

УДК 597.6:576.3(477)

МАТЕРИАЛЫ ПО КАРИОЛОГИИ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*RANA RIDIBUNDA*, *RANA LESSONAE*, *RANA ESCULENTA*) С ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

Н. Н. Сурыдная

Мелитопольский педагогический университет, ул. К. Маркса, 19, Мелитополь, 72312 Украина
E-mail: mpi@comint.net

Получено 31 января 2001

Материалы по кариологии зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana esculenta*) с территории Украины. Сурыдная Н. Н. — Впервые описаны кариотипы зеленых лягушек (*Rana ridibunda* Pallas, 1771, *R. lessonae* Camerano, 1882, *R. esculenta* Linnaeus, 1758) с территории Украины. Установлено, что их хромосомные наборы состоят из 5 пар крупных, 8 пар мелких хромосом и имеют следующие формулы: *R. ridibunda* — 4 мета-(m) + 7 субмета-(sm) + 2 субтелоцентрика (st), $2n = 26$, N. F. = 52; *R. lessonae* — 6m + 5sm + 2st, $2n = 26$, N. F. = 52; *R. esculenta* — 5m + 6sm + 2st, $2n = 26$, N. F. = 52. Виды *R. ridibunda* и *R. lessonae* различаются 12-й и 13-й парами хромосом: у *R. ridibunda* — субметацентрики, у *R. lessonae* — метацентрики. 12-я пара *R. esculenta* гетероморфна (m-sm реже sm-st). На длинном плече 9-й пары хромосом у всех трех видов присутствует вторичная перетяжка. Она также обнаружена на коротком плече 3-й пары хромосом у *R. esculenta*. Полученные данные свидетельствуют о том, что описанные хромосомные наборы имеют свою определенную специфику, которая характерна для зеленых лягушек обитающих на территории Украины.

Ключевые слова: *Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*, хромосома, кариотип, Украина.

The Data on Caryology of Green Frogs (*Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*) from Ukraine. Suryadna N. N. — The caryotypes of green frogs from Ukraine are described. Caryotypes show certain similarity in the representatives of all taxa, the chromosome sets includes 5 pairs of large and 8 pairs of small chromosomes. Concerning the morphology of chromosomes the following formulas are characteristic for each species: *R. ridibunda* Pallas, 1771 — 4 metha-(m) + 7 submetha-(sm) + 2 subtelocentrics (st), $2n = 26$, N. F. = 52; *R. lessonae* Camerano, 1882 — 6m + 5sm + 2st, $2n = 26$, N. F. = 52; *R. esculenta* Linnaeus, 1758 — 5m + 6sm + 2st, $2n = 26$, N. F. = 52. All the three species differ in the 12th and the 13th pairs of chromosomes: in *R. ridibunda* they are submethacentrics, in *R. lessonae* they are methacentrics, in *R. esculenta* the 12th pair is heteromorphous (m-sm, less often sm-st). The secondary knot is present on the long shoulder of the 9th pair of chromosomes in all the species. The secondary knot was found on the shorter shoulder of the 3rd pair of *R. esculenta*. These data show that the caryological variability of the green frogs complex in Ukraine has its own features and requires the further study.

Key words: *Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*, chromosomes, caryotype, Ukraine.

Введение

Изучение комплекса зеленых лягушек (*Rana ridibunda* Pallas, 1771, *R. lessonae* Camerano, 1882, *R. esculenta* Linnaeus, 1758) представляет особый интерес для современной биологии в связи с явлением гибридогенеза (Даревский, 1986; Berger, Günther, 1992). Хромосомные наборы данного комплекса изучались многими исследователями из разных стран (Александровская, 1976; Günther, 1970; Нерпич, 1978; Mészáros, Bartos, 1978; Koref-Santibanez, 1979; Spasic-Boskovic et al., 1999). Изучение этих амфибий с территории Украины ограничено работами по изменчивости внешнеморфологических признаков (Тарашук, 1989; Писанец, Андриевская, 1998) и генетических процессов в гибридных популяциях зеленых лягушек (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993; Морозов-Леонов, 1998).

Данная статья посвящена детальному анализу морфологии хромосом и выявлению различий в кариотипах представителей трех форм зеленых лягушек, обитающих на территории Украины.

Материал и методы

Материалом для настоящей работы, послужили зеленые лягушки ($n = 9$) с территории Украины, собранные в следующих точках: *R. ridibunda* — Запорожская обл., Акимовский р-н, с. Садовое

(♂); Крым, г. Севастополь, окр. с. Пироговка (♂); Крым, Ленинский р-н, с. Пташкино (♂); Херсонская обл., окр. г. Новая Каховка, с. Корсунка, (3 ♂). Для морфометрического анализа хромосом использованы фотографии 8 метафазных пластинок. *R. lessonae* (2 ♂) и *R. esculenta* (2 ♂) — Киевская обл., Барышевский р-н, пгт Барышевка. Для анализа использованы фотографии 5 и 7 метафазных пластинок соответственно. Видовая принадлежность устанавливалась по внешнеморфологическим признакам (Тарашук, 1989). Хромосомные препараты (клетки костного мозга бедренной кости, семенники) были приготовлены и окрашены азур-эозином (Гимза) по стандартным методикам (Макгрегор, Варли, 1986).

Исследование и фотографирование пластинок проводили на микроскопе «ЛЮМАМ-И1». Для расчетов морфометрических показателей — относительной длины хромосом (R. L.), центромерного (Ci) и плечевого (A. R.) индексов — измеряли каждую хромосому на полученных фотографиях. Статистическая обработка материалов произведена на персональном компьютере с помощью пакета программ Microsoft «Excel» и Microsoft «CSS».

