

ГІБРИДНА ФОРМА *PELOPHYLAX ESCULENTUS-RIDIBUNDUS* (AMPHIBIA, RANIDAE) БАСЕЙНУ Р. ТИСА: ПОХОДЖЕННЯ ТА ЕВОЛЮЦІЙНИЙ ПОТЕНЦІАЛ

С.Ю. МОРОЗОВ-ЛЕОНОВ

Інститут зоології НАН України ім. І.І. Шмальгаузена, ул. Б. Хмельницького, 15, Київ-30, 01601, Україна

E-mail: morleone2000@yahoo.com

Проаналізовано генетичну мінливість гібридної форми Pelophylax esculentus-ridibundus басейну річки Тиса та її батьківського виду (P. ridibundus). Виявлено зниження рівня мінливості успадкованого генома гібридної форми в порівнянні з батьківським видом та більш значну дивергенцію вибірок гібридної форми, ніж вибірок озерної жаби. Продемонстровано відсутність кореляції між видовим складом гібридної популяції і рівнем генетичної мінливості гібридної форми. Обговорюються еволюційні перспективи клональних і напівклональних форм гібридного походження.

Ключові слова: Pelophylax, гібридна форма, напівклональна мінливість, напівклональне успадкування, еволюційний потенціал.

Вступ. Менделівське успадкування є найпоширенішим серед тварин і рослин. У той же час широко відомі різні варіанти іншого способу успадкування – клонального (Van Druenen, Husband, 2019; Yang, Kim, 2016). Характерною рисою клонального успадкування є відсутність рекомбінації батьківських геномів в ході гаметогенезу. При цьому успадковуватися можуть або геном цілком (клональне успадкування у вузькому сенсі), або один з геномів (напівклональне успадкування). Клональні форми відомі переважно серед рослин в силу їх здатності до вегетативного розмноження (Bittebiere, Benot, Mony, 2020; Dietz, Steinlein, 2001). Однак такі форми виявлені і серед тварин (Normark, 2003; Stenberg et al, 2003). При цьому більшість (напів) клональних форм тварин має гібридне походження (Leuenberger et al, 2014). Однією з найвідоміших модельних напівклональних форм є гібридна форма *Pelophylax esculentus-ridibundus*. На даний момент більшість робіт, присвячених цій гібридної формі, мали на меті оцінити стате-

ву структуру, генотип гамет, рівень плоідності (Christiansen, Reyer, 2011). Дослідження, присвячені порівняльному аналізу генетичної мінливості даної гібридної форми і її батьківського виду – озерної жаби *P. ridibundus* (Vogburger, 2001a, b), було проведено виключно на західноєвропейських популяціях. Популяції зелених жаб у Східній Європі, де також є гібридні особини, досі не були піддані такому аналізу.

Така можливість надається, якщо оцінити спадкову мінливість геному озерної жаби *P. ridibundus* у даного виду і у гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* на прикладі популяцій раніше вивченого водозбірного басейну річки Тиса (Morozov-Leonov 2017).

Мета роботи – встановити мінливість поліморфних діагностичних генів озерної жаби *P. ridibundus*, порівняти з раніше отриманими даними з мінливості успадкованого генома гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* і оцінити здатність цього гібриду до стійкого збереження еволюційного потенціалу батьківського виду.

Матеріал і методи. Матеріалом для цього дослідження послужили 13 вибірок гібридних зелених жаб комплексу *Pelophylax esculentus-ridibundus* з басейну річки Тиса (Україна, Закарпатська обл.). Дані про обсяги, географічне розташування та параметри мінливості 11 вибірок гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* було опубліковано раніше (Morozov-Leonov 2017). Для виконання даного дослідження було проаналізовано вибірки озерної жаби, зібрані одночасно з вибірками гібридної форми, а також дві вибірки з водойм, де гібридну форму не виявлено (з території Виноградівського району): № 12 – ок. с. Боржава, 1995 р. (48,25; 22,85); № 13 – ок. с. Дяково, 2002 р. (48,01; 23,00).

Обсяг вибірок озерної жаби наведено в табл. 1. Для більш детального аналізу були окремо підсумовані дані для вибірок з по-

пуляцій, де гібридна форма співіснує з озерною жабою (№№ 1, 3, 8, 11–13, позначені як R+) і для вибірок з популяцій, де озерну жабу не знайдено (всі інші, позначені як R–).

Ідентифікація генетичної приналежності жаб була здійснена за допомогою електрофоретичного аналізу генотипів по діагностичним генам. Нами були вивчені генотипи жаб за такими генами: Б-субодиниці лактатдегідрогенази (*Ldh-B*), цитоплазматичної аспаратамінотрансферази (*Aat-1*), естераз-1 і 5 (*Es-1*, *Es-5*) і альбуміну (*Alb*). Електрофоретичне розділення було проведено за стандартними методиками, раніше описаними в літературі (Mezhzherin, Peskov, 1992). Кожен гаплотип був ідентифікований і позначений за відповідним поєднанням алелей поліморфних діагностичних генів *Ldh-B-Alb-Es-1-Es-5*. Наприклад, гаплотип *Ldh-B⁷⁷-Alb⁹²-Es-1⁹⁶-Es-5¹⁰⁰* в даній статті позначено як 77-92-96-100.

