

ВІДТВОРЕННЯ ТА ЕВОЛЮЦІЙНИЙ ПОТЕНЦІАЛ ГІБРИДНОЇ ФОРМИ *PELOPHYLAX ESCULENTUS-RIDIBUNDUS* (AMPHIBIA, RANIDAE) БАСЕЙНІВ ПРИП'ЯТІ, ДНІСТРА ТА ПІВДЕННОГО БУГУ

С.Ю. МОРОЗОВ-ЛЕОНОВ

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

E-mail: morleone2000@yahoo.com

Проаналізовано генетичну мінливість популяцій озерної жаби *Pelophylax ridibundus* та напівклональну структуру гібридної форми *Pelophylax esculentus-ridibundus* басейнів річок Прип'ять, Дністер та Південний Буг. Виявлено відсутність єдиного еволюційного сценарію для даної гібридної форми у межах дослідженого регіону. Продемонстровано збереження вихідного еволюційного потенціалу батьківського виду та рівня міжпопуляційної диференціації популяцій гібридної форми у басейнах Дністра та Південного Бугу. У той же час у популяціях *P. esculentus-ridibundus* з басейну Прип'яті виявлено втрату еволюційного потенціалу (у південній частині на 31 %, у північній на 69 %). Виявлено, що причиною такої втрати є тенденція до зникнення рідкісних гаплотипів та експансії масових. Також продемонстровано значне підвищення (у 9–10 разів) рівня міжпопуляційної диференціації гібридної форми з басейну Прип'яті порівняно з симпатричними популяціями батьківського виду *P. ridibundus*. Виявлено, що втрата еволюційного потенціалу гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* пришивиджується за відсутності батьківського виду, що свідчить на користь гіпотези про регулярну гібридизацію як ефективний механізм компенсації втрати еволюційного потенціалу.

Ключові слова: *Pelophylax*, гібридна форма, напівклональне успадкування, еволюційний потенціал, втрата генетичної мінливості.

Вступ. Різноманітні генетичні форми клональної природи існують та успішно відтворюються у природі. Вік деяких з них досягає десятків бао стень тисяч поколінь (Neiman, Meirmans, Meirmans, 2009). Кожна клональна форма у процесі відтворення стикається з проблемою збереження еволюційного потенціалу. Емпіричні дані свідчать про можливість його успішного збереження (Warren et al, 2018; Mut-nale et al, 2018). Однак, як відомо, у межах одні-

єї клональної форми можуть співіснувати як моноклональні, так і поліклональні популяції (Vrijenhoek, Angus, Schultz, 1977; Hotz et al, 2008), а рівень клонального різноманіття може бути як низьким (Mehmood et al, 2017), так і високим (Godoy et al, 2018). Мала кількість клонів може свідчити про вимирання деяких з них внаслідок неприпустимо великого числа шкідливих мутацій. У природних популяціях клональних форм рівень шкідливих мутацій може підвищуватись (Vorburger, 2001) або, навпаки, залишатись відносно низьким (Кошн et al, 2020). Як відомо, для деяких клональних форм ефективним шляхом звільнення від шкідливих мутацій є чередування клонального відтворення з повноцінним статевим (Hodač et al, 2019; Morales-Nojas et al, 2020; Xu, Huynh, Snyman, 2022). Однак це породжує питання про фактори підтримання або втрати поліклональності у популяціях генетичних форм, яким не притаманне регулярне повернення до стандартного розмноження з утворенням гамет шляхом мейозу. Одним із пояснень феномену стабільної поліклональності є наявність відбору, що неможливо за умови селективної нейтральності різних клонів (Jan-ko, Drozd, Eisner, 2011).

Серед клональних форм один з найскладніших механізмів відтворення притаманний гібридній формі *Pelophylax esculentus-ridibundus* (Amphibia, Ranidae), що походить від схрещування двох видів – ставкової *P. esculentus* та озерної *P. ridibundus* жаб. Дана гібридна форма не здатна до нормального мейозу та продукує гамети, що містять переважно хромосоми лише одного з батьківських видів (Vorburger, 2001). Це означає, що генофонд даної гібридної форми складається з гаплідних геномів одного з батьківських видів. За таких умов збагачення генофонду можливе лише завдяки притоку

нових геномів, притаманних гібридам F1. Таким чином, порівняльний аналіз мінливості гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* з популяцій, де можливе генерування гібридів F1, та з популяцій, де гібридизація батьківських видів неможлива, може дати відповідь на питання – наскільки ця гібридна форма здатна до збереження вихідного рівня еволюційного потенціалу та наскільки здатен батьківський вид компенсувати його втрату (якщо така втрата відбувається).

Дослідження, присвячені порівняльному аналізу генетичної мінливості даної гібридної форми і її батьківського виду – озерної жаби, на даний час було проведено переважно на західноєвропейських популяціях (Vorburger, 2001; Hotz et al, 2008). Популяції зелених жаб у Східній Європі, де також є гібридні особини, раніше було проаналізовано лише у басейні Тиси (Mogozov-Leonov, 2017). Порівняльний аналіз генетичної мінливості гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* і її батьківського виду – озерної жаби *P. ridibundus* у популяціях річок, що належать до басейну ріки Дніпро, досі не було проведено. Для ліквідації пробілу у наших уявленнях про еволюційні перспективи гібридної форми на *P. esculentus-ridibundus* території Східної Європи оптимальним є детальне дослідження попередньо вивчених популяцій зелених жаб басейнів річок Прип'ять, Дністер та Південний Буг (Mogozov-Leonov, 2019).

Мета роботи – встановити мінливість поліморфних діагностичних генів озерної жаби *P. ridibundus* з популяцій басейнів річок Прип'ять, Дністер та Південний Буг порівняти з раніше отриманими даними з мінливості успадкованого генома гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* з цих же басейнів і оцінити 1) здатність цього гібриду до стійкого збереження еволюційного потенціалу батьківського виду та 2) компенсаторну роль батьківського виду у процесі збереження цього потенціалу.

Матеріал і методи. Матеріалом для даної роботи стали вибірки зелених жаб (озерної жаби *P. ridibundus* та гібридної форми *P. esculentus-ridibundus*) з 21 водойми басейнів річок Прип'ять, Дністер та Південний Буг (Правобережна Україна). Координати та період збору вибірок № 1–19 наведено у попередній

публікації, присвяченій дослідженню популяцій цього комплексу у даному регіоні (Mogozov-Leonov, 2019). Також було залучено дві вибірки озерної жаби – D20 (басейн р. Дністер, околиці с. Бережани Тернопільського р-ну Тернопільської обл., 2008 р., 49,46; 24,95) та B21 (басейн р. Південний Буг, околиці с. Лучинчик Мурованокуриловецького р-ну Вінницької обл., 2003 р., 27,81; 48,70).