Результаты

Нами было выявлено, что зеленые лягушки с территории Украины характеризуются диплоидным числом хромосом равным 26 ($2n = 26$) и числом плеч равным 52 ($N. F. = 52$). Их кариотипы сходны и включают 5 пар крупных и 8 пар мелких хромосом. Данные плечевого и центромерного индексов у всех трех представителей совпадают с пределами варьирования, указанными в работах других исследователей (Макгрегор, Варли, 1986; Koref-Santibañez, 1979). Морфометрическая характеристика хромосом приведена в таблицах 1 и 2.

У *R. ridibunda* 1-я пара хромосом представлена крупным метацентриком (рис. 1, а) 2-я, 3-я и 4-я пары субметацентрического типа примерно одного размера (табл. 1), данные центромерного индекса которых равны: $38,2 \pm 1,66$; $35,4 \pm 2,28$; $39,7 \pm 1,69$ соответственно (табл. 2). 5-я пара состоит из метацентрических хромосом. 6-я и 7-я пары — метацентрические, 8-я и 9-я — субтело-

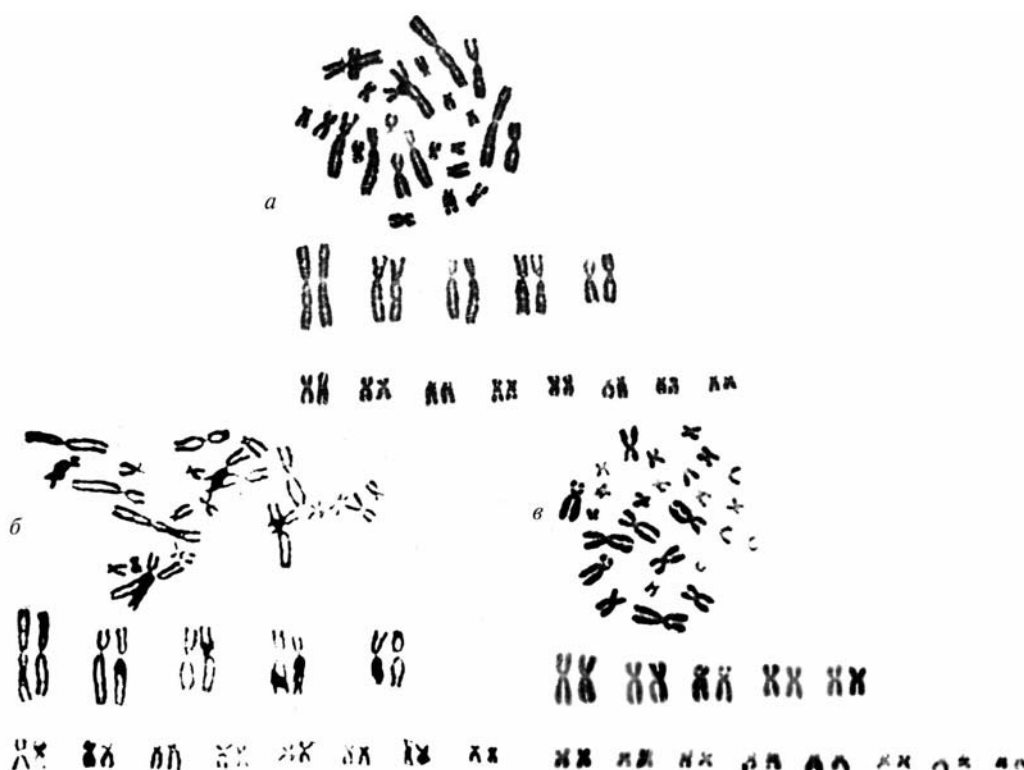


Рис. 1. Хромосомный набор: а — *R. ridibunda*; б — *R. lessonae*; в — *R. esculenta*.

Fig. 1. Karyotypes: а — *R. ridibunda*; б — *R. lessonae*; в — *R. esculenta*.

центрические. Значение индексов и относительной длины последних практически не отличаются. 10–13-я пары — субметацентрики. Особенностью кариотипа является присутствие на длинном плече 9-й пары вторичной перетяжки.

1-я пара хромосом у *R. lessonae* — метацентрична (рис. 1, б), превосходящая по величине 2-ю, 3-ю и 4-ю пары, которые представлены субметацентриками. 2-я пара имеет наибольшее значение центромерного индекса — 41,9% (табл. 2). 5-я пара метацентрического типа. В группе мелких хромосом 6-я и 7-я пары метацентрики, 8-я и 9-я — субтелоцентрики. Для 8-й пары характерно несколько меньшее значение центромерного индекса (23,4%), по сравнению с 9-й (28,4%). Как и у *R. ridibunda* на длинном плече 9-й пары присутствует вторичная перетяжка. 10-я и 11-я пары — субметацентрического типа. Отметим, что хромосомы 11-й пары также можно рассматривать как субтелоцентрические, поскольку их центромерный индекс, который равен 26,6%, совпадает с пределами варьирования данного типа хромосом. 12-я и 13-я пары — метацентрики.

