

С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин, Д. В. Скоринов, Р. А. Пасынкова, Ю. М. Розанов

ПРИРОДНАЯ ПОЛИПЛОИДИЯ У АМФИБИЙ*

Рассмотрена проблема полиплоидии у амфибий. Ныне известны 53 полиплоидных вида из 15 родов и 10 семейств. Все они встречаются только среди бесхвостых амфибий. Эти виды можно распределить по 4 группам с разным уровнем пloidности: I (триплоиды) — 4 вида *Bufo*, II (тетраплоиды) — 33 вида из 14 родов и 10 семейств, III (октоплоиды) — 12 видов из 3 родов и 3 семейств и IV (додекаплоиды) — 4 вида из рода *Xenopus*. Известен лишь один таксон надвидового уровня (подрод *Xenopus*), полностью состоящий из полиплоидных видов (от $4n$ до $12n$). Среди амфибий насчитывается не менее 10 диплоидно-полиплоидных комплексов. В природе триплоидные особи могут возникать в зоне гибридизации ди- и тетраплоидных видов, а также с невысокой встречаемостью в пределах диплоидных видов. Кроме того, полиплоидные особи (от $3n$ до $5n$) обычны среди диплоидно-полиплоидных гибридогенных форм, размножение которых происходит за счет различных типов клонального наследования (*Ambystoma* и *Pelophylax*). Концепция сетчатого (гибридогенного) видообразования, связанная с межвидовой гибридизацией, клональным наследованием и полиплоидией, подтверждается для амфибий в свете новых данных. Полиплоидные виды амфибий значительно чаще встречаются в южных регионах земного шара, чем на севере. В Ориентальной области полиплоиды практически отсутствуют. Библиогр. 39 назв. Ил. 1. Табл. 2.

Ключевые слова: амфибии, гибридизация, полиплоидия, сетчатое видообразование.

S. N. Litvinchuk¹, L. J. Borokin², D. V. Skorinov¹, R. A. Pasyukova¹, J. M. Rosanov¹

NATURAL POLYPLOIDY IN AMPHIBIANS

¹ Institute of Cytology RAS, 4, Tikhoretsky pr., St. Petersburg, 194064, Russian Federation; litvinchukspartak@yandex.ru, dskorinov@rambler.ru, rozabra@list.ru, rozanovym@gmail.com

² Zoological Institute RAS, 1, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199164, Russian Federation; leo.borkin@zin.ru

This article examines polyploidy in amphibians. 53 polyploid species from 15 genera and 10 families (only anurans) are currently recognized. They can be arranged in 4 groups with different ploidy levels: I (triploids), 4 species of the toad genus *Bufo*, II (tetraploids), 33 species from 14 genera and 10 families, III (octoploids), 12 species from 3 genera and 3 families, and IV (dodecaploids), 4 species of the genus *Xenopus*. Only one taxon above the species level totally consisting of polyploid ($4n$ to $12n$) species is known (the subgenus *Xenopus*). At least 10 diploid-polyploid species complexes were revealed among amphibians. In nature, triploid individuals can originate in the hybridization zone between di- and tetraploid species. Occasionally, some triploids occur within populations of diploid species. Also polyploids ($3n$ to $5n$) are common among diploid-polyploid hybridogenetic forms, which breed clonally (*Ambystoma* and *Pelophylax*). The concept of reticulate (hybridogenous) speciation involved the hybridization between species, clonal inheritance and polyploidy is supported by current data. Polyploid amphibian species are mainly distributed in southern regions (Africa, South America, and Australia). In fact, the Oriental realm lacks polyploid amphibians. Refs 39. Figs 1. Tables 2.

Keywords: amphibians, hybridization, polyploidy, reticulate speciation.

С. Н. Литвинчук (litvinchukspartak@yandex.ru), Д. В. Скоринов (dskorinov@rambler.ru), Р. А. Пасынкова (rozabra@list.ru), Ю. М. Розанов (rozanovym@gmail.com): Институт цитологии РАН, Российская Федерация, 194064, Санкт-Петербург, Тихорецкий пр., 4; Л. Я. Боркин (leo.borkin@zin.ru): Зоологический институт РАН, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 15-04-05068.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

Полиплоидия у животных длительное время привлекает особое внимание исследователей. Ее важность подчеркивается тем, что в ходе эволюции, например у позвоночных, полная дупликация всего генома происходила как минимум дважды [1]. Различают два типа полиплоидов. Автополиплоиды возникают за счет удвоения собственного генома, а аллополиплоиды — путем объединения геномов двух или более разных видов. Цель нашей работы — обобщить накопившиеся данные по природной полиплоидии у амфибий.

В этом классе насчитывается около 7500 видов. Среди них выявлено 53 полиплоидных вида, которые относятся к 15 родам и 10 семействам. Все они встречаются только среди бесхвостых амфибий. В отличие от рептилий и рыб, все полиплоидные виды амфибий бисексуальные. По уровню плоидности среди них можно выделить четыре группы:

- группа I: триплоиды, $3n$ — 4 вида зеленых жаб из рода *Bufo* (Bufonidae);
- группа II (самая большая): тетраплоиды, $4n$ — 33 вида из 14 родов и 10 семейств;
- группа III: октоплоиды, $8n$ — 12 видов из 3 родов и 3 семейств;
- группа IV: додекаплоиды, $12n$ — 4 вида из рода *Xenopus* (Pipidae).