Обсяг вибірок та алейні частоти поліморфних діагностичних генів наведено у табл. 1. Для більш детального аналізу було окремо підсумовано дані для різних типів вибірок. Було підсумовано вибірки з популяцій, локалізованих у північній (Прип'ять Пн, вибірки P1-P7) та південній (Прип'ять Пд, вибірки P8-P10, P22) частинах басейну р. Прип'ять (табл. 3, 5). Також для популяцій даного басейну було окремо підсумовано вибірки типу «гібрид + *P. rid.*», у яких гібридна форма співіснує з озерною жабою (P1, P4, P6, P8-P10) та вибірки з усіх інших популяцій, де озерну жабу не знайдено (табл. 3, 5).

Ідентифікація генетичної приналежності жаб було здійснено за допомогою електрофоретичного аналізу генотипів за діагностичними генами. Методи електрофоретичного аналізу та ідентифікації генотипів досліджених тварин детально описано у попередній публікації (Mogozov-Leonov, 2019). Нами було вивчено генотипи жаб за такими генами: Б-субодиниці лактатдегідрогенази (*Ldh-B*), альбуміну (*Alb*), естераз-1 і 5 (*Es-1*, *Es-5*) і Кожен гаплотип було ідентифіковано і позначено за відповідним поєднанням алейв 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

$$P_i = n_i / \sum n,$$

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 алейв різних генів в полігенних гаплотипах. Її було обчислена шляхом множення спостережува-

Таблиця 1. Алельні частоти поліморфних діагностичних генів у вибірках озерної жаби *Pelophylax ridibundus* (*P. rid.*) та напівклонів гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* у басейнах Прип'яті, Дністра і Південного Бугу

Алель	Вибірки <i>P. rid.</i>												
	Басейн												
	Прип'ять Пн.			Прип'ять Пд.			Дністер				Пд. Буг		
	P1	P4	P6	P8	P9	P10	D12	D13	D14	D20	B16	B17	
	<i>Ldh-B</i>												
77	0,21							0,05			0,15	0,14	
81	0,11		0,01	0,50	0,25	0,28	0,42	0,30	0,43	0,17	0,09	0,17	
100	0,68	1,00	0,99	0,50	0,75	0,72	0,58	0,65	0,57	0,83	0,76	0,69	
	<i>Alb</i>												
92	0,24		0,44	1,00	0,45	0,50	0,53	0,30	0,46	0,27	0,41	0,64	
96	0,76	1,00	0,56		0,55	0,50	0,47	0,70	0,54	0,73	0,59	0,36	
	<i>Es-1</i>												
91					0,10						0,03	0,02	
96							0,22	0,25	0,46	0,17	0,06	0,24	
100	1,00	1,00	1,00	1,00	0,90	1,00	0,78	0,75	0,54	0,83	0,91	0,74	
	<i>Es-5</i>												
96							0,08	0,05		0,06	0,06	0,16	
100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,92	0,95	1,00	0,94	0,94	0,84	
n	38	2	104	2	20	18	36	20	28	52	34	58	
Алель	Вибірки <i>P. rid.</i>			Сумарно <i>P. ridibundus</i> і гібридна форма (Mogozov-Leonov, 2019)									
	Басейни			Басейн									
	Пд. Буг			Прип'ять Пн.			Прип'ять Пд.			Дністер		Пд. Буг	
	<i>Ldh-B</i>												
77			0,20	0,056					0,007		0,108		
81	0,40	0,59	0,35	0,035		0,28	0,03	0,309	0,31	0,278	0,35		
100	0,60	0,41	0,45	0,910	1,000	0,73	0,97	0,684	0,69	0,614	0,65		
	<i>Alb</i>												
92	0,20	0,59	0,40	0,382	0,076	0,50	0,32	0,382	0,46	0,519	0,37		
96	0,80	0,41	0,60	0,618	0,924	0,50	0,68	0,618	0,54	0,481	0,63		
	<i>Es-1</i>												
91	0,30		0,10		0,007	0,05	0,03		0,17	0,051	0,08		
96			0,10					0,257	0,10	0,120	0,14		
100	0,70	1,00	0,50	1,000	0,979	0,95	0,97	0,743	0,73	0,791	0,78		
110			0,30		0,014					0,038			
	<i>Es-5</i>												
96			0,15					0,051	0,04	0,095	0,06		
100	1,00	1,00	0,85	1,000	1,000	1,00	1,00	0,949	0,96	0,905	0,94		
n	10	32	20	144	144	20	34	136	52	158	49		

них частот алелей відповідних генів. Наприклад, для гаплотипу $Ldh-B^{77}-Alb^{92}-Es-1^{96}-Es-5^{100}$ $P_{exp} = P(Ldh-B^{77}) * P(Alb^{92}) * P(Es-1^{96}) * P(Es-5^{100})$. Було обчислено 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 (масові), було ідентифіковано індивідуально. Частоти рідкісних гаплотипів (частка кожного ніде не досягає 0,05) було підсумовано (табл. 2).

Окремо було обчислено сумарну частку гаплотипів, частота у гібридів яких виявилась нижчою за частоту у батьківського виду ($\Delta-$), та сумарну частку гаплотипів, частота яких виявилась вищою у гібридів, ніж у батьківського виду ($\Delta+$).

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

$$H_{hapl} = (1 - \sum(P_i^2)) * n / (n - 1),$$

де P_i – частота i -того гаплотипу в вибірці (Nei, Roychoudhury, 1974).

Коефіцієнт варіації гаплотипічної гетерозиготності (CV_{Hhapl}). Обчислений за формулою

$$CV_{Hhapl} = s_x / M * 100 \%,$$

де s_x – середнє квадратичне відхилення значень H_{hapl} , M – середнє арифметичне значення H_{hapl} (Лакин, 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 та обговорення. *Еволюційний потенціал P. ridibundus та спорідненої гібридної форми P. esculentus-ridibundus.* У межах вивченого регіону озерна жаба *P. ridibundus* демонструє мінливість всіх 4 діагностичних генів (табл. 1). Ген *Ldh-B* є мономорфним лише у вибірці P4, ген *Alb* – лише у вибірці P8. Ген *Es-1* у вибірках з басейну Прип'яті був поліморфним у єдиній вибірці (P9). У басейнах Дністра та Південного Бугу даний ген виявився мономорфним лише у вибірці B19. Ген *Es-5* виявився мономорфним у всіх вибірках басейну Прип'яті, у вибірці D14

басейну Дністра та у вибірках B18, B19 басейну Південного Бугу.

У сумарних вибірках з усіх трьох басейнів розподіл очікуваних частот гаплотипів достовірно розрізнявся між батьківським видом та гібридною формою. Розподіли очікуваних та спостережених частот гаплотипів гібридної форми достовірних відмінностей не демонструють (табл. 2, рис. 1, 2).

У басейні Прип'яті частка рідкісних гаплотипів у сумарній вибірці гібридної форми приблизно у 8 разів нижча, ніж у вибірці батьківського виду ($P > 0,999$; табл. 2). У двох інших басейнах частка рідкісних гаплотипів не демонструє достовірних відмінностей.

