

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

ПОЛИПЛОИДНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ У АЗИАТСКИХ ЗЕЛЕННЫХ ЖАБ РОДА *BUFOTES* (BUFONIDAE)¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Полиплоидное видообразование у азиатских зеленых жаб рода *Bufo* привлекает большое внимание исследователей как один из интересных примеров необычной сетчатой эволюции на уровне видов. Целью нашей работы было определение последовательности тех событий, которые могли привести к возникновению полиплоидных видов в этом роде.

Материалы и методы. В лабораторных условиях были проведены скрещивания между двумя диплоидными видами (*B. latastii* и *B. sitibundus*). Для построения ГИС-моделей современного и прошлых (последний максимум оледенения и последний интергляциал) ареалов видов была использована программа Максент.

Результаты. Лабораторная гибридизация показала, что полиплоиды в потомстве могут быть получены при скрещивании гибридов F₁ между собой и с родительскими видами. Построенные нами ГИС-модели плейстоценовых ареалов указывают на то, что ареалы родительских диплоидных видов могли соприкоснуться между собой, давая начало полиплоидным видам.

Выводы. Предложена схема полиплоидного видообразования в роде *Bufo*.

Ключевые слова: гибридизация, полиплоидия, эволюция, амфибии, плейстоцен, Центральная Азия.

S. N. Litvinchuk, D. V. Skorinov, R. A. Pasyunkova,
A. A. Kidov, K. A. Matushkina, L. Ya. Borkin, Yu. M. Rozanov

POLYPLOID SPECIATION IN ASIAN GREEN TOADS OF THE GENUS *BUFOTES* (BUFONIDAE)

Abstract.

Background. Being an interesting case of unusual reticulate evolution at the species level, polyploid speciation in Asian green toads of the genus *Bufo* draws an attention of many researchers. The aim of the paper was to determine a sequence of events that could lead to origin of polyploid species in the genus.

Materials and methods. Two diploid species (*B. latastii* and *B. sitibundus*) were used for laboratory crosses. The present and past (the Last Glacial Maximum and the Last Interglacial) distributional models of species were performed using Maxent.

¹ Работа выполнена по теме лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН АААА-А17-117030310017-8 (ЛБ).

© Литвинчук С. Н., Скоринов Д. В., Пасынкова Р. А., Кидов А. А., Матушкина К. А., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Results. Laboratory hybridization has shown that polyploids in an offspring can be obtained by crossing F₁ hybrids between themselves and with their parental species. GIS models indicate that in the first half of the Pleistocene, distributional ranges of parental diploid species can form contact zones, giving rise to polyploid species.

Conclusions. A hypothesis of polyploid (reticular) speciation in the genus *Bufo* is proposed.

Keywords: hybridization, polyploidy, evolution, amphibians, the Pleistocene, Central Asia.

Введение

Полиплоидия как кратное увеличение числа наборов хромосом в клетках организма наиболее часто встречается у растений и простейших, тогда как у животных это явление распространено намного реже. Различают два типа полиплоидов. Автополиплоиды возникают за счет удвоения собственного генома, а аллополиплоиды – путем объединения геномов двух или более разных видов. В природе полиплоиды могут встречаться как единично (чаще всего триплоиды), так и формировать целые популяции. Существуют и полиплоидные виды, представленные только полиплоидными особями. Как правило, у позвоночных такие виды имеют гибридное происхождение и встречаются в составе диплоидно-полиплоидных комплексов, которые включают как полиплоидные, так и диплоидные (родительские по отношению к полиплоидным) виды. У амфибий известные полиплоидные виды всегда бисексуальны, т.е. состоят из самок и самцов, и могут быть представлены три-, тетра-, окто- и додекаплоидами [1].