Среди амфибий только один таксон надвидового уровня (подрод *Xenopus*) полностью состоит из полиплоидных видов. Он включает 15 тетраплоидных, 8 октоплоидных и 4 додекаплоидных вида [2]. Часть этих видов пока еще не описана.

Ранее предполагалось, что все представители семейства Sirenidae из отряда хвостатых амфибий являются полиплоидами [3]. Однако позднее было установлено, что сирены, как и другие примитивные хвостатые амфибии, характеризуются большими карิโอ типами, которые, по-видимому, не имеют отношения к полиплоидии [4].

Как правило, полиплоидные виды встречаются в составе диплоидно-полиплоидных комплексов, которые включают как полиплоидные, так и диплоидные (родительские по отношению к полиплоидным) виды. Среди амфибий насчитывается не менее 10 таких комплексов (табл. 1). Для многих полиплоидных видов их взаимоотношения с диплоидными видами до сих пор не установлены. Важно отметить, что иногда в зонах контакта диплоидных и тетраплоидных видов могут появляться триплоидные гибридные особи. Такие случаи были отмечены у представителей

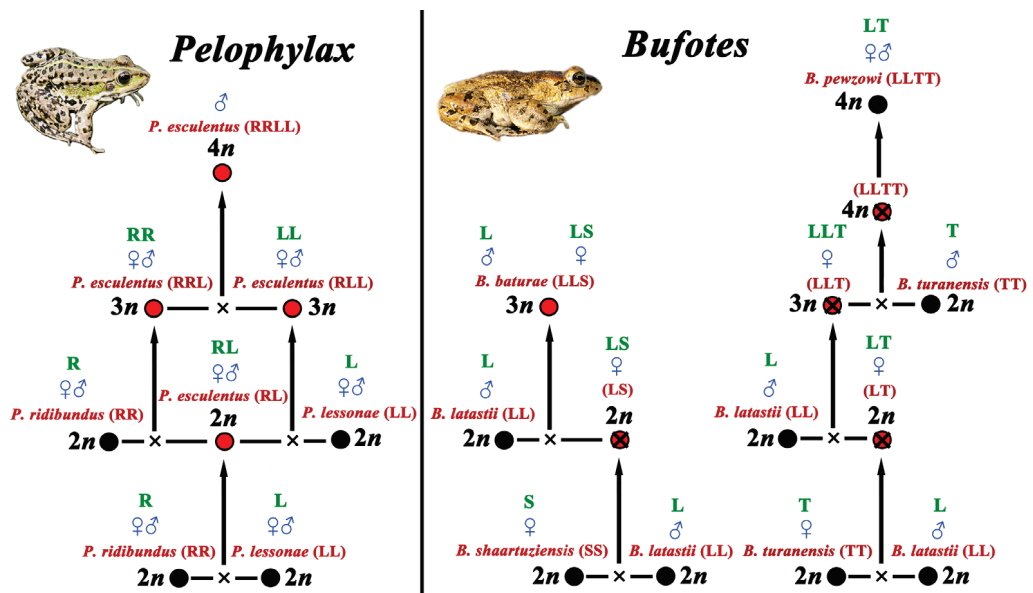
Таблица 1. Диплоидно-полиплоидные комплексы

| Семейство | Комплекс | Количество видов | | | | Источник |
|-----------------|---|------------------|------|------|------|----------|
| | | $2n$ | $3n$ | $4n$ | $8n$ | |
| Bufonidae | Род <i>Bufo</i> | 3 | 4 | 2 | | [29] |
| | Комплекс <i>Sclerophrys asmarae</i> | 2 | | 1 | | [30] |
| Ceratophryidae | Комплекс <i>Ceratophrys joazeirensis</i> | 1 | | | 3 | [31] |
| Dicroglossidae | <i>Hoplobatrachus occipitalis</i> | 1 | | 1 | | [32] |
| Hylidae | Комплекс <i>Dryophytes versicolor</i> | 1 | | 1 | | [33] |
| | Комплекс <i>Phyllomedusa tetraploidea</i> | 1 | | 1 | | [7] |
| Leptodactylidae | Комплекс <i>Pleurodema kriegi</i> | 1 | | 2 | 1 | [34] |
| Odontophrynidae | Комплекс <i>Odontophrynus americanus</i> | 1 | | 1 | | [35] |
| Pipidae | Комплекс <i>Xenopus tropicalis</i> | 2 | | 3 | | [36] |
| Puxicephalidae | Комплекс <i>Tomopterna tandyi</i> | 2 | | 1 | | [37] |

трех родов: у зеленых жаб (*Bufo*) в Средней Азии [5], у квакш (*Dryophytes*) в Северной Америке [6] и у квакш (*Phyllomedusa*) в Южной Америке [7].

