

УДК 597.851:591.463(477)

АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ГОНАД У САМЦОВ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК *RANA ESCULENTA* COMPLEX (AMPHIBIA, RANIDAE) С ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

В. Ю. Реминный

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: vrem@rambler.ru

Получено 10 октября 2003

Аномалии развития гонад у самцов зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) с территории Украины. Реминный В. Ю. — Представлены результаты анализа 238 половозрелых особей *Rana ridibunda*, 87 — *R. lessonae*, 96 — *R. kl. esculenta*, 48 — *R. temporaria*, 56 — *R. arvalis* из 7 областей Украины. Выявлены 10 разновидностей аномалий строения и расположения семенников у гибридогенных самцов *Rana kl. esculenta* (в том числе 2 случая гермафродитизма). Величина асимметрии семенников у *Rana kl. esculenta* по сравнению с родительскими и близкородственными видами является достоверно наибольшей. По комплексу 16 морфологических признаков и 8 индексов лягушки-гермафродиты более отличаются от самок, чем от самцов. Самцы с недоразвитыми семенниками и отсутствующими вторичными половыми признаками морфологически сходны с самками.

Ключевые слова: *Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. kl. esculenta*, аномалия, асимметрия, морфология, семенник, гермафродит.

Anomalies in Development of Gonads in the Green Frogs of the *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) from Ukraine. Reminnyi V. Yu. — The results of analysis of 238 virile specimens of *Rana ridibunda*, 87 *R. lessonae*, 96 *R. kl. esculenta*, 48 *R. temporaria* and 56 *R. arvalis* from 7 regions of Ukraine are represented. Ten types of constitution anomalies and position of spermaries in *Rana kl. esculenta* males, including two cases of androgyny are recognized. High frequency of deflections in constitution and position of spermaries in *Rana kl. esculenta* males is shown, in connection with their hybridogenetic origin. The magnitude of spermary asymmetry in *Rana kl. esculenta* compared with parent and closely related species is reliably greatest. By the set of 16 morphological characters and 8 indexes, the hermaphrodite frogs differ from females more than from males. Males with underdeveloped spermaries and missing secondary sexual characters are similar morphologically to females.

Key words: *Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. kl. esculenta*, anomaly, asymmetry, morphology, testes, hermaphrodite.

Введение

Группа европейских зеленых лягушек *Rana esculenta* complex, объединяющая озерную — *Rana ridibunda* Pallas, 1771, прудовую — *R. lessonae* (Camerano, 1882) и съедобную лягушку — *R. kl. esculenta* Linnaeus, 1758, неоднократно становилась объектом внимания исследователей. Причиной этого является наличие в данной группе клептона *R. esculenta* — эволюционно-таксономической единицы (Dubois, 1998) гибридогенного происхождения с необычным полуклональным типом наследования признаков, при котором один из родительских геномов элиминируется в процессе мейоза (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993; Морозов-Леонов, Межжерин, 1995; Морозов-Леонов, 1998; Цауне, Боркин, 1993; Uzzel et al., 1975). В зависимости от видовой структуры популяционных систем их обычно обозначают следующими буквами: R (*ridibunda*), L (*lessonae*), E (*esculenta*). В Украине обнаружены популяционные системы типов R, R–E, L–E, L–E–R, L; типы R–L и E здесь не выявлены (Некрасова, 2002). В Латвии обнаружена популяция *R. kl. esculenta*, обитающая совместно с прудовой лягушкой *R. lessonae* и состоящая только из самцов (Цауне, Боркин, 1993). Популяции гибридных лягушек Киевской обл. представлены в основном самцами, тогда как в Закарпатской

обл. — исключительно самками (Морозов-Леонов, 1998). В северо-восточной Германии и Польше обнаружены популяции, состоящие исключительно из гибридов (Rybicki, 1994). По данным литературы, гибриды характеризуются пониженной плодовитостью и жизнеспособностью (Berger, 1976; Günter, 1973), повышенной частотой аномалий конечностей, внутренних органов и органов зрения (Некрасова, 2002).

