banarescu, 1991) можуть пояснити, чому їхнє поширення не залежить від жодної річкової системи або басейну. Навпаки, поширення медичних п'явок, скоріше за все, залежить від можливості переносити несприятливі умови – низькі температури, сухість клімату та міжвидову конкуренцію. Результати біогеографічного аналізу свідчать про те, що саме кліматичні фактори вплинули на сучасний розподіл ареалів *Hirudo medicinalis* Linnaeus, 1758, *H. verbana* Carena, 1820, *H. orientalis* Utevsky & Trontelj, 2005 і *H. troctina* Johnson, 1816, що пояснюється високою здатністю медичних п'явок до розповсюдження. Історичні й антропогенні чинники мали невелику роль у формуванні сучасних ареалів цих видів (Utevsky et al., 2010).

Слід відзначити, що залишається невідомою тривалість контакту між п'явкою та її хазяїном поза водою в природних умовах. Беручи за основу повідомлення деяких спостерігачів, а також наші власні спостереження, можна стверджувати, що п'явки залишаються на своєму хазяїні протягом 20 хвилин і більше. Однак інші дослідники повідомляють, що п'явки моментально відчіплюються від хазяїна, коли той виходить із води (Elliott, 2008).

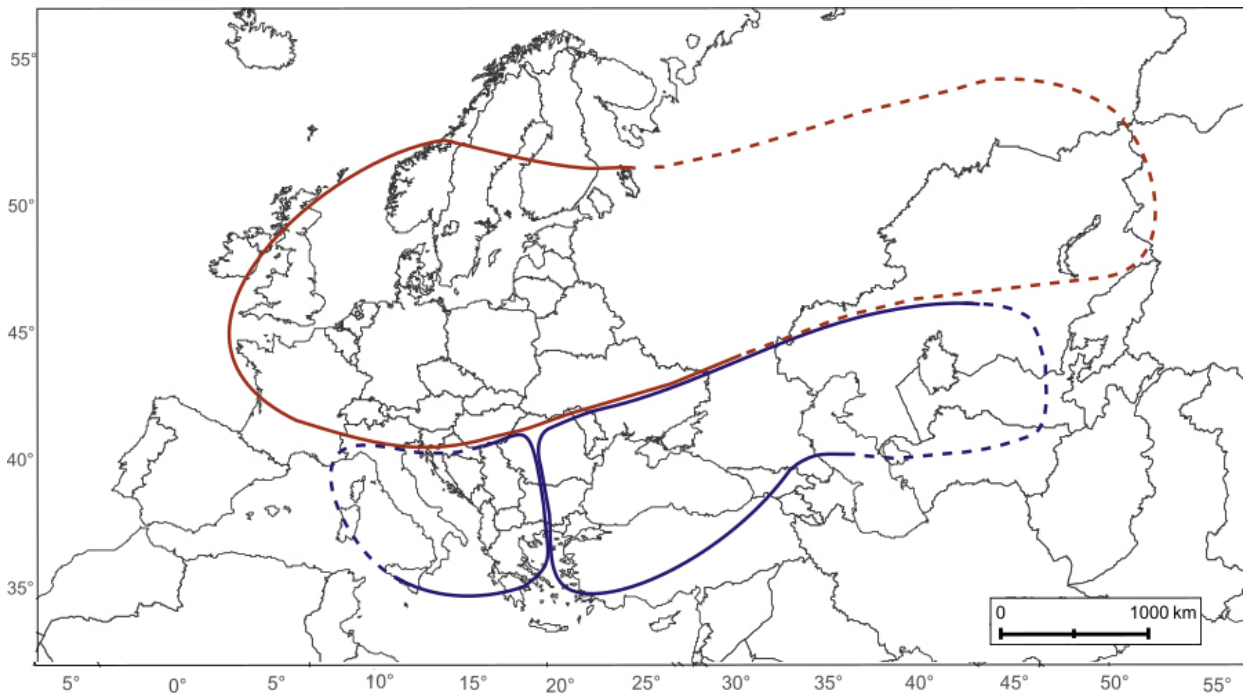


Рис. 1. Ареали *Hirudo medicinalis* (на півночі) та *Hirudo verbana* (на півдні) із західною та східною філогрупами останнього (Trontelj, Utevsky, 2012)

Видається дивовижним дуже невеликий ступінь перекриття ареалів *H. medicinalis* і *H. verbana* (рис. 1).

