

ТРЕТИЙ СЪЕЗД  
ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА  
ИМЕНИ А. М. НИКОЛЬСКОГО

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского.

СПб: 2008. 468 с.

Сборник содержит материалы докладов и стендовых сообщений, представленных на Третьем съезде Герпетологического общества им. А. М. Никольского, который состоялся в г. Пущино (Московской обл.) 9—13 октября 2006 г.

Издание предназначено для специалистов-герпетологов, зоологов широкого профиля (экологов, морфологов, систематиков, специалистов в области охраны природы), студентов биологических специализаций и преподавателей биологических факультетов высших учебных заведений.

Редакционная коллегия сборника:

Н. Б. Ананьева, И. Г. Данилов, Е. А. Дунаев, В. Г. Ищенко,  
Г. А. Лада, С. Н. Литвинчук, В. Ф. Орлова, Э. М. Смирин,  
Б. С. Туниев, Р. Г. Халиков

ISBN 978-5-98092-021-0

© Герпетологическое общество им. А. М. Никольского, 2008  
© Зоологический институт Российской академии наук, 2008

**ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ  
*Rana esculenta* COMPLEX КАК ОСОБЫЙ ТИП  
 ПРОЦЕССОВ ЕСТЕСТВЕННОГО РАЗВИТИЯ**

**М. А. Кравченко**

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина

**A TRANSFORMATION OF POPULATION SYSTEMS  
 OF THE *Rana esculenta* COMPLEX AS A SPECIAL CLASS OF PROCESSES  
 OF NATURAL DEVELOPMENT**

**M. A. Kravchenko**

V. N. Karazin Kharkiv National University

---

In this article, changes structure of population systems (PS) of European water frogs are described. These PS include two species (*Rana lessonae* and *Rana ridibunda*), and their meroclonal hybrids (*R. esculenta*). They differ in quantity of chromosomal sets and genetical structure of gametes. It is come out with the assumption that the PS structure of European water frogs reflects a result of their local evolution and frequency-dependent selection of the hybrid lines, which produce different classes of gametes. The PS transformations, in that case, can be considered within series of other processes of natural development (onthogenesis, philogenesis, succession etc). The diversity of the PS structure can be explained by different independent ways selected by frogs in different localities to search some steady state of their PS.

---

В состав *Rana esculenta* complex входят прудовая (*R. lessonae* Cramerano, 1882) и озерная (*R. ridibunda* Pallas, 1771) лягушки, а также их гибрид — съедобная лягушка (*R. esculenta* Linnaeus, 1758). Для гибридных лягушек характерна передача родительских геномов без рекомбинации (клонально). Родительские виды и их разнообразные гибриды (в частности, как ди-, так и триплоидные) способны населять одни местообитания и совместно размножаться, образуя при этом многокомпонентные популяционные системы (ПС).

ПС *R. esculenta* complex можно классифицировать, обозначая заглавными буквами видовых имен набор основных форм лягушек в их составе (Uzzel, Berger, 1975; Лада, 1995). Так, выделяют L-, R-, E-, L-R-, L-E-, R-E-, и R-E-L-типы ПС. Приведенная классификация не исчерпывает разнообразия таких ПС. Например, можно выделить такие подтипы ПС, включающие в себя гибридных лягушек (Лада, 1995):

Е-тип — «чистые» ПС гибридов из диплоидов обоих полов;

Et-тип — ПС гибридов из ди- и триплоидов;

R-E<sub>m</sub>-тип (R-E<sub>f</sub>-тип) — ПС из *R. ridibunda* и самцов (самок) *R. esculenta* и т. д.

Необходимое условие существования ПС, включающих исключительно гибридов — разнообразие линий гибридов в их составе. Так, для вос-

производства ПС «чистого» Е-типа необходимо, чтобы в ее состав входили как минимум две различные линии гибридов, одна из которых должна клонально передавать геном *R. lessonae*, а другая — геном *R. ridibunda*.