У *R. esculenta* 1-я и 5-я пары — метацентрики, 2-я, 3-я, 4-я — субметацентрики (рис. 1, в). Наименьшее значение центромерного индекса (табл. 2), как среди этих пар, так и в сравнении с вышеописанными видами имеет 3-я пара хромосом (33,9%), на коротком плече которой обнаружена вторичная перетяжка. 6-я и 7-я пары состоят из метацентрических хромосом. Субтелоцентриками у гибридной формы оказались не 8-я и 9-я пары, как у вышеописанных видов, а 8-я и 10-я, о чем говорят значения их индексов. 9-я пара — субметацентрик. На длинном плече также присутствует вторичная перетяжка. 11-я пара, в отличие от таковой у *R. ridibunda* и *R. lessonae* — метацентрик, центромерный индекс которой равен 45,9%. 12-я пара имеет гетероморфный характер (sm-m, на некоторых метафазных пластинках встречается — sm-st). 13-я пара субметацентрического типа.

Обсуждение

Наши результаты о диплоидном числе ($2n = 26$, N. F. = 52), количестве крупных и мелких хромосом зеленых лягушек совпадают с литературными данными, где такие же особенности хромосомных наборов характеризуют их с других участков ареала (Иванов, Мадянов, 1973; Александровская, 1976; Mészáros, Bartos, 1978; Koref-Santibañez, 1979). Статистическое сравнение (t-критерий) параметров хромосом (относительной длины, центромерного и плечевого индексов) не показали достоверных различий между хромосомами разных представителей видового комплекса зеленых лягушек с территории Украины.

Особый интерес представляют описанные нами вторичные перетяжки на коротких плечах 3-й пары хромосом у *R. esculenta*. Исследователями этих амфибий из разных стран (Цауне, 1978; Mészáros, Bartos, 1978; Koref-Santibañez, 1979) такие перетяжки не были обнаружены. Возможно, такой результат можно объяснить определенной спецификой генетических взаимоотношений родительских видов и гибридной формы в разных типах популяционных систем и/или своеобразием строения хромосомных наборов.

Мнения о локализации вторичных перетяжек у зеленых лягушек в группе мелких хромосом несколько различаются. Так, большинство исследователей указывают их присутствие на 10-й паре хромосом (Günther, 1970; Koref-Santibañez, 1979), другие на 9-й (Александровская, 1976) и на 11-й (Иванов, Мадянов, 1973). По нашим данным, вторичная перетяжка присутствует на 9-й паре хромосом. Вероятно, данное обстоятельство объясняется весьма незначительными различиями размеров 9-й и 10-й пар хромосом (Александровская, 1976), или отсутствием недостаточно точной единой методики измерения хромосом с вторичными перетяжками.

Таблица 1. Морфометрическая характеристика хромосом зеленых лягушек Украины
Table 1. Chromosomes measurements of green frogs occurring in Ukraine

Номер пары хромосом	<i>R. ridibunda</i> , n = 8			<i>R. lessonae</i> , n = 5			<i>R. esculenta</i> , n = 7		
	длинное плечо (L) M ± m	короткое плечо (S) M ± m	абсолютная длина M ± m	длинное плечо (L) M ± m	короткое плечо (S) M ± m	абсолютная длина M ± m	длинное плечо (L) M ± m	короткое плечо (S) M ± m	абсолютная длина M ± m
1	17,7 ± 0,78	15,3 ± 0,69	33,1 ± 1,45	13,7 ± 0,74	12,0 ± 0,63	25,7 ± 1,35	10,1 ± 0,47	8,3 ± 0,60	18,3 ± 1,05
2	16,4 ± 0,80	10,2 ± 0,79	26,6 ± 1,27	13,2 ± 1,32	9,3 ± 0,28	22,5 ± 1,21	9,1 ± 0,52	5,9 ± 0,29	14,9 ± 0,78
3	15,5 ± 0,59	8,3 ± 0,82	24,1 ± 0,98	12,6 ± 0,50	7,2 ± 0,74	19,8 ± 0,77	9,3 ± 0,46	4,8 ± 0,21	14,1 ± 0,65
4	13,7 ± 0,89	8,9 ± 0,40	22,6 ± 0,98	11,5 ± 0,80	7,3 ± 0,38	18,8 ± 0,89	7,9 ± 0,55	5,4 ± 0,27	13,3 ± 0,67
5	10,8 ± 0,54	8,4 ± 0,46	19,2 ± 0,92	9,4 ± 0,46	7,1 ± 0,42	16,4 ± 0,77	6,6 ± 0,28	4,7 ± 0,36	11,4 ± 0,58
6	6,7 ± 0,30	5,1 ± 0,20	11,8 ± 0,49	5,5 ± 0,25	4,9 ± 0,10	10,3 ± 0,30	4,1 ± 0,24	3,4 ± 0,25	7,4 ± 0,45
7	5,9 ± 0,85	4,5 ± 0,23	10,5 ± 0,51	5,3 ± 0,24	4,1 ± 0,04	9,4 ± 0,23	3,8 ± 0,18	2,9 ± 0,26	6,7 ± 0,39
8	7,4 ± 0,38	2,4 ± 0,16	9,8 ± 0,41	6,8 ± 0,17	2,1 ± 0,04	8,8 ± 0,18	4,6 ± 0,27	1,9 ± 0,21	6,5 ± 0,35
9	7,1 ± 0,35	2,4 ± 0,16	9,5 ± 0,33	5,9 ± 0,13	2,4 ± 0,22	8,3 ± 0,28	4,3 ± 0,24	2,0 ± 0,19	6,3 ± 0,35
10	5,2 ± 0,27	3,3 ± 0,21	8,7 ± 0,44	4,9 ± 0,25	3,0 ± 0,36	7,9 ± 0,32	4,3 ± 0,28	1,3 ± 0,13	5,6 ± 0,31
11	5,6 ± 0,34	2,8 ± 0,34	8,4 ± 0,38	5,2 ± 0,12	1,9 ± 0,32	7,2 ± 0,32	2,9 ± 0,18	2,5 ± 0,26	5,3 ± 0,34
12	4,7 ± 0,42	2,8 ± 0,18	7,6 ± 0,43	3,9 ± 0,27	3,0 ± 0,23	6,9 ± 0,32	2,9 ± 0,18	1,9 ± 0,22	4,8 ± 0,28
13	4,0 ± 0,36	2,0 ± 0,17	6,0 ± 0,44	3,3 ± 0,22	2,4 ± 0,26	5,7 ± 0,29	2,6 ± 0,18	1,3 ± 0,15	3,9 ± 0,31
Общая длина			197,9 ± 8,12			167,7 ± 6,28			118,7 ± 5,88