Схожий характер поширення притаманний деяким нижчим ракоподібним (Banarescu, 1991), що пояснюється мобільністю та екологічною толерантністю їхніх яєць. Поширення *H. verbana* відповідає степовій або пустельній провінції (Banarescu, 1991), яка простягається від Центральної Азії до півдня європейської частини Росії і до півдня України та Піренейського півострова, але, на відміну від нижчих ракоподібних, ареал цього виду не охоплює Іспанію та північно-західну Африку, оскільки ця територія зайнята ареалом вікаріантного виду *H. troctina*. У свою чергу, *H. medicinalis* можна віднести до арбореального фауністичного комплексу, оскільки ареал цієї п'явки збігається з територією, яка колись була вкрита листопадними лісами. *Hirudo orientalis* може розглядатися як євро-середземноморський вид (Banarescu, 1991), що проникає в сусідні зоогеографічні регіони.

Підсумовуючи отримані результати про географічне поширення медичних п'явок, можна висунути кілька припущень про походження різних видів цього роду. Сучасний ало- або парапатричний розподіл ареалів не дозволяє судити, який саме тип видоутворення – симпатричне, алопатричне, парапатричне – мав місце. Розширення видових ареалів, скоріше за все, приховало первинну картину поширення цих видів. Імовірно, ареали двох сестринських видів *H. medicinalis* і *H. orientalis* колись мали спільну межу. Проте процеси аридизації клімату призвели до того, що на великих територіях Західної Палеарктики умови стали більш придатними для існування *H. verbana*, яка віддає перевагу саме такому клімату. Цей вид поширився переважно в зоні степових і середземноморських ландшафтів, витіснивши *H. medicinalis* і *H. orientalis*. Екологічні вимоги всіх чотирьох видів медичних п'явок дуже схожі; вони, очевидно, розрізняються лише своїми температурними оптимумами і здатністю витримувати пересихання водою. Тому в даному випадку діяв принцип конкурентного витіснення, який містить два загальні положення, що стосуються симпатричних видів: по-перше, якщо два види займають одну і ту саму екологічну нішу, то майже напевно один з них перевершує інший в цій ніші і врешті-решт витіснить менш пристосований вид. Друге положення випливає з першого: якщо два види співіснують у стані стійкої рівноваги, то вони мають бути екологічно диференційовані, аби вони могли займати різні ніші (Грант, 1991). Незважаючи на те, що ареали чотирьох видів медичних п'явок дещо перетинаються, зазвичай популяції різних видів займають різні водойми. Наразі відомо лише два випадки синтопії *H. verbana* та *H. medicinalis* у світі, один з яких було нами досліджено упродовж кількох років (Kovalenko, Utevsky, 2012). Виявилось, що види мають різні екологічні стратегії, лише одна з яких (*H. verbana*) є успішною в умовах пересихаючого степового озера, що вплинуло на загальний стан популяції менш успішного виду.

Міжвидова конкуренція може приводити до різних кінцевих результатів. Один з них – заміщення видів. Міжвидовий добір (або видовий добір) – це збільшення чисельності і посилення екологічного домінування одного виду порівняно з іншим екологічно схожим видом. Міжвидова конкуренція веде до міжвидового відбору, при якому один вид має яку-небудь конкурентну перевагу порівняно з іншим симпатричним видом. Процес міжвидового добору може тривати аж до заміщення одного виду іншим. Певний вид може повністю замінити на деякій території інший вид, якщо умови середовища, за яких перший вид має перевагу, залишатимуться постійними. Саме таким чином, наприклад, динго (*Canis familiaris dingo*) впродовж історичного часу витіснив сумчастого вовка (*Thylacinus*) на більшій частині території Австралії (Грант, 1991). Заміщення видів вивчалось також у класичних лабораторних експериментах на парамеціях (Gause, 1934). Отже, ми отримали свідоцтво конкурентного витіснення і міжвидової конкуренції у п'явок, що привели до формування сучасних ареалів.

Видоутворення й формування ареалів видів, які не мають високої здатності розповсюджуватися на суходолі, відбувалося переважно через дію історичних факторів – виникнення географічних бар'єрів у минулому. Серед прісноводних п'явок, що не мають наземних стадій, невідомо про види, які б мали паскоподібні ареали, що простягаються зі сходу на захід і збігаються з головними природними зонами, як це спостерігається у видів роду *Hirudo*. Навпаки, ареали видів, що не розповсюджуються на суходолі, простягаються з півдня на північ; вони сформувалися через географічну ізоляцію. Прикладом може слугувати група споріднених видів – *Erpobdella vilnensis*, *Erpobdella* sp. та *Erpobdella japonica*. Ареал першого з них охоплює Піренейський півострів, Центральну і Південно-Східну Європу та Киргизстан. У наших роботах уперше повідомляється про знахідки *E. vilnensis* на півночі Одеської області та в Миколаївській області (Україна) (Utevsky et al., 2012), крім того, *E. vilnensis* поширена на Піренейському півострові (Іспанія) (Jueg, 2008). Цей вид трапляється також у Киргизстані (Jueg et al., 2013). На півострові Ямал і у Вірменії, за нашими неопублікованими даними, трапляються генетично близькі до *E. vilnensis*, але самостійні види роду *Erpobdella*.

