

УДК 575.222.7:597.94(477.87)

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГИБРИДНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ И МОРФОМЕТРИЯ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК КОМПЛЕКСА *RANA ESCULENTA* L., 1758 ЗАПАДНОУКРАИНСКОГО РЕГИОНА

Межжерин С. В.¹, Морозов-Леонов С. Ю.¹, Некрасова О. Д.¹, Ростовская О. В.¹, Соболенко Л. Ю.².

Генетическая структура гибридных поселений и морфометрия зеленых лягушек комплекса Rana esculenta L., 1758 западноукраинского региона. — Межжерин С. В.¹, Морозов-Леонов С. Ю.¹, Некрасова О. Д.¹, Ростовская О. В.¹, Соболенко Л. Ю.². — В результате анализа генетической структуры гибридных популяций зеленых лягушек Rana esculenta complex западных регионов Украины (Закарпатье, Прикарпатье, Волины, Подолье), выполненного путем анализа аллозимов и методами планиметрии, установлено наличие трех основных форм (R. ridibunda, R. esculenta (= lessonae), R. esculenta — ridibunda), причем среди гибридов единично встречаются триплоиды и особи рекомбинанты. Наблюдается четкая меридиональная тенденция к изменению соотношения полов у гибридов от почти исключительно представительства самок в Закарпатье до явного доминирования самцов на Подолье. Подчеркивается, что выделение популяций зеленых лягушек западноукраинского региона не является формальным географическим решением, поскольку базируется на особенностях изменчивости аллозимных локусов, в частности Ldh-B у R. esculenta.

Адресс: 1. Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. Киев 01601, ул. Б. Хмельницкого, 24. e-mail: mezh@izap.kiev.ua; 2. Уманский государственный педагогический университет им. Павла Тычины Украина, 20300, Черкасская область, г. Умань, ул. Садовая, 2. e-mail: sobolenko@ukr.net

Введение

Исследования совместных поселений зеленых лягушек, образованных двумя гибридизирующими видами лягушек: прудовой *Rana esculenta* (=lessonae) и озерной *R. ridibunda*, предпринимающиеся на протяжении трех десятилетий, показали разнокачественность структуры гибридных популяций, которая проявляется в неоднозначности гаметогенеза [1-5] и половой структуры [2, 6] гибридов *R. esculenta* — *ridibunda*. Как выяснилось, в одних поселениях гибриды — это исключительно самки, в других — самцы, в третьих могут иметь равное соотношение полов.

Обычно гибриды путем мейоза производят гаплоидные гаметы. При этом на стадиях, предшествующих мейозу, происходит элиминация генома одного из родительских видов, чаще всего *R. esculenta*. Этот тип размножения называют полуклональным, поскольку потомкам передается нерекombинированный хромосомный набор одного из родительских видов. Гораздо реже гибриды производят амейотические диплоидные гаметы. В последнем случае при оплодотворении, например, диплоидной яйцеклетки гибрида гаплоидным сперматозоидом особи одного из родительских видов образуются триплоидные потомки, у которых снова идет гибридогенез, то есть наблюдается премейотическая элиминация одного из хромосомных наборов [7].

Следует сказать, что особенности гаметогенеза у гибридов достаточно четко зависят от региона

исследований. Если взять территорию Украины, то в популяциях Нижнего Дуная у гибридов элиминируется геном *R. ridibunda*, в Центральном Приднепровье — *R. esculenta*, а в водоемах бассейна Северского Донца, как того, так и другого вида, или, вообще, идет амейоз [5]. Неслучайно полиплоидные гибриды массово встречаются на двух полюсах зоны гибридизации озерной и прудовой лягушек: северо-западном (Польша, Германия, Дания) [4, 8] и юго-восточном — в бассейне Дона (Украина, Россия) [5, 9].

Можно предположить, что причина пространственной неоднородности гибридов заключается в неоднозначности гаметогенеза, вызванного разнородностью родительских видов, каждый из которых, как выяснилось [10], представлен в Европе рядом алловидов. Конкретно, исследование генетической структуры поселений прудовой лягушки в пределах Украины, показало значительную дифференциацию западных и восточных популяций, сопровождающуюся качественными изменениями генных пулов [11]. При этом четко выделяется западная группа популяций прудовых лягушек, обитающих в водоемах бассейнов Дуная, Днестра, Западного Буга. Есть все основания считать, что поселения зеленых лягушек этого региона будут характеризоваться гибридами со своими нюансами морфологии, гаметогенеза и половой структуры. Именно с целью выяснения этих особенностей и проведено данное исследование.