Для вибірок батьківського виду і гібридної форми були обчислені наступні параметри.

Спостережена частка гаплотипу (Pobs). Обчислена за формулою $P_i = n_i / \sum n_i$, де n_i – число особин, що несуть i -й гаплотип.

Очікувана частка гаплотипу (Pexp). Ця величина обчислювалася виходячи з припущення про випадковий характер об'єднання алелей різних генів в полігенних гаплотипі. Вона була обчислена шляхом множення спостережуваних частот алелей відповідних генів. Наприклад, для гаплотипу *Ldh-B⁷⁷-Alb⁹²-Es-1⁹⁶-Es-5¹⁰⁰* $P_{exp} = P(Ldh-B^{77}) * P(Alb^{92}) * P(Es-1^{96}) * P(Es-5^{100})$. Були обчислені очікувані частоти гаплотипів напівклонів гібридної форми і гаплотипів гамет, які можуть бути згенеровані батьківським видом *P. ridibundus*. Гаплотипи, виявлені в вибірках гібридної форми, а також гаплотипи, очікувана частота яких перевищувала 0,05, було зафіксовано індивідуально. Всі інші гаплотипи вивчалися сумарно.

Гаплотипічна гетерозиготність (Hhapl). Обчислена за формулою, аналогічною формулі для очікуваної гетерозиготності по одному ге-

Таблиця 1. Алельна мінливість поліморфних діагностичних генів у вибірках озерної жаби *Pelophylax ridibundus* і гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* басейну Тиси

| Алель | Вибірки | | | | | | Сумарно | |
|--------------|----------|-------|---------|------|---------|--------|----------------------|---------------------------------|
| | 1 | 3 | 8 | 11 | 12 | 13 | <i>P. ridibundus</i> | <i>P. esculentus-ridibundus</i> |
| | Аеропорт | Дачне | Залужжя | Хуст | Боржава | Дяково | | |
| <i>Ldh-B</i> | | | | | | | | |
| 77 | 0,42 | 0,17 | 0,14 | 0,50 | 0,80 | 0,64 | 0,442 | 0,883 |
| 81 | | | 0,50 | | | 0,29 | 0,144 | 0,022 |
| 100 | 0,58 | 0,83 | 0,36 | 0,50 | 0,20 | 0,07 | 0,413 | 0,094 |
| <i>Alb</i> | | | | | | | | |
| 92 | 0,15 | 0,17 | 0,27 | 0,10 | 0,65 | 0,71 | 0,346 | 0,054 |
| 96 | 0,85 | 0,83 | 0,73 | 0,90 | 0,35 | 0,29 | 0,654 | 0,946 |
| <i>Es-1</i> | | | | | | | | |
| 91 | 0,12 | | | | 0,05 | | 0,038 | 0,175 |
| 96 | 0,08 | 0,92 | 0,09 | 0,20 | 0,10 | 0,86 | 0,298 | 0,197 |
| 100 | 0,81 | 0,08 | 0,86 | 0,80 | 0,80 | 0,14 | 0,644 | 0,552 |
| 110 | | | 0,05 | | 0,05 | | 0,019 | 0,076 |
| <i>Es-5</i> | | | | | | | | |
| 96 | 0,08 | | | | | 0,14 | 0,038 | 0,027 |
| 100 | 0,92 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 0,86 | 0,962 | 0,973 |
| n | 26 | 12 | 22 | 10 | 20 | 14 | 104 | 223 |

Примітки. n – обсяг вибірки. Позначення див. «Матеріал і методи».

ну $H_{het} = (1 - \sum(P_i^2)) * n / (n - 1)$, де P_i – частота i -того гаплотипу в вибірці (Nei, Roychoudhury, 1974).

Коефіцієнт варіації гаплотипічної гетерозиготності (CV). Обчислений за формулою $CV = sx / M * 100 \%$, де sx – середнє квадратичне відхилення значень H_{hapl} , M – середнє арифметичне значення H_{hapl} (Лакін, 1990).

Статистична обробка проводилася за допомогою стандартних критеріїв. Порівняння розподілів частот гаплотипів було проведено з використанням критерію χ^2 -квадрат. Порівняння частот напівклонів, значень H_{hapl} – за допомогою F -критерію Фішера.