Erpobdella sp. поширений у Приморському краї (Російська Федерація) та на Корейському півострові. *Erpobdella japonica* трапляється лише в Японії. Очевидно, що такий розподіл ареалів виник через географічні бар'єри між популяціями, які згодом утворили згадані види. Про значну роль історичних факторів свідчать розірвані ареали, які характерні для низки видів ерпобделід. Такий ареал має згадана вище *Erpobdella vilnensis* (рис. 2). Крім того, виявилось, що *Dina stschegolewi* також має розірваний ареал: південна частина басейну Дністра, Крим, чорноморське узбережжя Грузії та південний Азербайджан. Розірвані ареали виникли через фрагментацію єдиного ареалу в минулому завдяки виникненню географічних бар'єрів.

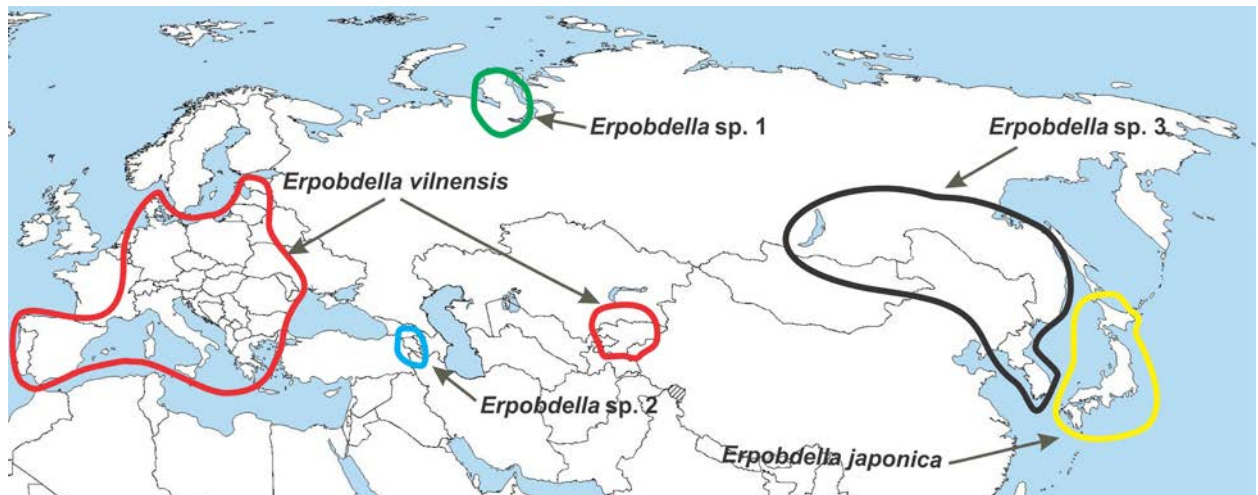


Рис. 2. Ареали споріднених видів глоткових п'явок, що не мають наземних стадій у своєму життєвому циклі, розподілені в напрямку із заходу на схід. Їхнє походження зумовлено виникненням географічних бар'єрів у минулому і географічною ізоляцією

Приклади симпатричного видоутворення

Симпатричне видоутворення є одним з найбільш суперечливих питань еволюційної біології. Наші дослідження дають небагато свідчень на користь цієї моделі видоутворення. Специфічний до хазяїна паразит може розглядатися як такий, що займає острів, який географічно ізолюваний від інших видів хазяїв. Споріднені паразити можуть мати різних, але разом з тим симпатричних хазяїв (Coyne, Orr, 2004). Серед риб'ячих п'явок таким прикладом є види *Johanssonia artica* (Johansson, 1898) і *Johanssonia kolaensis* Selensky, 1914, які спільно живуть у Баренцовому морі, але паразитують на різних видах риб: *J. artica* – на камбалах і трісці, а *J. kolaensis* – на зубатках (Utevsky, 2002). Однак молекулярний філогенетичний аналіз свідчить, що *J. kolaensis* генетично майже не відрізняється від *J. artica*. Тобто ці два види – скоріш за все, форми одного виду, що паразитують на різних хазяях.