Целью нашей работы было выявление частоты аномалий развития и положения гонад у представителей *Rana esculenta* complex Украины.

Материал и методы

В работе использованы коллекционные материалы Зоомузея ННПМ НАНУ (Винницкая, Житомирская, Киевская, Николаевская, Одесская, Черкасская, Черниговская области Украины). Часть материала (*R. ridibunda* — 77 экз., *R. lessonae* — 23, *R. kl. esculenta* — 61 экз.) была генетически маркирована методом электрофореза в 7,5% полиакриламидном геле, видовая идентификация проводилась путем сравнения с генетически маркированными лягушками (работа выполнена в отделе эволюционно-генетических основ систематики Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины С. Ю. Морозовым-Леоновым). Всего в процессе работы обработано 238 половозрелых особей *R. ridibunda*, 87 — *R. lessonae*, 96 — *R. kl. esculenta*. Для сравнения было обработано также 48 травяных лягушек (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) из Винницкой, Житомирской, Киевской, Черкасской областей и 56 остромордых лягушек (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) из Киевской обл. Было использовано 16 традиционных морфологических показателей: L. — длина туловища, L. с. — длина головы, Lt. с. — ширина головы, D. г. о. — расстояние от кончика морды до переднего края глаза, Sp. с. г. — расстояние между темными носовыми полосами возле переднего края глаза, D. п. о. — расстояние от ноздри до переднего края глаза, L. о. — длина глазной щели, Lt. р. — ширина верхнего века, Sp. р. — расстояние между верхними веками, Sp. п. — расстояние между ноздрями, L. тум. — длина барабанной перепонки, F. — длина бедра, T. — длина голени, C. s. — длина передплюсны, D. р. — длина первого пальца задней лапки, C. int. — длина внутреннего пяточного бугорка. Промеры снимали штангенциркулем с точностью до 0,1 мм по стандартным методикам; признаки, показавшие высокий коэффициент взаимной корреляции ($r > 0,9$) у всех видов зеленых лягушек использовали для расчета индексов L./L. с., L./Lt. с., L./D. г. о., L./T., L./C. s., L. с./T., Lt. с./D. г. о., Lt. с./T.

При описании гонад учитывались их цвет, форма, положение относительно других органов, длина семенников измерялась с точностью до 0,1 мм. Полученные данные обработаны с помощью пакетов программ MS Excel 2000 и StatSoft, inc. Statistica 6.0. Для расчета величины асимметрии семенников применялась формула:

$$Md = \frac{\sum |d_l - d_r|}{n},$$

где $|d_l - d_r|$ — разница величины семенников на разных сторонах тела у одной особи, n — количество особей в выборке (Захаров, 1987).

Для установления природы и величины отличий между разными группами лягушек нами были применены методы одно- и многомерной статистики (t-критерий и дискриминантный анализ) (Боровиков, 2003).

Результаты и обсуждение

Обработанные нами выборки гибридных лягушек представлены обоими полами, за исключением сборов из Киева (только 11 ♀) и с. Любомирка Одесской обл. (2 ♂; самки не обнаружены, вероятно, из-за малочисленности выборки). У всех самок ($n = 257$) пяти видов лягушек были обнаружены яичники и яйцеводы, расположенные в заднеспинной части брюшной полости, что является нормой (Терентьев, 1950) для данной группы видов (рис. 1, 1), в связи с тем, что величина и состояние яичников и яйцеводов сильно варьируют в зависимости от сезона и состояния самки, аномалии у них не были обнаружены.

Нормально развитые семенники у самцов зеленых лягушек представляют собой сферические или бобовидные образования желтоватого цвета, имеющие зернистую структуру и часто хорошо заметную сетку поверхностных кровеносных сосудов. Семенники располагаются в зависимости от наполненности желудка и кишечника у верхнего края или у середины почки (рис. 1, 3).