Кроме того, полиплоидные особи обычны среди диплоидно-полиплоидных гибридогенных форм. Среди них полиплоиды не формируют самостоятельных видов. Их размножение, как правило, тесно связано с диплоидными гибридами. Такие формы известны только в двух родах хвостатых и бесхвостых амфибий. Их размножение происходит за счет различных типов клонального наследования (например, гиногенез и кредитогенез). Так, гиногенетические гибриды в североамериканском роде *Ambystoma*, изначально возникшие от скрещивания самок *A. barbouri* и самцов *A. laterale*, комбинируют в себе геномы пяти родительских диплоидных видов (*A. laterale*, *A. jeffersonianum*, *A. texanum*, *A. tigrinum* и *A. barbouri*). Среди них выявлены 2 диплоидных, 7 триплоидных, 13 тетраплоидных и 2 пентаплоидных комбинации геномов или биотипов [8, 9]. По молекулярным оценкам, эти гибриды могли возникнуть в конце миоцена, т. е. около 5,1–5,3 млн лет назад [10].

Другой диплоидно-полиплоидный гибридогенный комплекс формируют европейские зеленые лягушки рода *Pelophylax*. Так, съедобная лягушка (*P. esculentus*) представлена однополыми или обоеполовыми мероклональными гибридами с геномами двух родительских диплоидных видов, *P. lessonae* и *P. ridibundus* (рисунок). Среди этих гибридов выявлены диплоидная, две триплоидных, тетраплоидная и пентаплоидная формы [11–14]. Кроме того, в этом роде есть и другая гибридогенная форма (*P. grafi*), которая является полуклональным гибридом между диплоидными видами *P. perezi* и *P. ridibundus*. Однако у *P. grafi* отмечены только диплоидные особи [15].



Предполагаемые пути возникновения диплоидно-полиплоидных гибридогенных форм (*Pelophylax*) и полиплоидных видов (*Bufo*).

Черные кружки — обоеполые неклональные виды, а красные — формы, размножение которых происходит за счет различных типов клонального наследования. Перечеркнутые кружки обозначают предположительно вымершие формы. Зеленым цветом обозначены геномы (аббревиатуры, состоящие из первых букв латинских названий диплоидных видов), передаваемые в гаметах.

Важно отметить, что клональные процессы обнаружены и у триплоидных видов зеленых жаб рода *Bufotes*, обитающих в высокогорьях Памира, Каракорума, западных Гималаев и юго-западной окраины Тибета [25, 27–29].

Триплоидные особи могут спонтанно появляться в зонах гибридизации между близкородственными диплоидными видами. Два таких гибрида были найдены в родах *Lithobates* и *Anaxyrus* [16, 17]. Наличие $3n$ гибридов также предполагалось в гибридной зоне между *Pelophylax epeiroticus* и *P. ridibundus* [18], что требует дополнительного подтверждения.

Триплоидные особи могут встречаться в самих популяциях диплоидных видов. Спонтанная природная автополиплоидия обнаружена у 19 видов из 13 родов и 9 семейств хвостатых и бесхвостых амфибий (табл. 2). Вероятно, она существует у любого вида амфибий, хотя ее встречаемость, как правило, очень невысокая. Теоретически, автотриплоиды могут появляться как результат незавершенности мейоза (отсутствие второго редукционного деления) в спермато- или оогенезе (диплоидные гаметы), а также супрессии выделения полярного тельца из оплодотворенного яйца или эндоредупликации женского генома в яйце сразу же после оплодотворения. Однако этот вопрос остается очень плохо изученным.

Таблица 2. Природная спонтанная автополиплоидия у амфибий [38, 39]:
n — количество триплоидных особей; I_s и I_{sp} — встречаемость (%) полиплоидных особей в популяциях и среди особей своего вида

| Семейство | Вид | <i>n</i> | Пол | I_s | I_{sp} |
|----------------|---------------------------------|----------|-------|-------|----------|
| Alsodidae | <i>Eupsophus vertebralis</i> | 1 | sad ♀ | 4,0 | 2,0 |
| Ambystomatidae | <i>Ambystoma texanum</i> | 2 | ♀ | 1,6 | 1,0 |
| | <i>Ambystoma laterale</i> | 2 | ♂ | 3,5 | 0,2 |
| | <i>Ambystoma gracile</i> | 1 | ♂ | 1,6 | 0,8 |
| | <i>Ambystoma jeffersonianum</i> | 1 | larva | 0,2 | 0,2 |
| Bombinatoridae | <i>Bombina orientalis</i> | 1 | juv | 11,1 | 1,8 |
| Bufonidae | <i>Sclerophrys poweri</i> | 1 | ♀ | – | 20,0 |
| | <i>Bufotes viridis</i> | 1 | ♀ | 12,5 | 0,8 |
| | <i>Bufotes variabilis</i> | 1 | ♂ | 12,5 | 1,8 |
| | <i>Bufotes balearicus</i> | 1 | ♂ | 12,5 | 1,3 |
| | <i>Strauchbufo raddei</i> | 1 | ♀ | 5,6 | 0,6 |
| Craugastoridae | <i>Holoaden luederwaldti</i> | 1 | ♂ | 14,3 | 14,3 |
| Leiopelmatidae | <i>Leiopelma hochstetteri</i> | 1 | ♀ | 16,7 | 16,7 |
| Pipidae | <i>Xenopus tropicalis</i> | – | – | – | – |
| Ranidae | <i>Lithobates palustris</i> | 1 | ♂ | – | – |
| | <i>Pelophylax cerigensis</i> | 1 | sad | 5,6 | 5,6 |
| | <i>Pelophylax cretensis</i> | 1 | larva | 10,0 | 6,7 |
| Salamandridae | <i>Lissotriton vulgaris</i> | 2 | ♂ | 4,0 | 0,5 |
| | <i>Triturus dobrogicus</i> | 1 | ♂ | 1,9 | 0,7 |