Середня частота масових гаплотипів для гібридної форми достовірно вища, ніж для батьківського виду, лише у басейні Прип'яті ($P > 0,99$, табл. 2). У двох інших басейнах за цим показником достовірних відмінностей між гібридною формою та батьківським видом не виявлено.

Рівень гаплотипічної гетерозиготності H_{hapl} *P. ridibundus* достовірно нижчий для вибірки басейну Прип'яті, ніж басейнів Дністра та Південного Бугу (0,616 проти 0,841–0,881; $P > 0,999$; табл. 3).

Коефіцієнт варіації значень H_{hapl} *P. ridibundus* достовірно вищий для вибірки басейну Прип'яті, ніж басейнів Дністра та Південного Бугу (21,897 проти 8,562–9,358, $P > 0,99$, табл. 3). Значення показника гаплотипічної гетерозиготності демонструють достовірні відмінності між гібридною формою та батьківським видом лише у басейні Прип'яті (табл. 2, рис. 3).

Аналіз генетичної мінливості геному *P. ridibundus* у популяціях озерної жаби та гібридної форми у межах дослідженого регіону дозволяє розділити усі досліджені популяції на дві групи. До першої слід віднести популяції басейнів Дністра та Південного Бугу, де гібридна форма не демонструє достовірних генетичних відмінностей від батьківського виду ані за рівнем мінливості, ані за рівнем міжпопуляційної диференціації. Більше того, кількісні показники рівня мінливості успадкованого геному не демонструють достовірних відмінностей між популяціями обох генетичних форм з різних басейнів (табл. 3). Отже, у популяціях зелених

жаб басейнів Дністра та Південного Бугу гібридна форма *P. esculentus-ridibundus* цілком зберегла вихідний рівень еволюційного потенціалу, успадкованого від батьківського виду. Найбільш ймовірним засобом збереження еволюційного потенціалу є очевидно регулярна гібридизація батьківських видів, що призводить до постійного збагачення генофонду гібридної форми гібридами F1.

Другу групу складають популяції басейну Прип'яті, де незалежно від географічної локалізації та типу популяції гібридна форма *P. esculentus-ridibundus* має нижчий рівень мінли-

вості успадкованого геному та вищий рівень міжпопуляційної диференціації, ніж батьківський вид (табл. 3, 4). Найбільш ймовірною причиною таких відмінностей є відсутність ефективної гібридизації батьківських видів у популяціях даного басейну в цілому. При цьому отримані дані вказують на те, що у південній частині басейну екологічні умови є більш сприятливими як для існування озерної жаби, так і для гібридизації (табл. 5). Підставою для такого припущення є відносно високі рівні мінливості геному *P. ridibundus* у вибірках як власне озерної жаби ($H_{hapl} = 0,75$), так і гіб-

Таблиця 2. Очікувані (Exp.) та спостережені (Obs.) частоти гаплотипів озерної жаби *Pelophylax ridibundus* та гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* у басейнах Прип'яті, Дністра і Південного Бугу

Гаплотип		Басейн									
		Прип'яті			Дністер				Пд. Буг		
		<i>P. rid.</i>	Гібрид		<i>P. rid.</i>	Гібрид		<i>P. rid.</i>	Гібрид		
<i>Ldh-B-Alb-Es-1-Es-5</i>		Exp.		Obs.	Exp.		Obs.	Exp.		Obs.	
Масові	1	81-92-100-100	0,035	0,001	0,006	0,08	0,10	0,15	0,10	0,09	0,12
	2	81-96-91-100	0,001	0,000			0,03	0,06			
	3	81-96-100-100	0,051	0,005		0,13	0,12	0,04	0,10	0,16	0,16
	4	100-92-91-100	0,004	0,001			0,05				
	5	100-92-96-100				0,06	0,03				
	6	100-92-100-100	0,351	0,120	0,118	0,18	0,22	0,29	0,23	0,17	0,18
	7	100-96-91-100	0,006	0,010	0,011		0,06	0,10			
	8	100-96-96-100				0,10	0,03	0,06	0,03	0,06	0,12
	9	100-96-100-100	0,510	0,852	0,854	0,30	0,26	0,21	0,21	0,30	0,24
P			***								
Рідкісні сумарно		0,088	0,028	0,028	0,028	0,09	0,10	0,33	0,22	0,16	
P			***								
Δ-		0,48	0,13	0,12	0,73	0,50	0,38	0,57	0,34	0,37	
Δ+		0,52	0,87	0,88	0,27	0,50	0,62	0,43	0,66	0,63	
P			**				**		**		
n		184	178	178	136	52	52	158	49	49	
Кількість гаплотипів											
Масові		6	5	3	6	9	9	5	6	5	
Рідкісні		6	7	2	30	15	15	43	19	19	
Середня частота гаплотипа											
Масові		0,15	0,20	0,33	0,14	0,10	0,10	0,13	0,13	0,17	
P			**								
Рідкісні		0,01	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	