Так как абсолютные размеры семенников сильно варьируют в зависимости от сезона года, возраста и состояния лягушки, асимметрия семенников опреде-

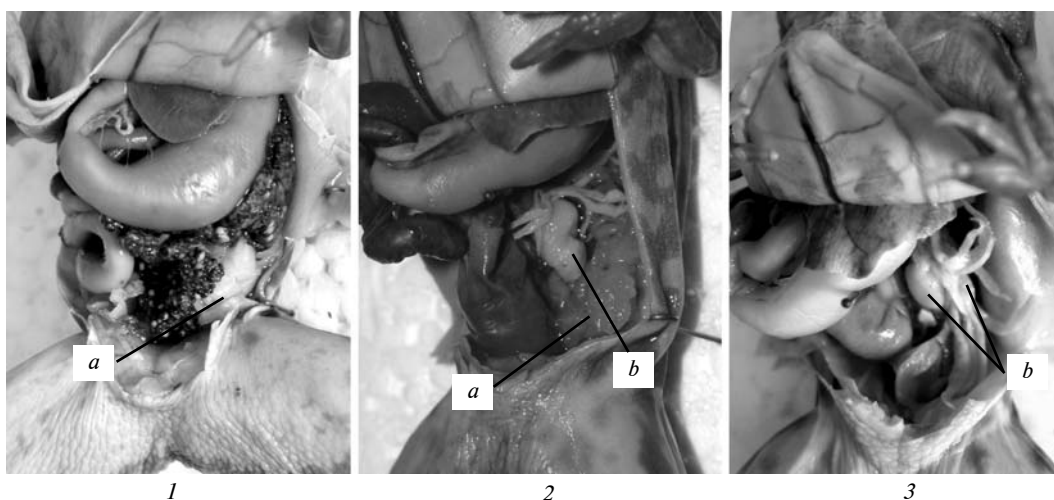


Рис. 1. Гибридные лягушки *Rana esculenta* из Винницкой обл.: 1 – самка с нормально развитыми яичниками и яйцеводами; 2 – гермафродит; 3 – самец (a – яйцеводы; b – семенники).

Fig. 1. Hybrid frogs *Rana esculenta* from Vinnitsa Region: 1 – female with normally developed ovaries and oviducts; 2 – hermaphrodite; 3 – male (a – oviducts; b – spermaries).

лялась нами как величина, не зависящая от указанных факторов. Асимметрия была выявлена у самцов всех осмотренных видов лягушек. У самцов *R. kl. esculenta* она является наибольшей ($1,14 \pm 0,162$ мм) и достоверно отличается от родительских и близкородственных видов (рис. 2). По данным литературы, показатель флуктуирующей асимметрии позволяет характеризовать стабильность индивидуального развития, нарушение которого наблюдается при геномном дисбалансе, например в результате гибридизации существенно различных форм или влияния внешних факторов (Захаров, 1987). Учитывая то, что на исследованной территории зеленые (*Rana esculenta* complex) и бурые (*R. arvalis* и *R. temporaria*) лягушки образуют 2 симпатрических комплекса, внешние факторы