Таблица 2. Хромосомные показатели зеленых лягушек Украины
Table 2. Chromosomes of parameters green frogs occurring in Ukraine

Номер пары хромосом	<i>R. ridibunda</i> , n = 8				<i>R. lessonae</i> , n = 5				<i>R. esculenta</i> , n = 7			
	R. L. M ± m	Ci M ± m	A. R. M ± m	type	R. L. M ± m	Ci M ± m	A. R. M ± m	type	R. L. M ± m	Ci M ± m	A. R. M ± m	type
1	16,7 ± 0,73	46,3 ± 0,35	1,2 ± 0,02	m	15,3 ± 0,81	46,7 ± 0,39	1,1 ± 0,02	m	15,5 ± 0,89	44,9 ± 0,80	1,2 ± 0,04	m
2	13,4 ± 0,64	38,2 ± 1,66	1,7 ± 0,11	sm	13,4 ± 0,72	41,9 ± 2,66	1,4 ± 0,17	sm	12,6 ± 0,66	39,5 ± 0,71	1,5 ± 0,05	sm
3	12,2 ± 0,49	35,4 ± 2,28	1,9 ± 0,16	sm	11,8 ± 0,46	35,9 ± 2,59	1,8 ± 0,20	sm	11,9 ± 0,55	33,9 ± 0,59	1,9 ± 0,05	sm
4	11,5 ± 0,49	39,7 ± 1,69	1,6 ± 0,14	sm	11,2 ± 0,53	39,1 ± 1,91	1,6 ± 0,13	sm	11,2 ± 0,57	40,8 ± 1,76	1,5 ± 0,12	sm
5	9,7 ± 0,46	43,6 ± 0,94	1,3 ± 0,05	m	9,8 ± 0,46	43,1 ± 1,40	1,3 ± 0,08	m	9,6 ± 0,49	41,5 ± 1,47	1,4 ± 0,09	m
6	5,9 ± 0,25	42,9 ± 0,59	1,3 ± 0,03	m	6,2 ± 0,20	46,9 ± 0,81	1,1 ± 0,04	m	6,3 ± 0,38	45,2 ± 1,27	1,2 ± 0,06	m
7	5,3 ± 0,26	43,2 ± 0,79	1,3 ± 0,04	m	5,6 ± 0,14	43,9 ± 1,22	1,3 ± 0,07	m	5,7 ± 0,33	42,3 ± 1,83	1,4 ± 0,12	m
8	4,9 ± 0,21	24,8 ± 1,56	3,2 ± 0,27	st	5,3 ± 0,11	23,4 ± 0,53	3,3 ± 0,10	st	5,5 ± 0,29	29,4 ± 2,39	2,6 ± 0,32	st
9	4,8 ± 0,17	25,3 ± 1,72	3,1 ± 0,27	st	4,9 ± 0,17	28,4 ± 1,65	2,6 ± 0,19	st	5,3 ± 0,29	32,2 ± 1,97	2,2 ± 0,19	sm
10	4,4 ± 0,22	39,9 ± 1,15	1,5 ± 0,08	sm	4,7 ± 0,19	37,9 ± 3,67	1,7 ± 0,28	sm	4,7 ± 0,26	23,9 ± 1,93	3,4 ± 0,36	sm
11	4,2 ± 0,19	33,6 ± 3,31	2,2 ± 0,31	sm	4,3 ± 0,19	26,6 ± 3,35	3,0 ± 0,46	sm	4,5 ± 0,28	45,9 ± 2,62	1,2 ± 0,13	m
12	3,8 ± 0,22	38,4 ± 2,85	1,7 ± 0,20	sm	4,2 ± 0,14	43,0 ± 3,13	1,4 ± 0,18	m	4,0 ± 0,24	39,5 ± 3,25	1,7 ± 0,30	sm-m
13	3,1 ± 0,22	33,7 ± 2,45	2,1 ± 0,23	sm	3,4 ± 0,17	41,2 ± 3,37	1,5 ± 0,21	m	3,3 ± 0,26	32,8 ± 1,62	2,1 ± 0,17	sm

Таблица 3. Сравнительная характеристика хромосомных показателей *R. ridibunda* с данными других исследователейTable 3. Characteristics of chromosomes parameters of *R. ridibunda* comparing with the data of other researchers