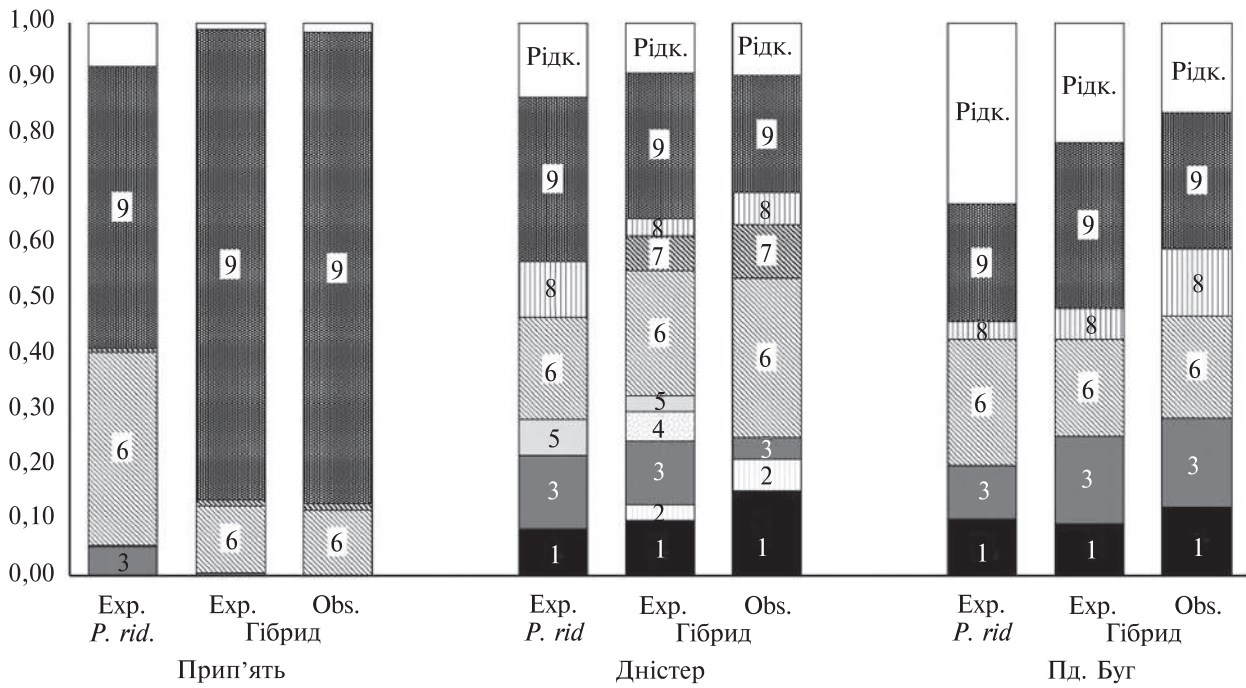


Рис. 1. Очікуваний (Exp.) та спостережений (Obs.) розподіли гаплотипів озерної жаби (*P. rid.*) та гібридної форми *Pelophylax esculentus-ridibundus* у вибірках басейнів Прип'яті, Дністра та Південного Бугу

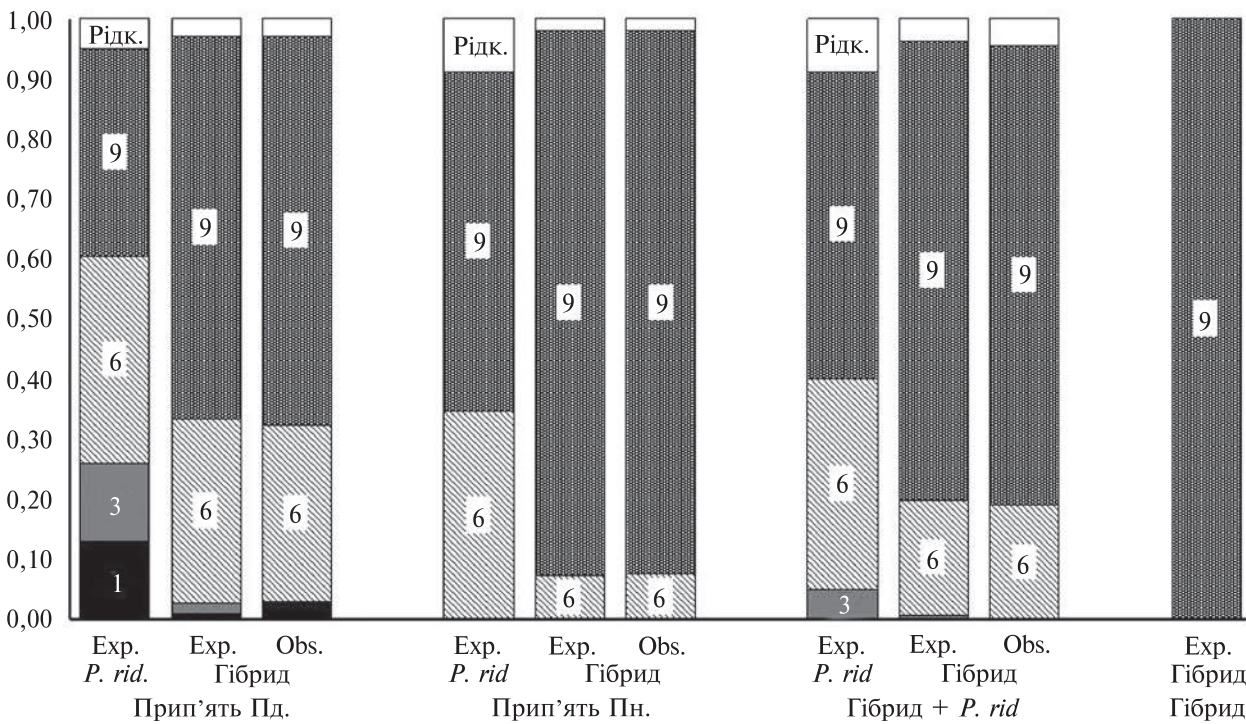


Рис. 2. Очікуваний (Exp.) та спостережений (Obs.) розподіли гаплотипів озерної жаби (*P. rid.*) та гібридної форми *Pelophylax esculentus-ridibundus* у вибірках з різних популяцій басейну Прип'яті

ридної форми ($H_{hapl} = 0,52$, тобто приблизно у 1,4 рази нижчий). Інша ситуація спостерігається у вибірках північної частини басейну, де рівень спадкової мінливості батьківського виду достовірно нижчий, ніж у південній ($H_{hapl} = 0,565$ проти $0,75$, $P > 0,95$), а зниження рівня мінливості гібридної форми більш значне ($H_{hapl} = 0,178$, тобто у 3 рази нижче, ніж у батьківського виду).

Очікуване значення гаплотипічної гетерозиготності батьківського виду ($0,616$) з басейну Прип'яті вище, ніж очікуване ($0,261$) та спостережене ($0,258$) значення цього показника для гібридної форми ($P > 0,999$, табл. 3). Величина H_{hapl} для батьківського виду та для гібридної форми басейнів Дністра та Південного Бугу набуває значень у межах $0,84-0,88$; не демонструючи достовірних відмінностей ні між генетичними формами, ні між вибірками з різних басейнів (табл. 3).

Значення коефіцієнту варіації гаплотипічної гетерозиготності гібридної форми басейну Прип'яті ($141,881$) приблизно у 7 разів вище, ніж для батьківського виду ($21,897$, $P > 0,99$; табл. 3). Значення цього показника для батьківського виду та гібридної форми басейнів Дністра та Південного Бугу набуває значень у межах $8,562-13,42$, не демонструючи достовірних відмінностей ні між генетичними формами, ні між вибірками з різних басейнів (табл. 3).

Спектри гаплотипів геному *P. ridibundus* у батьківського виду та у гібридної форми. Розподіли очікуваних частот гаплотипів *P. ridibundus* у сумарних вибірках батьківського виду та гібридної форми демонструють достовірні відмінності лише для басейну Прип'яті. Це відмінності частот двох масових напівклонів – № 6 та 9, відмінності сумарних частот рідкісних напівклонів ті відмінності сумарних частот напівклонів груп $\Delta-$ та $\Delta+$ (табл. 2, рис. 1).

Порівняння очікуваних частот гаплотипів успадкованого геному у сумарних вибірках батьківського виду та гібридної форми виявило достовірні зміни частот групи $\Delta-$ та достовірне збільшення частоти групи $\Delta+$ (табл. 2, рис. 1). Сумарна частота напівклонів групи $\Delta-$ зменшилась з $0,48$ до $0,13$ для басейну Прип'яті, з $0,73$ до $0,50$ для басейну Дністра та з $0,57$ до $0,34$ для басейну Південного Бугу (в усіх випадках $P > 0,99$). Відповідно сумарна частота напівклонів групи $\Delta+$ достовірно збільшилась.