Нещодавнє дослідження С.Траяновського та співавторів (Trajanovski et al., 2010) свідчить про симпатричне видоутворення у п'явок роду *Dina* (19 таксонів) в Охридському озері. Види цього роду утворюють окрему групу, яка виникла саме в цьому озері. Ця гіпотеза підтверджується трьома критеріями: видовим багатством, монофілією й ендемізмом. Можна казати скоріше про «внутрішньоозерне» (intralacustrine) видоутворення в Охридському озері. Виникає питання про те, які саме бар'єри, горизонтальні або вертикальні, сприяли еволюційним подіям. Вважалося, що існує горизонтальна диференціація видів у джерелах, що живлять озеро, і в озері як такому. Крім того, припускалося існування вертикальної диференціації між зонами над і під поясом харових водоростей, який заважає міграції бентосних організмів. С.Траяновський та співавтори дійшли висновку про більшу вагу горизонтальної диференціації між гаплотипами джерел та самого озера.

Окремим випадком симпатричного видоутворення є гібридогенне видоутворення, яке більш розповсюджене серед рослин і досить рідко трапляється у тварин. Відомі приклади такого видоутворення у метеликів (Mavárez et al., 2006), паличників, жаб (Bullini, 1994). Хоча в п'явок таке явище досі не було описано, результати деяких наших дослідів наводять на думку про можливість гібридогенного походження одного з видів (Kovalenko, Utevsky, 2013). Експерименти зі схрещення

H. orientalis та *H. verbana* завершилися отриманням гібридів, що мали забарвлення дорзальної сторони тіла, більш схоже на *H. medicinalis*, ніж на батьківські види, як того можна було б очікувати (рис. 3).

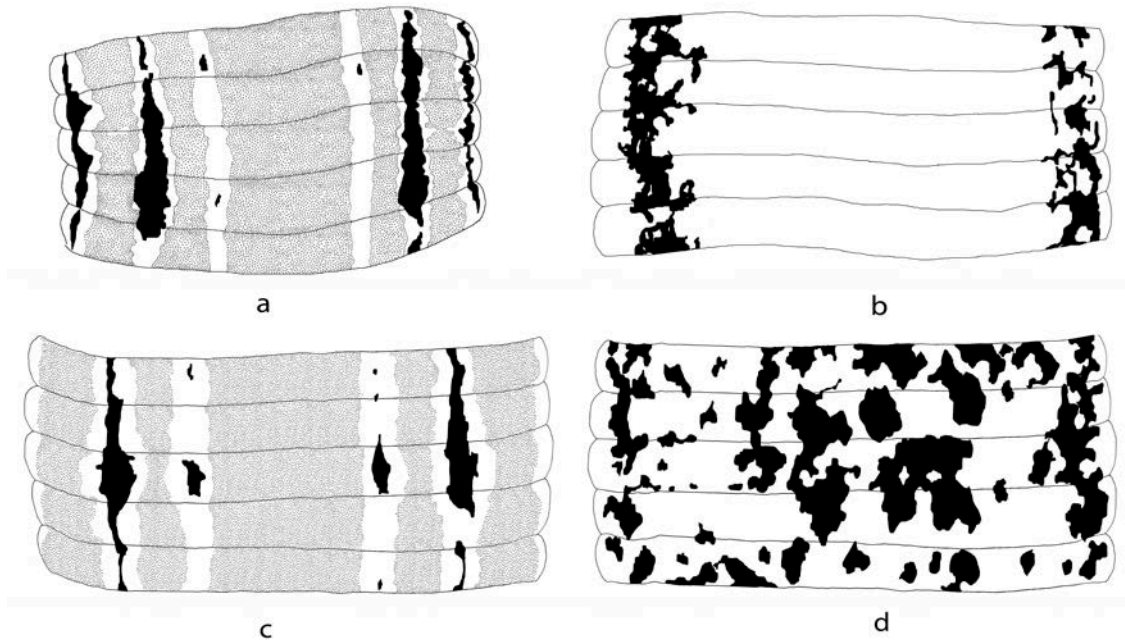


Рис. 3. Порівняння забарвлення *H. medicinalis* та гібридів *H. orientalis* x *H. verbana* (сегмент середини тіла): *a* – гібрид, вигляд з дорзальної сторони; *b* – гібрид, вигляд з вентральної сторони; *c* – *H. medicinalis*, вигляд з дорзальної сторони; *d* – *H. medicinalis*, вигляд з вентральної сторони (Kovalenko, Utevsky, 2013)