У позвоночных полиплоидные виды в подавляющем большинстве случаев возникли за счет гибридизации. Так, у амфибий гибридное происхождение предполагается для 40 таких видов. Происхождение остальных 13 видов пока остается неясным. Для объяснения процесса возникновения полиплоидных видов была

предложена концепция так называемого сетчатого (или гибридогенного) видообразования [19]. Суть ее сводится к поэтапному повышению уровня ploидности за счет гибридизации и клонального наследования (рисунок). На первом этапе близкородственные виды при совместном обитании могут продуцировать гибриды. Как правило, эти гибриды диплоидные и могут перейти к клональному размножению. Иногда среди них могут спонтанно появляться триплоиды. На втором этапе триплоидные линии стабилизируются. При скрещивании между собой или с родительскими видами триплоиды могут дать тетраплоидное потомство. Такие тетраплоиды, вероятно, должны размножаться клонально, но часть из них на третьем, заключительном этапе, возможно, может перейти к половому размножению, дав начало новому бисексуальному полиплоидному виду. Аналогичным образом теоретически могут возникать и формы с более высокой ploидностью.

Рассмотрим эту схему более детально. Действительно, при лабораторных скрещиваниях близкородственных диплоидных видов, например у тритонов (*Triturus* и *Pleurodeles*) и жаб (*Anaxyrus*, *Rhinella* и *Sclerophrys*), в гибридном потомстве первого и второго (F_2 или B_1) поколений неоднократно были отмечены полиплоидные ($3n$ и $4n$) особи [20, 21]. Наши исследования показали, что среди таких гибридов полиплоиды, как правило, крайне редки (в среднем 1 %, разброс 0–3 %, 11 комбинаций скрещиваний). Однако у гибридов третьего поколения (например, в роде *Triturus*) полиплоиды ($3n$) не представляли большой редкости (в среднем 14 %, разброс 0–33 %, три комбинации скрещиваний). При лабораторной гибридизации в ряде групп амфибий было установлено, что чем больше генетические дистанции между родительскими видами, тем больше полиплоидов ($3n$ и $5n$) среди их гибридного (F_1) потомства [22].

Как возникают гибридные клональные линии до сих пор неясно. Известно лишь, что, по крайней мере, в двух родах (*Pelophylax* и *Ambystoma*) вновь полученные при скрещивании диплоидных видов гибриды действительно могут спонтанно переходить к более или менее устойчивому клональному размножению [23, 24]. Однако в других группах амфибий клональное наследование у таких гибридов пока не выявлено.

Как происходит переход от $3n$ к $4n$? Триплоидные гибридные особи у *Ambystoma* [23], *Pelophylax* [24] и *Bufo* [25] могут производить диплоидные гаметы. Следовательно, теоретически в их потомстве могут появляться тетраплоиды. К сожалению, пока мало данных о том, какой тип наследования характерен для таких тетраплоидных гибридов. Так, у амбистом они, как правило, размножаются клонально [23]. У зеленых лягушек немногочисленные половозрелые тетраплоидные гибриды пока были найдены лишь в Латвии и на юге Швеции [12, 13]. Они представлены только самцами и ничего не известно о том, как они размножаются и какие гаметы производят. Поэтому вопрос о том, могут ли тетраплоиды перейти от клонального к половому размножению, завершая цикл сетчатого видообразования, для амфибий пока остается нерешенным.

Как вновь возникшие полиплоиды могут создавать новые популяции? Недавно было установлено, что у некоторых бесхвостых амфибий полиплоидные гибриды издают брачные крики, которые заметно отличаются от таковых у диплоидов. Например, среди зеленых жаб триплоиды имеют более тонкую трель, чем диплоиды [26]. Возможно, за счет этого у триплоидов мог возникнуть механизм избира-

тельного спаривания на основе различий в брачных сигналах. Возможно, благодаря гибриднему происхождению полиплоиды имеют и другие экологические, поведенческие или репродуктивные отличия от своих диплоидных родителей. Такие же отличия можно предполагать и между триплоидными и тетраплоидными особями.

Какие селективные преимущества имеют полиплоиды? Преимущества автополиплоидов неочевидны. Однако аллополиплоиды, являясь гибридами, имеют повышенную гетерозиготность, и, как следствие, повышенную выживаемость. Однако у них возникает проблема с фертильностью, которую они могут решать с помощью перехода к клональному размножению. Гибриды обычно имеют преимущества на границах ареалов, в экотонах и антропогенно-разрушенных ландшафтах. Гибридные триплоидные виды зеленых жаб населяют высокогорные пустыни, в которых не встречаются диплоидные родительские виды [27]. Предполагают, что клональный геном у этих триплоидных видов, который передается через диплоидные ооциты, несет в себе гены, отвечающие за существование этих видов в экстремальных климатических условиях, тогда как два остальных рекомбинирующих генома позволяют им нормально эволюционировать, как это происходит у обычных диплоидных видов [28]. Кроме того, полиплоидные виды, получив дополнительный чужой геном, могут иметь селективные преимущества перед диплоидными видами, так как у них появляется больше возможностей для эволюционных экспериментов и получения новых генов или их комбинаций.