Сравнивая различные типы ПС *R. esculenta* complex, следует отметить, что не все из них одинаково стабильны. В качестве примера можно рассмотреть ПС из родительского вида (например, *R. ridibunda*) и одной формы гибридов. В простейшем случае, входящие в состав такой системы гибриды могут клонально передавать или геном *R. ridibunda*, или геном *R. lessonae*. Первый случай можно обозначить как производство конспецифичных (аналогичных родительскому виду) гамет, а второй — как производство гетероспецифичных (комплементарных с точки зрения появления гибридов в потомстве) гамет (Шабанов и др., 2006). Гибриды с конспецифичными гаметами будут исчезать при скрещивании с родительским видом (в потомстве окажутся только особи родительского вида), а с гетероспецифичными — увеличивать свою долю в ПС. Действительно при скрещивании *R. ridibunda* с гибридами, которые клонально передают геном *R. lessonae*, все потомство будет гибридным и передавать далее тот же клональный геном.

Гибридолизом названо (Plötner, 2005) появление особей родительского вида при скрещивании друг с другом гибридов, производящих одинаковые гаметы. Возникающие в результате гибридолиза особи получают два клональных генома. «Храповиком Мюллера» назван феномен накопления неблагоприятных изменений в геномах, которые передаются из поколения в поколение без рекомбинации (Хедрик, 2003). В результате действия храповика Мюллера особи, выщепляющиеся при гибридолизе, зачастую оказываются нежизнеспособными (Plötner, 2005). По мере увеличения в ПС доли гибридов, клонально передающих один и тот же геном, гибель гибридолизных особей будет все существенней снижать популяционное воспроизводство. Этот эффект может компенсироваться благодаря усложнению состава ПС. Для описания этого рассмотрим динамику трехкомпонентной ПС из родительского вида и двух линий диплоидных гибридов — с конспецифичными и гетероспецифичными гаметами (рис. 1).

Фазовое пространство (совокупность возможных состояний) такой модели можно представить в виде прямоугольного треугольника, в прямом углу которого находится популяция родительского вида, а на гипотенузе располагаются «чистые» ПС Е-типа, из двух форм гибридов в разных сочетаниях.

Реакция такой ПС на изменение ее состава зависит от ее состояния. Например, при попадании в популяцию родительского вида гибридов с конспецифичными гаметами (переход, обозначенный на рис. 1 как «а.») система вернется в исходное состояние (б.) уже в следующем поколении. Напротив, попадание гибридов с гетероспецифичными гаметами (в.) вызовет процесс повышения их доли в ПС (г.). Можно считать, что популяция родительского

