

## СРЕДНЕЕВРОПЕЙСКИЕ ЗЕЛЕННЫЕ ЛЯГУШКИ (ГИБРИДОГЕННЫЙ КОМПЛЕКС *RANA ESCULENTA*): ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ

Г.А. Лада

Среднеевропейские зеленые, или водные, лягушки, к которым относятся съедобная лягушка (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758), озерная лягушка (*R. ridibunda* Pallas, 1771) и прудовая (*R. lessonae* Camerano, 1882), ныне объединяемые под названием *R. esculenta* – комплекс - уже около 240 лет привлекают внимание зоологов. Новый этап в изучении этих животных начался около 30 лет назад и связан с работами польского зоолога Л. Бергера (Berger, 1967, 1968), который, на основании экспериментов по скрещиванию разных форм зеленых лягушек, показал, что *R. ridibunda* и *R. lessonae* являются обычными менделеевскими видами, а *R. esculenta* образуется в результате их гибридизации. Это открытие, подтвержденное методом электрофореза белков (Tunner, 1970; Engelmann, 1972), вызвало настоящий «бум» в изучении зеленых лягушек. Вскоре выяснилось, что *R. esculenta* является не скоплением обычных гибридов F<sub>1</sub> постоянно образующихся путем гибридизации родительских видов, а продуктом уже прошедшей гибридизации. Оказалось, что данная форма характеризуется необычным полуклональным типом размножения, получившим название «гибридогенез» (Tunner, 1974) или «кредитогенез» (Боркин, Даревский, 1980), благодаря которому она может сосуществовать в смешанных популяционных системах лишь с одним из родительских видов, тогда как для образования обычных гибридов требуется два родителя. Известны также «чистые» популяции *R. esculenta*, часть особей в которых, как правило, составляют триплоиды (Gunter, 1975). Указанные особенности позволяют рассматривать *R. esculenta*-комплекс как интересную модель неортодоксального видообразования (Боркин, Даревский, 1980).

К сожалению, подавляющая часть из огромного большинства работ, посвященных этой интереснейшей проблеме, опубликована в изданиях, почти недоступных широкому кругу российских биологов, в частности тем, кто работает в провинциальных научных и учебных заведениях в условиях дефицита научной литературы. Исключением являются статьи Александровской (1976), Бергера (1976), Боркина и Даревского (1980), Боркина (1983), Боркина и др. (1987), Виноградова и др. (1988), опубликованные в доступных научных журналах.

В настоящей статье автор, на основании своих 12-летних (1983 – 1994 гг.) исследований зеленых лягушек в областях Центрального Черноземья и ознакомления с обширной специальной литературой, делает попытку изложить современные представления о комплексе *R. esculenta* на уровне, доступным для студента биологической специальности университета (пединститута).

В статье использованы следующие условные обозначения размерных признаков лягушек (Бергер, 1976; Банников и др., 1977; Тарашук, 1985) и статистических показателей (Лакин, 1990): Т – длина голени, D.p. – длина первого пальца задней лапки, С<sub>1</sub> – длина внутреннего пяточного (метатарзального) бугра, С<sub>s</sub> – длина задней лапки, min-max – минимальное и максимальное значение признака,  $\bar{X} \pm m$  – средняя арифметическая и ее ошибки, s – среднее квадратическое отклонение.

### Методы идентификации зеленых лягушек

Для определения видовой принадлежности зеленых лягушек используются различные методы – морфологические, цитологические, биохимические и биоакустический.

Морфологические методы. Наиболее доступны и привычны большинству зоологов. Все три формы зеленых лягушек довольно четко различаются по таким внешним морфологическим признакам, как форма и относительные размеры внутреннего пяточного (метатарзального) бугра (рис.1), относительная длина голени (рис.2), окраска резонаторов самцов (белая или желтовато-белая у прудовых, светло-серая у съедобных и темно-серая у озерных лягушек).

Хорошие результаты дают некоторые индексы – соотношение размерных показателей, отражающие пропорции тела. В качестве примера можно привести значения индексов  $T/C_1$  и  $D.p./C_1$  у трех форм зеленых лягушек из Центрального Черноземья (табл. 1). Попутно отметим, что, с учетом характерного для зеленых лягушек полового диморфизма, данные о самцах и самках следует рассматривать отдельно.

Хаммер (Hammer, 1979) предложил использовать новый обобщенный индекс  $T/C_1 + D.p./C_1$ , а Таращук (1985) рекомендует другой индекс  $T/C_1 \times D.p./C_1 \times T/C_s$ .

Для идентификации зеленых лягушек можно использовать и особенности внутренней морфологии, например, остеологические показатели: известно, что все три формы различаются по деталям строения лобнотеменных и повздошных костей (Bohme, Gunther, 1979). Этот метод оказался очень полезным для определения ископаемых остатков зеленых лягушек.

Несмотря на доступность и простоту в использовании, морфологические методы идентификации зеленых лягушек имеют некоторые серьезные недостатки. Все найденные различия между формами носят статистический характер, т.е.

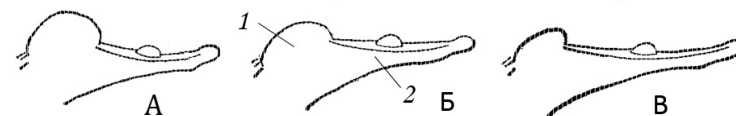


Рис. 1. Сравнение формы и относительного размера внутреннего пяточного (метатарзального) бугра прудовой лягушки (*R. lessonae*) (А), съедобной (*R. esculenta*) (Б) и озерной лягушки (*R. ridibunda*) (В) (по Банникову и др., 1977): 1 – внутренний пяточный бугор, 2 – первый палец задней лапки.