Результати. В межах вивченого регіону озерна жаба демонструє мінливість всіх 4 діагностичних генів (табл. 1). Для деяких генів були виявлені достовірні відмінності частот алелів між батьківським видом і гібридною формою. Так, для генів *Ldh-B* і *Alb* розрізнялися частоти всіх алелів. Для гена *Es-1* розрізнялися частоти алелів *Es-1⁹¹*, *Es-1⁹⁶*. Ген *Es-5* виявився мономорфним в вибірках 3, 8, 11, 12. Гени *Ldh-B*, *Alb*, *Es-1* поліморфні у всіх вивчених вибірках. Значення гаплотипічної гетерозиготності у всіх випадках у озерної жаби не нижче, ніж у гібридної форми (табл. 2). У гібридної форми очікувані значення H_{hapl}

не нижче спостережуваних. Рівень очікуваної гаплотипічної гетерозиготності у вибірках озерної жаби варіює в межах 0,61–0,90 (для сумарної вибірки $H_{hapl} = 0,909$, $n = 104$), в вибірках гібридної форми в межах 0,18–0,91 (для сумарної вибірки $H_{hapl} = 0,740$, $n = 223$). Очікувані значення H_{hapl} у озерної жаби вище, ніж у гібридної форми, в вибірці № 11 ($P > 0,99$) і для сумарних вибірок ($P > 0,999$). Міжпопуляційні відмінності значень H_{hapl} для озерної жаби недостовірні.

З 48 теоретично можливих гаплотипів в вибірках гібридної форми басейну Тиси виявлено 14 (табл. 3). Очікувана частка гаплотипів гамет батьківського виду перевищує значення 0,05 тільки в семи випадках (для гаплотипів №№ 27, 30, 31, 39, 43, 46, 47). Розподіли очікуваних і спостережуваних чисельностей гаплотипів гібридної форми не мають достовірних відмінностей ($\chi^2 = 4,006$). Розподіли очікуваних чисельностей гаплотипів гамет *P. ridibundus* достовірно відрізняються від розподілів очікуваних і спостережуваних чисельностей гаплотипів гібридної форми ($\chi^2 = 556,248 - 581,430$; $P > 0,999$). Розподіли частот найбільш масових гаплотипів також розрізняються (табл. 4, рисунок). Частоти гаплотипів №№ 38, 39, 46 не мають достовірних відмінностей між бать-

Таблиця 2. Значення показників гаплотипічної гетерозиготності успадкованого геному озерної жаби *Pelophylax ridibundus* і гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* в вибірках басейну Тиси

| | | Вибірки | | | | | | | | | | | | | |
|------------|------|--|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
| | | Озерна жаба <i>P. ridibundus</i> | | | | | | | | | | | | | |
| Показник | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | Сума |
| H_{hapl} | Ехр. | 0,81 | – | 0,61 | – | – | – | – | 0,86 | – | – | 0,80 | 0,80 | 0,90 | 0,909 |
| | n | 26 | 0 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 22 | 0 | 0 | 10 | 20 | 14 | 104 |
| | | Гібридна форма <i>P. esculentus-ridibundus</i> | | | | | | | | | | | | | |
| Показник | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | Сума |
| H_{hapl} | Obs | 0,77 | 0,66 | 0,39 | 0,84 | 0,61 | 0,65 | 0,68 | 0,73 | 0,59 | 0,60 | 0,18 | – | – | 0,740 |
| | Ехр | 0,75 | 0,65 | 0,39 | 0,91 | 0,63 | 0,68 | 0,66 | 0,74 | 0,62 | 0,61 | 0,18 | – | – | 0,748 |
| | n | 15 | 60 | 9 | 11 | 19 | 24 | 30 | 18 | 12 | 14 | 11 | 0 | 0 | 223 |

Примітки. n – обсяг вибірки. Позначення див. «Матеріал і методи».

ківським видом і спостережуваним для гібридів. Частки гаплотипів №№ 27, 43, 47 достовірно знизилися ($P > 0,99$), гаплотипів №№ 29–32 достовірно зросли ($P > 0,95–0,99$). Сумарний відсоток гаплотипів, чия спостережена частота виявилася нижчою за очікувану, знизився з 69,6 до 10,8 % (в 6,5 рази). Сумарний відсоток гаплотипів, чия спостережена частота виявилася вищою за очікувану, зріс з 30,4 до 89,2 % (в 2,9 рази). Достовірна зміна спектру гаплотипів особливо помітна для тих, чия частка вище (рисунок). Так, сумарний відсоток гаплотипів №№ 29, 30 і 31 у вибірці гібридної форми в 2,7 рази вище, ніж у вибірці батьківського виду ($P > 0,999$). При цьому підвищення частоти окремих гаплотипів коливалося від 1,9 рази (№ 30) до 11,3 рази (№ 29).