Номер пары хромосом	Относительная длина хромосом (R. L.)				
	Югославия (Spasic-Boskovic et al., 1999) M ± m	Германия (Koref-Santibañez, 1979) M ± m	Венгрия (Mészáros, Bartos, 1978) M ± m	Китай (Wei et al., 1992) M ± m	Украина (наши данные) M ± m
1	16,12 ± 0,32	16,69 ± 0,28	17,20 ± 0,24	15,60 ± 1,07	16,7 ± 0,73
2	12,95 ± 0,59	13,72 ± 0,23	13,32 ± 0,28	12,63 ± 0,68	13,4 ± 0,64
3	12,32 ± 0,40	12,41 ± 0,22	12,58 ± 0,17	11,79 ± 0,66	12,2 ± 0,49
4	11,26 ± 0,66	11,79 ± 0,13	11,25 ± 0,31	11,32 ± 0,62	11,5 ± 0,49
5	9,59 ± 0,55	9,74 ± 0,15	8,88 ± 0,36	9,75 ± 0,64	9,7 ± 0,46
6	5,64 ± 0,34	5,80 ± 0,09	6,03 ± 0,28	5,99 ± 0,56	5,9 ± 0,25
7	5,17 ± 0,29	5,01 ± 0,09	5,39 ± 0,12	5,60 ± 0,44	5,3 ± 0,26
8	5,14 ± 0,40	4,93 ± 0,11	5,04 ± 0,58	5,19 ± 0,28	4,9 ± 0,21
9	4,49 ± 0,35	4,44 ± 0,09	4,69 ± 0,49	4,82 ± 0,39	4,8 ± 0,17
10	4,85 ± 0,45	4,54 ± 0,11	4,44 ± 0,06	4,68 ± 0,32	4,4 ± 0,22
11	4,51 ± 0,39	4,12 ± 0,06	4,22 ± 0,09	4,40 ± 0,38	4,2 ± 0,19
12	3,98 ± 0,34	3,57 ± 0,07	3,74 ± 0,13	3,95 ± 0,48	3,8 ± 0,22
13	3,41 ± 0,38	3,00 ± 0,06	3,13 ± 0,09	3,58 ± 0,26	3,1 ± 0,22

Продолжение таблицы 3

Номер пары хромосом	Плечевой индекс (Ci) и тип хромосом (type)							
	Германия (Koref-Santibañez, 1979)		Венгрия (Mészáros, Bartos, 1978)		Китай (Gang Wei et al., 1992)		Украина (наши данные)	
	Ci M ± m	type	Ci M ± m	type	Ci M ± m	type	Ci M ± m	type
1	1,33 ± 0,066	m	1,23 ± 0,24	m	1,20 ± 0,08	m	1,2 ± 0,02	m
2	1,67 ± 0,073	m-sm	2,28 ± 0,28	sm	1,61 ± 0,22	m	1,7 ± 0,11	sm
3	2,23 ± 0,081	sm	2,01 ± 0,17	sm	2,20 ± 0,31	sm	1,9 ± 0,16	sm
4	1,54 ± 0,053	m	1,28 ± 0,31	m	1,44 ± 0,17	m	1,6 ± 0,14	sm
5	1,29 ± 0,033	m	1,28 ± 0,36	m	1,33 ± 0,10	m	1,3 ± 0,05	m
6	1,20 ± 0,081	m	1,46 ± 0,28	m	1,32 ± 0,16	m	1,3 ± 0,03	m
7	1,17 ± 0,017	m	1,40 ± 0,12	m	1,42 ± 0,31	m	1,3 ± 0,04	m
8	3,15 ± 0,182	sm-st	4,41 ± 0,58	st	3,37 ± 0,41	sm	3,2 ± 0,27	st
9	3,07 ± 0,115	sm-st	4,03 ± 0,49	st	2,61 ± 0,36	sm	3,1 ± 0,27	st
10	2,28 ± 0,096	sm	2,63 ± 0,06	sm	1,74 ± 0,40	sm	1,5 ± 0,08	sm
11	1,16 ± 0,020	m	1,49 ± 0,09	m	1,61 ± 0,37	m	2,2 ± 0,31	sm
12	2,32 ± 0,121	sm	2,37 ± 0,13	sm	2,09 ± 0,39	sm	1,7 ± 0,20	sm
13	2,25 ± 0,104	sm	2,65 ± 0,09	sm	2,11 ± 0,35	sm	2,1 ± 0,23	sm

Еще одной особенностью, как отмечают некоторые авторы (Иванов, Мадянов, 1973), является отличие в частоте встречаемости вторичных перетяжек у разных представителей зеленых лягушек. Так, по данным вышеупомянутых авторов, у озерной лягушки (*R. ridibunda*) частота встречаемости вторичных перетяжек существенно выше по сравнению с прудовой (*R. esculenta*). Данные нашего исследования не подтвердили эту особенность кариотипов животных в изученных нами выборках, и показали, что частота встречаемости вторичных перетяжек для всех генетических форм примерно одинаковая.

Некоторые хромосомные пары *R. esculenta* имеют среднее значение размерных показателей (табл. 2). Этот результат заслуживает особого внимания, так как в литературе все размерные показатели хромосом *R. esculenta* промежуточные между соответствующими гомологичными хромосомами родительских видов. Необходимо также отметить, что средняя относительная длина 5 пар крупных хромосом у *R. lessonae* всегда меньше, а 8 мелких пар всегда больше по сравнению с *R. ridibunda*, что также описано в литературе (Koref-Santibañez, 1979).