Порівняння середніх частот масових напівклонів гібридної форми басейну Прип'яті виявило, що спостережене значення цього показника ($0,33$) достовірно вище, ніж очікуване, як для гібридної форми, так і для батьківського виду ($0,15-0,20$, $P > 0,99$, табл. 2).

Генетична диференціація популяції зелених жаб у межах басейну р. Прип'ять. Спектри гаплотипів батьківського виду та гібридної форми з північної та південної частин басейну При-

Таблиця 3. Значення показників мінливості успадкованого геному у вибірках озерної жаби *Pelophylax ridibundus* та напівклонів гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* у басейнах Прип'яті, Дністра, Південного Бугу та Тиси (Mogozov-Leonov, 2017)

Генетична форма	Басейн									
	Прип'ять			Дністер		Пд. Буг		Тиса		
<i>Гаплотипічна гетерозиготність</i>										
	H_{hapl}	n	P	H_{hapl}	n	H_{hapl}	n	H_{hapl}	n	P
<i>P. rid.</i> (Exp.)	0,616	184		0,841	136	0,881	158	0,909	104	
Гібрид (Exp.)	0,261		***	0,86		0,85		0,740		**
Гібрид (Obs.)	0,258	178		0,84	52	0,86	49	0,748	223	
<i>Коефіцієнт варіації гаплотипічної гетерозиготності</i>										
	CV	n	P	CV	n	CV	n	CV	n	P
<i>P. rid.</i>	21,897	184		8,562	136	9,358	158	9,757	104	
Гібрид (Exp.)	141,881	178	**	12,32	52	13,42	49	20,343	223	**

п'яти відрізняються. У сумарній вибірці *P. ridibundus* з північної частини басейну очікувана частота напівклонів № 1, 3 (0,013–0,021) нижча, ніж у вибірці з південної частини (0,13; $P > 0,95–0,999$). Частота гаплотипа № 9, навпаки, у північній частині вища (0,562 проти 0,34, $P > 0,95$, табл. 4, рис. 2). Порівняння вибірок гібридної форми з двох частин басейну Прип'яті також демонструє більшу частоту напівклонів № 10 у північній частині (0,904 проти 0,64, $P > 0,999$; табл. 4).

Сумарні частоти напівклонів груп Δ– та Δ+ також демонструють достовірні відмінності при порівнянні вибірок батьківського виду та гібридної форми. Частота напівклонів групи Δ– у вибірці *P. ridibundus* достовірно вища, ніж у вибірці гібридної форми (0,438 проти 0,75 ($P >$

$> 0,999$) у північній частині басейну та 0,64 проти 0,34 ($P > 0,95$) у південній).

Рівень генетичної мінливості також демонструє залежність від географічної локалізації досліджених вибірок. Значення H_{hapl} обох генетичних форм вище у південній частині басейну, ніж у північній (0,75 проти 0,565 для озерної жаби та 0,52 проти 0,178 для гібридної форми, $P > 0,95–0,999$; табл. 5).

Значення коефіцієнта варіації гаплотипічної гетерозиготності теж демонструють географічну мінливість. Значення H_{hapl} у сумарній вибірці *P. ridibundus* з північної частини басейну Прип'яті більш варіативні, ніж у вибірці з південної частини (18,146 проти 7,28, $P > 0,99$; табл. 5). Порівняння значень коефіцієнта варіації гаплотипічної гетерозиготності

Таблиця 4. Очікувані (Exp.) та спостережені (Obs.) частоти гаплотипів озерної жаби *Pelophylax ridibundus* та гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* у вибірках басейну Прип'яті

Гаплотип		Група популяцій									
		Географічна локалізація						Тип популяції			
		Прип'ять Пн.			Прип'ять Пд.			Гібрид + <i>P. rid.</i>			Гібрид
		<i>P. rid.</i>	Гібрид		<i>P. rid.</i>	Гібрид		<i>P. rid.</i>	Гібрид		
<i>Ldh-B-Alb-Es-1-Es-5</i>		Exp.	Obs.	Exp.	Obs.	Exp.	Exp.	Obs.	Exp., Obs.		
Масові	1 81-92-100-100	0,013		0,13	0,01	0,03	0,035	0,002	0,009		
	2 81-96-91-100			0,01	0,00	0,00	0,001	0,000	0,000		
	3 81-96-100-100	0,021		0,13	0,02	0,00	0,051	0,007	0,000		
	4 100-92-91-100		0,001	0,000	0,02	0,01	0,00	0,004	0,004	0,000	
	6 100-92-100-100	0,347	0,075	0,076	0,34	0,31	0,29	0,351	0,191	0,191	
	7 100-96-91-100		0,006	0,007	0,02	0,02	0,03	0,006	0,014	0,018	
	9 100-96-100-100	0,562	0,904	0,903	0,34	0,64	0,65	0,510	0,764	0,764	1,00
	Рідкісні сумарно	0,057	0,014	0,014	0,01	0,00	0,00	0,042	0,018	0,018	0,00
	Δ–	0,438	0,075	0,076	0,64	0,34	0,32	0,484	0,203	0,200	–
Δ+	0,562	0,925	0,924	0,36	0,66	0,68	0,516	0,797	0,800	–	
P		***		*			**				
n		144	144	144	40	34	34	184	110	110	68
Кількість напівклонів											
Масові		2	2	2	4	4	4	3	2	2	1
Рідкісні		4	4	4	4	4	4	9	6	3	0
Середня частота напівклонів											
Масові		0,472	0,493	0,493	0,25	0,25	0,25	0,319	0,491	0,491	1,00
P								***			
Рідкісні		0,0014	0,004	0,004	0,00	0,00	0,00	0,005	0,003	0,006	0,00

цього показника у басейні Прип'яті демонструють менший масштаб варіації для батьківського виду, ніж для гібридної форми як у північній частині (18,146 проти 179,210, $P > 0,95$), так і в південній (7,28 проти 62,60, $P > 0,95$).

Еволюційні наслідки напівклонального відтворення гібридної форми *P. esculentus-ridibundus*. Отримані дані дозволяють стверджувати, що гібридна форма *P. esculentus-ridibundus* басейнів Прип'яті, Дністра та Південного Бугу характеризується відсутністю універсального еволюційного сценарію. Її еволюція може йти щонайменше за двома різними сценаріями. Перший – це збереження вихідного еволюційного потенціалу (популяції басейнів Дністра та Південного Бугу) (табл. 3, рис. 3). Таке збереження можливе за умови успішного відтворення поліклональної структури гібридної форми на протязі багатьох поколінь.