Наиболее ярким примером диплоидно-полиплоидных комплексов являются зеленые жабы рода *Bufo*. На данный момент этот род включают 16 описанных видов и 2 неописанные формы, среди которых выделяют 11 диплоидных, 4 триплоидных и 3 тетраплоидных вида [2–5]. Согласно генетическим данным [4, 6–7], все полиплоидные виды в этом роде являются гибридами (аллополиплоиды). По своему геномному составу они могут быть разделены на два гибридогенных комплекса (рис. 1). В первом из них (комплекс *B. latastii* × *B. shaartuziensis*) встречаются только триплоидные (*B. batu-rae*, *B. pseudoraddei*, *B. zamdaensis* и *B. zugmayeri*), а во втором (комплекс *B. latastii* × *B. turanensis*) – только тетраплоидные виды (*B. oblongus*, *B. sp.* с хребта Большой Балхан в Туркменистане, *B. pewzowi*). Все виды в этих комплексах имеют преимущественно парapatрическое распространение и на границах своих ареалов лишь изредка могут встречаться совместно.

Хромосомный набор триплоидных видов включает два генома *B. latastii* (L) и один геном *B. shaartuziensis* (S). Он может быть обозначен генетической формулой – LL[S], где геномы *B. latastii* рекомбинируют между собой, а геном *B. shaartuziensis*, передающийся потомству клонально, обозначен квадратными скобками. У этих триплоидов митохондриальный геном, передающийся по материнской линии, получен от *B. shaartuziensis* (рис. 1).

Хромосомные наборы тетраплоидных видов состоят из двух рекомбинирующих между собой геномов *B. latastii* и двух рекомбинирующих между собой геномов *B. turanensis* (T). Они могут быть обозначены формулой LLTT. Все они обладают митохондриальным геномом *B. turanensis*.

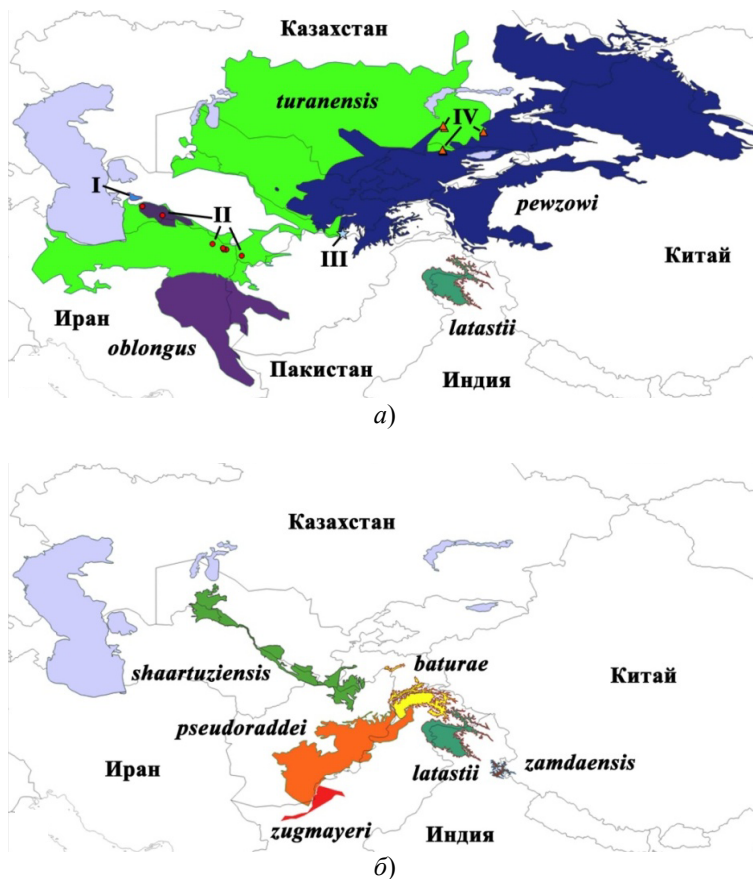


Рис. 1. Современные ареалы видов комплексов *Bufotes latastii* × *B. turanensis* (а) и *B. latastii* × *B. shaartuziensis* (б): I – неописанный тетраплоидный вид с хребта Большой Балхан в Туркменистане; II – места находок триплоидных особей с предполагаемым генотипом LL[T]; III – место находки триплоидной особи с предполагаемым генотипом LST; IV – места находок триплоидных особей с предполагаемым генотипом LTT

Полиплоидные виды в роде *Bufotes*, вероятно, возникли в первой половине плейстоцена [2, 7]. Ранее других, около 2,0 млн лет назад (далее МЛН), по-видимому, появился общий предок триплоидных видов *B. pseudoraddei* и *B. zugmayeri*. Позже (около 1,5 МЛН) возникли тетраплоидные виды. Появление триплоидного вида *B. baturaе* датируется около 1,3 МЛН. Около 1,0 МЛН обособились друг от друга два триплоидных вида, *B. pseudoraddei* и *B. zugmayeri*. Время возникновения *B. zamdaensis* пока не установлено, но его митохондриальный геном практически не отличается от такового у *B. shaartuziensis* и *B. baturaе* [4].