Таблица 4. Сравнительная характеристика хромосомных показателей *R. lessonae* и *R. esculenta* с данными других исследователей
 Table 4. Characteristics of chromosomes parameters of *R. lessonae* and *R. esculenta* comparing with the data of other researchers

Номер пары хромосом	Относительная длина хромосом (R. L.)					Плечевой индекс (Ci) и тип хромосом (type)					
	Югославия (Spasic-Boskovic et al., 1999) M ± m	Германия (Koref-Santibanez, 1979) M ± m	Венгрия (Meszaros, Bartos, 1978) M ± m	Украина (наши данные) M ± m	Германия (Koref-Santibanez, 1979) Ci ± m	Венгрия (Meszaros, Bartos, 1978)		Украина (наши данные)		type	
						M ± m	type	M ± m	type		M ± m
<i>R. lessonae</i>											
1	14,86 ± 0,93	15,49 ± 0,19	15,61 ± 0,09	15,3 ± 0,81	1,19 ± 0,020	1,17 ± 0,09	1,17 ± 0,09	1,1 ± 0,02	1,1 ± 0,02	m	
2	12,82 ± 0,70	12,49 ± 0,18	12,98 ± 0,12	13,4 ± 0,72	1,41 ± 0,053	1,60 ± 0,12	1,60 ± 0,12	1,4 ± 0,17	1,4 ± 0,17	sm	
3	12,10 ± 0,50	12,04 ± 0,20	12,45 ± 0,21	11,8 ± 0,46	1,95 ± 0,062	2,16 ± 0,21	2,16 ± 0,21	1,8 ± 0,20	1,8 ± 0,20	sm	
4	10,99 ± 0,55	11,61 ± 0,14	11,60 ± 0,20	11,2 ± 0,53	1,41 ± 0,046	1,59 ± 0,20	1,59 ± 0,20	1,6 ± 0,13	1,6 ± 0,13	sm	
5	9,70 ± 0,47	9,34 ± 0,15	9,81 ± 0,19	9,8 ± 0,46	1,18 ± 0,016	1,32 ± 0,19	1,32 ± 0,19	1,3 ± 0,08	1,3 ± 0,08	m	
6	5,68 ± 0,34	6,19 ± 0,14	5,95 ± 0,25	6,2 ± 0,20	1,12 ± 0,012	1,33 ± 0,25	1,33 ± 0,25	1,1 ± 0,04	1,1 ± 0,04	m	
7	5,51 ± 0,33	5,30 ± 0,09	5,44 ± 0,17	5,6 ± 0,14	1,14 ± 0,018	1,52 ± 0,17	1,52 ± 0,17	1,3 ± 0,07	1,3 ± 0,07	m	
8	5,25 ± 0,38	5,09 ± 0,08	5,25 ± 0,07	5,3 ± 0,11	2,39 ± 0,124	3,98 ± 0,07	3,98 ± 0,07	3,3 ± 0,10	3,3 ± 0,10	st	
9	4,51 ± 1,48	4,72 ± 0,08	4,76 ± 0,07	4,9 ± 0,17	2,47 ± 0,160	3,53 ± 0,07	3,53 ± 0,07	2,6 ± 0,19	2,6 ± 0,19	st	
10	5,14 ± 0,39	4,85 ± 0,10	4,39 ± 0,04	4,7 ± 0,19	2,12 ± 0,150	1,91 ± 0,04	1,91 ± 0,04	1,7 ± 0,28	1,7 ± 0,28	sm	
11	4,83 ± 0,46	4,52 ± 0,09	4,17 ± 0,06	4,3 ± 0,19	1,11 ± 0,027	1,29 ± 0,06	1,29 ± 0,06	3,0 ± 0,46	3,0 ± 0,46	sm	
12	4,14 ± 0,38	4,15 ± 0,08	3,92 ± 0,06	4,2 ± 0,14	1,24 ± 0,047	2,42 ± 0,06	2,42 ± 0,06	1,4 ± 0,18	1,4 ± 0,18	m	
13	3,75 ± 0,37	3,79 ± 0,12	3,52 ± 0,04	3,4 ± 0,17	1,96 ± 0,051	2,25 ± 0,04	2,25 ± 0,04	1,5 ± 0,21	1,5 ± 0,21	m	
<i>R. esculenta</i>											
1	14,56 ± 0,82	16,18 ± 0,14	18,14 ± 0,79	15,5 ± 0,89	1,24 ± 0,014	1,27 ± 0,79	1,27 ± 0,79	1,2 ± 0,04	1,2 ± 0,04	m	
2	13,29 ± 0,65	13,38 ± 0,13	13,85 ± 0,69	12,6 ± 0,66	1,46 ± 0,049	2,02 ± 0,69	2,02 ± 0,69	1,5 ± 0,05	1,5 ± 0,05	m	
3	11,86 ± 0,55	12,41 ± 0,13	12,77 ± 0,48	11,9 ± 0,55	2,13 ± 0,037	1,53 ± 0,48	1,53 ± 0,48	1,9 ± 0,05	1,9 ± 0,05	sm	
4	11,21 ± 0,72	11,61 ± 0,12	11,58 ± 0,57	11,2 ± 0,57	1,41 ± 0,020	2,01 ± 0,57	2,01 ± 0,57	1,5 ± 0,12	1,5 ± 0,12	sm	
5	9,67 ± 0,48	9,55 ± 0,08	9,46 ± 0,57	9,6 ± 0,49	1,25 ± 0,014	1,34 ± 0,57	1,34 ± 0,57	1,4 ± 0,09	1,4 ± 0,09	m	
6	6,03 ± 0,37	6,03 ± 0,05	5,73 ± 0,09	6,3 ± 0,38	1,11 ± 0,009	1,30 ± 0,09	1,30 ± 0,09	1,2 ± 0,06	1,2 ± 0,06	m	
7	5,42 ± 0,46	5,19 ± 0,05	4,76 ± 0,53	5,7 ± 0,33	1,14 ± 0,014	1,29 ± 0,53	1,29 ± 0,53	1,4 ± 0,12	1,4 ± 0,12	m	
8	5,19 ± 0,30	4,97 ± 0,06	4,99 ± 0,79	5,5 ± 0,29	2,73 ± 0,075	4,98 ± 0,79	4,98 ± 0,79	2,6 ± 0,32	2,6 ± 0,32	st	
9	4,48 ± 0,40	4,58 ± 0,04	4,24 ± 0,19	5,3 ± 0,29	2,35 ± 0,067	3,94 ± 0,19	3,94 ± 0,19	2,2 ± 0,19	2,2 ± 0,19	sm	
10	4,91 ± 0,33	4,59 ± 0,05	4,11 ± 0,39	4,7 ± 0,26	2,01 ± 0,067	2,86 ± 0,39	2,86 ± 0,39	3,4 ± 0,36	3,4 ± 0,36	sm	
11	4,56 ± 0,29	4,32 ± 0,04	3,97 ± 0,39	4,5 ± 0,28	1,15 ± 0,002	1,38 ± 0,39	1,38 ± 0,39	1,2 ± 0,13	1,2 ± 0,13	m	
12	3,82 ± 0,34	3,88 ± 0,05	3,63 ± 0,34	4,0 ± 0,24	1,62 ± 0,035	2,63 ± 0,34	2,63 ± 0,34	1,7 ± 0,30	1,7 ± 0,30	m-sm	
13	3,48 ± 0,30	3,38 ± 0,04	3,14 ± 0,39	3,3 ± 0,26	2,00 ± 0,006	2,27 ± 0,39	2,27 ± 0,39	2,1 ± 0,17	2,1 ± 0,17	sm	