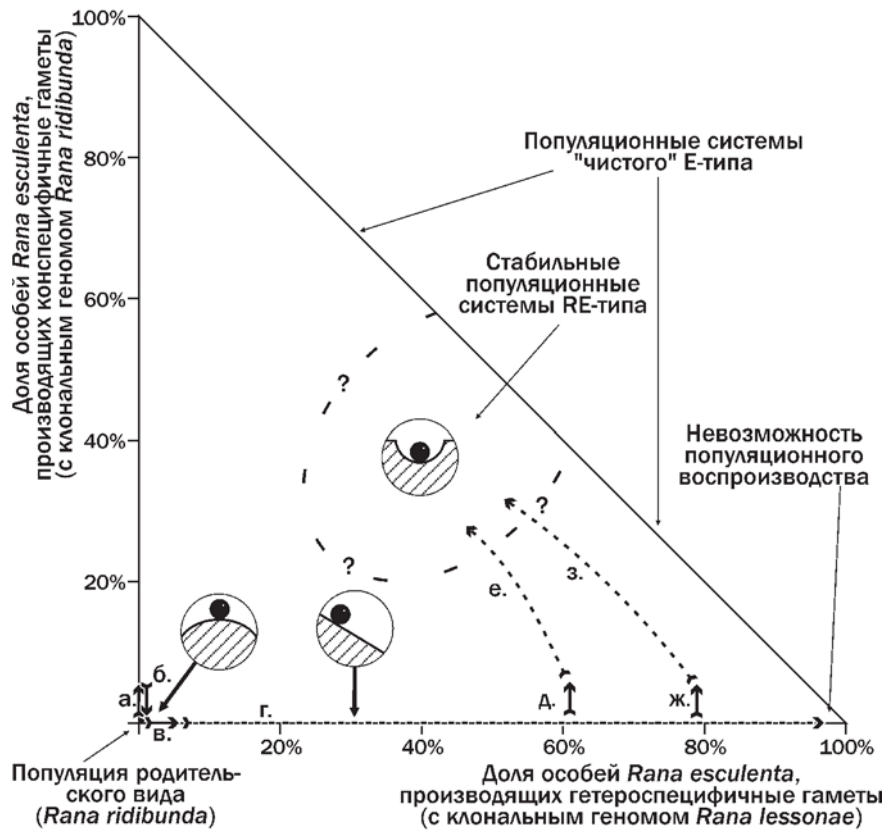


Рис. 1. Фазовое пространство состояний популяционной системы (ПС) из родительского вида (*R. ridibunda*) и двух различных линий гибридов. Обсуждаемые в тексте преобразования обозначены строчными буквами; физические аналогии устойчивости или неустойчивости ПС изображены в кругах-врезках».

вида находится в неустойчивом состоянии, а ПС с возрастающей долей гибридов с гетероспецифичными гаметами — в переходном. Возрастание доли гибридов с конспецифичными гаметами приведет к снижению эффективности популяционного воспроизводства вследствие нежизнеспособности особей, возникающих при гибридолизе. Однако такое возрастание приведет и к изменению характера частотнозависимого отбора. В этих условиях попадание в популяцию гибридов с гетероспецифичными родительскому виду гаметами (д., ж.) может вызвать переход ПС (е., з.) в стабильное состояние. В стабильном состоянии (родительский вид + разные линии гибридов) может быть найдено соотношение частот компонентов, которое при имеющейся системе скрещиваний будет воспроизводиться из поколения в поколение, возвращаясь к норме при отклонениях.

Наконец, некоторые из состояний описываемой на рис. 1 ПС не могут возникнуть естественным путем. Это относится, например, к ПС из родительского вида и значительной доли гибридов с конспецифичными ему гаметами.

Приведенные рассуждения дают основания предполагать возможность изменения состава ПС в одном местообитании во времени. Такие феномены регистрировались рядом авторов (Holenweg Peter et al., 2002; Vorburger, Reyer, 2003; Межжерин и др., 2005). Один из таких примеров — изменение лягушек Иськова пруда в окрестностях биостанции Харьковского университета. В 1995—1996 гг. Г. А. Лада (1998) обнаружил здесь «чистую» ПС E-типа из гибридов обоих полов. В 2006 году эта система перешла к R-E-типу, состоит почти исключительно из гибридных диплоидных самцов и зависит в своем воспроизводстве от миграции единичных самок *R. ridibunda* из других местообитаний (Шабанов и др., 2006).

На основании таких данных харьковские батрахологи предложили общую «карту» (рис. 2) возможных преобразований ПС *R. esculenta* complex (Шабанов и др., 2006). «Карта» упрощена, так как не учитывает ассортативности в скрещиваниях, различий мужских и женских клональных геномов, влияния местообитаний, а также наличия гибридных особей, способных одновременно производить гаметы обоих родительских видов (Боркин и др., 2005). В рамках «карты» не рассматривается происхождение различных клональных линий гибридных форм и источник их появления в изучаемой популяционной системе.

Преобразования ПС на рис. 2 отличаются по своему характеру. Некоторые из них являются результатами случайных отклонений, компенсируемых дальнейшим развитием системы. Таков переход, показанный пунктирной стрелкой, и таковы многие из воздействий, оказываемых на ПС на других этапах. Пользуясь терминологией рациональной природоохранной этики (Кравченко, Шабанов, 2005), эти процессы можно считать стохастическими. Большинство показанных на рис. 2 преобразований — результат закономерного развития ПС, зависящего от свойств клонально передающихся геномов и других факторов (сплошные стрелки на схеме). Эти процессы можно считать детерминированными. Наконец, третья группа преобразований отражает приобретение ПС устойчивого состояния (полужирные стрелки на схеме). На эти переходы влияют и случайные факторы (появление новых линий гибридов), и внутренняя логика развития самих популяционных систем. Такие преобразования ведут к новому качеству ПС, и их невозможно предсказать заранее. Их можно считать эмергентными. Вероятно, непредсказуемость таких переходов является одним из факторов, объясняющих высокое разнообразие ПС лягушек E-типа, регистрируемое в естественных местообитаниях (Christiansen e.a., 2005).