Целью нашей работы было определение последовательности тех событий, которые могли привести к возникновению полиплоидных видов в роде *Bufotes*. Для этого были использованы лабораторные опыты по гибридизации видов и построение ГИС-моделей ареалов.

Материалы и методы

Плоидность всех изученных особей определялась по размеру генома (количеству ядерной ДНК в клетке), измеренному с помощью проточной

ДНК-цитометрии [8]. В лабораторных условиях нами были проведены скрещивания между *B. latastii* из Индии и *B. sitibundus* (ближний родственник *B. turanensis*) из Азербайджана. Условия содержания и разведения зеленых жаб в лабораторных условиях описаны ранее [9–10].

Нами для построения моделей ареалов по литературным данным и результатам собственных наблюдений были составлены списки мест находок всех видов, входящих в комплексы *B. latastii* × *B. shaartuziensis* и *B. latastii* × *B. turanensis* (83 локалитета *B. baturae*, 68 – *B. latastii*, 31 – *B. oblongus*, 533 – *B. pewzowi*, 40 – *B. pseudoraddei*, 46 – *B. shaartuziensis*, 413 – *B. turanensis*, 20 – *B. zamdaensis* и 20 – *B. zugmayeri*).

Помимо современного, были построены модели двух прошлых ареалов для трех родительских диплоидных видов. Это – последнее максимальное оледенение (CCSM4; около 22 тыс. лет назад) и последний интергляциал (120–140 тыс. лет назад). Для этого были использованы пакеты, состоящие из 19 биоклиматических слоев (bio1–19; разрешения 30 угловых секунд и 2,5 угловых минут), несущих данные о температуре и количестве осадков. Все они были взяты из базы Worldclim 1.4 (www.worldclim.org). Из них была вырезана область, расположенная между 27° и 52° северной широты, 47° и 95° восточной долготы (формат WGS 84).

Так как многие из этих слоев сильно скоррелированы между собой, то был проведен корреляционный анализ (коэффициент корреляции Пирсона) с помощью программы ENMTools 1.4.3 [11]. Для построения модели были выбраны восемь наиболее слабо скоррелированных между собой слоев (bio2, 4, 8–9, 15 и 17–19), коэффициент корреляции ($|r|$) между которыми не превышал 0,70. Кроме того, программа ENMTools была использована для фильтрации точек находок жаб, находящихся в одном и том же квадрате (30 угловых секунд и 2,5 угловых минут), а также для того, чтобы избежать пространственной автокорреляции. Модели не делались только для неопisanного тетраплоидного вида с хребта Большой Балхан, который известен пока лишь из одного местонахождения.

Для оценки вклада климатических факторов в модели применялась программа Максент (Maxent 3.3.3k [12]) со следующими настройками (30 повторов, автоматический выбор класса объектов, максимум взаимодействий 500, максимальное число фоновых точек 10000, коэффициент регуляризации 1). Пригодность полученной модели мы оценивали с помощью параметра AUC (площадь, находящаяся под кривой), рассчитываемого той же программой. Модель с тестовыми значениями AUC более 0,75 обычно считается полезной, а выше 0,90 – очень хорошей. Для того чтобы оценить вклад каждого параметра в полученную модель, использовался критерий складного ножа (jack-knife test), рассчитываемый самой же программой.