Другий сценарій – це втрата еволюційного потенціалу, успадкованого від батьківського виду (популяції басейнів Тиси та Прип'яті) (табл. 3, рис. 3). Відсутність або низька частота гібридів F1 неминуче призводить до генетичної ізоляції гібридної форми від батьківського виду. Генофонд гібридної форми, що відтворюється без притоку гібридів F1, існує у вигляді одного або декількох генетично ізольованих напівклонів. Їхнє відтворення є процесом статистичним, що призводить до флуктуацій частот напівклонів та елімінації деяких з них (переважно рідкісних). Зворотню стороною елімінації рідкісних напівклонів є підвищення частоти масових напівклонів. Для природних популяцій клональних генетичних форм взагалі типовою є ситуація, коли генофонд такої форми може бути описано формулою «один-два масових клони та багато рідкісних» (Adamson et al, 2021; Jokela, Dybdahl, Lively, 2009).

Крім того, зміна частот напівклонів у кожній з популяцій відбувається незалежно від інших. Вимирання конкретного напівклона у окремій популяції є необоротним явищем, оскільки може бути компенсованим лише його генеруванням *de novo* завдяки повторній гібридизації батьківських видів. Для популяцій інших клональних форм швидке вимирання одного або декількох клонів та експансія тих клонів, що вижили, є звичайним явищем (Jokela, Dybdahl, Lively, 2009).

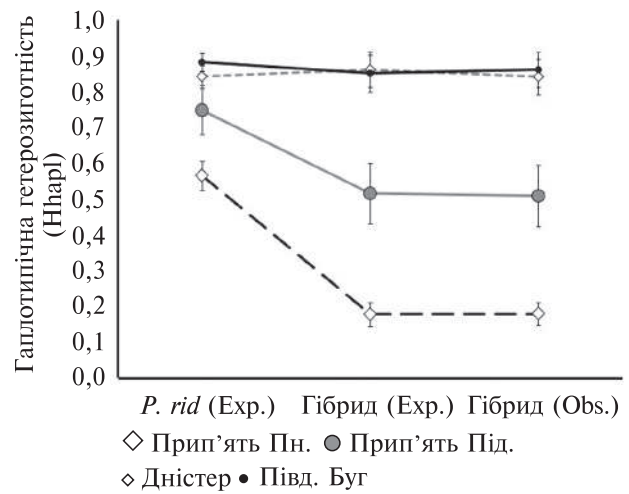


Рис. 3. Значення очікуваної (Exp.) та спостереженої (Obs.) гаплотипічної гетерозиготності (Hnapl) озерної жаби (*P. rid.*) та гібридної форми *Pelophylax esculentus-ridibundus* у північних (Пн.) та південних (Пд.) вибірках басейнів Прип'яті, Дністра та Південного Бугу

У деяких популяціях частота масових напівклонів значно зростає, що призводить до зниження гетерозиготності (популяції північної частини басейну Прип'яті). У деяких популяціях таке зростання є менш виявленим, і зниження гетерозиготності відповідно менш значне (популяції південної частини басейну Прип'яті та басейну Тиси). Як результат, різні популяції гібридної форми з часом зазнають дивергенції, причому універсальною тенденцією є лише вимирання рідкісних напівклонів. Генерація нових напівклонів завдяки мутагенезу може компенсувати таке вимирання лише для клональних форм, що мають високу ефективну чисельність популяцій (Yin et al, 2012). Мінімальна ефективна чисельність такої популяції складає приблизно 500 особин (Ланде, Бэрроуклаф, 1989). Емпіричні дані свідчать, що ефективна чисельність реальних популяцій амфібій не завжди досягає цього значення. Ефективна чисельність досліджених популяцій жаб родини Ranidae коливається не перевищує 24 особин (Ficetola et al, 2010), 200 (Phillipsen et al, 2011) та 570 (Hoffman, Schueler, Blouin, 2004). Оскільки гібридна форма *P. esculentus-ridibundus* може відтворюватись лише за участі особин батьківського виду, це означає, що популяція гібрид-

ної форми чисельністю більше 500 особин має співіснувати з популяцією одного з батьківського виду. Це автоматично встановлює необхідну чисельність популяції зелених жаб не менш як 600–700 особин, що у природі є практично неможливим.

В результаті ми спостерігаємо необоротні зміни значень показників рівня генетичної мінливості гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* — зниження рівня внутрішньопопуляційної мінливості та підвищення рівня міжпопуляційної диференціації. Термінальною стадією еволюції таких популяцій є фіксація одного з напівклонів, що означає нульовий рівень генетичної мінливості та повну втрату еволюційного потенціалу.

Компенсаторна функція батьківського виду у відтворенні гібридної форми P. esculentus-ridibundus. Оскільки до складу практично всіх досліджених гібридних популяцій басейнів Дністра та Південного Бугу входять особини озерної жаби, вплив наявності батьківського виду на рівень спадкової мінливості гібридної форми було проаналізовано для популяцій з басейну Прип'яті. Усі особини гібридної форми у вибірках з популяцій, де батьківський вид не виявлено, несуть масовий гаплотип № 9 (*Ldh-B¹⁰⁰-Alb⁹⁶-Es-1¹⁰⁰-Es-5¹⁰⁰*) (табл. 4). Гібридна форма у вибірках, що містять також особин батьківського виду («Гібрид + *P.rid.*», табл. 4), є поліклональною. При цьому частоти напівклонів демонструють достовірні відмінності між батьківським видом та гібридом (табл. 4, $P > 0,99$). Кількість масових напівклонів у сумарній вибірці гібридної форми зменшується з 3 до 2, а їхня середня частота зростає з 0,319 до 0,491 (табл. 4, $P > 0,999$).

Кількісні показники демонструють залежність рівня мінливості успадкованого геному гібридної форми від типу гібридної популяції. У популяціях типу «Гібрид + *P.rid.*» рівень мінливості гібридної форми ненульовий, хоча є достовірно нижчим, ніж рівень батьківського виду (0,383 проти 0,616; $P > 0,999$, табл. 5). При цьому міжпопуляційна диференціація гібридної форми приблизно у 4 рази більша ($CV_{Hhapl} = 92,889$ проти 21,897, $P > 0,99$). Гібридна форма у популяціях басейну Прип'яті, де батьківський вид не виявлено, має нульовий рівень генетичної мінливості.

Таким чином, рівень генетичної мінливості такої напівклональної форми, як *P. esculentus-ridibundus*, є результатом взаємодії двох антагоністичних процесів — зниження рівня мінливості внаслідок збіднення напівклональної структури та підвищення рівня внаслідок її збагачення. Компенсація втрати еволюційного потенціалу може бути ефективною цілком або частково. У першому випадку (перший еволюційний сценарій) приток широкого спектру напівклонів є достатнім для збереження вихідного рівня генетичного різноманіття. У другому випадку (другий сценарій) приток напівклонів є недостатнім для компенсації зниження рівня генетичного різноманіття (або взагалі відсутнім).

Вибір одного з двох еволюційних сценаріїв, можливих для гібридної форми *P. esculentus-ridibundus*, залежить від притоку до популяції нових напівклонів, що здатні компенсувати їхню елімінацію. Джерелом таких напівклонів можуть бути лише гібридні пари «ставка жаба × озерна жаба». Потомство таких пар — це гібриди F1, що мають рівень генетичної мінливості успадкованого геному, ідентичний батьківському. Тому якщо гібриди F1 становлять значну частину гібридів в цілому — сумарний рівень генетичної мінливості гібридної форми може не відрізнятися достовірно від батьківського. Фактично в даній ситуації генофонд гібридної форми є частиною генофонду батьківського виду.

