

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ УКРАИНЫ
НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
УКРАИНСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УКРАИНСКАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДНЕПРОПЕТРОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ПРИСАМАРСКИЙ МЕЖДУНАРОДНЫЙ БИОСФЕРНЫЙ СТАЦИОНАР им. А. Л. БЕЛЬГАРДА



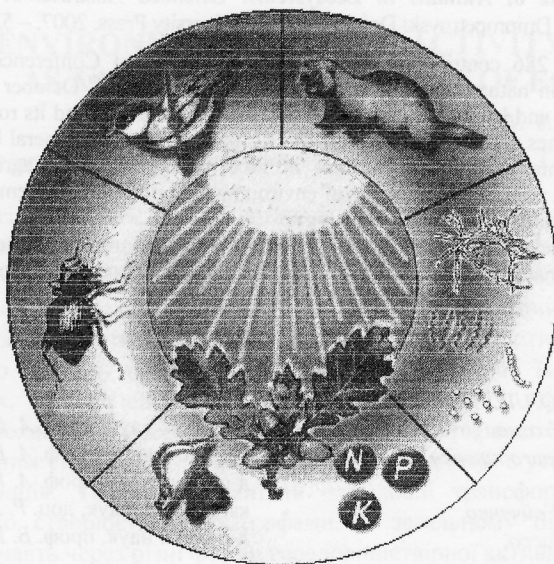
*90-летию
Днепропетровского
национального университета
посвящается*

ZOOCENOSIS-2007

IV МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В ЭКОСИСТЕМАХ

9–12 октября 2007 г., Днепропетровск



Днепропетровск
2007

исследования, причем в весеннее время. Можно лишь предположить, что и для других видов в растительных сообществах, образовавшихся в балке Суры в результате подтопления, создаются неблагоприятные условия обитания.

Авторы искренне благодарны директору заповедника «Белогорье» А. С. Шаповалову за предоставленную возможность проводить исследования в Белгородской области, а заведующему кафедрой зоологии и экологии Днепропетровского национального университета В. Я. Гассо за помощь в проведении отдельных учетов.

УДК 57.011:597.851

ИЕРАРХИЯ УРОВНЕЙ БИОРАЗНООБРАЗИЯ НА ПРИМЕРЕ ГИБРИДОГЕННОГО *RANA ESCULENTA* COMPLEX

М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина,
Харьков, Украина, m_kravchenko@inbox.ru, d_sh@i.ua

THE HIERARCHY OF BIODIVERSITY LEVELS: THE CASE OF HYBRIDOGENETIC *RANA ESCULENTA* COMPLEX

M. A. Kravchenko, D. A. Shabanov

V. N. Karazin Kharkov National University, Kharkov, Ukraine, m_kravchenko@inbox.ru, d_sh@i.ua

Одним из ключевых понятий для современной биологии стало понятие биоразнообразия (Емельянов, 1999; Leveque, Mounolou, 2004). Как и для многих других интегрирующих понятий, для него не существует (и, вероятно, не может существовать) однозначного определения, однако в каждом случае следует по возможности более четко очертить тот смысл, в котором используется этот термин. Не отвергая иные подходы, в настоящей работе данное понятие мы используем для обозначения совокупности отличий между рядоположенными подсистемами в рамках определенной биосистемы. Классическими примерами биоразнообразия – разнообразие генов в генофонде популяции или разнообразие видов в составе сообщества – вполне соответствуют приведенному определению.

Несомненно, что «современные представления о биоразнообразии непосредственно связаны с концепцией уровней организации живого, зиждущейся на системном подходе» (Емельянов, 1999, с. 12). Поскольку биосистемы организованы иерархически, каждому уровню их иерархии соответствует свой уровень биоразнообразия. Необходимо отметить, что создание универсального списка уровней организации биосистем (и, следовательно, уровней биоразнообразия) невозможно. Выделение определенного уровня происходит в том случае, если на нем в результате взаимодействия рассматриваемых подсистем возникает новое (системное, эмергентное) качество. Изучая различные биологические объекты и рассматривая их с различных точек зрения, мы обнаружим различное количество и разный состав уровней организации, на которых происходит возникновение таких новых качеств. Значит, в различных случаях мы будем регистрировать разные «наборы» уровней биоразнообразия.