Было проведено более детальное сравнение наших результатов с данными других исследователей. Данные относительной длины группы мелких хромосом *R. ridibunda* практически совпадают с данными для зеленых лягушек из Венгрии (Mészáros, Bartos, 1978), а в группе крупных — с данными для лягушек из Германии. По типам хромосом лягушки из Украины, как и следовало ожидать, наиболее отличаются от формы из Китая (2-й, 4-й, 8-й, 9-й, 11-й парами). Кариотип лягушек из Украины отличается от такового из Западной Европы (Германия, Венгрия) лишь по морфологии 4-й и 11-й пар хромосом (табл. 3). Необходимо отметить, что у *R. ridibunda* с территории Германии 2-я, 8-я и 9-я пары — гетероморфны. Наши данные значения плечевого индекса более сходны с таковыми для зеленых лягушек с территории Китая и Германии.

Значение относительной длины хромосом *R. lessonae* из Украины (так же, как и у *R. ridibunda*) в большинстве случаев совпадает с таковой *R. lessonae* из Венгрии. Значения плечевого индекса для 1-й, 5–7-й пар хромосом оказались неизменными во всех популяциях. Плечевой индекс 8–9-й пар хромосом, изученных нами, не отличался от такового из Венгрии, а измеренный для 12-й пары — совпадал с соответствующим показателем для лягушек с территории Германии (табл. 4).

Результаты измерений относительной длины хромосом *R. esculenta* из разных участков ареала позволили выявить следующее: относительные размеры первых четырех пар у лягушек, изученных нами, меньше, а 5–13-й — больше в сравнении с соответствующими хромосомами лягушек с территории Германии и Венгрии. Если у двух вышеописанных видов значения этого показателя в большинстве случаев совпадают с таковыми лягушек из Венгрии, то для *R. esculenta* с территории Украины значения относительной длины более сходны с таковыми для лягушек с территории Югославии (табл. 4). Наибольшее значение плечевого индекса *R. esculenta* из Украины характерно для 10-й пары хромосом, а из Германии и Венгрии — для 8-й. 12-я пара хромосом гетероморфна у *R. esculenta* с территории Германии и Украины (наши данные), у лягушек из Венгрии эта пара — субметацентрична. У лягушек из Югославии гетероморфной оказалась 1-я пара хромосом. В отличие от родительских видов типы хромосом изученной нами *R. esculenta* с территории Украины всегда совпадают с типами хромосом таковой из Германии или Венгрии, за исключением субтелоцентрической 10-й пары. Отметим, что для всех трех генетических форм зеленых лягушек из Германии не характерны субтелоцентрические хромосомы, в то время как у лягушек из Венгрии и Украины субтелоцентричны 8-я и 9-я пары, за исключением 9-й пары *R. esculenta* из Украины, которая представлена субметацентриком.

