

**МЕЖЖЕРИН С.В.¹, МОРОЗОВ-ЛЕОНОВ С.Ю.¹, РОСТОВСКАЯ О.В.¹,
СОБОЛЕНКО Л.Ю.²**

¹Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузенца НАН Украины
Украина, 01601, Киев, ул. Б. Хмельницкого 15
e-mail: mezh@izan.kiev.ua

²Уманский государственный педагогический университет им. Павла Тычины
Украина, 20300, Черкасская область, г. Умань, ул. Садовая, 2
e-mail: sobolenko@ukr.net

АЛЛОЗИМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПРУДОВОЙ ЛЯГУШКИ *RANA (PYLOPHYLAX) ESCULENTA* (= *LESSONAE*) В ПРЕДЕЛАХ УКРАИНЫ

Зеленые лягушки комплекса *Rana esculenta* являются одним из модельных объектов эволюционно-генетических исследований позвоночных Европы. Причина интереса – скрытое генетическое разнообразие, проявляющееся в наличии ряда криптических форм, и обширная гибридизация между собой самых распространенных видов: озерной *R. ridibunda* и прудовой *R. esculenta* (= *lessonae*) лягушек, сопровождающаяся образованием гибридов *R. ridibunda* – *esculenta* разной ploидности и половой структуры. Отсюда особенно актуальными становятся исследования генетической структуры поселений этих двух видов на протяжении их ареалов, целью которых было бы выделение групп популяций с уникальными генным составом, что с позиции эволюционной концепции вида является свидетельством их таксономической дискретности. Именно с этой целью путем анализа биохимических генных маркеров исследована генетическая структура прудовых лягушек на территории Украины.

Материалы и методы

Материалом послужили серии как собственно прудовых лягушек, так и гибридов F1, по генотипической структуре которых можно определить аллельные пулы родительских особей. Необходимость вовлечения в анализ гибридов вызвана крайне низкой численностью прудовых лягушек на южных пределах ареала, хотя гибриды здесь достаточно многочисленны. Анализ аллозимной изменчивости проведен в 7,5% полиакриламидном геле трис-ЭДТАNa₂-боратной pH 8,5 системе буферов.

Результаты и их обсуждение

Анализ 31 аллозимного и структурно белковых локусов у этого вида [1] позволил выявить три высоко полиморфных с явно выраженной географической изменчивостью.

Aat-1. Европейским популяциям *R. esculenta* свойственен аллель *Aat-1*⁴⁵, кодирующий продукт с меньшей электрофоретической подвижностью. В украинских популяциях локус полиморфный, с явным нарастанием частоты альтернативного аллеля *Aat-1*¹⁰⁰, характерного и для озерной лягушки, в восточных популяциях (табл., рис. 2).

Es-1. Локус представлен четырьмя аллелями с выраженной географической изменчивостью. Для западных и правобережных популяций свойственен *Es-1*⁹¹, для левобережных – *Es-1*¹⁰⁰ (табл.). Если тенденция к четкой дифференциации западных и восточных популяций по этим двум локусам совершенно очевидна, то *Es-1*⁸⁷ не имеет явно выраженной долготной изменчивости (рис. 2).

Ldh-B. Представлен двумя аллелями, наличие которых характерно для южно- и западноевропейских популяций [2-3]. Причем оба аллеля встречаются почти в равной пропорции. В пределах Украины похожий полиморфизм сохраняется только в западных регионах (Закарпатье, Прикарпатье, Волынь, Подолье), тогда как в популяциях Днепровского бассейна и Северского Донца фиксирован аллель *Ldh-B*⁶⁴, кодирующий продукт с низкой электрофоретической подвижностью (рис. 1, табл.). По этому локусу в пределах Украины четко выражена долготная изменчивость (рис. 2).