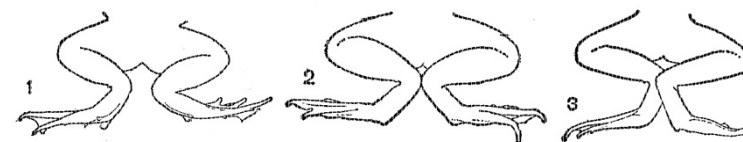


Рис. 2. Сравнение относительной длины голени у трех форм зеленых лягушек (по Банникову и др., 1977): 1 – прудовая лягушка (*R. lessonae*) – голеностопные сочленения не соприкасаются; 2 – съедобная лягушка (*R. esculenta*) – голеностопные сочленения соприкасаются; 3 – озерная лягушка (*R. ridibunda*) – голеностопные сочленения заходят друг за друга

средние арифметические показатели используемых диагностических признаков достоверно различаются, и крайние значения признаков у близких форм перекрываются. Иногда встречаются особи с промежуточными характеристиками. Дополнительные сложности создают трипloidные особи *R. esculenta* (если, конечно, они используются в популяции), которые могут быть морфологически близки к особям одного из родительских видов (Gunther, 1975). Поэтому для полной уверенности в правильности морфологического определения необходимо подтверждение с помощью более точного метода цитологического или биохимического.

Цитологические методы. Сравнительно-кариологический анализ связан с определенными сложностями, так как кариотипы всех форм зеленых лягушек сходны по числу  $2n = 20$

Табл. 1

Сравнение *R. lessonae* (188 ♂♂ и 91 ♀♀), *R. esculenta* (58 ♂♂ и 10 ♀♀) и *R. ridibunda* (57 ♂♂ и 31 ♀♀ из Центрального Черноземья по 2 диагностическим морфологическим признакам)

| Форма               | Пол | min-max      | X ± m         | s    |
|---------------------|-----|--------------|---------------|------|
| T/C <sub>1</sub>    |     |              |               |      |
| <i>R. lessonae</i>  | ♂♂  | 4,96 – 7,32  | 6,11 ± 0,028  | 0,38 |
|                     | ♀♀  | 4,64 – 7,03  | 6,15 ± 0,050  | 0,44 |
| <i>R. esculenta</i> | ♂♂  | 5,72 – 9,08  | 7,24 ± 0,076  | 0,58 |
|                     | ♀♀  | 5,84 – 9,95  | 7,31 ± 0,340  | 1,07 |
| <i>R. ridibunda</i> | ♂♂  | 8,03 – 12,63 | 10,19 ± 0,123 | 0,93 |
|                     | ♀♀  | 8,60 – 12,86 | 10,37 ± 0,180 | 1,03 |
| D.p./C <sub>1</sub> |     |              |               |      |
| <i>R. lessonae</i>  | ♂♂  | 1,25 – 2,09  | 1,68 ± 0,010  | 0,14 |
|                     | ♀♀  | 1,34 – 2,16  | 1,74 ± 0,020  | 0,15 |
| <i>R. esculenta</i> | ♂♂  | 1,58 – 2,69  | 2,15 ± 0,027  | 0,20 |
|                     | ♀♀  | 1,95 – 3,02  | 2,25 ± 0,100  | 0,31 |
| <i>R. ridibunda</i> | ♂♂  | 2,28 – 3,74  | 2,88 ± 0,037  | 0,28 |
|                     | ♀♀  | 2,14 – 3,57  | 2,90 ± 0,070  | 0,37 |

и форме хромосом; лишь диплоидные особи *R. esculenta* (3n = 39) легко выявляются (Цауне, 1987). Однако специальные методики все же позволяют добиться успеха (Knudaen, Soheel, 1975; Neppich, 1978; Koref-Santibanes, 1979).

Наличие или отсутствие триплоидных особей *R. esculenta* может быть выявлено путем сравнительного анализа размеров и формы эритроцитов (Uzzell, Berger, 1975; Gunther, 1977). Этот метод основан на том, что клетки полиплоидных амфибий, в том числе эритроциты, крупнее клеток диплоидных животных. При использовании этого метода надо помнить, что эритроциты увеличиваются в размерах по мере роста животного, поэтому должны сравниваться эритроциты примерно одного возраста (Polls Pelez, Graf, 1988).

Биохимические методы. Метод электрофореза белков, получивший широкое применение в современной биологической систематике, с успехом используется и для определения видовой принадлежности зеленых лягушек. Для этой цели обычно используют альбумины плазмы крови и некоторые фрагменты мышц. Спектры белков *R. lessonae* и *R. ridibunda* хорошо различаются, а спектр *R. esculenta* представляет собой как бы комбинацию белков родительских видов (Tunner, 1970; Engelmann, 1972).

Очень хорошие результаты дает метод проточной ДНК-цитометрии заключающийся в измерении содержания ДНК в эритроцитах и сперматозоидах лягушек (Боркин и др., 1987; Виноградов и др., 1988). Размер генома у *R. ridibunda* на 16% больше, чем у *R. lessonae*, и на 8% превышает таковой *R. esculenta*, причем ошибка измерения содержания ДНК не превышает 2%. Этот метод позволяет не только точно определить, к какой форме относиться исследуемая особь, но и, в случае с *R. esculenta*, установить, какой именно геном содержится в ее гаметах, что весьма важно. Недостатком метода является то, что пока он применим для определения только самцов зеленых лягушек.

Биоакустический метод. Брачные крики самцов трех форм зеленых лягушек четко различаются, что хорошо заметно на осциллограммах (Gunter, 1979; Brzoska, 1982). Как показывает мой личный опыт, эти голоса, при наличии определенного навыка, легко различимы на слух. Это открывает перед исследователем большие возможности. Пользуясь этим методом, можно произвести быструю предварительную оценку видового состава лягушек в исследуемой местности, совершить выборочный отлов самцов нужной исследователю формы, вести

наблюдения за брачным поведением самцов, не прибегая к отлову животных для их идентификации.