Екологічні стратегії та розподіл ареалів видів роду *Hirudo*

Наші дослідження показали, що чотири західнопалеарктичні види медичних п'явок віддають перевагу різним типам ландшафтів (Utevsky et al., 2010). Різні умови існування можуть викликати суттєві екофізіологічні відмінності між видами. Деякі аутекологічні особливості медичних п'явок були виявлені Далією Запкувене (Запкувене, 1972а, б). Автор порівнювала два види медичних п'явок: *H. medicinalis* і *H. verbana* (*H. medicinalis* f. *serpentina* та *H. medicinalis* f. *officinalis* відповідно в оригінальній публікації). *Hirudo medicinalis* починає відкладати кокони при температурі на 2°С нижче, ніж *H. verbana*. Така відмінність може привести до різних фенологій у природі, наприклад до більш раннього початку розмноження *H. medicinalis* у біотопах із симпатричним поширенням обох видів. При існуванні в одній водоймі ці види можуть опинитися репродуктивно ізольованими завдяки різним температурним оптимумам, що є одним з різновидів екологічної ізоляції (Cooper, Orr, 2004). Тривалість сезону, сприятливого для розмноження, і тип водойми (тимчасова або постійна) – це ті умови, що, принаймні, почасти визначають плодючість і швидкість росту молоді. Д.Запкувене (Запкувене, 1972а, б) знайшла деякі відмінності в плодючості та швидкості росту *H. medicinalis* і *H. verbana*. Очевидно, різні умови довкілля можуть привести до різних біологічних особливостей споріднених видів.

Нами було показано, що три види медичних п'явок *H. medicinalis*, *H. orientalis* і *H. verbana* мають різні плодючість, швидкість росту й виживаність молоді, які корелюють з екологічними характеристиками цих видів (Petrauskienė et al., 2011). Наші спостереження свідчать про суттєві відмінності між репродуктивними ознаками трьох видів роду *Hirudo*. Відмінності були знайдені серед багатьох характеристик плодючості: частки п'явок, що відклали кокони, кількості коконів і кількості нитчаток. Найвища плодючість спостерігалася в *H. verbana*, а в *H. medicinalis* вона була найнижчою. З іншого боку, вага нитчаток була найбільшою в *H. medicinalis*, а *H. verbana* давала найменших нащадків. *Hirudo orientalis* має проміжну плодючість, а її нитчатки мають проміжні розміри. Крім того,

види відрізняються за швидкістю росту і смертністю. Незважаючи на те, що *H. verbana* породжує найменших нитчаток, які мають найнижчу виживаність, швидкість росту в цього виду була найвищою.

Два з видів роду – *H. medicinalis* і *H. orientalis* – дуже схожі за багатьма репродуктивними ознаками. Вони подібні за розподілом ваги нитчаток, швидкістю росту і виживаністю. Ці результати підтверджують сестринські відносини між *H. medicinalis* і *H. orientalis* та базальне положення *H. verbana* відносно них, що було виявлено за допомогою нашого філогенетичного аналізу (Trontelj, Utevsky, 2005; Phillips, Siddall, 2009). Той же патерн відносин був отриманий із зовнішньоморфологічних ознак (Utevsky, Trontelj, 2005), біохімічного складу слини (Baskova et al., 2008) та будови ротового апарату (Kovalenko, Utevsky, 2015).

Отже, *H. verbana* має найвищу плодючість і водночас найбільшу смертність молоді та найменші розміри нитчаток, а *H. medicinalis* і *H. orientalis* мають протилежні характеристики. Ці два різні способи розмноження і постембріонального розвитку можуть бути віднесені до r- і K-стратегій відповідно. *Hirudo verbana* може бути охарактеризована як вид з тенденцією до r-стратегії, який живе в нестабільних умовах, таких як тимчасові водойми аридних степових ландшафтів (Utevsky et al., 2008; Utevsky et al., 2010). Її висока плодючість і невеликі розміри молодих п'явок є рисами, що сформувалися під дією r-доброру. І навпаки, *H. medicinalis* і *H. orientalis* породжують меншу кількість нащадків більшого розміру та з меншою смертністю. Очевидно, що ці два види піддалися дії K-доброру. Вони живуть у більш стабільних і передбачуваних місцеперебуваннях: постійних ставках і озерах зони листопадних лісів Європи та гірських ландшафтів Кавказу і Центральної Азії.

Відмінність екологічних стратегій медичних п'явок також чітко проявляється в фенологічних дослідженнях синтопічних популяцій двох видів *Hirudo* у природних умовах. Популяції *H. verbana* та *H. medicinalis*, що живуть в ефемерному озері урочища Горіла Долина на сході України за однакових екологічних умов, фенологічно досить відрізняються. У диких популяціях *H. verbana* також схильна до r-стратегії, на відміну від *H. medicinalis*, яка дотримується K-стратегії (Kovalenko, Utevsky, 2012).