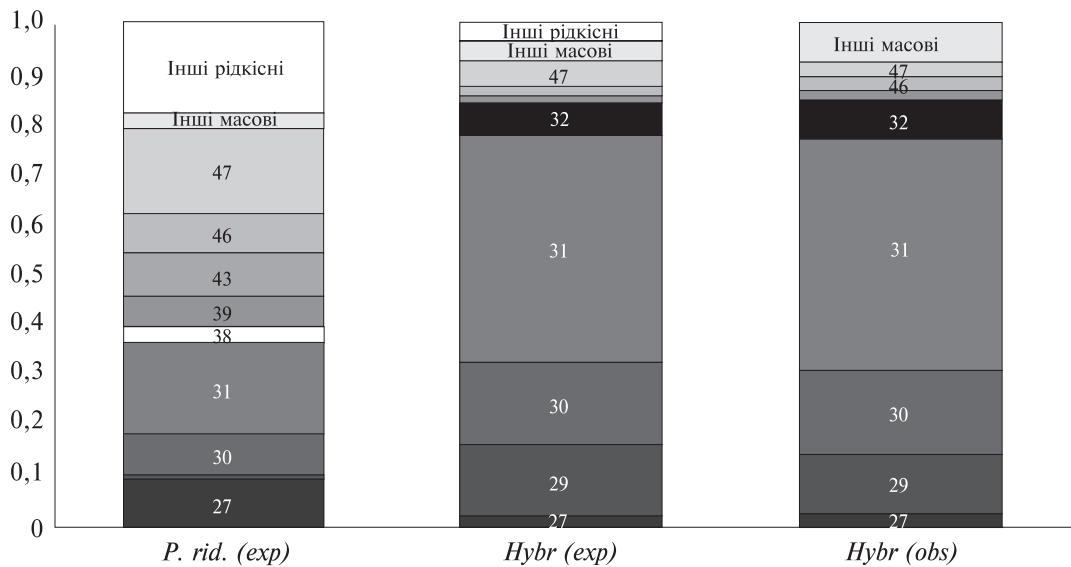
Аналогічно достовірно зниження продемонстрували гаплотипи №№ 27, 39, 43, 46, 47. Їхній сумарний відсоток у вибірці озерної жаби дорівнює 85 %, а у вибірці гібридної форми відповідно 10 % ($P > 0,999$). Зниження частоти окремих гаплотипів коливалося в межах 2,5 разів (№ 46) – 6,2 рази (№ 47). Кореляція між часткою гаплотипу і величиною її зміни недостовірна ($r = 0,064$). Таким чином, немає підстав припускати наявність тенденції до зникнення рідкісних гаплотипів і підвищення частоти масових, як це виявлено для гібридної форми басейнів Дніпра і Десни (Морозов-Леонов, 2021).

Не виявлено залежності між складом гібридної популяції і рівнем мінливості успадкованого генома гібридної форми. Популяції, що

Таблиця 3. Очікувані (exp.) та спостережені (obs.) частоти гаплотипів зелених жаб басейну Тиси

| Гаплотип | <i>P. rid</i> | Гібрид | | Гаплотип | <i>P. rid</i> | Гібрид | |
|---------------|---------------|--------|-------|-----------------------|---------------|--------|-------|
| | exp. | exp. | obs. | | exp. | exp. | obs. |
| 77-92-91-96 | 0,000 | 0,000 | | 77-92-91-100 | 0,006 | 0,008 | 0,018 |
| 77-92-96-96 | 0,002 | 0,000 | | 77-92-96-100 | 0,044 | 0,009 | |
| 77-92-100-96 | 0,004 | 0,001 | | 77-92-100-100 | 0,095 | 0,026 | 0,027 |
| 77-92-110-96 | 0,000 | 0,000 | | 77-92-110-100 | 0,003 | 0,004 | 0,009 |
| 77-96-91-96 | 0,000 | 0,004 | | 77-96-91-100 | 0,011 | 0,142 | 0,121 |
| 77-96-96-96 | 0,003 | 0,004 | | 77-96-96-100 | 0,083 | 0,160 | 0,161 |
| 77-96-100-96 | 0,007 | 0,012 | 0,018 | 77-96-100-100 | 0,179 | 0,449 | 0,462 |
| 77-96-110-96 | 0,000 | 0,002 | | 77-96-110-100 | 0,005 | 0,062 | 0,067 |
| 81-92-91-96 | 0,000 | 0,000 | | 81-92-91-100 | 0,002 | 0,000 | |
| 81-92-96-96 | 0,001 | 0,000 | | 81-92-96-100 | 0,014 | 0,000 | |
| 81-92-100-96 | 0,001 | 0,000 | | 81-92-100-100 | 0,031 | 0,001 | |
| 81-92-110-96 | 0,000 | 0,000 | | 81-92-110-100 | 0,001 | 0,000 | |
| 81-96-91-96 | 0,000 | 0,000 | | 81-96-91-100 | 0,003 | 0,004 | |
| 81-96-96-96 | 0,001 | 0,000 | | 81-96-96-100 | 0,027 | 0,004 | 0,004 |
| 81-96-100-96 | 0,002 | 0,000 | | 81-96-100-100 | 0,058 | 0,011 | 0,018 |
| 81-96-110-96 | 0,000 | 0,000 | | 81-96-110-100 | 0,002 | 0,002 | |
| 100-92-91-96 | 0,000 | 0,000 | | 100-92-91-100 | 0,005 | 0,001 | |
| 100-92-96-96 | 0,002 | 0,000 | | 100-92-96-100 | 0,041 | 0,001 | |
| 100-92-100-96 | 0,004 | 0,000 | | 100-92-100-100 | 0,089 | 0,003 | |
| 100-92-110-96 | 0,000 | 0,000 | | 100-92-110-100 | 0,003 | 0,000 | |
| 100-96-91-96 | 0,000 | 0,000 | 0,009 | 100-96-91-100 | 0,010 | 0,015 | 0,027 |
| 100-96-96-96 | 0,003 | 0,000 | | 100-96-96-100 | 0,077 | 0,017 | 0,031 |
| 100-96-100-96 | 0,007 | 0,001 | | 100-96-100-100 | 0,167 | 0,048 | 0,027 |
| 100-96-110-96 | 0,000 | 0,000 | | 100-96-110-100 | 0,005 | 0,007 | |

Примітка. Жирним шрифтом виділено гаплотипи, частка яких перевищує 0,05.