В заключении раздела о методах идентификации зеленых лягушек отметим, что *R. esculenta*, в полном соответствии со своим гибридным статусом, по всем признакам промежуточна между родительскими видами или несет признаки обоих родителей.

### Ареалы

Ареалы трех форм зеленых лягушек показаны на рис. 3

Озерная лягушка распространена от центральной Азии через большую часть юго-западной и западной Азии до юго-восточной, восточной и центральной Европы. Ареал прудовой лягушки тянется от северной Италии до центральных и южных частей северной и восточной Европы. Почти совпадает с ним ареал съедобной лягушки.

Обратим внимание на тот факт, что до сих пор не до конца выявлена северная и восточная граница распространения *R. esculenta* в европейской части бывшего СССР. С помощью точных методов исследования (электрофорез белков и измерение содержания ДНК) гибриды найдены в Эстонии, Латвии, Белоруссии, на Украине, в Калининградской, Курской, Белгородской, Липецкой, Тамбовской и Воронежских областях России (Borkin et al., 1979, 1986; Mazin, Borkin, 1979; Боркин и др., 1987; Цауне, 1987; Лада, 1993; Lada et al., 1995). Ряд авторов, основываясь только на морфологическом определении, сообщают о наличии *R. esculenta* в Литве (Грудю, 1983), различных областях Украины (Александровская, Быков, 1979; Щербак, Щербень, 1980; Таращук, 1981, 1987; Солуха и др., 1982; Ведмедеря, 1984), Московской и Калужских областях России (Александровская, Быков, 1979). Из этого перечня видно, что

значительная часть территории европейской части осталась неисследованной.

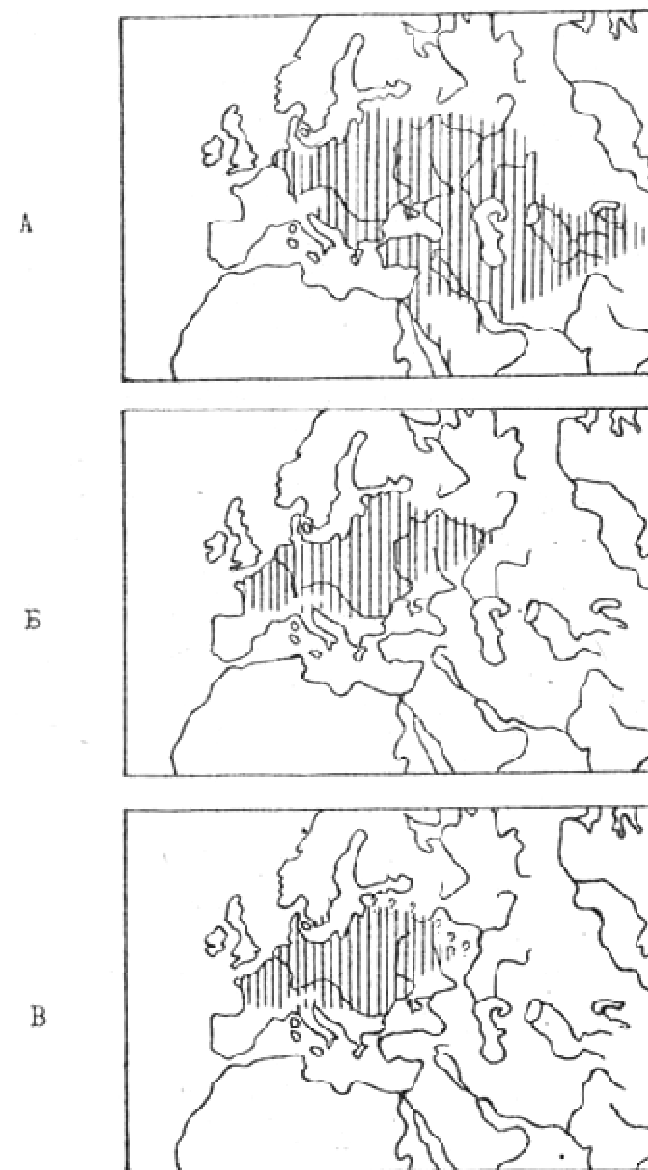


Рис. 3. Ареалы зелёных лягушек:  
А - озерной, Б - прудовой, В - съедобной

## Биотопы

Родительские виды – озерная и прудовая лягушки – четко различаются по предпочитаемым биотопам.

Озерная лягушка тесно связана с крупными водоемами открытых ландшафтов – реками, озерами, прудами. По руслу рек она может проникать и в лесные массивы: например по р. Кёрша в Цнинский лесной массив (Тамбовская область), по рр. Усманка и Ивница в Усманский бор (Воронежская область). Обитая в поймах рек, озерная лягушка предпочитает водоемы со стоячей водой, в самих же реках немногочисленна. Лишь в том случае, если пойма реки узка и бедна водоемами (например, пойма р. Дон), этот вид вынужден жить в проточной воде, причем хорошо переносит течение и волну.

Прудовая лягушка обычна в лесных массивах, где обитает в стоячих, часто небольших и мелких, частично пересыхающих летом и промерзающих зимой водоемах естественного и искусственного происхождения. Населяет и небольшие спокойные лесные речки, изобилующие тихими заводьями и затонами (например рр. Кёрша, Хмелина, Усманка, Ивница). Иногда этот лесной вид встречается и на небольшом удалении (до 5 км) от лесных массивов, выступая в роли индикаторов бывших лесов.

Особи гибридной *R. esculenta* характеризуются высокой экологической пластичностью, что позволяет им занимать разнообразные биотопы, пригодные для обоих родительских видов. Они избегают лишь прудов в открытом ландшафте и крупных рек, а также не заходят далеко в глубину лесных массивов.