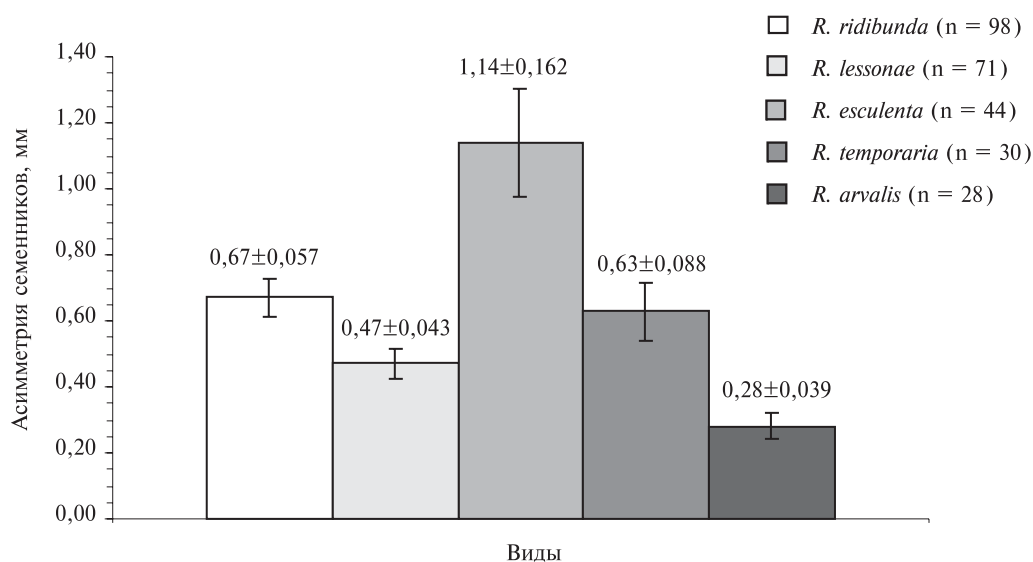


Рис. 2. Величина асимметрии семенников у 5 видов лягушек рода *Rana*.

Fig. 2. Magnitude of spermaries asymmetry in 5 species frogs of the genus *Rana*.

вливают на них сходным образом, и их можно не учитывать. Таким образом, повышенную асимметрию гонад у самцов *R. kl. esculenta* следует рассматривать как результат нарушения онтогенетических процессов вследствие генного дисбаланса. В то же время не исключен вариант, что *R. kl. esculenta* более чувствительны к каким-либо факторам внешней среды, чем другие виды.

Характеристики выявленных аномалий в строении и расположении семенников у самцов зеленых лягушек представлены в таблице 1. Из осмотренных 224 самцов зеленых лягушек наибольшее их количество с аномалиями встречается среди *R. kl. esculenta* – 44%, у *R. ridibunda* и *R. lessonae* соответственно 4,1 и 1,4%. Среди выявленных аномалий самой массовой является недоразвитость семенников (частота встречаемости 0,429). У самцов бурых лягушек ($n = 58$) аномалии не обнаружены.

В процессе работы обнаружено 2 гермафродитные особи *R. kl. esculenta*: при наличии внешнеморфологических признаков, характерных для самцов (нормально развитые резонаторы и мозоли), после вскрытия у них были выявлены непарные яйцеводы. Первый экземпляр¹ (L. = 73,6 мм) имеет один левый семенник со слабо выраженной поперечной перетяжкой, недоразвитый правый

Таблица 1. Аномалии строения и расположения семенников у самцов зеленых лягушек (а – частота развития аномалий; б – количество особей с аномалиями семенников, %)

Table 1. Anomalies of constitution and position of spermaries in green frog males (a – frequency of anomalies; b – amount of specimens with spermary anomalies, %)

| Аномалия | Описание | Вид | | | | | |
|--|--|---------------------------------|-----|--------------------------------|-----|---------------------------------|------|
| | | <i>R. ridibunda</i> (n = 98) | | <i>R. lessonae</i> (n = 71) | | <i>R. esculenta</i> (n = 55) | |
| | | а | б | а | б | а | б |
| Нитевидный семенник | Семенники узкие, вытянуты вдоль почки | | | | | 0,095 | 4,2 |
| Гантелевидный семенник | Состоит из двух сферических субъединиц разделенных поперечной перетяжкой | | | | | 0,048 | 2,1 |
| Каплевидный семенник | Резко сужен к верхнему краю | | | | | 0,095 | 4,2 |
| Сросшиеся семенники | Один семенник, состоящий из нескольких лопастей | | | | | 0,048 | 2,1 |
| Гроздевидный семенник | Состоит из 2–4 долек | | | | | 0,143 | 6,3 |
| Атрофированные семенники | В 2–3 раза меньше нормы. Самцы с такими семенниками являются фенетическими самками | | | | | 0,429 | 18,8 |
| Смещение семенника | Семенник расположен у заднего края почки или ниже ее | 0,750 | 3,1 | | | 0,048 | 2,1 |
| Отсутствие одного семенника | Один из семенников отсутствует, второй увеличен | 0,250 | 1,0 | | | | |
| Оба семенника расположены с одной стороны | | | | 1,000 | 1,4 | | |
| Гермафродитизм | Фенотипические самцы с нормально развитыми мозолями и резонаторами имеют семенник и яйцеводы | | | | | 0,095 | 4,2 |
| Количество самцов с аномалиями семенников, % | | 4,1 | | 1,4 | | 44,0 | |