Характерні для r-стратегії риси *H. verbana* наводять на думку про те, що саме цей вид є найпридатнішим для утримання в аквакультури порівняно з іншими видами медичних п'явок, що адаптувались до досить специфічних умов своїх природних місцеперебувань. Дійсно, нещодавно виявилось, що п'явки, котрі постачалися у продаж як *H. medicinalis*, були насправді *H. verbana* (Siddall et al., 2007). Незважаючи на той факт, що в Європі існують життєздатні популяції *H. medicinalis*, саме *H. verbana* постачається п'явковими фермами і широко використовується як ефективний засіб у медицині, а в нейробіології – як модельний організм через свою здатність переносити умови аквакультури.

Ареали видів, що мають високу здатність розповсюджуватися на суходолі, сформувалися завдяки дії переважно екологічних (кліматичних) чинників і міжвидової конкуренції. Такі види характеризуються різними екологічними стратегіями. Споріднені (близнюкові) види п'явок, що не мають наземних стадій, та їхні ареали виникли завдяки дії історичних чинників (виникнення географічних бар'єрів у минулому).

Список літератури

- Баскова І.П., Исаханян Г.С. Гирудотерапия: наука и практика. – М.: Монолит, 2004. – 507с. /Baskova I.P., Isakhanyan G.S. Girudoterapiya: nauka i praktika. – М.: Monolit, 2004. – 507s./
- Грант В. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. – М.: Мир, 1991. – 488с. /Grant V. Evolyutsionnyy protsess: kriticheskiy obzor evolyutsionnoy teorii. – М.: Mir, 1991. – 488s.
- Запкувене Д.В. Разведение и выращивание медицинских пиявок в лабораторных условиях (1. Разведение *H. medicinalis* f. *serpentina* и *H. medicinalis* f. *officinalis*) // Труды Академии наук Литовской ССР, Серия В. – 1972а. – №3. – С. 71–76. /Zapkuviene D.V. Razvedeniye i vyrashchivaniye meditsinskikh piyavok v laboratornykh usloviyakh (1. Razvedeniye *H. medicinalis* f. *serpentina* i *H. medicinalis* f. *officinalis*) // Trudy Akademii nauk Litovskoy SSR, Seriya B. – 1972a. – №3. – S. 71–76./
- Запкувене Д.В. Разведение и выращивание медицинских пиявок в лабораторных условиях (2. Выращивание *Hirudo medicinalis* f. *serpentina* и *H. medicinalis* f. *officinalis*) // Труды Академии наук Литовской ССР, Серия В. – 1972б. – №3. – С. 77–84. /Zapkuviene D.V. Razvedeniye i vyrashchivaniye meditsinskikh piyavok v laboratornykh usloviyakh (2. Vyrashchivaniye *Hirudo medicinalis* f. *serpentina* i *H. medicinalis* f. *officinalis*) // Trudy Akademii nauk Litovskoy SSR, Seriya B. – 1972b. – №3. – S. 77–84./
- Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. В серии: Фауна СССР. Пиявки. Т.1. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1976. – С. 1–484. /Lukin Ye.I. Piyavki presnykh i solonovatykh vodoyemov. V serii: Fauna SSSR. Piyavki. T.I. – L.: Nauka, Leningr. otd., 1976. – S. 1–484./

