

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГИБРИДОВ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК НА ВОСТОКЕ АРЕАЛА

Иванов А. Ю.¹, Свинин А. О.², Закс М. М.¹, Корзиков В. А.³, Файзулин А. И.⁴,
Замалетдинов Р. И.⁵, Ермаков О. А.¹

- 1 — Пензенский государственный университет, Пенза
- 2 — Марийский государственный университет, Йошкар-Ола
- 3 — Центр гигиены и эпидемиологии в Калужской области, Калуга
- 4 — Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти
- 5 — Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань
oaermakov@list.ru

На восточной части ареала западнопалеарктических зеленых лягушек комплекса *Pelophylax esculentus*, включающей большую часть Восточно-Европейской равнины, найдены специфические черты, отличающие ее от центральной и западной частей ареала, охватывающих Западную и Центральную Европу. В настоящее время, несмотря на активные поиски, здесь не найдена массовая полиплоидия (триплоиды) у съедобной лягушки [1; 2]. На востоке ареала зеленые лягушки образуют преимущественно три типа смешанных популяционных систем (REL- и LE-, реже RE-системы) и из-за отсутствия триплоидов их разнообразие значительно ниже, чем в центральной части ареала. Однако специфика наблюдаемых систем также заключается и в том, что на территории востока ареала озерная лягушка представлена двумя генетически дифференцированными формами — «западной» (центрально-европейской *P. ridibundus*) и «восточной» (анатолийской *P. cf. bedriagae*) [3–5]. Вероятнее всего, гибриды имеют недавнее происхождение и, зачастую, образуются «de novo» в системах REL-типа, так как уже у гибридов F1, полученных от скрещиваний родительских видов, возможен переход к полуклональному размножению, хотя и с большой долей стерильных особей [6]. В пользу недавнего возникновения гибридов свидетельствует и сопряженное распределение аллелей гибридов и озерной лягушки, наблюдаемое на северо-востоке ареала [7]. Данное исследование ставило целью выявление характера распределения генотипов гибридогенного таксона — съедобной лягушки, *Pelophylax esculentus*, и их встречаемость в разных типах популяционных систем с учетом специфики восточной части ареала.

Всего исследовано 35 локалитетов, в которых поймано 147 съедобных лягушек. Исследованы популяционные системы REL ($n = 10$), LE ($n = 12$) и RE типов ($n = 6$) и семь систем неизвестного типа, где была отловлена только съедобная лягушка. В качестве проб для молекулярно-генетических исследований взяты фаланги пальцев задних конечностей. Использовались два молекулярно-генетических маркера: фрагмент первой субъединицы гена цитохром оксидазы *COI* митохондриальной (мт) ДНК и интрон 1 гена сывороточного альбумина *SAI* ядерной (я) ДНК [8]. Для идентификации видов применен метод мультиплексной ПЦР [9].

Исследование тотальной выборки позволило обнаружить, что гаплотипы мтДНК, наследующиеся по материнской линии, съедобной лягушки были преимущественно от прудовой лягушки (61,2 %), доли двух форм озерной лягушки составили 30,6 % для «западной» и 8,1 % для «восточной» форм. Аллели ядерного маркера *SAI-1*, наследующиеся по менделевскому типу, относящиеся к озерной лягушке, были также представлены «восточным» (3 %) и «западным» (97 %) вариантами, причем «восточный» встречался существенно реже. Второй аллелью неизменно был вариант сывороточного альбумина, характерный для прудовой лягушки.

Наиболее частым генетическим вариантом являлся вариант L/RL (здесь и далее — первая буква — мтДНК, две другие — аллели яДНК; L — *P. lessonae*, R — *P. ridibundus*, B — *P. cf. bedriagae*), встретившийся у 61,2 % гибридов, после него по массовости был вариант R/RL (28,6 %).

В популяционных системах REL-типа, в сравнении с системами LE-типа, статистически значимо ($\chi^2 = 15,65$; $p < 0,001$) преобладал митогеном озерной лягушки (61,2 %), тогда как в системах LE типа — прудовой (74,7 %). Подобное распределение мтДНК, наследующейся по материнской линии, явно связано с характером скрещиваний: в REL системах, по всей видимости, гетеротипические скрещивания случаются при размножении самки озерной лягушки и самца прудовой. Вероятно, в LE системах чаще всего самцы съедобной лягушки скрещиваются с самками прудовой лягушки. Поддержание мтДНК озерной лягушки в популяционных системах LE-типа свидетельствует об участии самок гибридов в размножении.

В популяционных системах REL типа чаще всего встречаются варианты L/RL (38,7 %) и R/RL (46,9 %), тогда как в LE системах явно доминируют особи с генотипом L/RL (71,4 %). Остальные генотипы, включающие аллели и митогеномы «восточной» озерной лягушки оказываются весьма редкими: например, в RE системах B/BL 2,0 %, B/RL 10,2 %, R/BL 4,1 %; в LE системах B/BL 1,3 %, B/RL 2,6 %, R/BL 0,0 %.