Материал и методы

Основой исследования послужили серии зеленых лягушек из следующих регионов: Закарпатье (с. Гать, с. Батеве, с. Боржава, с. В. Быйгань, с. Дедово, с. Дяково, с. Залужье, с. Королево, с. Минай, ур. Переш, г. Ужгород, с. Дачное, с. Каменское г. Хуст, с. Шаланки); Волынь (с. Кричевичи, с. Брюнетовка, с. Свитязь, с. Тур); Прикарпатье (с. Долгое, г. Моршин, с. Фалиш, г. Коломия); Подолье (с. Борщовка, с. Буряковка, г. Бучач, г. Гусятин, с. Залесцы с. Колындяны, с. Констанция, с. Копыченцы, с. Коропец, с. Монастырська, с. Пробижна, с. Скоморохи, с. Слободка-Мушкативская, с. Трибухивцы, с. Чабаривка) Идентификация родительских видов и гибридов проведена путем анализа аллозимной изменчивости ряда диагностических локусов (*Aat-1*, *Aat-2*, *Alb*, *Es-1*, *Ldh-B*) методом электрофореза в 7,5% полиакриламидном геле и в трис-ЭДТА-боратной рН 8,5 системе буферов [12].

Определение плоидности лягушек, добытых в Тернопольской, Винницкой, Волынской областей осуществлено определением размеров эритроцитов. При планиметрическом анализе у каждой особи промеряли большой и малый диаметры 30 эритроцитов. Площадь клетки рассчитывали по формуле $A = w \cdot l \cdot \pi / 4 [\mu\text{m}^2]$, где A – площадь эллипса, l – больший диаметр эритроцита, w – меньший диаметр эритроцита и μm^2 – стандартное обозначение мкм. Плоидность гибридных особей Закарпатья определялась на уровне хромосомных наборов [6]. Соотношение геномов родительских видов у полиплоидных особей определяли по характеру дозы гена в гибридных аллозимных спектрах диагностических локусов.

Анализ морфометрических особенностей осуществлен на 231 половозрелом экземпляре родительских видов и гибридов. С этой целью использовались четыре промера задних конечностей, считающиеся надежными признаками в диагностике представителей этого видового комплекса (Терентьев, 1950): длина голени (*T.*), предплюсны (*C.s.*), первого пальца (*D.p.*) и внутреннего пяточного бугра (*C.i.*), которые в дальнейших математических операциях были преобразованы в индексы: *D.p./C.i.*, *T./C.i.*, *L./T.*, *L./C.in* [13]. Кроме того использован мультипликативный индекс $I_x =$, предложенный С. В. Тарашуком (1985). Для расчетов использован программный пакет Statistica for Windows v. 6.0 (StatSoft, Inc., 1984-2001, USA).

Результаты и их обсуждение

Геногеография. В качестве ключевого признака, с помощью которого оценивалась географическая гетерогенность двух родительских видов выбран локус *Ldh-B*, полиморфный как у озерной, так и прудовой лягушек. При этом популяции последней четко делятся на две группы — западную и

центрально-восточную (рис. 1). В западной группе популяций отмечается полиморфизм локуса, проявляющийся на достаточно высоком уровне гетерозиготности со средней частотой альтернативного аллеля *Ldh-B*⁸⁸ порядка 0,31. У особей прудовых лягушек, а также гибридов *R. esculenta* — *ridibunda* из популяций Центральной и Восточной Украины отмечается только аллель *Ldh-B*⁶⁶. Симптоматично, что аллель *Ldh-B*⁸⁸, свойственный западноукраинским *R. esculenta*, обычен для популяций этого вида, исследованных с территории, Швейцарии, Германии, Польши [10, 14], тогда как в восточных (России) и северных (Швеции) [15] пределах ареала этого вида, также как и в Центральной и Восточной Украине, присутствует только аллель *Ldh-B*⁶⁴.