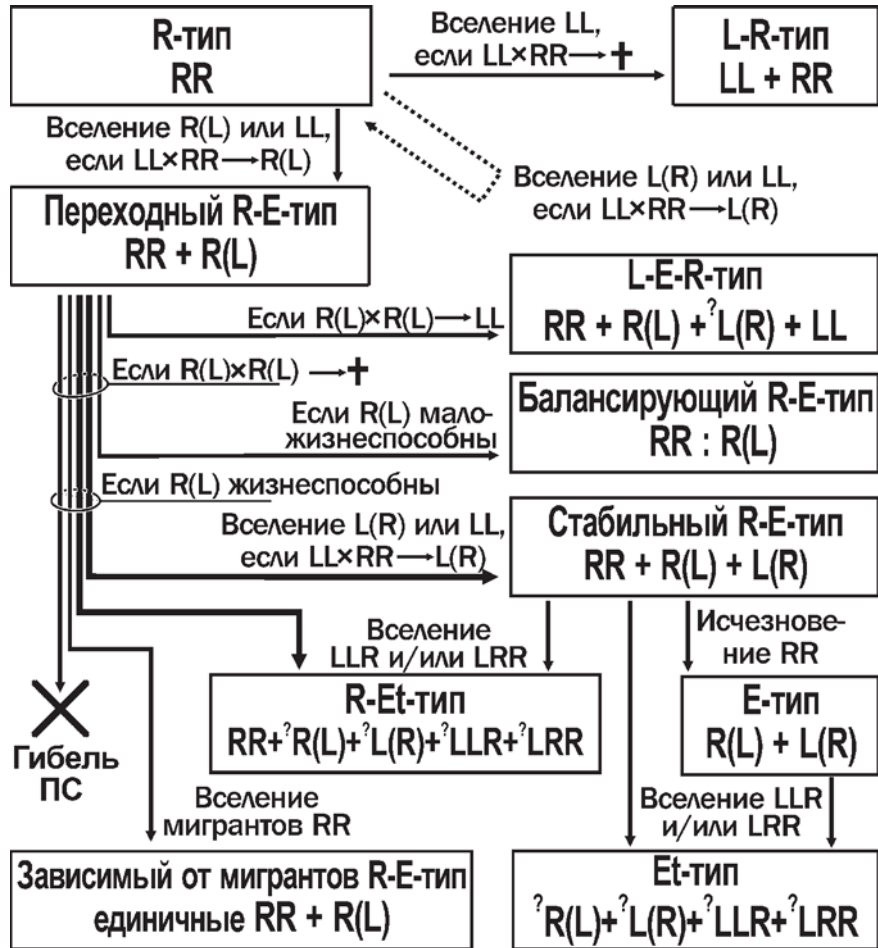


Рис. 2. «Карта» возможных путей трансформации популяционных систем *R. esculenta* complex, начинающихся с популяции *Rana ridibunda* (по: Шабанов и др., 2006, с изменениями). В обозначениях генотипов гибридных лягушек клональный геном взят в скобки (например, R(L) – диплоидные гибриды, клонально передающие геном *Rana lessonae*).

Наличие определенной непредсказуемости ставит преобразование ПС зеленых лягушек в один ряд с такими процессами естественного развития, как онтогенез, сукцессия и филогенез.

Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Шабанов Д. А., 2005. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на Востоке Украины // Материалы Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства. Київ: Зоомузей ННПМ НАНУ. С. 23—26.