- Утевский А.Ю., Котенева Е.А., Утевский С.Ю., Утевская О.М. Оценка экологического разнообразия сообществ пиявок озера Белое, Змиевской район, Харьковская область, Украина // Вісник Харківського університету. – 2001. – №506. – С. 243–245. /Utevskiy A.Yu., Koteneva Ye.A., Utevskiy S.Yu., Utevskaia O.M. Otsenka ekologicheskogo raznoobraziya soobshchestv piyavok ozera Beloye, Zmiyevskoy rayon, Khar'kovskaya oblast', Ukraina // Visnyk Kharkivskogo universytetu. – 2001. – №506. – С. 243–245./
- Эпштейн В.М. О численности пиявок в экосистемах северо-западной части Тихого океана // Гидробиологический журнал. – 1982. – Т.18, №3. – С.103. /Epshteyn V.M. O chislennosti piyavok v ekosistemakh severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana // Gidrobiologicheskij zhurnal. – 1982. – Т.18, №3. – С.103./
- Эпштейн В.М. Тип кольчатые черви – Annelida // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. – Л.: Наука, 1987. – Т.3. – С. 340–372. /Epshteyn V.M. Tip kol'chatyye chervi – Annelida // Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR. – L.: Nauka, 1987. – Т.3. – С. 340–372./
- Эпштейн В.М. Некоторые особенности водного обмена пресноводных пиявок // Зоологический журнал. – 1954. – Т.33, Вып.3. – С. 549–555. /Epshteyn V.M. Nekotoryye osobennosti vodnogo obmena presnovodnykh piyavok // Zoologicheskij zhurnal. – 1954. – Т. 33, Вып.3. – С. 549–555./
- Эпштейн В.М. О родственных связях и географическом распространении рыбьих пиявок (Hirudinea, Piscicolidae) из рода *Carcinobdella* Ока, 1910 // Зоологический журнал, 1967. – Т.46, вып.11. – С. 1648–1654. /Epshteyn V.M. O rodstvennykh svyazyakh i geograficheskom rasprostranenii ryb'yikh piyavok (Hirudinea, Piscicolidae) iz roda *Carcinobdella* Oka, 1910 // Zoologicheskij zhurnal. – 1967. – Т.46, вып.11. – С. 1648–1654./
- Allen J.A. Mutations and the geographic distribution of nearly related species in plants and animals // American Naturalist. – 1907. – Vol.41. – P. 653–655.
- Banarescu P. General distribution and dispersal of freshwater animals. – Weisbaden: AULA-Verlag, 1991. – 511p.
- Baskova I.P., Kostriukova E.S., Vlasova M.A. et al. Proteins and peptides of the salivary gland secretion of medicinal leeches *Hirudo verbana*, *H. medicinalis*, and *H. orientalis* // Biochemistry (Moscow). – 2008. – Vol.73. – P. 315–320.
- Bullini L. Origin and evolution of animal hybrid species // Trends in Ecology & Evolution. – 1994. – Vol.9. – P. 422–426.
- Coyne J.A., Orr H.A. Speciation. – Sunderland (MA): Sinauer Associates, Inc., 2004. – 545p.
- Elliott J.M. Population size, weight distribution and food in a persistent population of the rare medicinal leech, *Hirudo medicinalis* // Freshwater Biology. – 2008. – Vol.53. – P. 1502–1512.
- Epshtein V.M., Utevsky S.Y. *Phyllobdellina kozatshenkoi* gen. et sp. n. from coastal waters of the Kuril Islands (Hirudinea: Piscicolidae) // Zoosystematica Rossica. – 1993. – Vol.2. – P. 233–235.
- Gause G.F. Struggle for existence. – Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 1934. – 163p.
- Jordan D.S. The law of geminate species // American Naturalist. – 1908. – Vol.42. – P. 73–80.
- Jueg U. Beitrag zur Egelfauna (Hirudinea) der Iberischen Peninsula // Lauterbornia. – 2008. – H.65. – S. 83–104.
- Jueg U., Grosser C., Pešić V. Bemerkungen zur Egelfauna (Hirudinea) von Kirgistan // Lauterbornia. – 2013. – H.76. – S. 103–110.
- Kovalenko M.V., Utevsky S.Y. Comparative structural analysis of jaws of selected blood-feeding and predacious arhynchobdellid leeches (Annelida: Clitellata: Hirudinida) // Zoomorphology. – 2015. – Vol.134, Issue 1. – P. 33–43.
- Kovalenko M.V., Utevsky S.Y. Transitional morphology in hybrids of *Hirudo verbana* and *H. orientalis* (Clitellata, Hirudinida) // Vestnik zoologii. – 2013. – Vol.47 (6). – P. 32–36.
- Kovalenko M.V., Utevsky S.Y. Size structures and comparative phenology of syntopic populations of *Hirudo verbana* and *Hirudo medicinalis* in eastern Ukraine // Biologia. – 2012. – Vol.67/5. – P. 934–938.
- Mavárez J., Salazar C.A., Bermingham E. et al. Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies // Nature. – 2006. – Vol.441, N15. – P. 868–871.
- Mayr E. Animal species and evolution. – Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1963. – 797p.
- Mayr E. Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. – New York: Columbia University Press, 1942. – 334p.
- Nagasawa K. A rare heavy infestation of *Levinsenia rectangulata* (Hirudinea) on a Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* in Hokkaido waters // Nippon Suisan Gakkaishi. – 1988. – Vol.54. – P.319.
- Petrauskienė L. Medicinal leech as a convenient tool for water toxicity assessment // Environmental Toxicology. – 2004. – Vol.19. – P. 336–341.
- Petrauskienė L. The use of the medicinal leech (*Hirudo* spp.) in ecotoxicological and other scientific research – a short review // Lauterbornia. – 2008. – Vol.65. – P. 163–175.