С экологической дифференциацией зеленых лягушек связаны особенности мест их зимовки (Бергер, 1976; Berger, 1982)

Озерные лягушки зимуют на дне крупных и достаточно глубоких, не полностью замерзающих водоемов. Прудовые лягушки зимуют на суше. Особи гибридной *R. esculenta* при совместном обитании с озерной лягушкой зимуют в воде, а живя с прудовой – на суше.

## Поведение

Уже упоминалось, что самцы трех форм зеленых лягушек имеют видоспецифические брачные крики. Экспериментально доказано, что самцы прудовой и съедобных лягушек не отвечают на брачные крики самцов озерной лягушки, и каждая из этих двух форм значительно выше реагирует на сигналы, исходящие от особей своей формы; самцы озерной лягушки отвечают только на брачные крики особей своего вида (Brzoska, 1982)

Исследование агрессивного поведения самцов зеленых лягушек показало, что самцы прудовой лягушки заметно агрессивнее самцов озерной лягушки, а самцы съедобной лягушки занимают промежуточное положение (Tunner, 1976).

По моим наблюдениям, три формы зеленых лягушек различаются по поведению при опасности. Озерные лягушки в таких ситуациях обычно прыгают в воду, ныряют и затаиваются на дне. В некоторых случаях, прежде чем нырнуть, они на мгновение замирают, лежа плашмя на поверхности воды. Прудовые лягушки, прыгнув в воду и нырнув, обычно достигают дна, а выныривают через несколько метров от места погружения, стараясь укрыться среди водной растительности и продолжая наблюдения за врагом. Сходным образом ведут себя и съедобные лягушки, но промежуток времени и расстояния между погружениями и отплытием у них заметно больше, чем у прудовых.

В зависимости от того, какие формы зеленых лягушек представлены в данной местности, выделяют различные типы популяционных систем, для обозначения которых были предложены две схемы (Gunter, 1975; Uzzell, Berger, 1975). Первая схема более детальная и основывается на точных сведениях о численности каждой формы в популяционных системах; ее использование требует достаточно тщательного и длительного исследования. Вторая схема проще, и для ее применения необходимо знать лишь видовой состав лягушек. Выбор схемы зависит от цели работы. При детальном исследовании, проводимых на сравнительно небольшой площади, имеет смысл пользоваться первой схемой. Если же исследованием охвачена значительная территория, что исключает возможность сбора больших выборок лягушек и проведение долгосрочных наблюдений, целесообразно иметь дело со второй схемой.

В соответствии со второй схемой (Uzzell, Berger, 1975), в настоящее время известны следующие типы популяционных систем:

1. «Чистые» популяции прудовой лягушки (l-тип)
2. «Чистые» популяции озерной лягушки (r-тип)
3. «Чистые» популяции съедобной лягушки (e-тип).

Обычно включает значительное число трипloidных особей (Gunter, 1975); найдены и популяции состоящие только из диплоидных гибридов (Лада, 1993; Lada et al., 1995)

4. Смешанные популяционные системы, включающие озерную и прудовую лягушек (l-r – тип). Пока найдены лишь в Латвии, Волжско-Камском крае (Borkin et al., 1979, 1986) и Центральном Черноземье (Лада, 1993; Lada et al., 1995). Возможно, существование таких систем связано с недавним

образованием контакта между двумя родительскими видами в данной местности.

5. Смешанные популяционные системы, состоящие из прудовой и съедобной лягушек (l-e – тип). Широко распространены в Европе. В большинстве случаев особи *R. esculenta* представлены обоими полами, но иногда – только самцами (l-e ♂-тип) (Боркин и др., 1987; Цауне, 1987) или только самками (l-e ♀-тип) (Tunner, 1974).

6. Смешанные популяционные системы с участием озерной и съедобной лягушек (r-e – тип). Встречаются заметно реже предыдущего варианта. В ряде случаев среди гибридов отмечены только самцы (r-e ♂-тип) (Gunter, 1975).

7. Смешанные популяционные системы, включающие все три формы зеленых лягушек (r-e-l – тип). На западе ареала встречаются крайне редко (Berger, 1966; Gunther, 1975), а на востоке довольно обычны (Лада, 1993; Lada et al., 1995).

### Гибридогенез

Опыты по скрещиванию зеленых лягушек с участием *R. esculenta* убедительно показали несоответствие полученных результатов классическим правилам генетики. Скрещивание *R. ridibunda* x *R. lessonae* приводит к появлению *R. esculenta*. Скрещивание таких гибридов с *R. lessonae* дает потомство, состоящее исключительно из *R. esculenta*, хотя, в соответствии с менделеевским расщеплением, должен появиться *R. lessonae* и *R. esculenta* в соотношении 1:1. В потомстве от скрещивания *R. ridibunda* x *R. esculenta* в одних случаях появляются только особи *R. ridibunda*, в других только *R. esculenta*.

Для объяснения этого была предложена гипотеза клонального наследования признаков – так называемого «гибридогенеза» (Tunner, 1974). Согласно этой гипотезе, в ходе гаметогенеза у *R. esculenta* на стадиях, предшествующих мейозу,

происходит элиминация (удаление) одного из родительских геномов и удвоение оставшегося родительского генома. В результате в гаметы передается только оставшийся геном. При скрещивании гибрида с особью родительского вида, продуцирующей гаметы с другим типом генома, в потомстве восстанавливается гибридный генотип. Направление элиминации, т.е. какой из геномов («ridibunda» или «lessonae») будет исключен, зависит, в основном, от типа популяционной системы (Vinogradov et al., 1990).

Так, в популяционной системе l-e – типа (рис. 4, А) живут особи *R. esculenta*, образующие гаметы с геномом «ridibunda» (геном «lessonae» элиминируется), поэтому в результате скрещивания *R. esculenta* x *R. lessonae* образуются особи *R. esculenta*. Это позволяет гибридам поддерживать свою численность и предотвращает их вытеснение особями *R. lessonae*, образующимися только в ходе скрещивания *R. lessonae* x *R. lessonae*.