¹ Инвентаризационный номер А2876, добыт 25.06.2001, Винница, западная окраина, с. Якушинцы (Реминный).

яичник и левый яйцевод нормального размера (рис. 1.2). Изъят из популяционной системы типа R—E—L (соответственно 47, 44 и 9%).

У второго экземпляра¹ (L. = 77,8 мм) после удаления семенников для электрофореза обнаружен недоразвитый левый яйцевод. Изъят из популяционной системы типа R—E (соответственно 93 и 7%). Ранее гермафродиты у *R. kl. esculenta*, также являющиеся фенотипическими самцами, но с парными семенниками и яйцеводами, были обнаружены в Германии (Günter, 1973), а на территории бывшего СССР — только в Латвии в популяционной системе типа L—E (Цауне, Боркин, 1993).

После вскрытия нескольких особей (пгт Калиновка, Винницкая обл., n = 6 из 7, L. = 57,2—65,1 мм; с. Чернорудка, Ружинский р-н, Житомирская обл., n = 3 из 4, L. = 59,8—67,1 мм), которые характеризовались отсутствием брачных мозолей и резонаторов, было установлено, что у них имеются недоразвитые семенники (они в 2—3 раза меньше нормальных) — гладкие, мутно-белые или полупрозрачные (жировые), без выраженной поверхностной сетки кровеносных сосудов. В связи с тем что морфологические и анатомические данные этих лягушек не соответствуют друг другу, они являются псевдогермафродитами.

Для выявления величины и характера морфологических отличий особей *R. kl. esculenta* разного пола, мы провели сравнение 91 экз. с помощью дискриминантного анализа по 16 абсолютным размерам тела и индексам L./L. с., L./Lt. с., L./D. г. о., L./T., L./C. с., L. с./T., Lt. с./D. г. о., Lt. с./T. Полученные результаты представлены в таблице 2 и на рисунке 3.

По комплексу внешних морфологических признаков лягушки-гермафродиты более отличаются от самок, чем от самцов (рис. 3). Учитывая, что совокупность размеров и пропорций тела по мужскому или женскому типу формируется под воздействием не только генетических, но и гормональных факторов, можно сделать вывод о том, что у гермафродитов семенники (по крайней мере как железы внутренней секреции) функционируют нормально. У самцов, являющихся фенотипическими самками, семенники полностью нефункциональны, возможной причиной этого может быть аномальный хромосомный набор (XXY).

Среди других бесхвостых амфибий отклонения в строении и расположении гонад, в том числе гермафродитизм, также были описаны для межвидовых гибридов жаб (*Bufo bufo* × *B. viridis*) и при скрещивании жаб из отдаленных участков ареала (Thyagaraja et al., 1971; Kawamura et al., 1980).