Особый интерес вызывает необычайно резкий переход в частотах аллелей, проходящий между западно- и центральноукраинскими популяциями *R. esculenta* (рис. 1), который совпадает с климатическими границами, в частности рядом изогий летней влажности в засушливые годы и изотерм нижних максимумов зимних температур [16]. Везде в равнинной части Закарпатской области, Волыни, Прикарпатья, Западном Подолье отмечается полиморфизм локуса *Ldh-B*, причем на уровне ничуть не ниже, чем в популяциях западноевропейских стран, где его частота варьировала от 0,1 до 0,5. Однако уже на верхнем течении Южного Буга в популяциях Винницкой области его встречаемость падает до 0,03, а восточнее в бассейне Днестра и Северского Донца он не отмечался вообще (рис. 1). Столь узкая переходная зона, сохраняющаяся на участке сплошного распространения прудовой лягушки, очевидно оставалась стабильной на протяжении тысячелетий, что свидетельствует о резком ограничении распространения особей носителей аллелей *Ldh-B*⁸⁸ в восточном направлении и подтверждает определенную историческую обособленность популяций *R. esculenta* Западной Украины, что вполне могло отразиться и на особенностях структуры и гаметогенеза гибридов.

Геногеографический анализ популяций *R. ridibunda* в пределах Украины, проведенный по локусу *Ldh-B*, который представлен у этого вида тремя аллелями, не выявил такой четкой дифференциации, как у *R. esculenta*. Имеются только тенденции к преобладанию тех или иных аллелей в тех или иных регионах Украины (рис. 2). Очевидно, это связано как с тем, что ареал озерной лягушки гораздо шире, чем прудовой, а значит эволюционные события у нее разыгрываются на более значительных пространствах, так и с тем, что озерная лягушка — многочисленный околотовидный вид со значительным миграционным потенциалом. Отсутствие четких климатических преград, которые не так важны для видов амфибий, ведущих водный образ жизни, к которым и относится *R. ridibunda*, а также ее

высокая численность способствуют иммиграциям особей и широкому обмену генетическим материалом между популяциями в пределах европейского ареала *R. ridibunda*, что в конечном счете стирает границы в частотах аллелей между ее географическими популяциями.

Уровни плоидности. Цитометрический анализ показал, что диапазон среднеиндивидуальных значений площади эритроцитов, полученный при измерении 30 клеток 154 особей, находится в пределах 280-408 мкм при среднем значении $349 \pm 2,44$ мкм. Площадь эритроцитов единственного гибрида, пойманного в районе озера Свитязь, резко выпадала из общего распределения и составила 576 мкм, что свидетельствует об увеличении размера эритроцита более чем на 1/3 по сравнению с размерами диплоидных клеток и дает основание [4] отнести его к триплоидам. По анализу аллозимных спектров, в частности доминированию продуктов аллеля *Aat-1*¹⁰⁰, свойственного озерной лягушке, можно заключить, что этот гибрид имеет генотип *R. esculenta* — *2 ridibunda*.

С учетом полученных ранее кариологических данных по гибридам Закарпатья [6], а также имеющихся сведений в литературе [3] можно заключить, что в западных регионах Украины полиплоиды практически не встречаются и это при том, что в Польше [17] и Словакии [18] триплоиды достаточно обычны.

Генетическая структура гибридных лягушек. В результате проведенного генного маркирования в водоемах Западной Украины идентифицированы родительские виды: озерная *R. ridibunda* (35% от общего числа исследованных лягушек) и прудовая *R. esculenta* (8%) лягушки, а также гибриды *R. esculenta* — *ridibunda*, которых было больше всего — 57%, (табл. 1).

В отличие от бассейна Среднего Приднепровья в популяциях западноукраинского региона практически не встречались гибридные особи с рекомбинантными генотипам, образующиеся в результате беккроссирования гибридов с родительскими видами. Так, беккроссы-рекомбинанты *R. esculenta* — *ridibunda* × *R. esculenta*, для которых характерна электроморфа *Ldh-B*^{66/66}, на Западной Украине были представлены единственной особью, обнаруженной в водоемах окрестностей г. Шацка. Тогда как на Среднем Днепре гибриды беккроссы *R. esculenta* — *ridibunda* × *R. esculenta* в среднем составляют около 20% [39].

В исследуемом регионе также не обнаружены озерные лягушки с интрогрессиями аллелей локуса *Ldh-B*, свойственные прудовой лягушке, которые в популяциях Среднего Приднепровья обычно составляют 15-25% от общего числа *R. ridibunda* [19].