Напротив, в популяционной системе r-e – типа (рис.4, Б) представлены гибриды, продуцирующие гаметы с геномом «lessonae» (исключается геном «ridibunda»). При слиянии таких гамет с гаметами *R. ridibunda*, несущими геном «ridibunda», образуются гибридные зиготы, дающие начало гибридным организмам.

В «чистых» популяциях *R. esculenta*, как правило, присутствуют триплоидные особи (до 80% популяции!) имеющие генотип RLL или RRL. Они образуют различные типы гаплоидных (R, L) и диплоидных (LL, RR) гамет (Gunther, 1979; Vinogradov et al., 1990). Живущие вместе с ними диплоидные гибриды образуют гаплоидные (R, L) и иногда диплоидные (RL) гаметы (Gunther, 1979). Воспроизводство гибридов в таких популяциях может идти, например, следующим способом (рис. 4. В). Кроме того, здесь регулярно происходит спаривание между такими гибридами, среди которых один партнер продуцирует гаметы с геномом «lessonae», а другой – гаметы с геномом

«ridibunda» (Dubois, Gunther, 1983; Gunther, 1983) (рис. 4, Г). По всей видимости, именно за счет последнего типа скрещивания происходит воспроизведение особей *R. esculenta* в уникальных «чистых» популяциях, состоящих только из диплоидных гибридов (Ладаб 1993; Lada et al., 1995). Более того, удалось обнаружить гибридных самцов, которые могут продуцировать оба типа гамет (Vinogradov et al., 1991).

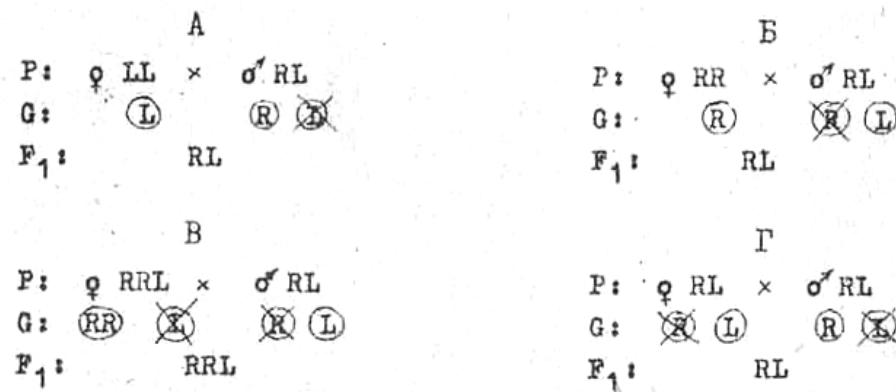


Рис.4. Воспроизводство *R. esculenta* путем гибридогенеза в смешанных популяционных системах l-e – типа (А), r-e – типа (Б), e – типа с участием триплоидов (В) и e – типа без триплоидов (Г):

R, L – геномы, соответственно, *R. ridibunda* и *R. lessonae*; LL, RR, RL, RRL – генотипы, соответственно, *R. lessonae*, *R. ridibunda*, диплоидной и триплоидной *R. esculenta*

(L), (R), (RR) – гаметы с различными геномами

(L), (R) - геном, элиминирующийся в ходе гаметогенеза

Таким образом, гибридогенез – это уникальный тип размножения, обеспечивающий воспроизводство гибридных особей исключительно за счет гамет родительских видов. Исходя из этого, стратегию размножения *R. esculenta* можно определить как «гаметный (геномный) паразитизм» (Gunther, 1979).

Гибридогенез впервые был описан у мексиканских рыб рода *Poeciliopsis* (Schultz, 1969), затем у *R. esculenta* и, наконец у

гольянов (*Phoxinus*) (Dawley, Goddard, 1986). Его реальность подтверждена цитологическими и биохимическими методами (Боркин и др., 1987). Молекулярный механизм, обеспечивающий «избирательную элиминацию» генома, пока неизвестен.

Термин «гибридогенез» был предложен Р. Шульцем (Schultz, 1969) и стал привычным в научной литературе, посвященной рассматриваемым проблемам. Однако Боркин и Даревский (1980) отмечают его неудачность, так как обычно он используется для обозначения эволюционных процессов, идущих на основе гибридизации, и предлагают для обозначения типа размножения, при котором геномы родителей как бы «даются в долг», использовать вместо термина «гибридогенез» термин «кредитогенез» (от латинского *creditum* – ссуда; деньги, данные займы).

#### Аномалии

В одних случаях особи *R. esculenta* высоко жизнеспособны и фертильны (Berger, 1967; Александровская, 1976) а их личинки начинают и заканчивают метаморфоз раньше, чем личинки родительских видов (Berger, Berger, 1992). В других случаях для гибридных особей характерна повышенная смертность на разных стадиях развития (Berger, 1967; Ohler, 1988) и пониженная фертильность обоих полов, которая выражается в поздних сроках достижения половозрелости, относительно малом среднем весе гонад, несоответствии внешней и внутренней структуры семенников, относительно малом числе образующих гамет и образований семени с многочисленными нарушениями (Berger, 1973; Gunther, 1979).

#### Систематическое положение гибридной *R. esculenta*

Взгляды на систематику зеленых лягушек неоднократно пересматривались. Некоторые авторы полагали, что существует только один вид - *R. esculenta*, включающий три «вариации»

(Boulenger, 1918) или три подвида (Kauri, 1952). Другие рассматривали *R. ridibunda* и *R. esculenta* в качестве самостоятельных видов, а форму «*lessonae*» как подвид *R. esculenta lessonae* (Schreiber, 1912; Терентьев, Чернов, 1949; Lao, 1959), или считали ее название синонимом *R. esculenta* (Mertens, Wermith, 1960). Наконец, некоторые систематики не без основания полагали, что все три формы четко различаются по своим морфологическим особенностям и имеют видовой статус (Терентьев, 1922; Kareman, 1948; Berger, Michalowski, 1963; Berger, 1964, 1966).