Какое географическое распределение имеют полиплоидные виды амфибий? Они явно преобладают в южных регионах. Так, в Афротропической области выявлено 19 тетраплоидных, 8 октоплоидных и 4 додекаплоидных видов, в Неотропической — 5 тетраплоидных и 4 октоплоидных видов, а в Австралийской — 5 тетраплоидных видов. Северные районы заметно беднее по числу полиплоидных видов. В Палеарктической области встречаются только 4 триплоидных и 2 тетраплоидных вида зеленых жаб. Лишь один из них (*Bufoles zamdaensis*) слегка заходит в Ориентальную область [29], где другие полиплоидные виды пока не найдены. В Неарктике зафиксирован только один тетраплоидный вид (*Dryophytes versicolor*). Различные диплоидно-полиплоидные гибридогенные формы (*Ambystoma* и *Pelophylax esculentus*) встречаются только в умеренных широтах Неарктики и Палеарктики. Спонтанные аллополиплоиды также чаще встречаются в северных регионах (14 видов из 19).

Литература

1. McGrath C. L., Lynch M. Evolutionary significance of whole-genome duplication // Polyploidy and Genome Evolution. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2012. P. 1–20.
2. Evans B. J., Pyron R. A., Wiens J. J. Polyploidization and sex chromosome evolution in amphibians // Polyploidy and Genome Evolution. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2012. P. 385–410.
3. Morescalchi A., Odierna G., Rosati C. On the polyploidy in the family Sirenidae (Amphibia: Caudata) // Studies in Herpetology. Prague: Charles Univ., 1986. P. 165–170.
4. Sessions S. K. Evolutionary cytogenetics in salamanders // Chromosome Res. 2008. Vol. 16. P. 183–201.
5. Stöck M., Ustinova J., Lamatsch D. K., Schartl M., Perrin N., Moritz C. A vertebrate reproductive system involving three ploidy levels: hybrid origin of triploids in a contact zone of diploid and tetraploid Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) // Evolution. 2009. Vol. 64. P. 944–959.
6. Bogart J. P., Bi K. Genetic and genomic interactions of animals with different ploidy levels // Cytogen. Genome Res. 2013. Vol. 140. P. 117–136.
7. Gruber S. L., Silva A. P. Z., Haddad C. F. B., Kasahara S. Cytogenetic analysis of *Phyllomedusa distincta* Lutz, 1950 ($2n = 2x = 26$), *P. tetraploidea* Pombal and Haddad, 1992 ($2n = 4x = 52$), and their natural triploid hybrids ($2n = 3x = 39$) (Anura, Hylidae, Phyllomedusinae) // BMC Genetics. 2013. Vol. 14. P. 75.