Очікувані (exp.) та спостережені (obs.) спектри найбільш масових гаплотипів успадкованого геному у сумарній вибірці озерної жаби (*P. rid.*) та гібридної форми (*Hybr*) басейну Тиси

містять особин озерної жаби ($H_{hapl} = 0,711$, $n = 53$), не демонструють достовірних відмінностей від популяцій, де озерна жаба від-

сутня, за значенням гаплотипичної гетерозиготності гібридної форми ($H_{hapl} = 0,747$, $n = 170$).

Таблиця 4. Очікувані (exp.) та спостережені (obs.) частоти масових гаплотипів зелених жаб басейну Тиси

| Гаплотип | Частоти | | |
|----------------|---------------|--------|-------|
| | <i>P. rid</i> | Гібрид | |
| | Рexp. | Рexp. | Pobs |
| 77-92-100-100 | 0,095 | 0,026 | 0,027 |
| 77-96-91-100 | 0,011 | 0,142 | 0,121 |
| 77-96-96-100 | 0,083 | 0,160 | 0,161 |
| 77-96-100-100 | 0,179 | 0,449 | 0,462 |
| 77-96-110-100 | 0,005 | 0,062 | 0,067 |
| 81-96-96-100 | 0,027 | 0,004 | 0,004 |
| 81-96-100-100 | 0,058 | 0,011 | 0,018 |
| 100-92-100-100 | 0,089 | 0,003 | 0,000 |
| 100-96-96-100 | 0,077 | 0,017 | 0,031 |
| 100-96-100-100 | 0,167 | 0,048 | 0,027 |
| Інші масові | 0,026 | 0,040 | 0,081 |
| Інші рідкісні | 0,182 | 0,038 | 0,000 |
| Δ^- | 0,696 | 0,147 | 0,108 |
| Δ^+ | 0,304 | 0,853 | 0,892 |

Примітка. Δ^+ — гаплотипи, чия спостережувана чисельність вища за очікувану, Δ^- — гаплотипи, чия спостережувана чисельність нижча за очікувану.

Міжпопуляційні коливання значень H_{hapl} для озерної жаби достовірно нижчі, ніж для гібридної форми. Коефіцієнт варіації значень H_{hapl} ($CV = 9,76$, $n = 104$) в вибірках озерної жаби приблизно в 2 рази нижче, ніж в вибірках гібридної форми ($CV = 20,34$, $n = 223$, $P > 0,99$). Наявність в гібридних популяціях особин батьківського виду не знижує міжпопуляційних відмінностей гетерозиготності успадкованого геному. Для вибірок гібридної форми з популяцій, де також виявлено батьківський вид, коефіцієнт варіації гетерозиготності дорівнює 42,14 ($n = 53$), в той час як для вибірок з популяцій, де батьківський вид не виявлено, він в 4 рази нижче ($CV = 10,15$, $n = 170$, $P > 0,99$).

Обговорення. Отримані дані дозволяють стверджувати, що в цілому для дослідженого регіону рівень генетичної мінливості успадкованого геному у гібридної форми достовірно нижче, ніж у батьківського виду (табл. 2, 5). Це узгоджується з тенденцією, загальною для вивчених популяцій даного гібридного комплексу.

Виявлені відмінності спектрів гаплотипов батьківського виду і гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* скоріше за все обумовлені

Таблиця 5. Значення гетерозиготності успадкованого генома напівклональних та клональних форм гібридного походження