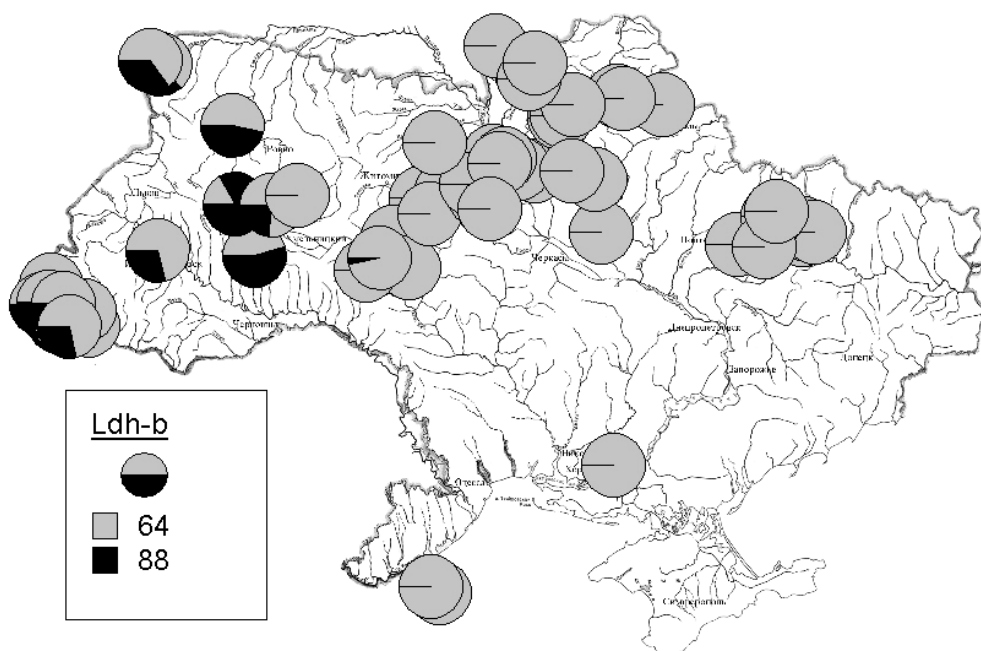


Рис. 1. Географическая изменчивость частот аллелей локуса *Ldh-B* прудовой лягушки в масштабах Украины.

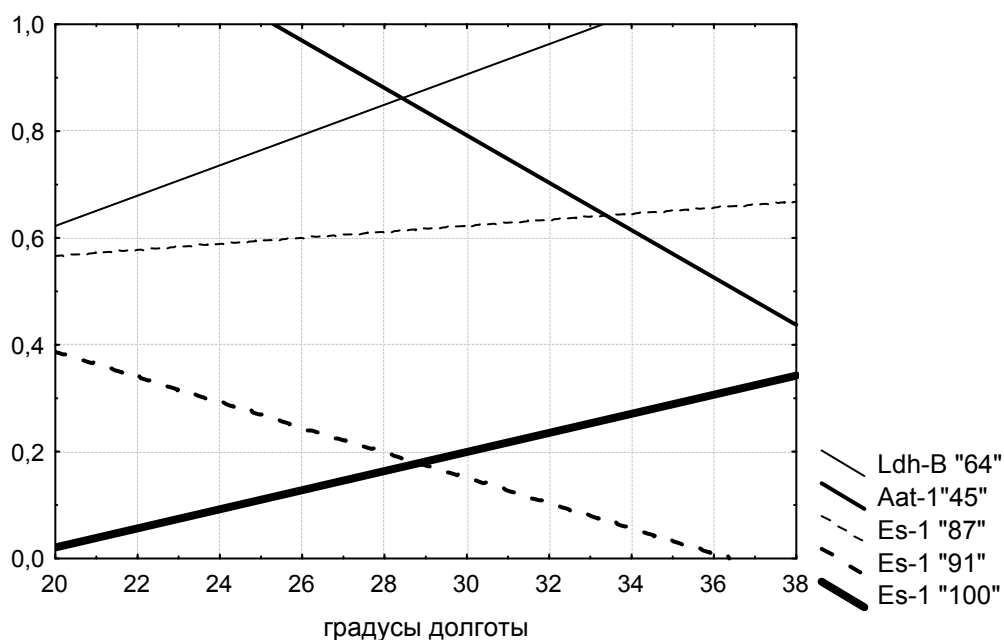


Рис. 2. Линии регрессии, отражающие изменения частот аллелей трех полиморфных локусов прудовой лягушки. По оси абсцисс — градусы долготы, по оси ординат — частоты аллелей.