8. Bogart J.P., Bi K., Fu J., Noble D. W.A., Niedzwiecki J. Unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) present a new reproductive mode for eukaryotes // *Genome*. 2007. Vol. 50. P. 119–136.
9. Bogart J.P., Bartoszek J., Noble D. W.A., Bi K. Sex in unisexual salamanders: discovery of a new sperm donor with ancient affinities // *Heredity*. 2009. Vol. 103. P. 483–493.
10. Bi K., Bogart J.P. Time and time again: unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) are the oldest unisexual vertebrates // *BMC Evol. Biol.* 2010. Vol. 10. P. 238.
11. Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J., Mazepa G., Saifitdinova A., Shabanov D., Krasikova A. Optional endoreplication and selective elimination of parental genomes during oogenesis in diploid and triploid hybrid European water frogs // *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, N 4. P. e0123304.
12. Borkin L.J., Garandin W.I., Tichenko N.D., Zaune I.A. Some results in the green frogs survey in the USSR // *Mitt. Zool. Mus. Berlin*. 1979. Bd. 55. H. 1. P. 153–170.
13. Jakob C. Structure and Dynamics of Pure Hybridogenetic Water Frog Populations of *Rana esculenta* in Southern Sweden. PhD thesis. Zürich. Universität Zürich, 2007. 197 p.
14. Hermaniuk A., Pruvost N. B. M., Kierzkowski P., Ogielska M. Genetic and cytogenetic characteristics of pentaploidy in water frogs // *Herpetologica*. 2013. Vol. 69. P. 36–45.
15. Schmeller D., Crivelli A., Veith M. Is triploidy indisputably determinable in hybridogenetic hybrids by planimetric analyses of erythrocytes? // *Mitt. Mus. Naturk. Berlin. Zool. Reihe*. 2001. Bd. 77. H. 1. P. 71–77.
16. Feder J.H. Natural hybridization and genetic divergence between the toads *Bufo boreas* and *Bufo punctatus* // *Evolution*. 1979. Vol. 33. P. 1089–1097.
17. Green D.M., Delisle D.M. Allotripleidy in natural hybrid frogs, *Rana chiricahuensis* × *R. pipiens*, from Arizona: chromosomes and electrophoretic evidence // *J. Herpetol.* 1985. Vol. 19. P. 385–390.
18. Sofianidou T.S. Electrophoretic studies of hybrids of water frogs (*Rana epeirotica*, *R. balcanica*) in the Ionian zone of Greece // *Isr. J. Zool.* 1996. Vol. 42. P. 149–157.
19. Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // *Журнал общей биологии*. 1980. Т. 16. № 4. С. 485–507.
20. Lantz L. A., Callan H. G. Phenotypes and spermatogenesis of interspecific hybrids between *Triturus cristatus* and *T. marmoratus* // *J. Genet.* 1954. Vol. 52. P. 165–185.
21. Blair W.F. Appendix G. Combinations of species of *Bufo* which produce diploid progeny and those species which have been found to produce only polyploid offspring // *Evolution in the Genus Bufo*. Austin and London: University of Texas Press, 1972. P. 382–387.
22. Malone J.H., Fontenot B.E. Patterns of reproductive isolation in toads // *PLoS ONE*. 2008. Vol. 3, N 12. P. e3900.
23. Bogart J.P., Licht L.E. Reproduction and the origin of polyploids in hybrid salamanders of the genus *Ambystoma* // *Can. J. Genet. Cytol.* 1986. Vol. 28. P. 605–617.
24. Berger L. Some peculiar phenomena in European water frogs // *Zool. Polon.* 1994. Vol. 39, N 3–4. P. 267–280.
25. Stöck M., Lamatsch D.K., Steinlein C., Epplen J.T., Grosse W.-R., Hock R., Klapperstück T., Lampert K.P., Scheer U., Schmid M., Scharl M. A bisexually reproducing all-triploid vertebrate // *Nat. Genet.* 2002. Vol. 30. P. 325–328.
26. Guignard M., Büchi L., Gétaz M., Betto-Colliard C., Stöck M. Genome size rather than content might affect call properties in toads of three ploidy levels (Anura: Bufonidae: *Bufo viridis* subgroup) // *Biol. J. Linn. Soc.* 2012. Vol. 105. P. 584–590.
27. Litvinchuk S.N., Mazepa G.O., Pasyukova R.A., Saidov A., Satorov T., Chikin Y.A., Shabanov D.A., Crottini A., Borkin L.J., Rosanov J.M., Stöck M. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2011. Vol. 49. P. 233–239.
28. Stöck M., Ustinova J., Betto-Colliard C., Scharl M., Moritz C., Perrin N. Simultaneous Mendelian and clonal genome transmission in a sexually reproducing, all-triploid vertebrate // *Proc. Roy. Soc. London B*. 2012. Vol. 279. P. 1293–1299.
29. Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В., Мазепа Г.А., Пасынкова Р.А., Дедух Д.В., Красикова А.В., Розанов Ю.М. Необычное триплоидное видообразование у зеленых жаб комплекса *Bufo viridis* Высокогорной Азии // *Вопросы герпетологии*. Минск, 2012. С. 160–165.
30. Tandy M., Bogart J.P., Largen M.J., Feener D.J. Variation and evolution in *Bufo kerinyagae* Keith, *B. regularis* Reuss and *B. asmarae* Tandy et al. (Anura, Bufonidae) // *Monit. Zoo. Ital.* 1985. Suppl. Vol. 20, N 1. P. 211–267.
31. Vieira K.D.S., Silva A.P.Z., Arzabe C. Cranial morphology and karyotypic analysis of *Ceratophrys joazeirensis* (Anura: Ceratophryidae, Ceratophryinae): taxonomic considerations // *Zootaxa*. 2006. Vol. 1320. P. 57–68.

32. Bogart J. P., Tandy M. Polyploid amphibians: three more diploid-tetraploid cryptic species of frogs // *Science*. 1976. Vol. 193. P. 334–335.
33. Bogart J. P., Wasserman F. O. Diploid-polyploid cryptic species pairs: a possible clue to evolution by polyploidization in anuran amphibians // *Cytogenetics*. 1972. Vol. 11. P. 7–24.
34. Valetti J. A., Salas N. E., Martino A. L. A new polyploid species of *Pleurodema* (Anura: Leiuperidae) from Sierra de Comechingones, Córdoba, Argentina and redescription of *Pleurodema kriegi* (Müller, 1926) // *Zootaxa*. 2009. Vol. 2073. P. 1–21.
35. Martino A. L., Sinsch U. Speciation by polyploidy in *Odontophrynus americanus* // *J. Zool.* 2002. Vol. 257. P. 67–81.
36. Evans B. J., Kelley D. B., Tinsley R. C., Melnick D. J., Cannatella D. C. A mitochondrial DNA phylogeny of African clawed frogs: phylogeography and implications for polyploid evolution // *Mol. Phyl. Evol.* 2004. Vol. 33. P. 197–213.
37. Channing A., Bogart J. P. Description of a tetraploid *Tomopterna* (Anura: Ranidae) from South Africa // *S. Afr. J. Zool.* 1996. Vol. 31. P. 80–85.
38. Litvinchuk S. N., Rosanov J. M. The first case of natural spontaneous triploidy in the family Bombinatoridae // *Amphibia-Reptilia*. 2016. Vol. 37. P. 243–245.
39. Litvinchuk S. N., Skorinov D. V., Rosanov J. M. Natural spontaneous autotriploidy in the genus *Pelophylax* (Anura: Ranidae) // *Russ. J. Herpetol.* 2015. Vol. 22. P. 318–320.