- Кравченко М. А., Шабанов Д. А., 2005. Оценка уникальности популяций *Bufo viridis* Laurenti, 1768 (Amphibia, Anura) с точки зрения рациональной экологической этики // Вісник Дніпропетровського університету. № 3/2. С. 91—95.
- Лада Г. А., 1995. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов. С. 88—109.
- Лада Г. А., 1998. О необходимости сохранения уникальных «чистых» популяций диплоидной съедобной лягушки (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758) в Белгородской и Харьковской областях // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов. Пенза. С. 333—335.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Некрасова О. Д., Куртяк Ф. Ф., Жалай Е. И., 2005. Пространственная структура гибридогенного комплекса зеленых лягушек *Rana esculenta* (Anura, Ranidae) на территории Украины // Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства. Київ: Зоомузей ННПМ НАНУ. С. 110—144.
- Хедрик Ф., 2003. Генетика популяций. М.: Техносфера. 592 с.
- Шабанов Д. А., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Кравченко М. А., Мазена Г. А., 2006. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы // Вісник ХНУ ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. Вип. 3 (№ 729). С. 208—220.
- Christiansen D. G., Fog K., Pedersen B. V., Boomsma J. J., 2005. Reproduction and hybrid load in all-hybrid populations of *Rana esculenta* water frogs in Denmark // Evolution. V. 59. № 6. P. 1348—1361.
- Holenweg Peter A.-K., Reyer H.-U., Abt Tietje G., 2002. Species and sex ratio differences in mixed populations of hybridogenetic water frogs: the influence of pond features // Ecoscience. V. 9. P. 1—11.
- Plötner J., 2005. Die westpaläarktischen Wasserfrösche. Bielefeld: Laurenti-Verlag. 161 s.
- Uzzell T. M., Berger L., 1975. Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and their hybridogenic associate *Rana esculenta* // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. V. 127. P. 13—24.
- Vorburger C., Reyer H.-U., 2003. A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs? // Conservation Genetics. Vol. 4. P. 141—155.



К изучению питания обыкновенной чесночницы <i>Pelobates fuscus</i> <i>А. С. Климов, М. Н. Цуриков</i> .....	172
Правило изменчивости крестца у <i>Xenopus laevis</i> (Anura, Pipidae) в условиях нормального и аберрантного развития конечностей <i>Е. Е. Коваленко</i> .....	176
Особенности завершивших метаморфоз травяных лягушек южных и северных популяций <i>М. Б. Корнилова, И. А. Сербинова, С. М. Ляпков</i> .....	185
Структура трофических отношений в островном зооценозе: доминирование обыкновенной гадюки <i>А. В. Коросов, С. Н. Фомичев</i> .....	191
Распространение и биотопическое распределение популяционных систем зеленых лягушек ( <i>Rana esculenta</i> complex) в Харьковской области <i>А. В. Коршунов</i> .....	198
Преобразование популяционных систем <i>Rana esculenta</i> complex как особый тип процессов естественного развития <i>М. А. Кравченко</i> .....	204
Земноводные волжских островов Куйбышевского водохранилища в границах Ульяновской области <i>В. А. Кривошеев</i> .....	210
Строение и развитие крестцового отдела позвоночника у <i>Hymenochirus boettgeri</i> (Anura, Pipidae) <i>Ю. И. Кружкова</i> .....	215
Использование величины флуктуирующей асимметрии анальных пор для оценки антропогенного воздействия на популяцию песклявого геккончика ( <i>Alsophylax pipiens</i> ) в Богдинско–Баскунчакском заповеднике <i>К. А. Кудрявцева, Г. В. Плынова</i> .....	222
Изменчивость развития и роста сибирского углозуба, <i>Salamandrella keyserlingii</i> (Caudata, Amphibia) <i>В. Н. Куранова, Е. В. Фокина</i> .....	227
Географическая изменчивость съедобной лягушки <i>Rana esculenta</i> на территории Русской равнины <i>Г. А. Лада</i> .....	234
Микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна <i>Н. А. Литвинов, С. В. Ганищук</i> .....	242