Наличие гермафродитных особей у *R. kl. esculenta* можно объяснить хромосомными нарушениями во время гаметогенеза (мейоза) у одной из родительских особей. В этом случае одна из родительских гамет должна нести одновременно

Таблица 2. Дистанция Махаланобиса между гибридами разного пола*

Table 2. The Mahalanobis distance between hybrids of different sexes*

| | n | F | M | G | MF |
|----|----|-------|-------|--------|-------|
| F | 47 | 0,000 | | | |
| M | 33 | 1,384 | 0,000 | | |
| G | 2 | 9,956 | 5,166 | 0,000 | |
| MF | 9 | 2,649 | 4,683 | 16,572 | 0,000 |

* F — самки, M — самцы, G — гермафродиты, MF — самцы, являющиеся фенотипическими самками.

¹ Инвентаризационный номер A2881, добыт 19.05.2002, с. Любомирка, Котовский р-н, Одесская обл. (Реминный, Матвейчук).

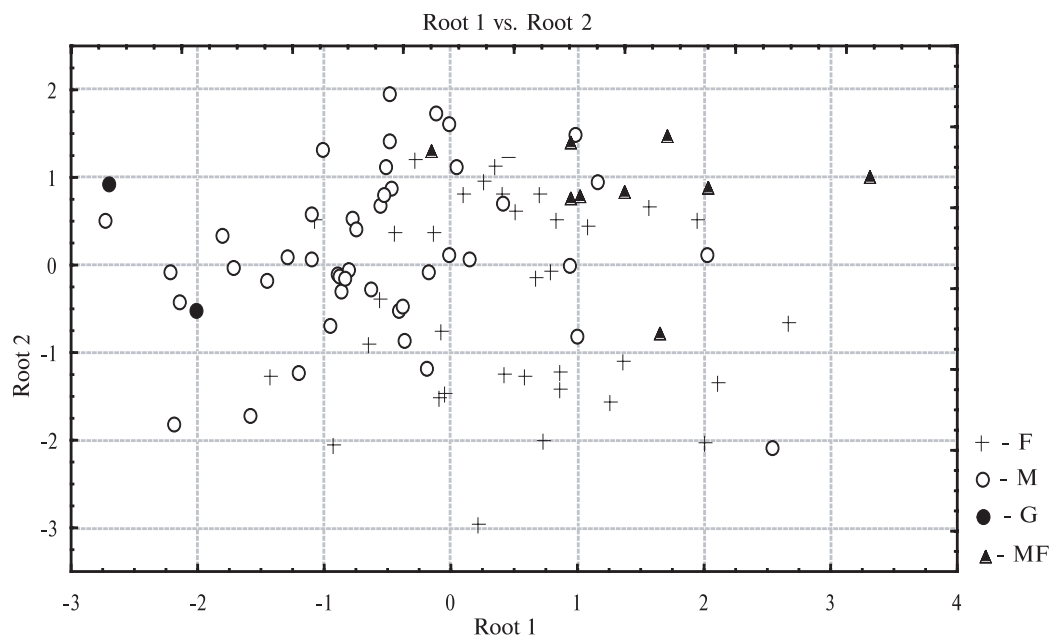


Рис. 3. Пространственное расположение *R. esculenta* разного пола по двум дискриминантным функциям (F – самки, M – самцы, G – гермафродиты, MF – самцы, являющиеся фенотипическими самками).

Fig. 3. The spatial arrangement of *R. esculenta* different sexes after two discriminant functions (F – females, M – males, G – hermaphrodites, MF – males of female phenotypic appearance).

X и Y хромосому. Таким образом, лягушки-гермафродиты могут быть трисомиками (вероятно XYY, или иметь отношение X-хромосом к аутосомам, равное 0,33). Об этом может косвенно свидетельствовать тот факт, что именно гермафродиты морфологически более отличаются от самок, чем от самцов (рис. 3, табл. 2), и их можно назвать суперсамцами. У позвоночных животных, в том числе у человека, носители подобной аномалии также характеризуются значительной маскулинизацией.

Выводы

По сравнению с близкородственными (*R. arvalis* и *R. temporaria*) и родительскими (*R. lessonae* и *R. ridibunda*) видами съедобная лягушка (*R. kl. esculenta*) характеризуется повышенной частотой развития (44%) и большим количеством морфологических аномалий семенников у самцов.