Половая структура. В популяциях исследованного региона половая принадлежность гибридов су-

щественно менялась (табл. 1). Так, у гибридов в равнинном Закарпатье, как уже отмечалось ранее [3], явно доминируют самки, а самцы составили около 5%. В Прикарпатье самцов также было существенно меньше, чем самок — около 25%. На Волыни соотношение полов было равным ($\delta = 51\%$), а на Подолье среди гибридов доминировали самцы — 85%. С учетом того, что на Днепре и Северском Донце в популяциях в основном присутствуют самцы, более того, зачастую встречаются популяции, в которых среди гибридов нет самок вообще, то становится очевидной некая меридиональная клина — от полного преобладания самок к явному доминированию самцов.

Аллельные пулы родительских видов и гибридов. Ранее уже отмечалось [19], что в выборках гибридов и родительских видов, собранных из одного водоема, наблюдаются различия в частотах аллелей полиморфных локусов. И в данном случае отличия в частотах аллелей обнаружены у озерной лягушки по локусу *Ldh-B* — в Закарпатье и Прикарпатье (табл. 2), по локусу *Es-1* — в Подолье (табл. 3), по *Alb* — в Закарпатье (табл. 4), а у прудовой: по *Ldh-B* на Подолье (табл. 2) и по *Es-1* — в Прикарпатье и в Подолье (табл. 3). Факт наличия таких различий указывает, что гибриды достаточно автономны от родительских видов, а то обстоятельство, что эти различия в частотах генов отмечаются как у одного, так и другого вида, указывает на то, что причиной этих несоответствий является эффект основателя, то есть единичность случаев гибридизации, а не клоновое наследование генома озерной лягушки.

Морфометрический анализ. Сопоставление пределов изменчивости использованных диагностических индексов показывает, что ни по одному из них нельзя четко провести диагностику всех трех форм (табл. 6). Причина — трансгрессия значений этих признаков у гибридов с родительскими видами. Дискриминантный анализ подтверждает это положение. Так, дискриминация трех форм зеленых лягушек по индексу *D.p./C.in.* составляет 85,9% всех исследованных особей, по *T./C.in.* — 85,5% и мультипликативному индексу *Ix* — 83,6% (табл. 7), то есть оказываются приблизительно на одном уровне. Региональный анализ, проведенный по трем диагностическим индексам, показывает, что в случае дискриминации трех форм одновременно, доля правильно идентифицированных особей по каждой из групп популяций оказывается ненамного выше: Прикарпатье 87,9% и Подолье — 94,0% (табл. 8). В популяциях, где обнаружены две формы (*R. ridibunda* и *R. esculenta* — *ridibunda*) уровень дискриминации оказался, естественно, выше, а в Закарпатье достиг 100%. При этом отсутствуют заметные предпочтения в дискриминации, какой-либо из форм (табл. 7-8), хотя обычно самый низкий уровень дискриминации наблюдается у гибридов [13]. Средний уровень дискриминации трех форм равный в данном исследовании

91% в общем отвечает уровню, полученному для этих трех форм в Среднем Приднпровье [13], хотя из-за того, что в популяциях лягушек Днепра высока частота генных интрогрессий и встречаются

гибриды беккроссы, непосредственное сравнение западноукраинских и среднеднепровских популяций выглядит не совсем корректным.

Таблица 1. Соотношение особей родительских видов и гибридов комплекса зеленых лягушек и их половая принадлежность.

Регионы	R	R-E			R-E × E	E
		♀	♂	yuv.	♂	
Закарпатье	44	35	2	242	0	5
Волинь	71	21	22	11	0	1
Прикарпатье	61	12	4	0	0	40
Подолье	56	2	11	15	0	6

R — озерные лягушки *R. ridibunda*, R-E — гибриды аллоидиплоиды — *R. esculenta* – *R. ridibunda*, R-E × E — гибриды беккроссы *R. esculenta* – *R. ridibunda* × *R. esculenta*, E — прудовые лягушки *R. esculenta*.

Таблица 2. Генные пулы и аллельные частоты локуса *Ldh-B* в популяциях озерных лягушек *R. ridibunda* западноукраинского региона.