| Генотип | Hhapl | n | N | P | Маркери | | Джерело |
|--|-------|------|----|-----|---------|-----------|----------------------------------|
| | | | | | Тип | Кількість | |
| <i>Pelophylax esculentus-ridibundus</i> | | | | | | | |
| RR Exp. | 0,909 | 104 | 6 | *** | Алоз. | 4 | Ориг. |
| ER Exp. | 0,748 | 223 | 11 | | | | |
| ER Obs. | 0,740 | 223 | 11 | — | | | |
| RR Exp. | 0,523 | 98 | 1 | | Алоз. | 3 | Vorbürger, 2001b |
| ER Exp. | 0,561 | 161 | 1 | | | | |
| ER Obs. | 0,577 | 161 | 1 | | | | |
| RR Exp. | 0,978 | 82 | 1 | *** | Алоз. | 6 | Vorbürger, Reyer, 2003 |
| ER Exp. | 0,561 | 171 | 1 | | | | |
| ER Obs. | 0,577 | 171 | 1 | — | | | |
| ER Exp. | 0,543 | 1662 | 8 | | Алоз. | 4 | Hotz et al., 2008 |
| ER Obs. | 0,544 | 1662 | 8 | | | | |
| RR Exp. | 0,73 | 16 | 2 | *** | ДНК | 18 | Leuenberger et al., 2014 |
| ER Exp. | 0,08 | 87 | 5 | | | | |
| <i>Pelophylax perezi-ridibundus</i> | | | | | | | |
| ER Exp. | 0,304 | 313 | 14 | * | Алоз. | 8 | Pagano et al., 2008 |
| ER Obs. | 0,235 | 313 | 14 | | | | |
| <i>Poeciliopsis monacha-occidentalis</i> | | | | | | | |
| OO Exp. | 0,937 | 404 | 5 | | Алоз. | 9 | Vrijenhoek, Angus, Schultz, 1977 |
| MO Exp. | 0,974 | 189 | 5 | | | | |
| <i>Darevskia valentini-mixta</i> | | | | | | | |
| VV Obs. | 0,76 | 17 | 4 | | ДНК | 4 | Girnyk et al., 2018 |
| VM Obs. | 0,673 | 111 | 14 | | | 3 | |
| <i>Otiorhynchus scaber 2n/3n/4n</i> | | | | | | | |
| 2n mend. Exp. | 0,993 | 64 | 1 | — | | | |
| 3n clonal | | | | | | | |
| Exp. | 0,958 | 483 | 13 | *** | | | |
| Obs. | 0,668 | 483 | 13 | | Алоз. | 6 | Suomalainen, Saura, 1973 |
| 4n clonal | | | | | | | |
| Exp. | 0,992 | 452 | 26 | *** | | | |
| Obs. | 0,866 | 452 | 26 | | | | |
| <i>Solenobia triquetrella 2n/4n</i> | | | | | | | |
| 2n mend. Exp. | 0,996 | 38 | 2 | — | | | |
| 2n clonal | | | | | | | |
| Exp. | 0,967 | 118 | 5 | *** | | | |
| Obs. | 0,537 | 118 | 5 | | | | |
| 2n clonal | | | | | | | |
| Exp. | 0,940 | 112 | 4 | *** | | | |
| Obs. | 0,714 | 112 | 4 | | Аллоз. | 9 | Lokki et al, 1975 |
| 4n clonal | | | | | | | |
| Exp. | 0,857 | 156 | 3 | *** | | | |
| Obs. | 0,148 | 156 | 3 | | | | |
| 4n clonal | | | | | | | |
| Exp. | 0,967 | 852 | 4 | *** | | | |
| Obs. | 0,439 | 852 | 4 | | | | |

Примітка. «Алоз.» — дані отримано шляхом аналізу генів, що кодують алозими, «ДНК» — дані отримано шляхом аналізу послідовностей ДНК.

тим, що участь конкретних гаплотипів у формуванні генофонду не пропорційна їхній частоті. Частина особин батьківського виду *P. ridibundus* не бере участі в схрещуваннях з другим батьківським видом *P. esculentus* і не вносить внеску у генофонд гібридної форми. Таким чином, гібридна форма *P. esculentus-ridibundus* у даному регіоні походить від небагатьох особин *P. ridibundus* подібно до того, як у цьому ж регіоні в відтворенні гібридної форми беруть участь нечисленні гібридні особини (Mogozov-Leonov, 2017). При цьому слід зазначити, що мінливість успадкованого геному гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* в вивченому регіоні є селективно нейтральною – спостережений розподіл гаплотипів не може виявити достовірних відхилень від очікуваного, на відміну від вибірок з басейнів Дніпра і Десни (Mogozov-Leonov, 2019; 2021).

Зіставлення розмаху міжпопуляційних відмінностей значень H_{apl} гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* і батьківського виду демонструє набагато глибшу дивергенцію популяцій гібридної форми (коефіцієнт варіації значень H_{apl} вищий для гібридної форми). Це дозволяє висловити припущення про те, що у вивченому регіоні гібридна форма *P. esculentus-ridibundus* відтворюється переважно напівклонально впродовж багатьох поколінь. Дослідження генетичної мінливості раніше вивчених гібридних популяцій жаб роду *Pelophylax* (Leuenberger et al, 2014; Vorburger, Reyer, 2003) продемонстрували зв'язок між наявністю в популяціях батьківського виду ($R+$ популяції) і рівнем гетерозиготності гібридної форми (табл. 5). Можна припустити, що в $R+$ популяціях озерна жаба здатна до повторної гібридизації з особинами другого батьківського виду – ставкової жаби *P. esculentus*. Як відомо, особини цього виду живуть у водоймах тільки в період розмноження, тому відсутність їх у вибірках не свідчить про їхню відсутність в популяції взагалі (Mogozov-Leonov, Mezherin, Kurtyak, 2003). Гібриди F_1 успадковують безпосередньо геном батьківського виду, який має вихідний відносно високий рівень генетичної мінливості. Таким чином, в $R+$ популяціях можна очікувати ефективної компенсації втрати еволюційного потенціалу гібридної форми. У популяціях $R-$

типу цей потенціал буде знижуватися в силу статистичних процесів аж до повної його втрати (Mogozov-Leonov, 2019). Цю закономірність в гібридних популяціях комплексу *P. esculentus-ridibundus* басейна Тиси не виявлено. Можна припустити, що симпатрія батьківських видів (ставкової та озерної жаби) принаймні в популяціях басейну Тиси у даний час не завжди автоматично веде до їхньої гібридизації. Аргументом на користь такої гіпотези є той факт, що дивергенція $R+$ популяцій гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* не нижче, ніж дивергенція $R-$ популяцій. Це можливо, якщо і в $R+$ популяціях басейну Тиси гібридна форма *P. esculentus-ridibundus* генетично ізольована від батьківського виду навіть у випадку симпатрії.