Результаты

В ходе опытов по лабораторной гибридизации нами было установлено, что все реципрокные гибриды первого поколения (F_1) между диплоидными *B. latastii* и *B. sitibundus* были диплоидами (табл. 1). Однако при скрещивании этих гибридов между собой в их потомстве (F_2) были обнаружены только триплоиды (88 %) и тетраплоиды (12 %). При возвратных скрещиваниях гибридов (F_1) с родителями беккроссы первого поколения (B_1) в разных комби-

нациях имели различную плоидность. Если гибриды были самками, то потомство было триплоидным, а если самцами, то преимущественно диплоидным (95–100 %) (табл. 1).

Таблица 1

Результаты лабораторной гибридизации между *Bufo laticaudatus* и *B. sitibundus*

Тип скрещивания	N	Встречаемость потомства с различной плоидностью (%)		
		2n	3n	4n
F ₁ <i>B. laticaudatus</i> ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂	16	100	–	–
F ₁ <i>B. sitibundus</i> ♀ × <i>B. laticaudatus</i> ♂	18	100	–	–
F ₂ <i>B. sitibundus</i> ♀ × <i>B. laticaudatus</i> ♂	26	–	88	12
B ₁ <i>B. laticaudatus</i> ♀ × (<i>B. laticaudatus</i> ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂) ♂	19	100	–	–
B ₁ <i>B. sitibundus</i> ♀ × (<i>B. laticaudatus</i> ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂) ♂	19	95	5	–
B ₁ (<i>B. laticaudatus</i> ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂) ♀ × <i>B. laticaudatus</i> ♂	8	–	100	–
B ₁ (<i>B. laticaudatus</i> ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂) ♀ × <i>B. sitibundus</i> ♂	3	–	100	–

Примечание. N – число изученных особей в потомстве.

Модели современных ареалов всех изученных видов, полученные с помощью программы Максент, показали достаточно высокие значения AUC (0,90–1,00; табл. 2), что говорит об их хорошей пригодности. Для большинства видов (восемь из девяти) наибольший вклад в модели вносил параметр Bio19 (количество осадков в наиболее холодном квартале), как правило, связанный с толщиной снежного покрова в зимние месяцы. Также высокий вклад в модели для ряда видов вносили еще два параметра (Bio17 и 18), связанные с количеством осадков.

Таблица 2

Пригодность полученных с помощью программы Максент моделей современных ареалов (разрешение 30 угловых секунд), оцененная с помощью параметра AUC (среднее ± ошибка), и вклад каждого биоклиматического параметра в полученную модель (в процентах)

Виды	Пл.	AUC	Биоклиматические параметры*							
			Bio2	Bio4	Bio8	Bio9	Bio15	Bio17	Bio18	Bio19
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>baturae</i>	3n	0,991 ± 0,010	17,2	14,9	0	10,7	18,1	11,8	22,1	4,7
<i>laticaudatus</i>	2n	0,990 ± 0,011	1,7	5,4	2,0	23,0	8,9	36,6	4,4	18,0
<i>oblongus</i>	4n	0,967 ± 0,035	9,3	2,0	0,4	7,0	4,2	3,8	61,0	12,4
<i>pewzowi</i>	4n	0,902 ± 0,026	16,4	20,1	6,2	11,0	23,3	1,0	2,5	19,6
<i>pseudoraddei</i>	3n	0,939 ± 0,109	2,3	6,7	2,3	3,4	10,7	6,2	0,5	68,0
<i>shaartuziensis</i>	2n	0,982 ± 0,037	15,3	1,7	8,4	4,4	3,2	19,2	33,4	14,4

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>turanensis</i>	2n	0,896 ± 0,026	10,9	7,8	8,0	44,8	6,5	0,9	5,1	16,0
<i>zamdaisensis</i>	3n	0,998 ± 0,002	2,4	12,6	0,7	8,0	8,8	38,1	1,6	27,7
<i>zugmayeri</i>	3n	0,982 ± 0,066	32,3	2,6	5,5	0	0	7,3	15,7	36,6

Примечание. Пл. – уровень плоидности; *Bio2 – среднесуточный диапазон температур; Bio4 – температурная сезонность; Bio8 – средняя температура наиболее влажного квартала; Bio9 – средняя температура наиболее сухого квартала; Bio15 – сезонность количества осадков; Bio17 – количество осадков в наиболее сухом квартале; Bio18 – количество осадков в наиболее жарком квартале; Bio19 – количество осадков в наиболее холодном квартале.