Таким образом, анализируя тенденции географической изменчивости частот аллелей полиморфных локусов у лягушки прудовой можно отметить четкую тенденцию дифференциации популяций в меридиональном направлении. При этом фиксации альтернативных аллелей в западных и восточных популяциях, характерные для викарных видов, в пределах Украины не обнаружены, хотя при более широком географическом охвате генетическими исследованиями ареала этого вида их появление нельзя исключить. Западноукраинские популяции лягушки прудовой маркируются присутствием аллелей *Ldh-B*⁸⁸ и *Es-1*⁹¹, а восточные — аллелей *Es-1*¹⁰⁰ и *Aat-1*⁴⁵, причем последний фиксирован в популяциях Северского Донца — крайне юго-восточном местонахождении этого вида.

В принципе наблюдаемая ситуация генетической дифференциации восточных и западных популяций может объясняться, либо наличием двух парапатрических видов в пределах *R. esculenta s. lato*, соединенных широкой зоной генных интродукций, как это выявлено в пределах Украины для некоторых легочных моллюсков [3], либо существенной генетической дифференциацией географических популяций одного и того же вида. Более адекватной представляется последняя модель. Это связано не только с тем, что в данном случае в восточных и западных полюсах распространения вида не выявлены фиксации альтернативных аллелей, но и тем, что нет жесткого совпадения географических тенденций фиксации аллелей разных локусов. Так, в водоемах Северского Донца, где фиксирован аллель *Aat-1*¹⁰⁰, преобладает аллель *Es-1*⁸⁷, равномерно распределенный по всему исследованному участку ареала этого вида (табл.).

Таблица

Частоты аллелей полиморфных локусов прудовой лягушки в разных регионах Украины

Локус	Закарпатье (n =)	Подолье	Волынь	Правобережье	Левобережье	Северский Донец
<i>Aat-1</i> ⁴⁵	0,97	0,96	0,99	0,83	0,83	0
<i>Es-1</i> ⁸⁵	0,02	0,02	0	0,01	0	0
<i>Es-1</i> ⁸⁷	0,85	0,64	0,45	0,33	0,45	0,93

<i>Es-1</i> ⁹¹	0,13	0,30	0,54	0,25	0,25	0
<i>Es-1</i> ⁹⁶	0	0,01	0	0,01	0,03	0,01
<i>Es-1</i> ¹⁰⁰	0	0,04	0,01	0,40	0,63	0,07
<i>Ldh-B</i> ⁶⁴	0,71	0,70	0,66	0,99	1,00	1,00

Таким образом, характер географической изменчивости частот аллозимов вызывает большой интерес, а особенно резкое ограничение в распространении аллеля *Ldh-B*⁸⁸ в восточном направлении, имеющее место на границе днестровского, южнобугского и днепровского водосборного бассейнов (рис. 1). Факт заслуживает интереса уже тем, что доказывает: в этом месте на протяжении сотен и вероятно нескольких тысяч лет существует непроходимый барьер для миграций особей из западных популяций (днестровского бассейна) в восточном направлении (в днепровский бассейн), тогда как особи крайне восточных популяций, судя по тому, что аллель *Aat-1* интрогрессировал далеко на восток, таких препятствий не имели. Подобная асимметричность миграционного потенциала особей из западных и восточных популяций отмечается и на легочных моллюсках [3], когда гены восточных аллоидов достаточно свободно диффундируют в поселения западного, а обратный процесс резко ограничен.