- Petrauskienė L. Water toxicity assessment using medicinal leeches // *Aquatic Ecosystem Health*. – 2001. – Vol.4. – P. 203–208.
- Petrauskienė L., Utevskas O., Utevsky S. Reproductive biology and ecological strategies of three species of medicinal leeches (genus *Hirudo*) // *Journal of Natural History*. – 2011. – Vol.45. – P. 737–747.
- Phillips A.J., Siddall M.E. Poly-paraphyly of Hirudinidae: many lineages of medicinal leeches // *BMC Evolutionary Biology*. – 2009. – Vol.9, 246. – 11p.
- Sağlam N. Protection and sustainability, exportation of some species of medicinal leeches (*Hirudo medicinalis* L., 1758 and *Hirudo verbana* Carena, 1820) // *Journal of Fisheries Sciences.com*. – 2011. – Vol.5. – P. 1–15.
- Sawyer R.T. Leech biology and behavior. – Oxford: Clarendon Press, 1986. – Vol.2. – 374p.
- Siddall M., Trontelj E.P., Utevsky S.Y. et al. Diverse molecular data demonstrate that commercially available medicinal leeches are not *Hirudo medicinalis* // *Proceedings of The Royal Society*. – 2007. – Vol. 274. – P. 1481–1487.
- Trajanovski S., Albrecht C., Schreiber K. et al. Testing the spatial and temporal framework of speciation in an ancient lake species flock: the leech genus *Dina* (Hirudinea: Erpobdellidae) in Lake Ohrid // *Biogeosciences Discussions*. – 2010. – Vol.7. – P. 5011–5045.
- Trontelj P., Utevsky S.Y. Celebrity with a neglected taxonomy: molecular systematics of the medicinal leech (genus *Hirudo*) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2005. – Vol.34. – P. 616–624.
- Utevsky S.Y. Crustacean – leech relationships and leech speciation // *Abstracts of the 4th European crustacean conference*. – Lodz, 2002. – P. 109–110.
- Utevsky S.Y., Zinenko A.I., Atemasov A.A. et al. New information on the distribution of the medicinal leech (genus *Hirudo*) in the Iberian Peninsula, the Caucasus and Central Asia // *Lauterbornia*. – 2008. – Vol.65. – P. 119–130.
- Utevsky S.Y., Son M.O., Dyadichko V.G., Kaygorodova I.A. New information on the geographical distribution of *Erpobdella vilnensis* (Liskiewicz, 1925) (Hirudinida, Erpobdellidae) in Ukraine // *Lauterbornia*. – 2012. – Vol.75. – P. 75–78.
- Utevsky S.Y., Trontelj P. A new species of the medicinal leech (Oligochaeta, Hirudinida, *Hirudo*) from Transcaucasia and an identification key for the genus *Hirudo* // *Parasitology Research*. – 2005. – Vol.98. – P. 61–66.
- Utevsky S.Y., Utevsky A.Y., Schiaparelli S., Trontelj P. Molecular phylogeny of pontobdelline leeches and their place in the descent of fish leeches (Hirudinea, Piscicolidae) // *Zoologica Scripta*. – 2007. – Vol.36. – P. 271–280.
- Utevsky S., Zagmajster M., Atemasov A. et al. Distribution and status of medicinal leeches (genus *Hirudo*) in the Western Palaearctic: anthropogenic, ecological, or historical effects? // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. – 2010. – Vol.20. – P. 198–210.
- Wells S., Coombes W. The status of and trade in the medicinal leech // *Traffic Bulletin*. – 1987. – Vol.8. – P. 64–69.
- Wells S.M., Pyle R.M., Collins N.M. The IUCN Invertebrate Red Data Book. – IUCN – Cambridge: The World Conservation Union, 1983. – 632p.
- Whitaker I.S., Izadi D., Oliver D.W. et al. *Hirudo medicinalis* and the plastic surgeon // *British Journal of Plastic Surgery*. – 2004a. – Vol.57. – P. 348–353.
- Whitaker I.S., Rao J., Izadi D., Butler P.E. *Hirudo medicinalis*: ancient origins of, and trends in the use of medicinal leeches throughout history // *British Journal of Oral and Maxillofacial Surgery*. – 2004b. – Vol.42. – P. 33–137.
- Williams J.I., Burreson E.M. Phylogeny of the fish leeches (Oligochaeta, Hirudinida, Piscicolidae) based on nuclear and mitochondrial genes and morphology // *Zoologica Scripta*. – 2006. – Vol.35. – P. 627–639.
- Zapkuvienė D., Petrauskienė D. Medicinine dele anatomija, fiziologija, ekologija. – Vilnius: Ekologijos institutas, 2000. – 160p.

Представлено: М.О.Сон / Presented by: M.O.Son

Рецензент: А.І.Зіненко / Reviewer: A.I.Zinenko

Подано до редакції / Received: 1.10.2015