Модели плейстоценовых ареалов были построены для трех родительских диплоидных видов (рис. 2). Из них видно, что ареал *B. shaartuziensis* в период максимального оледенения был, вероятно, небольшим по площади и располагался на равнинной части юго-западного Таджикистана и прилегающей территории Афганистана. В последнем интергляциале распространение этого вида было шире, покрывая равнинные территории и горные долины в Таджикистане, на севере Афганистана, западе Туркменистана и Узбекистана, доходя до северо-восточных районов Ирана.

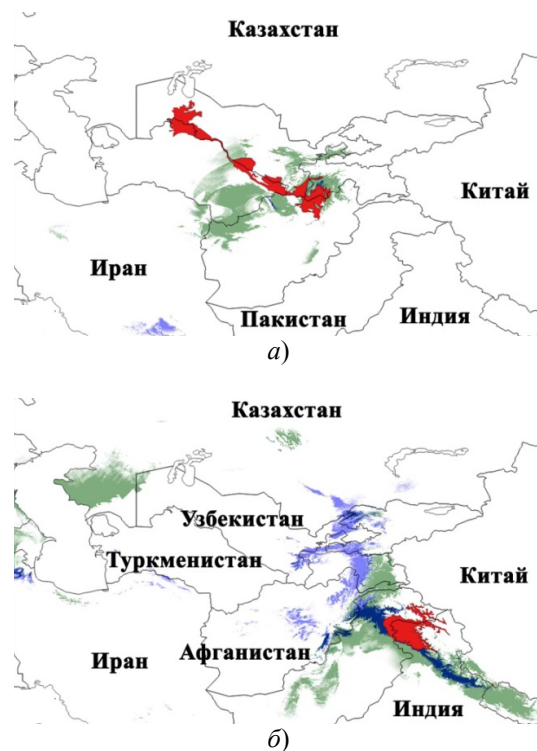


Рис. 2. Современное распространение (красный цвет) и модели плейстоценовых ареалов диплоидных видов *Bufotes shaartuziensis* (а), *B. latastii* (б) и *B. turanensis* (в), построенные с помощью программы Максент. Синим цветом обозначены предполагаемые ареалы видов в период последнего максимального оледенения (22 тыс. лет назад); зеленым – последнего интергляциала (120–140 тыс. лет назад) (начало)



Рис. 2. Современное распространение (красный цвет) и модели плейстоценовых ареалов диплоидных видов *Bufo shaartuziensis* (а), *B. latastii* (б) и *B. turanensis* (в), построенные с помощью программы Максент. Синим цветом обозначены предполагаемые ареалы видов в период последнего максимального оледенения (22 тыс. лет назад); зеленым – последнего интергляциала (120–140 тыс. лет назад) (окончание)

В период максимального оледенения южные границы ареала *B. turanensis*, вероятно, не выходили за пределы его современного расселения. А вот в последнем интергляциале они могли быть намного шире, чем сейчас, простираясь на север Афганистана, Пакистана и даже Индии.

Ареал *B. latastii* в период максимального оледенения мог простираться далеко на север, достигая гор северо-восточного Афганистана, Таджикистана и даже западного Узбекистана. В последнем интергляциале ареал этого вида также, вероятно, был более широким, чем сейчас, простираясь до территории современного Таджикистана на севере и вдоль южных склонов Гималаев и Гиндикуша на юге.

Обсуждение

Как возникли полиплоидные виды в роде *Bufo*? Исходя из полученных нами данных по лабораторной гибридизации, для того, чтобы получить жизнеспособное триплоидное потомство с ядерным геномом LL[S] и митохондриальным геномом S (как у современных триплоидных видов), необходимо скрестить гибридных самок F_1 *B. latastii* ♂ × *B. shaartuziensis* ♀, дающих диплоидные гаметы с геномом L[S], с самцами *B. latastii*. Можно также предположить, что диплоидные гибриды F_1 , скрещиваясь между собой, также могут дать во втором поколении (F_2) триплоидное потомство. Действительно, в таких скрещиваниях мы получили среди потомства 88 % триплоидов. Однако эти триплоиды должны нести рекомбинантный гибридный геном, полученный от гибридного самца, и поэтому, вероятно, стерильны.