Для цитирования: Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В., Пасынкова Р. А., Розанов Ю. М. Природная полиплоидия у амфибий // *Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология*. 2016. Вып. 3. С. 77–86. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.314

References

- McGrath C. L., Lynch M. Evolutionary significance of whole-genome duplication. *Polyploidy and Genome Evolution*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2012, pp. 1–20.
- Evans B. J., Pyron R. A., Wiens J. J. Polyploidization and sex chromosome evolution in amphibians. *Polyploidy and Genome Evolution*. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, 2012, pp. 385–410.
- Morescalchi A., Odierna G., Rosati C. On the polyploidy in the family Sirenidae (Amphibia: Caudata). *Studies in Herpetology*. Prague, Charles Univ., 1986, pp. 165–170.
- Sessions S. K. Evolutionary cytogenetics in salamanders. *Chromosome Res.*, 2008, vol. 16, pp. 183–201.
- Stöck M., Ustinova J., Lamatsch D. K., Scharlt M., Perrin N., Moritz C. A vertebrate reproductive system involving three ploidy levels: hybrid origin of triploids in a contact zone of diploid and tetraploid Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup). *Evolution*, 2009, vol. 64, pp. 944–959.
- Bogart J. P., Bi K. Genetic and genomic interactions of animals with different ploidy levels. *Cytogen. Genome Res.*, 2013, vol. 140, pp. 117–136.
- Gruber S. L., Silva A. P. Z., Haddad C. F. B., Kasahara S. Cytogenetic analysis of *Phyllomedusa distincta* Lutz, 1950 ($2n = 2x = 26$), *P. tetraploidea* Pombal and Haddad, 1992 ($2n = 4x = 52$), and their natural triploid hybrids ($2n = 3x = 39$) (Anura, Hylidae, Phyllomedusinae). *BMC Genetics*, 2013, vol. 14, pp. 75.
- Bogart J. P., Bi K., Fu J., Noble D. W. A., Niedzwiecki J. Unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) present a new reproductive mode for eukaryotes. *Genome*, 2007, vol. 50, pp. 119–136.
- Bogart J. P., Bartoszek J., Noble D. W. A., Bi K. Sex in unisexual salamanders: discovery of a new sperm donor with ancient affinities. *Heredity*, 2009, vol. 103, pp. 483–493.
- Bi K., Bogart J. P. Time and time again: unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) are the oldest unisexual vertebrates. *BMC Evol. Biol.*, 2010, vol. 10, pp. 238.
- Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J., Mazepa G., Saifitdinova A., Shabanov D., Krasikova A. Optional endoreplication and selective elimination of parental genomes during oogenesis in diploid and triploid hybrid European water frogs. *PLoS ONE*, 2015, vol. 10, no. 4, p. e0123304.
- Borkin L. J., Garanin W. I., Tichenko N. D., Zaune I. A. Some results in the green frogs survey in the USSR. *Mitt. Mus. Berlin*, 1979, Bd. 55, H. 1, S. 153–170.
- Jakob C. *Structure and Dynamics of Pure Hybridogenetic Water Frog Populations of Rana esculenta in Southern Sweden*. PhD thesis. Zürich. Universität Zürich, 2007. 197 p.
- Hermaniuk A., Pruvost N. B. M., Kierzkowski P., Ogielska M. Genetic and cytogenetic characteristics of pentaploidy in water frogs. *Herpetologica*, 2013, vol. 69, pp. 36–45.
- Schmeller D., Crivelli A., Veith M. Is triploidy indisputably determinable in hybridogenetic hybrids by planimetric analyses of erythrocytes? *Mitt. Mus. Naturk. Berlin. Zool. Reihe*, 2001, Bd. 77, H. 1, S. 71–77.
- Feder J. H. Natural hybridization and genetic divergence between the toads *Bufo boreas* and *Bufo punctatus*. *Evolution*, 1979, vol. 33, pp. 1089–1097.