После открытия гибридной природы *R. esculenta* и некоторых уникальных особенностей воспроизводства этой формы выяснилось, что *R. ridibunda* и *R. lessonae* являются настоящими видами, а систематическое положение *R. esculenta* осталось не вполне ясным. Большинство исследователей осторожно называют ее «гибридной формой» (*R. esculenta*).

С одной стороны, особи этой формы не являются обычными гибридами, постоянно образующимися в зоне симпатрии двух родительских видов путем их скрещивания. А есть продукт давно прошедшей гибридизации. Отметим также, что они способны к воспроизводству без участия одного или даже обоих родительских видов. Эти факты свидетельствуют о том, что *R. esculenta* близка к статусу хорошего вида. По-видимому, именно эти обстоятельства позволили Боркину и Даревскому (1987) включить ее в список видов амфибий фауны СССР.

С другой стороны, отсутствие своего собственного и эксплуатация родительского генофонда, а также многочисленные аномалии говорят об особом положении *R. esculenta* в системе животного мира, для обозначения которого была даже предложена новая систематическая категория – клептон (Dubois, Gunther, 1982). По мнению указанных авторов, к этой систематической категории должны быть отнесены клональные



или полуклональные формы гибридного происхождения, способные к воспроизводству путем гибридогенеза.

#### Вероятные пути происхождения комплекса *R. esculenta*

Обычное образование современных видов зеленых лягушек (*R. ridibunda* и *R. lessonae*) связывают с деятельностью ледника в плейстоцене (Tunner, 1970; Hotz, 1974). Согласно этой классической гипотезе, первоначально единый ареал общего предка двух этих видов был разделен ледником на восточный и западный районы. Возникшая географическая изоляция способствовала дивергенции предкового вида на восточную (*R. ridibunda*) и западную (*R. lessonae*) формы. После ухода ледника и заселения первоначальной области обитания оба новых вида оказались рядом друг с другом на обширной территории. Отсутствие генетической изоляции между ними привело к их гибридизации с образованием *R. esculenta*.

«Ледниковая» гипотеза имеет ряд существенных недостатков (Боркин, 1984). Кроме того, данные иммунологического анализа свидетельствуют, что дивергенция предковой формы на *R. lessonae* и *R. ridibunda* произошла 9,4 – 14,6 миллионов лет назад, т.е. задолго до плейстоцена (Uzzell, 1979; 1982).

Наиболее ранние палеонтологические находки среднеевропейских зеленых лягушек относятся к плиоцену, однако точность определения материала сейчас, с учетом новых представлений об этой группе, может оспариваться (Боркин, 1984)

Самостоятельной точки зрения придерживаются Александровская и Быков (1979), полагающие, что процесс гибридизации *R. ridibunda* и *R. lessonae* начался в новейшее время и активизируется в связи с хозяйственной деятельностью человека. Однако достоверно установлено, что гибридная *R. esculenta* существовала в Центральной Европе уже в бореально-атлантическое время голоцена, т.е. примерно 9 – 5 тысяч лет

назад (Bohme, Gunter, 1979). Тем не менее, нельзя полностью отбросить и мысль о том, что гибридизация родительских видов зеленых лягушек могла происходить неоднократно, а деятельность человека, «стирающего» границы между лесом и открытым ландшафтом, могла способствовать гибридизации. Возможно, именно поэтому *R. esculenta* процветает в экосистемах центральной Европы, длительное время находящихся под антропогенным прессом, и довольно малочисленна на востоке ареала.

#### Возможные эволюционные перспективы комплекса *R. esculenta*

Репродуктивная стратегия *R. esculenta*, основанная на использовании геномов родительских видов («геномный паразитизм») представляет потенциальную опасность для выживания *R. ridibunda* и *R. lessonae* и, следовательно, своего собственного выживания. Эта опасность возрастает в связи с повышенной экологической пластичностью съедобной лягушки, позволяющей ей заселять различные типы водоемов. Обладая большей склонностью к миграциям, особи этой формы обычно первыми заселяют новые антропогенные местообитания (Gunther, 1979). Должны существовать регуляторные механизмы позволяющие уменьшить опасность эволюционной гибели. По-видимому, к таким механизмам относятся пониженная фертильность особей *R. esculenta*, а также случайное образование *R. lessonae* и *R. ridibunda* от скрещивания *R. esculenta* x *R. esculenta*. Последнее дает родительским видам уникальную возможность: их генетический материал может в неблагоприятное время сохраняться внутри гораздо более экологической гибкой гибридной формы и проникать в недоступные экологические зоны, а впоследствии, когда вновь появляются оптимальные условия, самовыражаться в форме чистых родительских генотипов и фенотипов (Gunther, 1983).

Согласно концепции последовательной гибридизации, межвидовая гибридизация двух диплоидных двуполовых видов может приводить к появлению новых тетраплоидных двуполовых видов через промежуточную стадию – образование диплоидных и триплоидных клональных (однополых) форм, т.е. в таком видообразовании можно выделить три этапа (Боркин, Даревский, 1980) (рис. 5) Комплекс *R. esculenta*, включающий двуполоые диплоидные родительские виды и клональную диплоидную и триплоидную гибридную форму, отражает первый и второй этапы этого процесса (до появления тетраплоидов и возврата к двуплоидности).