Для того, чтобы получить тетраплоидов с геномом LLTT, необходимо скрестить между собой гибриды F_1 *B. latastii* ♂ × *B. turanensis* ♀, дающие диплоидные гаметы с геномом LT. Действительно, в ходе лабораторных скрещиваний между гибридами F_1 было получено тетраплоидное потомство (12 %).

Исходя из данных, полученных нами в ходе экспериментов по лабораторной гибридизации, схема возникновения триплоидных видов в роде *Bufo*, предложенная ранее [1], практически не изменилась. Однако схема

возникновения тетраплоидных видов, вероятно, должна быть заметно изменена в сторону упрощения (рис. 3).

Согласно молекулярным данным [2, 7], полиплоидные виды зеленых жаб возникли в раннем плейстоцене. Этот период характеризовался многократно сменяющимися теплыми и холодными периодами. Поэтому мы полагаем, что тенденции в изменении ареалов видов рода *Bufo* в этот период должны были сильно зависеть от изменений климата. Методы ГИС-моделирования позволяют получить модели ареалов видов только для последнего ледникового максимума и последнего интергляциала. Но эти данные могут отражать общую тенденцию изменений ареалов видов за весь плейстоценовый период.

Анализ моделей, построенных в программе Максент, выявил, что в последнем интергляциале предполагаемые ареалы *B. latastii* и *B. shaartuziensis*, вероятно, не могли соприкоснуться. Однако в последний ледниковый максимум они могли подходить близко друг к другу в долине реки Кундуз у города Пули-Хумри (Puli Khumri; ~600 м над уровнем моря) на севере Афганистана и в Ромитском ущелье у села Чуянгарон (~1000 м над уровнем моря) в Таджикистане. И, наоборот, в последнем интергляциале ареалы *B. latastii* и *B. turanensis* могли широко перекрываться на севере Пакистана и Памире. Однако в последний ледниковый максимум они скорее всего нигде не контактировали.

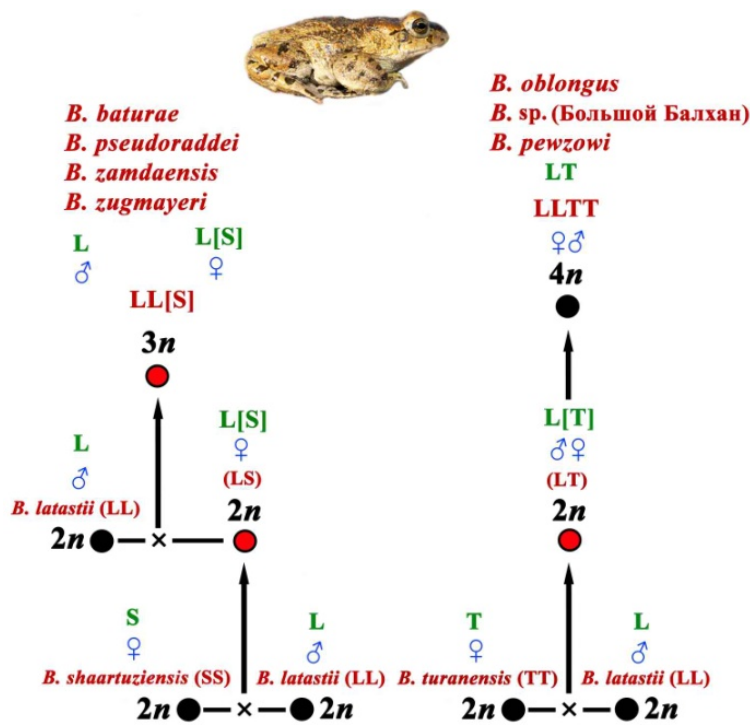


Рис. 3. Схема возникновения полиплоидных видов в гибридогенных комплексах *Bufo latastii* × *B. shaartuziensis* и *B. latastii* × *B. turanensis*. Красным цветом обозначен геномный состав соматических клеток, зеленым – гамет.