Регион	Аллель	<i>R. ridibunda</i>				<i>R. esculenta</i> (= <i>lessonae</i>)			
		2R		R		2E		E	
		M	m	M	m	M	m	M	m
Закарпатье	64					0,50	0,16	0,73	0,03
	77	0,58	0,05	0,89	0,02				
	81	0,14	0,04	0,03	0,01				
	88					0,50	0,16	0,27	0,03
Волинь	100	0,28	0,05	0,09	0,02				
	64							0,65	0,06
	77	0,03	0,01						
	81	0,04	0,02						
Прикарпатье	88					1,00		0,35	0,06
	100	0,94	0,02	1,00					
	64					0,70	0,05	0,63	0,12
	77								
Подолье	81	0,49	0,05	0,13	0,08				
	88					0,30	0,05	0,37	0,12
	100	0,51	0,05	0,87	0,08				
	64					0,58	0,14	0,15	0,07
Волинь	77	0,08	0,03						
	81	0,31	0,04	0,44	0,10				
	88					0,42	0,14	0,85	0,07
	100	0,61	0,05	0,56	0,10				

Таблица 3. Генные пулы и аллельные частоты локуса *Es-1* в выборках озерных лягушек *R. ridibunda* западноукраинского региона.

Регион	Аллель	<i>R. ridibunda</i>				<i>R. esculenta</i> (= <i>lessonae</i>)			
		2R		R		2E		E	
		M	m	M	m	M	m	M	m
Закарпатье	87					0,90	0,09	1,00	
	91	0,06	0,03	0,27	0,04	0,10	0,09		
	96	0,29	0,05	0,18	0,03				
	100	0,64	0,06	0,54	0,04				
Волинь	87					—	—	0,43	0,08
	91					—	—	0,57	0,08
	100	1,00		1,00					
Прикарпатье	85							0,22	0,14
	87					0,20	0,13	0,56	0,17
	91	—	—	0,56	0,17	0,80	0,13	0,22	0,14
	100	—	—	0,44	0,17				
Подолье	85							0,04	0,04
	87					0,42	0,14	0,85	0,07
	91	0,04	0,02	0,04	0,04	0,58	0,14	0,11	0,06
	96	0,30	0,04	0,11	0,06				

Таблица 4. Генные пулы и аллельные частоты локуса *Aat-1*, *Aat-2* в выборках озерных лягушек *R. ridibunda* западно-украинского региона.

Регион	Алель	<i>Aat-1</i>				Алель	<i>Aat-2</i>			
		<i>R. ridibunda</i>		<i>R. esculenta</i> (= <i>lessonae</i>)			<i>R. ridibunda</i>		<i>R. esculenta</i> (= <i>lessonae</i>)	
		R	2R	E	2E		R	2R	R	2R
Закарпатье	45			1,00	1,00	45	1,00	1,00		
	100	1,00	1,00			100			1,00	1,00
Волинь	45			1,00	1,00	45	1,00	1,00		
	100	1,00	1,00			100			1,00	1,00
Прикарпатье	45	0,06		1,00	1,00	45	1,00	1,00		
	100	0,94	1,00			100			1,00	1,00
Подолье	45			1,00	1,00	45	1,00	1,00		
	100	1,00	1,00			100			1,00	1,00

Таблица 5. Генные пулы и аллельные частоты локуса *Alb* в выборках озерных лягушек *R. ridibunda* западно-украинского региона.

Регион	Алель	<i>R. ridibunda</i>				<i>R. esculenta</i>	
		2R		R		2E	E
		M	m	M	m	M	M
Закарпатье	92	0,54	0,10	0,25	0,05		
	96	0,46	0,10	0,75	0,05		
	100					1,00	1,00
Волинь	92	0,40	0,04	0,13	0,05		
	96	0,60	0,04	0,87	0,05		
	100					1,00	1,00
Прикарпатье	92	0,28	0,05				
	96	0,72	0,05	1,00	0,00		
	100					1,00	1,00
Подолье	92	0,38	0,05	0,62	0,10		
	96	0,62	0,05	0,38	0,10		
	100					1,00	1,00

Таблица 6 Основные диагностические индексы и пределы их изменчивости у лягушек разных регионов