Отримані нами дані, зіставлені з даними інших дослідників, дозволяють внести ясність в питання – чи можлива успішна еволюція (напів)клональних форм гібридного походження. Очевидно, що у всякому разі напівклональні гібридні форми роду *Pelophylax* демонструють тенденцію до втрати еволюційного потенціалу, успадкованого від батьківського виду (табл. 5). При цьому напівклональна мінливість може бути селективно нейтральною (Mogozov-Leonov, 2019) або ж не нейтральною (Mogozov-Leonov, 2021). Клональні гібридні форми принаймні у випадку комах демонструють зворотну тенденцію. Їхній еволюційний потенціал, як правило, не демонструє достовірного зниження в порівнянні з батьківськими видами, за винятком деяких клонів тетраплоїдної природи (Lokki et al, 1975). Генетична мінливість вивчених клональних форм комах не завжди є селективно нейтральною – спостережувана частота деяких клонів достовірно відрізняється від очікуваної.

Висновки. Гібридна форма *P. esculentus-ridibundus* басейну Тиси характеризується достовірною втратою вихідного еволюційного потенціалу, успадкованого від батьківського виду *P. ridibundus*. Участь особин батьківського виду *P. ridibundus* в породженні гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* басейну Тиси має вибіркового характеру – деякі особини батьківського виду швидше за все не беруть участі у формуванні генофонду гібридної форми. Популяції гібридної форми *P. esculentus-ridibun-*

dus басейну Тиси на даний момент дивергували значно сильніше, ніж популяції батьківського виду з цього регіону. Повторна гібридизація батьківських видів *P. esculentus* і *P. ridibundus* басейну Тиси на даний момент або не відбувається, або її внесок в генофонд гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* є незначним. Не існує універсального еволюційного сценарію для (напів)клональних форм гібридного походження як серед хребетних, так і серед безхребетних.

Автор щиро вдячний колегам – доктору біологічних наук, професору С.В. Межжеріну, к.б.н. О.Д. Некрасовій, к.б.н. Л.І. Разводовській, к.б.н. О.В. Ростовській за неоціненну допомогу у зборі первинного матеріалу, його лабораторній обробці, інтерпретації отриманих даних та підготовці рукопису цієї статті.

Дотримання етичних стандартів. У ході виконання даного дослідження було дотримано етичних норм. Нами було застосовано прижиттєвий аналіз тварин. Джерелом білків був фрагмент великого пальця задньої кінцівки.

Конфлікт інтересів. У даному випадку відсутній – інтереси колег автора та установи, де було виконано дану роботу, не порушено ніяким чином.

Фінансування. Дану роботу було виконано у межах реалізації перспективного робочого плану досліджень Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України «Еволюційно-генетичні наслідки антропогенної трансформації тваринного світу» (№ III-38-16).

HYBRID FORM PELOPHYLAX ESCULENTUS-RIDIBUNDUS (AMPHIBIA, RANIDAE) FROM THE TISA RIVER DRAINAGE: ITS ORIGIN AND EVOLUTIONARY POTENTIAL

S.Yu. Morozov-Leonov

I.I. Schmalhausen Institute of Zoology,
B. Khmel'nitskogo str., Kiev-30, 01601 Ukraine

E-mail: morleone2000@yahoo.com

The genetic variability of the hybrid form *Pelophylax esculentus-ridibundus* and its parental species (*P. ridibundus*) of the Tisza River basin was analyzed. The decrease in the level of the inherited genome variability within the hybrid form in comparison with the parental species was demonstrated. A more significant divergence between the hybrid form samples than between the