17. Green D.M., Delisle D.M. Allotriploidy in natural hybrid frogs, *Rana chiricahuensis* × *R. pipiens*, from Arizona: chromosomes and electrophoretic evidence. *J. Herpetol.*, 1985, vol. 19, pp. 385–390.
18. Sofianidou T. S. Electrophoretic studies of hybrids of water frogs (*Rana epeirotica*, *R. balcanica*) in the Ionian zone of Greece. *Isr. J. Zool.*, 1996, vol. 42, pp. 149–157.
19. Borkin L. J., Darevskii I. S. Setchatoe (gibridogennoe) vidoobrazovanie u pozvonochnykh [Reticulate (hybridogenous) speciation in vertebrates]. *Zhurnal obshchei biologii* [*J. Gener. Biol.*], 1980, vol. 16, no. 4, pp. 485–507. (In Russian)
20. Lantz L. A., Callan H. G. Phenotypes and spermatogenesis of interspecific hybrids between *Triturus cristatus* and *T. marmoratus*. *J. Genet.*, 1954, vol. 52, pp. 165–185.
21. Blair W. F. Appendix G. Combinations of species of *Bufo* which produce diploid progeny and those species which have been found to produce only polyploid offspring. *Evolution in the Genus Bufo*. Austin and London, University of Texas Press, 1972, pp. 382–387.
22. Malone J. H., Fontenot B. E. Patterns of reproductive isolation in toads. *PLoS ONE*, 2008, vol. 3, no. 12, pp. e3900.
23. Bogart J. P., Licht L. E. Reproduction and the origin of polyploids in hybrid salamanders of the genus *Ambystoma*. *Can. J. Genet. Cytol.*, 1986, vol. 28, pp. 605–617.
24. Berger L. Some peculiar phenomena in European water frogs. *Zool. Polon.*, 1994, vol. 39, no. 3–4, pp. 267–280.
25. Stöck M., Lamatsch D. K., Steinlein C., Epplen J. T., Grosse W.-R., Hock R., Klapperstück T., Lampert K. P., Scheer U., Schmid M., Scharl M. A bisexually reproducing all-triploid vertebrate. *Nat. Genet.*, 2002, vol. 30, pp. 325–328.
26. Guignard M., Büchi L., Gétaz M., Betto-Colliard C., Stöck M. Genome size rather than content might affect call properties in toads of three ploidy levels (Anura: Bufonidae: *Bufo viridis* subgroup). *Biol. J. Linn. Soc.*, 2012, vol. 105, pp. 584–590.
27. Litvinchuk S. N., Mazepa G. O., Pasyukova R. A., Saidov A., Satorov T., Chikin Y. A., Shabanov D. A., Crottini A., Borkin L. J., Rosanov J. M., Stöck M. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 2011, vol. 49, pp. 233–239.
28. Stöck M., Ustinova J., Betto-Colliard C., Scharl M., Moritz C., Perrin N. Simultaneous Mendelian and clonal genome transmission in a sexually reproducing, all-triploid vertebrate. *Proc. Roy. Soc. London B*, 2012, vol. 279, pp. 1293–1299.
29. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Skorinov D. V., Mazepa G. A., Pasyukova R. A., Dedukh D. V., Krasikova A. V., Rozanov J. M. Neobychnoe triploidnoe vidoobrazovanie u zelenykh zhab kompleksa *Bufo viridis* Vysokogornoj Azii [Unusual triploid speciation in green toads *Bufo viridis* group in high-altitude Asia]. *Voprosy gerpetologii* [*Problems of Herpetology*]. Minsk, 2012, pp. 160–165. (In Russian)
30. Tandy M., Bogart J. P., Largen M. J., Feener D. J. Variation and evolution in *Bufo kerinyagae* Keith, *B. regularis* Reuss and *B. asmarae* Tandy et al. (Anura, Bufonidae). *Monit. Zoo. Ital.*, 1985, Suppl., vol. 20, no. 1, pp. 211–267.
31. Vieira K. D. S., Silva A. P. Z., Arzabe C. Cranial morphology and karyotypic analysis of *Ceratophrys joazeirensis* (Anura: Ceratophryidae, Ceratophrynae): taxonomic considerations. *Zootaxa*, 2006, vol. 1320, pp. 57–68.
32. Bogart J. P., Tandy M. Polyploid amphibians: three more diploid-tetraploid cryptic species of frogs. *Science*, 1976, vol. 193, pp. 334–335.
33. Bogart J. P., Wasserman F. O. Diploid-polyploid cryptic species pairs: a possible clue to evolution by polyploidization in anuran amphibians. *Cytogenetics*, 1972, vol. 11, pp. 7–24.
34. Valetti J. A., Salas N. E., Martino A. L. A new polyploid species of *Pleurodema* (Anura: Leiuperidae) from Sierra de Comechingones, Córdoba, Argentina and redescription of *Pleurodema kriegi* (Müller, 1926). *Zootaxa*, 2009, vol. 2073, pp. 1–21.
35. Martino A. L., Sinsch U. Speciation by polyploidy in *Odontophrynus americanus*. *J. Zool.*, 2002, vol. 257, pp. 67–81.
36. Evans B. J., Kelley D. B., Tinsley R. C., Melnick D. J., Cannatella D. C. A mitochondrial DNA phylogeny of African clawed frogs: phylogeography and implications for polyploid evolution. *Mol. Phyl. Evol.*, 2004, vol. 33, pp. 197–213.
37. Channing A., Bogart J. P. Description of a tetraploid *Tomopterna* (Anura: Ranidae) from South Africa. *S. Afr. J. Zool.*, 1996, vol. 31, pp. 80–85.
38. Litvinchuk S. N., Rosanov J. M. The first case of natural spontaneous triploidy in the family Bombinatoridae. *Amphibia-Reptilia*, 2016, vol. 37, p. 243–245.
39. Litvinchuk S. N., Skorinov D. V., Rosanov J. M. Natural spontaneous autotriploidy in the genus *Pelophylax* (Anura: Ranidae). *Russ. J. Herpetol.*, 2015, vol. 22, p. 318–320.

For citation: Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Skorinov D.V., Pasyukova R.A., Rosanov J.M. Natural polyploidy in amphibians. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 3, pp. 77–86. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.314

Статья поступила в редакцию 15 января 2016 г., принята 10 февраля 2016 г.

Сведения об авторах:

Литвинчук Спартак Николаевич — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Боркин Лев Яковлевич — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Скоринов Дмитрий Владимирович — кандидат биологических наук, научный сотрудник

Пасынкова Роза Абрамовна — младший научный сотрудник

Розанов Юрий Михайлович — кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник

Litvinchuk Spartak N. — PhD, Senior Researcher

Borkin Lev J. — PhD, Senior Researcher

Skorinov Dmitriy V. — PhD, Researcher

Pasyukova Rosa A. — Researcher

Rosanov Yuriy M. — PhD, Leading Researcher