Вероятной причиной высокой частоты развития аномалий семенников, в том числе гермафродитизма и псевдогермафродитизма, могут быть хромосомные нарушения вследствие гибридного происхождения *R. kl. esculenta*. О нарушении стабильности онтогенетических процессов у самцов съедобной лягушки свидетельствует также повышенная асимметрия семенников.

По совокупности 16 морфологических признаков и рассчитанных на их основании индексов лягушки-гермафродиты более отличаются от самок, чем от самцов *R. kl. esculenta*. Самцы с недоразвитыми семенниками и отсутствующими вторичными половыми признаками морфологически тяготеют к самкам.

В связи с тем, что среди съедобных лягушек встречаются самцы с отсутствующими мозолями и резонаторами, и по комплексу внешнеморфологических признаков являющиеся фенотипическими самками, надежно определить пол у *R. kl. esculenta* можно лишь после вскрытия.

Выражаем благодарность Святославу Юрьевичу Морозову-Леонову (ИЗШК) за предоставление данных по электрофорезу амфибий и Евгению Максимовичу Писанцу (ННПМ) за критические замечания при подготовке рукописи.

- Боровиков В.* Statistica. Искусство анализа данных на компьютере: 2-е изд. — СПб. : Питер, 2003. — 688 с.
- Захаров В. М.* Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). — М. : Наука, 1987. — 216 с.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю.* Популяционно-генетический анализ структуры гибридных популяций *Rana esculenta* complex // Цитология и генетика. — 1993. — **27**, № 2. — С. 63—68.
- Морозов-Леонов С. Ю.* Генетичні процеси в гібридних популяціях зеленых жаб *Rana esculenta* L. complex України : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1998. — 17 с.
- Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В.* Анализ генетической структуры гибридной популяции зеленых лягушек *Rana esculenta* complex из плавней Дуная // Цитология и генетика. — 1995. — **29**, № 2, — С. 71—76.
- Некрасова О. Д.* Структура популяцій та гібридизація зеленых жаб *Rana esculenta* complex урбанізованих територій середнього Придніпров'я : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 19 с.
- Терентьев П. В.* Лягушка. — М.: Сов. наука, 1950. — 316 с.
- Цауне И. А., Боркин Л. Я.* Новый вариант однополо-бисексуальных популяционных систем у европейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) // Сб. Тр. Зоол. музея МГУ. — 1993. — **30**. — С. 34—52.
- Berger L.* Hybrids of B_2 Generations of European Water Frogs (*Rana esculenta* Complex) // Ann. Zool. Warszawa. — 1976. — **33**, N 12. — P. 201—214.
- Dubois A.* Lists of European species of amphibians and reptiles: will we soon reaching “stability”? // Amphibia—Reptilia. — 1998. — **19**, N 1. — P. 1—28.
- Günter R.* Über die verwandtschaftlichen Beziehungen Zwischen den europäischen Grünfröschen und den Bastardform «*Rana esculenta*» L. (Anura) // Zoologischer Anzeiger. Leipzig. — 1973. — **190**, N 3/4. — S. 250—285.
- Kawamura T., Nishioka M., Ueda H.* Hybride among Japanese, European and American toads. // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol. Hiroshima Univ. — 1980. — N 4. — P. 125.
- Rybacki M.* Pure populations of hybrid *Rana esculenta* from the German — Polish Usedom Island // Zool. pol. — 1994. — **39**, N 3—4. — S. 519—520.
- Thyagaraja B. S., Sackar H. B., Devaraj.* Sexual gynandromorphism in the toad, *Bufo melanostictus* (Schn.) // Curr. Sci. (India). — 1971. — **40**. — P. 577 — 578.
- Uzzel T., Berger L., Günter R.* Diploid and triploid progeny from a diploid female of *Rana esculenta* (Amphibia Salientia) // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. — 1975. — **127**, N 11. — P. 81—91.