Анализируя структуру гибридов *R. esculenta* — *ridibunda* в поселениях зеленых лягушек на всей территории Украины можно вычлени три основных зоны распространения зеленых лягушек в пределах Украины, в популяциях которых гибриды характеризуются определенными генетическими особенностями [4]. Западная (бассейны Дуная, Западного Буга, Днестра и Южного Буга), гибридам которой свойственно равное или сдвинутое в сторону самок соотношение полов (в Закарпатье — это почти исключительно самки), диплоидная структура генома и достаточно строгая премейотическая элиминация хромосом одного из родительских видов, при которой среди гибридов отсутствуют рекомбинанты. Центральная зона (бассейн Днепра) — гибриды либо почти исключительно самцы (RE и REL популяции), либо поровну самки и самцы (LE-популяции), с диплоидной структурой генома, нарушениями премейотической элиминации, при которой отдельные хромосомы прудовой лягушки внедряются в геном озерной, в результате появляются озерные лягушки с интрогрессиями ядерного материала и гибриды-беккроссы. Восточная зона — бассейн Северского Донца, в которой гибриды в подавляющем большинстве — самцы, достаточно значима доля полиплоидов, премейотическая элиминация нарушена. Наиболее вероятной причиной таких направленных постепенных изменений в структуре гибридов с запада на восток является четкая генетическая дифференциация одного из родительских видов — прудовой лягушки в меридиональном направлении. Это приводит к тому, что на западе и востоке Украины в гибридизации с озерной лягушкой принимают участие разные генетические сущности.

Выводы

1. Частоты аллозимов полиморфных ферментных локусов в популяциях прудовой лягушки имеют четко выраженную в меридиональном направлении географическую изменчивость.
2. Качественный характер изменений аллельных пулов доказывает ограничение миграций лягушек особенно с запада на восток, причем без очевидных физических барьеров.
3. Направленность и характер географической дифференциации популяций этого вида четко совпадает с делением гибридных популяций зеленых лягушек на территории Украины на три пространственных группировки (западную, центральную и восточную), выделяемые по генетической структуре гибридов.

Литература

1. Межжерин С.В., Песков В. Н. Аллозимная изменчивость озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. // Цитол. и генет. — 1992. — 26, № 12. — С.43–48.

2. *Günter R., Hänsel S.* Untersuchungen über den Denfluß zwischen *Rana ridibunda* und *Rana lessonae* sowie die Rekombinationsrate bei der Bastardform *Rana „esculenta“* (Anura, Ranidae) // *Zool. Anz.* – 1976. – **197**, N1-2. – S.23-38.
3. *Hotz H. R., Semlitsch D.* Differential performance among Ldh-B genotypes in *Rana lessonae* tadpoles // *Evolution.* – 2000. – **54**, Is. 5. – P. 1750-1759,
4. *Межжерин С.В., Гарбар А.В. Коришунова Е.Д., Гарбар Д.А., Жалай Е.И.* Генетическая изменчивость и филогеография двух видов пресноводных легочных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины // *Вісник укр. товариства генетиків і селекціонерів.* – 2008. – **6**, № 1. – С. 82-87.
5. *Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Некрасова О.Д., Куртяк Ф.Ф., Жалай Е.И.* Пространственная структура гибридного комплекса зеленых лягушек *Rana esculenta* L. (Amphibia, Ranidae) на территории Украины // *Материалы 1-ой конференции Украинского герпетологического общества.* – Киев, 2005. – С. 110-114.

Резюме

Анализ распределения частот аллеликов в популяциях прудовой лягушки *Rana esculenta* (= *lessonae*) в пределах Украины показывает существенную дифференциацию западных и восточных поселений этого вида. Очевидно, различия в генетической структуре одного из родительских видов и являются причиной генетической разнокачественности гибридов западных, центральных и восточных популяций.

Summary

The genogeographic analysis of allelic frequencies variations in the pond frogs *Rana esculenta* (= *lessonae*) samples from Ukraine shows the essential differentiation between western and eastern populations. It can be concluded that the distinctions in genetic structures of parental forms have caused the principal genetic differences among the hybrids peculiarities of western, central and eastern populations.