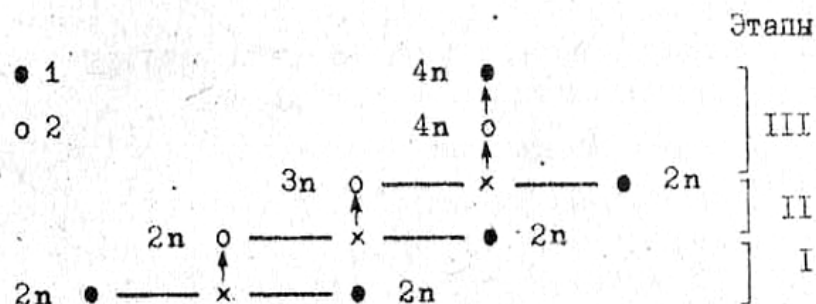


Рис. 5. Схема гибридогенного видообразования у позвоночных (по Боркину и Даревскому, 1980): I, II, III – этапы последовательной гибридизации, приводящие к повышению степени ploидности гибридной формы; 1 – двуполоые виды, 2 – клональные (однополые) гибридные виды.

Взаимоотношения внутри комплекса *R. esculenta* представляют собой особый случай в эволюционной биологии (Gunther, 1979), со всей наглядностью показывающий, что эволюционный процесс нельзя рассматривать как набор жестко регламентированных схем. Кроме того, существование форм, подобных *R. esculenta*, которая, по –видимому, демонстрирует пример не вполне завершенного видообразования, является довольно

убедительным свидетельством в пользу реальности самого эволюционного процесса.

### Ситуация в Центральном Черноземье

Читателя, вероятно, заинтересует вопрос, как обстоит дело с зелеными лягушками в нашей и соседних областях. Подробную информацию о комплексе *R. esculenta* в областях Центрального Черноземья можно найти в специальных работах (Лада, 1993; Lada et al., 1995). В данной статье приводятся только самые общие сведения по указанному вопросу.

В ЦЧР найдены все три формы зеленых лягушек. Ареал озерной лягушки захватывает всю территорию региона, а прудовая и съедобная лягушки находятся здесь на юго-восточной границе своих ареалов. Озерная лягушка придерживается крупных водоемов открытых пространств, прудовая населяет преимущественно маленькие лесные водоемы. Гибридная *R. esculenta*, как правило, встречается на «стыке» родительских биотопов – на границе леса и открытого ландшафта в поймах средних рек (Свапа, Ворскла, Цна, Хопер, Ворона), изобилующих водоемами. Найдены разнообразные типы популяционных систем зеленых лягушек, включая r, l, e, r-l, l-e, r-e и r-l-e. В отличие от центральной Европы, в наших краях *R. esculenta* редка, заметно уступая численности родительским видам.

### Заключение

В проблеме средневропейских зеленых лягушек в один тугой узел связаны вопросы морфологии, экологии, этологии, систематики, цитологии, биохимии, генетики, палеонтологии и теории эволюции. Поэтому ее разрешение возможно только путем проведения комплексного исследования с привлечением специалистов различного профиля. Среди вопросов, требующих первоочередного решения, можно выделить следующие: разработка точных и доступных методик идентификации

зеленых лягушек; определение точных границ ареала *R. esculenta*, особенно в пределах бывшего СССР; выявление типов популяционных систем; проведение детальных экологических и этологических исследований; выяснение молекулярного механизма гибридогенеза; поиск новых и переоценка уже известных палеонтологических находок в свете современных представлений.

Зеленые лягушка центральной Европы хранят еще много тайн, их исследователей ждет одна из увлекательнейших проблем современной биологии.

Исследования частично финансировались Международным научным фондом (грант R-60000, руководитель Л.Я. Боркин).

#### Литература

- Александровская Т.О. К систематике зеленых лягушек Московской области // Зоол. ж. М., 1976. Т. 55. №9. С.1362 – 1367
- Александровская Т.О., Быков А.В. Особенности распределения зеленых лягушек в Европейской части СССР // Тез. Докл. 7 Всесоюзн. Зоогеогр. конф. М., 1979. С. 279 – 281
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М., 1977. 414 с.
- Бергер Л. Является ли прудовая лягушка *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом // экология. М., 1976. №2. С.37 – 43
- Боркин Л.Я. I семинар по изучению зеленых лягушек // Зоол. ж. М., 1983. Т.62. №3. С. 473 – 474
- Боркин Л.Я. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы // Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1984. Т. 124 С. 55 – 88
- Боркин Л.Я., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цауне И.А. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *R. esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. М., 1987. Т.295. №5. С. 1261 – 1264
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Ж. общ. биол. М., 1980. Т.41. №4. С. 485 – 506

- Боркин Л.Я., Даревский И.С. список амфибии и рептилий фауны СССР // Амфибии и рептилии заповед. Территории. М., 1987. С. 128 – 141
- Ведмедеря В.И. Некоторые данные о лягушках рода *Rana* в Харьковской области (по материалам Музея природы ХГУ) // Вестн. Харьк. ун-та. Харьков, 1984. № 262. С. 99 – 101
- Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цауне И.А., Боркин Л.Я. Элиминация генома одного из родителей до предмейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *R. esculenta* // Цитология. М., 1988. Т. 30. №6. С. 691 – 698
- Грудис С.П. Некоторые данные по морфологии, численности и распространению *Rana lessonae* в Литве // Вестн. зоол. Киев, 1983. №6. С. 37 – 40
- Лада Г.А. Эколого-фаунистический анализ амфибий Центрального Черноземья. Автореф. канд. дисс. СПб, 1993. 22 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.
- Солуха Б.В., Свиженко В.А., Фомич В.В., Гроня Л.И. Звуковые сигналы и акты избегания у некоторых бесхвостых амфибий. Киев, 1982. 23 с. ДЕП.в ВИНТИ № 3285-82
- Тарашук С.В. О распространении зеленых лягушек на территории Украины // Автореф. докл. 5 Всесоюзн. герп. конф. Л. 1981. С. 130
- Тарашук С.В. К методике определения европейских зеленых лягушек группы *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) // Вестн. зоол. Киев, 1985. №3. С. 83 – 85
- Тарашук С.В. Герпетофауна Северо-Западного Причерноморья и ее изменения под действием антропогенных факторов. Автореф. канд. дисс. Киев, 1987. 25 с.
- Терентьев П.В. К систематике зеленых лягушек Московской губернии // Русск. гидробиол. Ж. М., 1922. Т. 1. №11 – 12. С. 318 – 320
- Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся земноводных. М. 1949. 340 с.
- Цауне И.А. Систематика и распространение гибридогенного комплекса *Rana esculenta* на территории Латвийской ССР. Автореф. канд. дисс. Л., 1987. 16 с.
- Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев, 1990. 266 с.