Формы*	Регионы**	N	Индексы								
			Ix			D.p./C.in.			T./C.in.		
			Среднее	Min	Max	Среднее	Min	Max	Среднее	Min	Max
R	Зр	21	53,5±3,9	33,9	115,7	2,8±0,08	2,4	4,1	10,4±0,4	8,0	15,4
	Вл	14	43,4±2,3	29,1	65,4	2,6±0,08	2,1	3,2	9,7±0,2	8,1	11,8
	Пр	8	37,9±2,2	25,9	46,2	2,5±0,07	2,1	2,7	8,8±0,3	7,4	10,0
	Пд	56	58,9±2,2	30,6	114,2	2,9±0,06	2,1	4,0	10,5±0,2	7,8	14,2
R-E	Зр	28	23,8±0,6	18,1	29,8	2,0±0,03	1,7	2,3	7,2±0,1	6,4	8,5
	Вл	41	22,5±0,6	15,6	33,0	2,0±0,04	1,6	2,5	7,1±0,1	5,9	8,4
	Пр	10	26,1±1,3	20,8	31,9	2,0±0,06	1,8	2,3	7,7±0,2	6,8	8,4
	Пд	22	27,2±0,8	21,2	33,0	2,1±0,04	1,7	2,4	7,4±0,1	6,4	8,9
R-E 3n	Вл	1	25,1	-	-	2,0	-	-	7,6	-	-
E	Пр	16	15,6±0,5	12,0	20,2	1,5±0,03	1,3	1,9	6,1±0,1	5,5	6,7
	Пд	6	18,9±2,1	11,9	24,9	1,7±0,13	1,4	2,2	6,5±0,4	5,3	8,3

Примечания: * - обозначения форм и ** - регионов см. в табл. 1.; N – количество; 3n – триплоидный гибрид, все остальные формы диплоидные (2n).

Таблица 7. Надежность дискриминации по трем индексам (D.p./C.in., Ix, T./C.in.) трех форм зеленых лягушек в разных регионах

Индекс	Формы, %			
	R	R-E	E	В общем
D.p./C.in.	87,8	84,0	84,0	85,9
Ix	84,7	81,0	90,9	83,6
T./C.in.	88,8	81,0	90,9	85,5

Таблица 8. Надежность дискриминации по трем индексам (D.p./C.in., Ix, T./C.in.) трех форм зеленых лягушек в разных регионах

Регионы	Формы, %			
	R	R-E	E	В общем
Закарпатье	100	100	—	100
Волынь	92,9	100	—	98,2
Прикарпатье	87,5	88,9	87,5	87,9
Подолье	94,6	95,5	83,3	94,0

Таблица 9. Надежность дискриминации разных форм лягушек по регионам

Регионы	Формы, %			
	R	R-E	E	В общем
Закарпатье	100	100	-	100
Волынь	92,9	100	-	98,2
Предкарпатье	87,5	88,9	87,5	87,9
Подолье	94,6	95,5	83,3	94,0
D.p./C.in.	87,8	84,0	84,0	85,9
Ix	84,7	81,0	90,9	83,6
T./C.in.	88,8	81,0	90,9	85,5
All	95,9	86,0	81,8	90,0

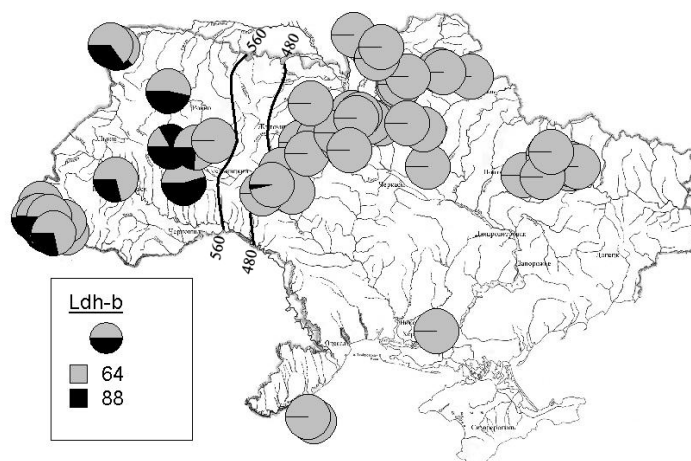


Рис. 1. Географическая изменчивость частот аллелей локуса *Ldh-B* у прудовых лягушек