Несомненно, для окончательного понимания структуры популяционных систем необходимо изучение гаметогенеза гибридов, которое в совокупности со знанием пloidности, состава системы и ее генетической структуры может дать информацию о функционировании популяционных систем зеленых лягушек на востоке ареалов. По всей видимости, изучаемые популяционные системы зеленых лягушек могут рассматриваться в качестве более раннего этапа гибридогенного видообразования, наблюдаемого в комплексе зеленых лягушек на территории центральной части ареала. Изучение таких систем дает объяснение предпосылок возникновения массовой полиплоидии как одного из возможных этапов формирования нового вида и может также продвинуть в понимании феномена избирательной элиминации генома.

Исследования поддержаны грантом РФФИ 18-04-00640 А.

ЛИТЕРАТУРА

1. Borkin L. J., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Melnikov D. A., Rosanov J. M. The first record of mass triploidy in hybridogenic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov Oblast) // Russian Journal of Herpetology. 2006. Т. 13, № 1. С. 77–82.
2. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Лада Г. А., Ручин А. Б., Файзулин А. И., Замалетдинов Р. И. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли «волжский парадокс»? // Третья конференция герпетологов Поволжья. Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2003. С. 7–12.
3. Ермаков О. А., Закс М. М., Титов С. В. Диагностика и распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* s. l. в Пензенской области (по данным анализа гена COI мтДНК) // Вестник Тамбовского университета. 2013. Т. 18, № 6. С. 2999–3002.
4. Ермаков О. А., Файзулин А. И., Закс М. М., Кайбелева Э. И., Зарипова Ф. Ф. Распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* s. l. на территории Самарской и Саратовской областей (по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК) // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 5(1). С. 409–412.
5. Замалетдинов Р. И., Павлов А. В., Закс М. М., Иванов А. С., Ермаков О. А. Молекулярно-генетическая характеристика лягушек *Pelophylax esculentus* комплекса на восточной периферии ареала (Поволжье, Республика Татарстан) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 3 (31). С. 54–66.
6. Litvinchuk Y. S., Svinin A. O., Dedukh D. V., Krasikova A. V. Origin and reproduction of interspecific hybrids of *Pelophylax esculentus* complex in population systems of European Russia // 22-d International Colloquium on Animal Cytogenetics and Genomics. July 2–5, 2016. Toulouse, France.
7. Свинин А. О., Иванов А. Ю., Закс М. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Ермаков О. А. Распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus*, и их участие в образовании полуклональных гибридов *P. esculentus* в Республике Марий Эл // Современная герпетология, 2015. Т. 15, № 3/4. С. 120–129.
8. Plötner J., Köhler F., Uzzell T., Beerli P., Schreiber R., Guex G. D., Hotz H. Evolution of serum albumin intron-1 is shaped by a 5' truncated non-long terminal repeat retrotransposon in western Palearctic water frogs (Neobatrachia) // Mol. Phylogenet. Evol. 2009. Vol. 53. P. 784–791.
9. Ermakov O., Ivanov A., Titov S., Svinin A., Litvinchuk S. New multiplex PCR method for identification of East European green frog species and their hybrids // Russian Journal of Herpetology, 2019. in press.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА МАНЖЕТКИ МИКРОВИДА *ALCHEMILLA SUBSTRIGOSA* JUZ. В РАЗНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

Жукова О. В., Горячкина А. М.

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола
olga-v-zhukova@mail.ru

Апомиксис характерен для многих покрытосеменных, в том числе и для семейства *Rosaceae* [1]. Манжетку, ареалом которой является Восточная Европа, объединяют в агамно-половой комплекс *Alchemilla vulgaris* L.s.l., состоящий из большого числа апогамных видов, у которых имеются некоторые незначительные морфологические отличия [2]. Одна из главных причин такого явления — апомиксис. При этом генетический материал не рекомбинируется и при передаче следующему поколению почти не изменяется. У апомиктов, по сравнению с амфимиктами, виды морфологически сложно различимы по ограниченному набору признаков [3].

В настоящей работе для таких, довольно однородных, групп в качестве таксономической единицы придерживаемся термина микровид, предложенного В. Грант [4]. Целью работы является характеристика изменчивости морфологических признаков листа микровида *Alchemilla substrigosa* Juz. в разных ценопопуляциях Республики Марий Эл.

Микровид *A. substrigosa* характеризуется горизонтальным, несколько отклоненным книзу опушением черешка [3,8], волнистой, густоопушенной листовой пластинкой округлой формы с перекрывающимися