- Berger L. *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? // Ann. Zool. PAN. 1964. V. 22. #13. P. 245 – 261
- Berger L. Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznan // Ann. Zool. PAN. 1966. V. 23. #11. P. 303 – 324
- Berger L. Morphology of the F<sub>1</sub> generation of various crosses within *Rana esculenta* – complex // Acta. Zool. cracov. 1968. V. 13. # 13. P. 301 – 324
- Berger L. Sexual maturity of males within forms of *Rana esculenta* complex // Zool. pol. 1973. V.22. #3. P. 177 – 188
- Berger L. Hibernation of the European water frogs (*Rana esculenta* complex) // Zool. pol. 1982 (1983). V. 29. # 1 – 2. P. 57 – 72
- Berger L. Berger W.A. Progeny of water frog populations in central Poland // Amphibia-Reptilia. 1992. V.13. #2. P.135 – 146
- Berger L. Michalowski J. Klucze do oznaczania kregowcow Polski. Cz. II Plazy – Amphibia. Warszawa-Krakow, 1963. 75 pp.
- Bohme G., Gunther R. Osteological studies in the European water frogs *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana “esculenta”* (Anura, Ranidae) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1979. Bd. 55. #1. P. 203 – 215
- Borkin L.J., Caune I.A., Pikulik M.M., Sokolova T.M. Distribution and structure of the green frog complex in the USSR // Studies in herpetology. Proc. Europ. Herpet. Meeting. Prague. 1986. P. 675 – 678
- Borkin L.J., Garanin W.I., Tichenko N.T., Zaune I.A. Some results in the green frog survey in the USSR // Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1979. Bd. 55. #1. P.153 – 170
- Boulenger G. On the races and variation of the edible frog, *Rana esculenta* L. // Ann. Mag. Nat. Hist. 1918. #2. P. 241 – 257
- Brzoska J. Vocal response of male European water frogs (*Rana esculenta* complex) to mating and territorial calls // Behav. Process. 1982. V.7. #1. P. 37 – 47
- Dawley R.M., Goddard K.A. Diploid-triploid mosaics among unisexual hybrids of the minnow *Phoxinus eos* and *Phoxinus neogaeus* // Evolution (Lawrence, Kans.). 1988. V. 42. P. 649 – 659
- Dubois A., Gunther R. Klepton and Synklepton: two new evolutionary systematic categories in zoology // Zool.Jb. Syst. 1982. Bd. 109. P. 290 – 305
- Engelmann W.-E. Disk-Elektrophorese der Serumproteine von Wasserfroschen. Ein Beitrag zur Diskussion uber den Hybridcharakter von *Rana esculenta* L. // Acta Biol. Med. Germ. 1972. Bd. 29. S. 431 – 435
- Gunther R. Zum natuerlichem Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrosche, “*Rana esculenta*” L. in der DDR (Anura, Ranidae) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1975. Bd. 51. #1. S. 145 – 158
- Gunther R. Die Erythrozytengrosse als Kriterium zur Unterscheidung diploider und triploider Teichfrosche, *Rana “esculenta”* L.(Anura) // Zool. Zentralbl. 1977. Bd. 96. S. 457 – 466
- Gunther R. Die europalsohe Wasserfrosch-Gruppe – ein evolutions – biologischer sonderfall // Biol. Rdsch. 1979. Bd. 17. #4. S 217 – 228
- Gunther R. Zur populationsgenetik der mitteleuropaischen Wasaerfrosche des *Rana esculents* – Synkleptons (Anura, Ranidae) // Zool. Anz. 1983. Bd. 211. #1/2. S. 43 – 54
- Hemmer H. Contribution to diagnostic problems and selection within the *Rana esculenta* complex // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1979. Bd.55. #1. P. 125 - 129
- Heppich S. Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta* // Z. zool. Syst. Und Evolut. – forsch. 1978. Bd. 16. #1. P. 27 – 39
- Hotz H. Ein Problem aus vielen Fragen – europalsche Grunfrosche (*Rana esculenta* – Komplex) und ihre Verbreitung // Natur und Mus. (BRD). 1974. Bd. 104. #9. S. 262 – 272
- Karaman S. Prilog herpetologiji sjeverne Srbije // Prirodosl. Istraz. Zagreb, 1948. #24. S. 31-37
- Kauri H. Die Rassenbildung bei europaisohen *Rana* – Arten und die Gultigkeit der Klimaregeln // Ann. Soc. Tart. Res Nat. Invest. Const. Ser. Nov. 1959. #2. S.1 – 171
- Lada G.A., Borkin L.J.Vinogradov A.E. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem Territory of Russia // Russian Journal of Herpetology. Spb, 1995 (in litt.)
- Mazin A.L., Borkin L.J. Nuklear DNA content in green frogs of the genus *Rana* // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1979. Bd. 55. #1. P. 217 – 224
- Tunner H.G. Die klonale structur einer Wasserfroschpopulation // Z. zool. Syst.und Evolut.-forsch. 1974. Bd. 12. #4. P. 309 - 314
- Uzzell T. Immunological variation in *Rana lessonae* (Amphibia, Salientia) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1979. Bd. 55. #1. P.29 – 33