Рассмотрим это утверждение на примере одной из интереснейших для изучения групп животных фауны Украины – комплекса среднеевропейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex). В его состав входят прудовая (*Rana lessonae* Camerano, 1882) и озерная (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) лягушки, а также их гибрид – съедобная лягушка (*Rana kl. esculenta* Linnaeus, 1758). Родительские виды зеленых лягушек и их гибриды способны населять одни местообитания и совместно размножаться, образуя при этом смешанные популяционные системы (ПС). Существование таких ПС оказывается возможным благодаря мероклональному (частично клональному) наследованию у гибридных лягушек. В ходе гаметогенеза у гибридов одни из родительских геномов могут элиминироваться, а другие (клональные) – переходить в гаметы без рекомбинации.

Для описания воспроизводства в таких системах целесообразно использовать следующую систему записи: геном *R. lessonae* обозначается *L*, геном *R. ridibunda* – *R*. Для указания клонального характера передачи определенного генома его символ заключается в скобки. В таком случае $R(L)$ – диплоидный гибрид, производящий гаметы с геномом *R. lessonae* (клональным геномом) и элиминирующий при гаметогенезе геном *R. ridibunda*. Можно указать, что при совместном размножении гибридов и родительских видов на состав ПС в наибольшей степени влияют скрещивания $RR \times R(L) \rightarrow R(L)$ и $LL \times L(R) \rightarrow L(R)$.

Обозначая типы ПС по начальным буквам входящих в их состав форм лягушек, выделяют их *L*, *R*, *LE*, *RE*, *LR*, *LER* и *E*-типы. Однако разнообразие свойств гибридов в составе ПС увеличивает количество типов ПС. В состав одной группы размножения могут входить гибриды, клонально передающие разные типы геномов (*L*, *R* или *L* и *R* в определенном соотношении; Боркин и др., 2006), а также не только диплоидные, но и триплоидные гибриды (дающие гаплоидные и диплоидные гаметы; например, Plotner, 2005). Гибриды в составе ПС могут быть представлены как обоими полами, так и только самцами или только самками. Все названные особенности гибридов влияют на процессы воспроизводства в ПС и должны отражаться в типологии таких систем. Устойчивое существование сложных многокомпонентных популяционных систем *R. esculenta* complex возможно в случае, если в их состав входят разные линии гибридов, передающие различные клональные геномы. Для большинства таких систем показано, что со временем генетическое разнообразие клональных геномов снижается. В то же время в некоторых популяциях действуют механизмы, позволяющие поддерживать разнообразие клональных геномов на уровне, соответствующем таковому для родительских видов (Межжерин и др., 2007).

Итак, популяционные системы *R. esculenta* complex отличаются по следующим параметрам: видовому составу, плоидности гибридов, характеру гаметогенеза у разных форм гибридов, вовлеченности в передачу гибридных геномов одного или двух полов, уровню генетического разнообразия клональных геномов. В ПС, разнообразие которых кратко охарактеризовано выше, передаются весьма различные клональные геномы. Прежде всего, они отличаются по видовой и, вероятно, половой принадлежности. Кроме того, в некоторых случаях при гаметогенезе гибридов происходит нарушение клональности и образуются рекомбинантные геномы – например, клональные геномы, по большинству маркеров принадлежащие *R. ridibunda*, которые несут некоторые локусы, принадлежащие *R. lessonae* (Межжерин и др., 2005).

Хорошо известен факт пониженной жизнеспособности особей, имеющих два одинаковых клональных генома (возникающих, например, при так называемом гибридолизе: скрещивании $R(L) \times R(L) \rightarrow LL$). Общепризнано, что это – следствие накопления неблагоприятных мутаций в геноме, передающемся без рекомбинации (так называемого храповика Мюллера). У гибридов неблагоприятные изменения в клональном геноме компенсируются благодаря неклональному, рекомбинантному геному. В то же время, во многих ПС зарегистрирована пониженная жизнеспособность гибридов, проявляющаяся, в частности, в нарушениях развития их гонад и в аномалиях гаметогенеза (Plotner, 2005).