Выводы

Из всего вышеприведенного сравнительного анализа можно сделать следующие выводы. Все 3 генетические формы (родительские виды и гибридная форма) зеленых лягушек с территории Германии отличаются специфичным строением 12-й пары хромосом: у *R. ridibunda* она субметацентрична, у *R. lessonae* — метацентрична и у *R. esculenta* — гетероморфна (метацентрик-субметацентрик), что рассматривается как доказательство гибридного происхождения *R. esculenta* (Günther, 1970; Koref-Santibañez, 1979). Виды *R. ridibunda* и *R. lessonae* с территории Украины отличаются 12-й и 13-й парами хромосом: у *R. ridibunda* эти пары субметацентричны у *R. lessonae* — метацентричны. У *R. esculenta*, кроме вышеуказанного гетероморфного типа 12-й пары хромосом, который описан в литературе, на некоторых метафазных пластинках встречается также тип субметацентрик-субтелоцентрик. Ряд исследователей указывают на гетероморфный характер 11-й (Sulova, 1997) и 1-й (Spasic-Boskovic, 1999) пар хромосом у *R. esculenta*. Поэтому можно предположить, что зеленые лягушки из

разных участков ареала имеют свои региональные особенности кариотипа и, следовательно, такие различия по типам и морфологии их хромосомных показателей могут быть подвержены географической изменчивости.

Таким образом, результаты проведенного нами исследования показали, что кариотипы зеленых лягушек с территории Украины характеризуются типичными для этих видов диплоидными наборами, которые включают 26 хромосом ($2n = 26$). Для *R. ridibunda* характерна хромосомная формула: $4m + 7sm + 2st$; для *R. lessonae*: $6m + 5sm + 2st$; для *R. esculenta*: $5m + 6sm + 2st$. Особенностью кариотипов всех 3 видов является присутствие на длинном плече 9-й пары вторичной перетяжки. Нами установлена еще одна отличительная особенность — это наличие вторичной перетяжки на коротком плече 3-й пары хромосом *R. esculenta*. Виды *R. ridibunda* и *R. lessonae* различаются 12-й и 13-й парами хромосом: у *R. ridibunda* они субметацентричны, у *R. lessonae* — метацентричны. 12-я пара хромосом *R. esculenta* — гетероморфна ($m-sm$, реже $sm-st$).

Полученные данные свидетельствуют о том, что хромосомные наборы зеленых лягушек видового комплекса *Rana esculenta* полиморфны в популяциях Европы. В этой связи представляется перспективным дальнейший сравнительный анализ хромосомных наборов лягушек из различных европейских регионов.

Считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность Е. М. Писанцу, О. И. Василенко и С. И. Шевченко за помощь, оказанную при выполнении настоящей работы.

- Александровская Т. О.* К систематике зеленых лягушек Московской области // Зоол. журн. — 1976. — 55, вып. 9. — С. 1362–1367.
- Даревский И. С.* Видообразование путем гибридизации у животных // Методы исследований в экологии и этологии. — Пушино, М. — 1986. — С. 34–75.
- Иванов В. Г., Мадянов Н. Н.* Сравнительная кариология лягушек рода *Rana* // Цитология. — 1973. — 15, № 7. — С. 920–927.
- Макгрегор Г., Варли Дж.* Методы работы с хромосомами животных. — М.: Мир, 1986. — 272 с.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю.* Популяционно-генетический анализ структуры гибридных популяций *Rana esculenta* L. complex (Amphibia, Ranidae) // Цитология и генетика. — 1993. — 27, № 2. — С. 63–155.
- Морозов-Леонов С. Ю.* Генетичні процеси в гібридних популяціях зелених жаб *Rana esculenta* L. complex України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Київ, 1998. — 16 с.
- Писанец Е. М., Андриевская Н. Н.* Предварительный анализ изменчивости внешнеморфологических признаков озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia: Ranidae). — Одесса: Астропринт, 1998. — С. 60–64. — (Науч. тр. Зоол. музея Одесск. гос. ун-та; Т 3.)
- Таращук С. В.* Схема морфометрической обработки представителей настоящих лягушек (Ranidae) // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. VII Всесоюз. герпетол. конф. — 1989. — С. 73–74.
- Цауне И. А.* Кариосистематическое исследование зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* устья р. Лиелупе // Закономерности развития органического мира и научные основы его использования: Материалы V Науч. конф. мол. уч. АН БССР. — Минск: Наука и техника, 1978. — С. 158–159.
- Berger L., Günther R.* Inheritance patterns of water frog males from the environments of nature reserve steckby Germany // Zool. Pol. — 1991–1992. — 37. — P. 87–100.
- Gang Wei, Ning Xu, Dejun Li, Min Wu.* Karyotypes of Two *Rana* from Xinjiang, China // Asiatic Herpetological Research. — 1992. — 4. — P. 141–145.
- Günter R.* Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia) // Biol. Zbb. — 1970. — 89, H. 3. — S. 327–342.
- Heppich S.* Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta* // Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. — 1978. — 16. — S. 27–39.
- Koref-Santibañez S.* The karyotypes of *Rana lessonae* Camerano, *Rana ridibunda* Pallas and of the hybrid form *Rana esculenta* Linne (Anura) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1979. — 55, N 1. — P. 115–124.
- Mészáros B., Bartos L.* A *Rana esculenta*-formakör három magyarországi alakjának kariológiai feldolgozása // Acta biol. Debres. — 1978. — 15. — P. 239–256.
- Spasic-Boskovic O., Krizmanic I., Vujosevic M.* Population composition and genetic variation of water frogs (Anura: Ranidae) from Yugoslavia // Caryologia. — 1999. — 52, N 1–2. — P. 9–20.
- Sulova K.* Cytogenetic Survey of Water Frogs, *Rana lessonae*, *R. ridibunda* and Thier Hybridogenetik Hybrid *R. esculenta*, from the Czech Republic // Herpetology, Abstracts of the Third World Congress of Herpetology, 2–10 August 1997. III World Congr. Herpetol., Prague. — 1997. — P. 202–203.