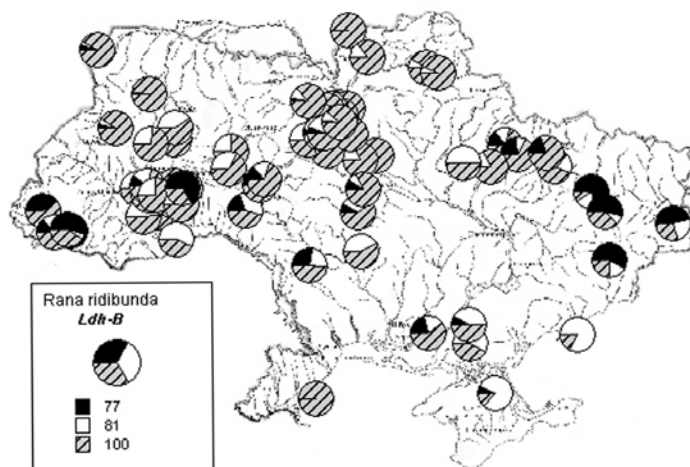


Рис. 2. Географическая изменчивость частот аллелей локуса *Ldh-B* у озёрных лягушек

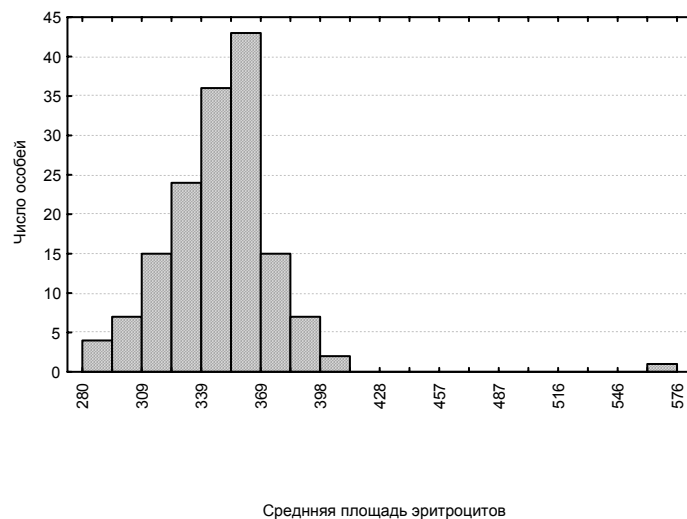


Рис. 3. Изменчивость средней площади эритроцитов у исследованных лягушек комплекса *R. esculenta*

Таким образом, использование даже самых надежных промеров не дает 100% диагностики всех трех форм зеленых лягушек. Очевидно, более надежной выглядит диагностика по комплексу экстерьерных признаков, включающих анализ окраски задних конечностей и форму пяточного бугра. в этом случае эмпирический опыт показывает, что можно достичь надежной идентификации всех особей без исключения.

Выводы

1. Гибридные популяции зеленых лягушек западноукраинского региона имеют определенную генетическую специфичность, связанную с особенностями аллозимного состава локуса *Ldh-B* в популяциях прудовой лягушки.
2. В популяциях Западной Украины выявлены три генетические формы зеленых лягушек *R. esculenta*, *R. ridibunda* и их гибриды, в подавляющем большинстве случаев имеющих аллодиплоидную структуру.

Аллотрипиды представлены единственной особью, пойманной на Волыни и имеющей генетическую структуру *R. esculenta* — *2 ridibunda*.

3. Обычные для Приднепровья озерные лягушки с интрогрессиями ядерного материала от *R. esculenta* в регионе не выявлены, а гибриды бек-кроссы *R. esculenta* — *ridibunda* × *R. esculenta* были представлены единично.

4. Имеет место четкая тенденция к изменению соотношения полов у гибридов от почти исключительного представительства самок в Закарпатье до явного доминирования самцов на Подолье с промежуточными значениями в Прикарпатье и на Волыни.

5. Уровни диагностики по морфометрическим признакам не достигают уровня 100% диагностики всех трех форм, что в общем отвечает уровню формальной математической дискриминации этих трех форм в других регионах.

1. Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M. Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal // *Hereditas*. 1991. V. 114. P. 245-251.
2. Berger L., Uzzell T., Hotz H. Sex determination and sex ratios in western Palearctic water frogs: XX and XY female hybrids in the Pannonian Basin? // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1988. V. 140. №1. P. 220-239.
3. Морозов-Леонов С.Ю. Генетические процессы в гибридных популяциях зеленых лягушек *Rana esculenta* complex Украины. Автореф. дис. канд. биол. наук. Киев, 1998. 24 с.
4. Schmeller D., Crivelli A., and Veith M. Is triploidy indisputably determinable in hybridogenetic hybrids by planimetric analyses of erythrocytes? // *Mitteilungen Museum für Naturkunde Berlin, Zoologische Reihe (Bull. Zool. Mus. Berlin)*. 2001. №77. P. 71 - 77.
5. Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine // *Russian Journal of Herpetology*. 2004. V. 11. №. 3. P. 194-213.
6. Морозов-Леонов С.Ю., Межжерин С.В., Куртяк Ф.Ф. Генетическая структура однополых популяций зеленых лягушек *Rana esculenta* complex в равнинном Закарпатье // *Цитол. и генет.* — 2003. — 37, N 1. — С. 43-47.
7. Günther R., Uzzell T., Berger L. Inheritance patterns in triploid *Rana "esculenta"* // *Mitt. Zool. Mus. Berlin*. — 1979. — 55, N 1. — S. 35-57.
8. Christiansen D. G., Fog K., Pedersen B. V., Boomsma J. J. Reproduction and hybrid load in all-hybrid populations of *Rana esculenta* water frogs in Denmark // *Evolution*. — 2005. — 59. № 6. — P. 1348-1361.
9. Borkin L.J., Lada G.A., Litvinchuk S.N., et al. The first record of mass triploidy in hybridogenetic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov oblast) // *Rus. J. Herpetol.* — 2006. — 13, № 1. — P. 77-82.
10. Beerli P. Genetic isolation and calibration of an average protein clock in western Palearctic water frogs of the Aegean region. Ph.D. dissertation Universität Zürich. 1994.
11. С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов, О. В. Ростовская, Л. Ю. Соболенко. Реконструкция реколонизации ареала вида на основе анализа географической изменчивости аллозимов *Ldh-B* прудовой лягушки *Rana esculenta* (=lessonae) // Доклады НАН Украины (в печ.).
12. Межжерин С.В., Песков В.Н. Биохимическая изменчивость и генетическая дифференциация популяций озерной лягушки

- Rana ridibunda* Pall. // Цитол. и генет. — 1992. — **26**, № 1. — С. 43-48.
13. Nekrasova, O., Mezhzherin, S., Morozov-Leonov, S. (2003) Diagnostic traits in the morphology of green frogs (*Rana esculenta* complex) in the Middle Dnieper Basin. u: Ananjeva N., O.Tsinenko (ur.) Herpetologia Petropolitana, Saint-Petersburg, str. 77-79.
 14. Hotz H., Semlitsch R. D. Differential performance among *LDH-B* genotypes in *Rana lessonae* tadpoles // Evolution. — 2000. — **54**, N 5. — P. 1750-1759.
 15. Sjogren P. Genetic variation in relation to demography of peripheral pool frog populations (*Rana lessonae*) // Evol. Ecol. — 1991. — **5**. — P. 248-271.
 16. Природа Украинской ССР. Климат/ Бабиченко В.Н., Барабаш М.Б., Логвинов К.Т. и др. — Киев: Наук. думка, 1984. — 232с.
 17. Berger L. Some peculiar phenomena in European water frogs // Zool. Pol. 1994. — **35**. Fasc. 3-4. — P. 267-280.
 18. Mikulčiek P., Kotlik P. Two water frog populations from western Slovakia consisting of diploid females and diploid and triploid males of the hybridogenetic hybrid *Rana esculenta* (Anura, Ranidae) // Mitt. Mus. Natkd Berl. Zool. Reihe. — 2001. — № 77. — P. 59-64.
 19. Mezhzherin, S., Morozov-Leonov, S., Nekrasova, O. Natural transfer of nuclear genes in hybrid populations of green frogs *Rana esculenta* L., 1758 complex: space—time analysis of the phenomenon // Russian Journal of Genetics. 2004. Volume 40, Number 12. P. 1364-1370.

Отримано: 3 вересня 2008 р.

Прийнято до друку: 17 квітня 2009 р.