Ранее с нашим участием (Шабанов и др., 2006) высказано предположение, что эволюция клональных геномов заключается не только в накоплении неблагоприятных изменений в результате действия храповика Мюллера, но и в выработке приспособлений к клональной передаче. Существенное различие гибридных лягушек по устойчивости развития их гонад, устойчивости продукции гамет и доле анеуплоидных гамет позволяет предположить, что различные клональные геномы отличаются друг от друга с точки зрения эффективности их клональной передачи. Результатом этого отличия должно быть более интенсивное воспроизводство более эффективно передающихся геномов – отбор геномов по эффективности их клональной передачи.

Итак, клональные геномы, передающиеся в ПС *R. esculenta* complex, отличаются по следующим параметрам: видовой принадлежности, полу, наличию инородных фрагментов вследствие рекомбинации, накоплению мутаций вследствие действия храповика Мюллера и, вероятно, наличию специфических адаптаций к клональной передаче.

Сказанное позволяет утверждать, что для *R. esculenta* complex характерны два необычных уровня биоразнообразия: биоразнообразие многовидовых популяционных систем и биоразнообразие клональных геномов. Эти уровни разнообразия дополняют «типичные» уровни – от генетического до видового. Вероятно, аналогичные им уровни могут быть зарегистрированы и у других групп, характеризующихся гибридизацией и мероклональным наследованием.

УДК 597.851:591.4

СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ ХАРАКТЕРИСТИК ЗАВЕРШИВШИХ МЕТАМОРФОЗ ОСТРОМОРДЫХ ЛЯГУШЕК (*RANA ARVALIS*) ЮЖНОЙ, ЦЕНТРАЛЬНОЙ И СЕВЕРНОЙ ПОПУЛЯЦИЙ

С. М. Ляпков, М. Б. Корнилова

Московский государственный университет, Москва, Российская Федерация, lyapkov@mail.ru

THE VARIATION COMPONENTS OF METAMORPH TRAITS IN MOOR FROGS (*RANA ARVALIS*) FROM NORTHERN AND SOUTHERN POPULATIONS

S. M. Lyapkov, M. B. Kornilova

Moscow State University, Moscow, Russia, lyapkov@mail.ru

Характеристики жизненных циклов видов амфибий, широко распространенных в умеренной зоне, зависят от климатических факторов, прежде всего – длительности сезона активности, а также от влияния родителей, то есть генетических и негенетических эффектов (обзор см. Laugen et al., 2005). Общепринято мнение, что адаптации в различных частях ареалов таких видов формируются под влиянием отбора против градиента условий среды и что показателем силы влияния отбора является величина аддитивной компоненты изменчивости данного признака (Berven, Gill, 1983).

Задачами этой работы было 1) сравнить признаки завершивших метаморфоз особей трех популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842), местообитания которых расположены вдоль градиента снижения длительности сезона активности, с юго-запада на северо-восток; 2) оценить для каждого из признаков направление отбора, обуславливающего адаптивные процессы происходящие в географически удаленных популяциях.

Взрослых остромордых лягушек собирали весной в нерестовых водоемах трех различных регионов: 1. Беларусь, Минская область, Копыльский район, окрестности села Конюхи (далее для краткости – Минск), 53°09' с. ш., 27°26' в. д.; 2. Российская Федерация, Московская область, Звенигородская биостанция МГУ (далее – ЗБС), 55°44' с. ш., 36°51' в. д.; 3. Кировская область (далее – Киров), 58°40' с. ш., 49°05' в. д. В лабораторных условиях фрагменты кладок каждой из двух самок оплодотворялись суспензией семенников каждого из двух самцов. В каждом из таких сочетаний получено, соответственно, четыре группы полных сибсов. После выклева по 20 личинок рассаживали в одинаковые аквариумы с объемом воды 18 л, каждую группу полных сибсов выращивали в двух аквариумах (повторностях). По завершении метаморфоза у каждой особи измеряли длину тела (далее для краткости – *SM*, мм), по датам оплодотворения и промера определяли время развития (*LP*, сутки), и вычисляли скорость роста (*GR*), равную *SM/LP*. Для выделения компонент фенотипической изменчивости (*V*) в каждой популяции сначала оценивали влияние самцов, самок и повторности, с помощью дисперсионного анализа (модуль Variance Components в пакете STATISTICA 6.0). Далее применяли общепринятые в количественной генетике оценки (Falconer, Mackay, 1996): аддитивная генетическая изменчивость $VA = 4 V$ (самцы); неаддитивная изменчивость $VN = 4 V$ (самцы × самки); материнский эффект $VM = V$ (самцы) – V (самки); средовая изменчивость $VE = V(\text{error}) - 1/2 VA - 3/4 VN$. Генетические