Очевидно, що наявність у гібридних популяціях батьківського виду є необхідною умовою для генерування гібридів F1. Однак аналіз генетичної структури популяцій зелених жаб показує, що така наявність не є умовою достатньою. Здатність батьківського виду до ефективного відтворення та гібридизації з іншим батьківським видом залежить від умов існування власної популяції. Порівняння кількісних показників генетичної мінливості виду *P. ridibundus* свідчить про те, що умови існування цього виду у різних досліджених регіонах неоднакові (табл. 5, рис. 3). Популяції озерної жаби басейнів Дністра та Південного Бугу характеризуються високим рівнем генетичної мінливості ($H_{hapl} = 0,841-0,881$) та незначною міжпопуляційною диференціацією ($CV_{Hhapl} = 8,562-9,358$, табл. 3, рис. 3). Відповідно

цей батьківський вид у даному регіоні здатен до повної компенсації втрати еволюційного потенціалу у гібридної форми за рахунок регулярної гібридизації з другим батьківським видом та генерування гібридів F1 у достатній кількості.

Популяції озерної жаби басейну Тиси за рівнем мінливості ($H_{hapl} = 0,909$) та міжпопуляційної диференціації ($CV_{H_{hapl}} = 9,757$) не демонструють достовірних відмінностей від популяцій Дністра та Південного Бугу (табл. 3, рис. 3). Однак гібридна форма у популяціях басейну Тиси має нижчий рівень генетичної мінливості та вищу міжпопуляційну диференціацію, ніж батьківський вид, причому наявність у популяціях особин батьківського виду не впливає на рівень генетичної мінливості гібридної форми. Найбільш вірогідне пояснення такої парадоксальної ситуації – це відносна «молодість» гібридної форми у популяціях басейну Тиси. Якщо гібридизація батьківських видів зелених жаб у популяціях басейну Тиси припинилась нещодавно (декілька поколінь тому), то гібридна форма буде демонструвати відносно високий рівень мінливості та незначну міжпопуляційну диференціацію незалежно від наявності батьківського

виду. Нарешті, у басейні Прип'яті популяції озерної жаби мають найнижчий рівень гаплотипічної гетерозиготності ($H_{hapl} = 0,616$, $P > 0,999$) та найбільшу міжпопуляційну диференціацію ($CV_{H_{hapl}} = 21,897$, $P > 0,99$) у порівнянні з популяціями цього виду з інших басейнів. При цьому наявні чіткі відмінності між популяціями зелених жаб з північної та південної частини басейну Прип'яті. Це стосується популяцій як батьківського виду, так і гібридної форми. Популяції виду *P. ridibundus* у південній частині басейну Прип'яті характеризуються відносно високим рівнем гаплотипічної гетерозиготності ($H_{hapl} = 0,75$) та відносно незначним розмахом міжпопуляційної мінливості цього показника ($CV_{H_{hapl}} = 7,28$). Популяції з північної частини даного басейну мають нижчий рівень генетичної мінливості ($H_{hapl} = 0,656$, $P > 0,95$) та вище значення міжпопуляційної мінливості ($CV_{H_{hapl}} = 18,146$, $P > 0,99$). Фактично це означає, що у північній частині басейну Прип'яті озерна жаба *P. ridibundus* існує у вигляді поодиноких генетично збіднених популяцій. За таких умов здатність озерної жаби до успішної гібридизації є значно меншою, ніж у більш сприятливих регіонах. Рідкісні випадки гібридизації

Таблиця 5. Значення показників мінливості успадкованого геному у вибірках озерної жаби *Pelophylax ridibundus* та напівклонів гібридної форми *P. esculentus-ridibundus* у вибірках басейну Прип'яті та Тиси

Гене-тична форма	Географічна локалізація		Прип'ять сумарно				Тиса (Morozov-Leonov, 2017)									
			Тип популяції													
	Прип'ять Пн.		Прип'ять Пд.		Гібрид + <i>P. rid.</i>		Гібрид		Гібрид + <i>P. rid.</i>		Гібрид					
<i>Гаплотипічна гетерозиготність</i>																
	H_{hapl}	n	P	H_{hapl}	n	P	H_{hapl}	n	P	H_{hapl}	n	H_{hapl}	n	P	H_{hapl}	
<i>P. rid.</i>	0,565\$	144		0,75\$	40		0,616	184	***	—	0	0,909	104	**	—	0
Гібрид (Exp.)	0,178	144	***	0,52	34	*	0,383	110		0,00	68	0,71	53		0,76	170
Гібрид (Obs.)	0,180			0,51			0,383			0,00		0,71			0,75	
<i>Коефіцієнт варіації гаплотипічної гетерозиготності</i>																
	CV	n	P	CV	n	P	CV	n	P	CV	n	CV	n	P	CV	n
<i>P. rid.</i>	18,146	144		7,28	40		21,897	184		—	0	9,757	104		—	0
Гібрид (Exp.)	##	144	*	##	34	*	92,889	110	**	0,00	68	42,14	53	**	10,15	170
Гібрид (Obs.)	179,210			62,60												

Примітки. * $P > 0,95$, ** $P > 0,99$, *** $P > 0,999$; ## $P > 0,99$, ### $P > 0,999$; \$ $P > 0,95$.

батьківських видів у північній частині басейну Прип'яті швидше за все відбуваються, оскільки значення гаплотипічної гетерозиготності гібридної форми у даному регіоні є ненульовим (табл. 5, рис. 3). Однак компенсації втрати еволюційного потенціалу подібно до популяцій Дністра та Південного Бугу у популяціях басейну Прип'яті не відбувається.

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. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

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).