marsh frog samples was found. No correlation was found between the species composition of the hybrid population of the population and the level of genetic variability of the hybrid form. The evolutionary perspectives of clonal and hemiclinal forms of hybrid origin are discussed.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Bittebiere AC, Benot ML, Mony C. (2020) Clonality as a key but overlooked driver of biotic interactions in plants. PPEES. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125510>
- Christiansen DG, Reyer H-U. (2011) Effects of geographic distance, sea barriers and habitat on the genetic structure and diversity of all-hybrid water frog populations. Heredity. doi: 10.1038/hdy.2010.37
- Dietz H, Steinlein T. (2001) Ecological aspects of clonal growth in plants. In: Esser K, Lüttge U, Kadereit JW, Beyschlag W (eds) Progress in Botany. Progress in Botany, vol 62. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-56849-7_20
- Girnyk AE, Vergun AA, Semyenova SK, Guliaev AS, Arakelyan MA, Danielyan FD, Martirosyan IA, Murphy RW, Ryskov AP. (2018) Multiple interspecific hybridization and microsatellite mutations provide clonal diversity in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca*. BMC Genomics. doi: <https://doi.org/10.1186/s12864-018-5359-5>
- Hotz H, Guex G-D, Beerli P, Semlitsch RD, Pruvost NBM. (2008) Hemiclone diversity in the hybridogenetic frog *Rana esculenta* outside the area of clone formation: the view from protein electrophoresis. J Zool Syst Evol Res. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2007.00430.x>
- Lakin GF. (1990) Biometrics. Study guide for biol. specialist. universities, 4th ed., Rev Add M.: Higher school 352 p
- Leuenberger J, Gander A, Schmidt BR, Perrin N. (2014) Are invasive marsh frogs (*Pelophylax ridibundus*) replacing the native *P. lessonae*/*P. esculentus* hybridogenetic complex in Western Europe? Genetic evidence from a field study. Conserv Genet. doi: <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0585-0>
- Lokki J, Suomalainen E, Saura A, Lankinen P. (1975) Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. II. Diploid and polyploid *Solenobia triquetrella* (Lepidoptera: Psychidae). Genetics 79(3): 513–525
- Mezhzherin SV, Peskov VN. (1992) Biochemical variability and genetic differentiation of the marsh frog *Rana ridibunda* Pall. populations. Cytol Genet 26(1):43–48
- Morozov-Leonov SJu, Mezhzherin SV, Kurtyak ThTh. (2003) The genetic structure of the unisex hybrid *Rana esculenta* complex populations in the Transcarpathians lowland. Cyt Gen 37(1):43–47

- Morozov-Leonov SY. (2017) Hemiclone diversity in the hybrid form *Pelophylax esculentus-ridibundus* (Amphibia, Ranidae) from the Tisa river drainage. Cyt Genet doi: <https://doi.org/10.3103/S0095452717060093>
- Morozov-Leonov SY. (2019) Hemiclone diversity in the hybrid form *Pelophylax esculentus-ridibundus* (Amphibia, Ranidae) from the Prypyat, Dnestr, and Southern Boug River Basins. Cyt Genet. doi: <https://doi.org/10.3103/S0095452719010092>
- Morozov-Leonov SYu. (2021) Evolutionary Potential of the Hybrid Form *Pelophylax esculentus-ridibundus* (Amphibia, Ranidae) within Dnieper and Desna Drainages: Its Loss Caused by the Hemiclonal Inheritance and the Compensatory Role of Parental Genomes' Recombination Cytol Genet 55(3):213–226. <https://doi.org/10.3103/S0095452721030063>
- Nei M, Roychoudhury AK. (1974) Sampling variances of heterozygosity and genetic distance. Genetics 76(2):379–390
- Normark BB. (2002) The evolution of alternative genetic systems in insects. Annu Rev Entomol doi: 10.1146/annurev.ento.48.091801.112703
- Pagano A, Lesbarreres D, O'Hara R, Crivelli A, Veith M, Lode T, Schmeller DS. (2008) Geographical and ecological distributions of frog hemiclones suggest occurrence of both 'General-Purpose Genotype' and 'Frozen Niche Variation' clones. J Zool Syst Evol Res doi: 10.1111/j.1439-0469.2007.00439.x
- Stenberg P, Lundmark M, Knutelski S, Saura A. (2003) Evolution of clonality and polyploidy in a weevil system. Mol Biol Evol doi: 10.1093/molbev/msg180
- Suomalainen E, Saura A. (1973) Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. I. Polyploid Curculionidae. Genetics 74(3):489–508
- Van Druenen WE, Husband BS. (2019) Evolutionary associations between polyploidy, clonal reproduction, and perenniality in the angiosperms. New Phytologist doi: <https://doi.org/10.1111/nph.15999>
- Vorburger Ch. (2001) Fixation of deleterious mutations in clonal lineages: evidence from hybridogenetic frogs. Evolution doi: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00745.x
- Vorburger Ch. (2001) Non-hybrid offspring from matings between hemiclonal hybrid waterfrogs suggest occasional recombination between clonal genomes. Ecology Letters. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00272.x>
- Vorburger Ch, Reyer H-U. (2003) A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs? Conservation Genetics doi: <https://doi.org/10.1023/A:1023346824722>
- Vrijenhoek RC, Angus RA, Schultz RJ. (1977) Variation and heterozygosity in sexually vs. clonally reproducing populations of *Poeciliopsis*. Evolution doi: <https://doi.org/10.2307/2407438>
- Yang YY, Kim JG. (2016) The optimal balance between sexual and asexual reproduction in variable environments: a systematic review. J Ecol Environ doi: <https://doi.org/10.1186/s41610-016-0013-0>

Надійшла в редакцію 02.03.21
Після доопрацювання 16.03.21
Прийнята до друку 18.011.21