Корнєєва І. А. Гельмінтофауна та гельмінтоценози свійських гусей у Дніпропетровській області	341
Кузнецов В. Л., Бондарев В. Ю. Распространение иксодовых клещей (Ixodidae) в Луганской области	343
Луїнін М. С., Горбань В. В., Воронова Н. В. Морфологічні особливості популяцій іксодових кліщів Запорізької області	343
Мутушева А. Т. Эколого-фаунистические особенности кровососущих комаров комплекса <i>Aedes cantans</i> в условиях среднего течения Иртыша	344
Николаева Н. В. Изменения фауны кровососущих комаров Урала и Западной Сибири как реакция на трансформацию среды	347
Панченко А. А. Биоразнообразие мошек (Diptera, Simuliidae) правого истока реки Кальмиус (Украина, Донецкая область)	349
Самсонов А. В., Ильченко А. А. О случае массового летального исхода овец и ягнят от иксодовых клещей	351
Соусь С. М. Концепция формирования паразитофауны рыб в озерах с цикличностью обводнения (на примере озера Сартлан, юг Западной Сибири)	353
Федина Е. М., Янчуревич О. В. Вишн (Anoplura) грызунов природных и антропогенно-трансформированных ландшафтов Мостовского района Гродненской области	354
Шендрик Л. І., Бойко О. О. Знезараження гною, як метод боротьби зі стронгілятозами худоби	355
Шендрик Л. І., Бойко О. О. Рівень зараженості худоби стронгілятозами на території Васильківського району Дніпропетровської області	356
BATRACHOLOGY AND HERPETOLOGY	
БАТРАХОЛОГІЯ ТА ГЕРПЕТОЛОГІЯ	
БАТРАХОЛОГИЯ И ГЕРПЕТОЛОГИЯ	
Акуленко Н. М. Пігментні клітини кровотворних органів як резерв адаптивних реакцій (преадаптація) для видів-синантропів	358
Вершинин В. Л. Морфологические девиации в популяциях травяной лягушки (<i>Rana temporaria</i>) на урбанизированных территориях: спектр и частота	360
Гаспо В. Я. Видовий склад батрахо- та герпетофауни ландшафтного заказника «Межиріччя» (Дніпропетровська область)	361
Горбань Л. І. Земноводні родини ротухових Bufonidae в умовах Східно-Європейського зоогеографічного округу України	362
Жукова Т. І., Пескова Т. Ю. Гибель земноводных на автодороге в пригороде города Краснодар	364
Ищенко В. Г. Популяционная структура амфибий. Современные проблемы	366
Залипуха І. Н., Мисюра А. Н. Содержание микроэлементов в органах и тканях озерной лягушки из водоемов с различной степенью загрязнения отходами предприятий по добыче и переработке урановой руды	370
Кабардинская А. А. Содержание микроэлементов в органах и тканях озерной лягушки из различных по степени загрязнения биотопов Пятихатского района Днепропетровской области	372
Клименко Е. Ю., Гаспо В. Я., Недзвецкий В. С. Нарушения астроглиального цитоскелета мозга прыткой ящерицы как биомаркер состояния популяций в условиях промышленного загрязнения биогеоценозов	374
Кориунов А. В. Биотопическое распределение популяционных систем зеленых лягушек (<i>Rana esculenta</i> complex) в Харьковской области	376
Котенко Т. І., Зиненко А. І. Влияние техногенного подтопления на герпетокомплекс ямской степи (Белгородская область, Российская Федерация)	378
Кравченко М. А., Шабанов Д. А. Иерархия уровней биоразнообразия на примере гибридогенного <i>Rana esculenta</i> complex	381