REPRODUCTION AND THE EVOLUTIONARY POTENTIAL OF THE HYBRID FORM *PELOPHYLAX ESCULENTUS-RIDIBUNDUS* (AMPHIBIA, RANIDAE) WITHIN THE DRAINAGES OF PRIPYAT, DNISTER AND SOUTHERN BOUG RIVERS

S.Yu. Morozov-Leonov

Schmalhausen Institute of Zoology
B. Khmelnytsky st., 15, Kiev-30, GSP, 01601 Ukraine
E-mail: morleone2000@yahoo.com

The genetic diversity of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* populations and the hemiclinal structure of the hybrid form *Pelophylax esculentus-ridibundus* within the drainages of Prypiat, Dniester and Southern Buh rivers were analyzed. The absence of a single evolutionary scenario for this hybrid form within the borders of the region has been revealed. The conservation of the basic level of parental species evolutionary potential and the interpopulation differentiation of the hybrid form within the drainages of Dniester and Southern Buh rivers was demonstrated. At the same time, in the populations of

P. esculentus-ridibundus from the Prypiat basin, a loss of evolutionary potential was revealed (in the southern part by 31 %, in the northern part by 69 %). It was revealed that the reason for this was the tendency to the extinction of rare haplotypes and the expansion of the mass ones. It was also demonstrated that there was a significant increase (9–10 times) in the interpopulation differentiation of the hybrid form from the Prypiat river drainage compared with sympatric populations of the parental species *P. ridibundus*. It was shown that the evolutionary potential loss of the hybrid form *P. esculentus-ridibundus* accelerated in the absence of parental species, which confirms the hypothesis about regular hybridization as an effective mechanism to compensate for the loss of evolutionary potential.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Adamson K, Laas M, Blumenstein K, Busskamp J, Langer GJ, Klavina D, Kaur A, Maaten T, Mullett MS, Müller MM, Ondrušková E, Padari A, Pilt E, Riit T, Solheim H, Soonvald L, Tedersoo L, Terhonen E, Drenkhan R (2021) Highly clonal structure and abundance of one haplotype characterise the *Diplodia sapinea* populations in Europe and Western Asia. J Fungi <https://doi.org/10.3390/jof7080634>
- De Russo Godoy FM, Lenzi M, Dos Santos Ferreira BH, Da Silva LV, Zanella CM, Paggi GM (2018) High genetic diversity and moderate genetic structure in the self-incompatible, clonal *Bromelia hieronymi* (Bromeliaceae). Bot J Linn <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy037>
- Ficetola GF, Padoa-Schioppa E, Wang J, Garner TWJ (2010) Polygyny, census and effective population size in the threatened frog, *Rana latastei*. Anim Conserv <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00306.x>.
- Hodač L, Klatt S, Hojsgaard D, Sharbel TF, Hörandl E (2019) A little bit of sex prevents mutation accumulation even in apomictic polyploid plants. BMC Evol Biol <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1495-z>.
- Hoffman EA, Schueler FW, Blouin MS (2004) Effective population sizes and temporal stability of genetic structure in *Rana pipiens*, the northern leopard frog. Evolution doi: 10.1111/j.0014-3820.2004.tb00882.x.
- Hotz H, Guex GD, Beerli P, Semlitsch RD, Pru-vost 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 <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2007.00430.x>.
- Janko K, Drozd P, Eisner J (2011) Do clones degenerate over time? Explaining the genetic variability of asexuals through population genetic models. Biol Direct <https://doi.org/10.1186/1745-6150-6-17>.

- Jokela J, Dybdahl MF, Lively CM (2009) The maintenance of sex, clonal dynamics, and host-parasite coevolution in a mixed population of sexual and asexual snails. *Am Nat* <https://doi.org/10.1086/599080>.
- Коґн J, Руслейн J, Паґес J, Котусз J, Халаґка K, Коґчо J, Федорґаґ J, Іакovenko N, Јанко K (2020) No evidence for accumulation of deleterious mutations and fitness degradation in clonal fish hybrids: Abandoning sex without regrets. *Mol Ecol* <https://doi.org/10.1111/mec.15539>.
- Lande R, Berrouklaf Dzh (1989) Effektivnaya chislenost' populyatsii, geneticheskaya izmenchivost' i ikh ispol'zovaniye dlya upravleniya populyatsiyami kn.: Zhiznesposobnost' populyatsiy: Prirodookhrannyye aspekty. Pod. red. M.Suleya M.: Mir 117–157 p.
- Lakin GF (1990) Biometrics. Textbook for biol. specialist. universities, 4th ed., revised. and additional M.: Higher School 352 p. ISBN: 5-06-000471-6.
- Mehmood Y, Sambasivam P, Kaur S, Davidson J, Leo AE, Hobson K, Linde CC, Moore K, Brownlie J, Ford R (2017) Evidence and consequence of a highly adapted clonal haplotype within the Australian *Ascochyta rabiei* population. *Front Plant Sci* <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01029>.
- Morales-Hojas R, Gonzalez-Uriarte A, Alvira Iraizoz F, Jenkins T, Alderson L, Kruger T, Hall MJ, Green-slade A, Shortall CR, Bell JR (2020) Population genetic structure and predominance of cyclical parthenogenesis in the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* in England. *Evol App* <https://doi.org/10.1111/eva.12917>.
- Morozov-Leonov SY (2017) Hemiclone diversity in the hybrid form *Pelophylax esculentus-ridibundus* (Amphibia, Ranidae) from the Tisa river drainage. *Cyt Genet* <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* <https://doi.org/10.3103/S0095452719010092>.
- Mutnale MC, Anand S, Eluvathingal LM, Roy JK, Reddy GS, Vasudevan K (2018) Enzootic frog pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in Asian tropics reveals high ITS haplotype diversity and low prevalence. *Sci Rep* <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28304-1>.
- Nei M, Roychoudhury AK (1974) Sampling variances of heterozygosity and genetic distance. *Genetics* <https://doi.org/10.1093/genetics/76.2.379>.
- Neiman M, Meirmans S, Meirmans PG (2009) What can asexual lineage age tell us about the maintenance of sex? *Ann N Y Acad Sci* <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04572.x>.
- Phillipsen IC, Funk WC, Hoffman EA, Monsen KJ, Blouin MS (2011) Comparative analyses of effective population size within and among species: ranid frogs as a case study. *Evolution* <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01356.x>.
- Vorburger Ch (2001) Fixation of deleterious mutations in clonal lineages: evidence from hybridogenetic frogs. *Evolution* <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00745.x>.
- Vrijenhoek RC, Angus RA, Schultz RJ (1977) Variation and heterozygosity in sexually vs. clonally reproducing populations of *Poeciliopsis*. *Evolution* <https://doi.org/10.2307/2407438>.
- Warren WC, Гарсна-Рі́рез R, Xu S, Lampert KP, Chalopin D, Сту́цк M, Loewe L, Lu Y, Kuderna L, Minx P, Montague MJ, Tomlinson C, Hillier LW, Murphy DN, Wang J, Wang Z, Garcia CM, Thomas GCW, Volff JN, Farias F, Aken B, Walter RB, Pruitt KD, Marques-Bonet T, Hahn MW, Kneitz S, Lynch M, Schartl M (2018) Clonal polymorphism and high heterozygosity in the celibate genome of the Amazon molly. *Nat Ecol Evol* <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0473-y>.
- Xu S, Huynh TV, Snyman M (2022) The transcriptomic signature of obligate parthenogenesis. *Heredity* <https://doi.org/10.1038/s41437-022-00498-1>.
- Yin M, Petrusek A, Seda J, Wolinska J (2012) Fine-scale temporal and spatial variation of taxon and clonal structure in the *Daphnia longispina* hybrid complex in heterogeneous environments. *BMC Evol Biol* <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-12>.

Надійшла в редакцію 26.07.22
Після доопрацювання 13.09.22
Прийнята до друку 18.01.23