Красные кружки – гемиклонально размножающиеся гибриды; черные кружки – неклональные виды. Геном, передающийся потомству клонально, обозначен квадратными скобками. L – геном *B. latastii*; S – *B. shaartuziensis*; T – *B. turanensis*

Исходя из этих данных, можно предположить, что предки триплоидных видов *B. pseudoraddei* и *B. zugmayeri* могли возникнуть во время интергляциала Бибер/Дунай (~2 МЛН) на севере Афганистана, где, вероятно, соприкасались ареалы *B. latastii* и *B. shaartuziensis*. Позднее с похолоданием ареал этой триплоидной формы мог сдвинуться на юг в район горной системы Гиндукуш.

В период оледенения (около 1,5 МЛН) ареалы *B. turanensis* и *B. latastii*, вероятно, соприкасались на севере Афганистана и Пакистана, дав начало предкам тетраплоидных видов. Последующее потепление и иссушение климата привело к обособлению *B. oblongus* (и формы с хребта Большой Балхан) на западе (восточный Иран и южный Туркменистан), а *B. pewzowi* – на востоке.

Во время Дунай-гюнцского межледниковья (около 1,4 МЛН) ареалы *B. latastii* и *B. shaartuziensis*, вероятно, пришли в соприкосновение на севере Афганистана, дав начало триплоидной *B. baturae*. Во время очередного похолодания *B. latastii* исчезла на севере Афганистана и Пакистана, а *B. baturae* смогла здесь выжить. Возможно, что именно из-за конкуренции с *B. baturae* ареалы *B. latastii*, с одной стороны, и *B. shaartuziensis* и *B. turanensis* – с другой, позднее никогда более не соприкасались.

Вероятно, иссушение климата во время гюнцкого оледенения (около 1 МЛН) привело к возникновению изоляции между предками *B. pseudoraddei* (Гиндикуш) и *B. zugmayeri* (Сулеймановы горы).

Почему в одних случаях возникали триплоидные, а в других – тетраплоидные виды? Мы полагаем, что это может быть связано с различиями в численности гибридов в зонах контакта ареалов родительских диплоидных видов. Триплоиды, вероятно, возникали там, где диплоидные гибриды F_1 были редки, что создавало предпосылки для их возвратного скрещивания с одним из родительских видов. Тетраплоиды же могли возникнуть в местах, где гибридизация была массовой, а диплоидные гибриды F_1 с диплоидными гаметами (см. выше) могли свободно скрещиваться между собой.

Почему все современные полиплоидные виды в роде *Bufo* имеют в своем составе два генома *B. latastii*? Мы полагаем, что это связано с тем, что все полиплоидные виды населяют горные районы. Среди диплоидных же видов именно *B. latastii* в отличие от *B. shaartuziensis* и *B. turanensis* является горным видом. Вероятно, именно такой хромосомный набор с двумя геномами *B. latastii*, уже адаптированной к горам, позволял полиплоидным гибридам лучше выживать в суровых горных условиях Центральной Азии.

Необходимо также отметить, что в роде *Bufo* неоднократно отмечались триплоидные особи, населяющие районы, далекие от мест расселения триплоидных видов комплекса *B. latastii* × *B. shaartuziensis* (см. рис. 1, а: II–IV). Такие находки, например, были сделаны на северо-востоке Ирана, где триплоидные зеленые жабы с геномом LLT были выявлены в окрестностях пустынного озера Базанган (Bazangan) и водохранилища Кардех (Kardeh) на высотах 736–1273 м над уровнем моря, где они жили синтопически с *B. turanensis* [8, 13].

Мы провели цитогенетический и молекулярно-биохимический анализы спермы у триплоидного самца, взятого из последнего локалитета [8]. Оказалось, что у него сперма гаплоидная с геномом *B. latastii*. По аналогии с дру-

гими триплоидными формами можно предположить, что у этих жаб ооциты диплоидные с геномом L[T]. Это позволяет говорить о том, что эти триплоиды никак репродуктивно не связаны с синтопической *B. turanensis*. Геномный состав этих триплоидов (LL[T]) также исключает возможность их возникновения за счет скрещивания между диплоидной *B. turanensis* (гаметы T) и тетраплоидной *B. oblongus* (гаметы LT).

Это может указывать на то, что эта триплоидная форма могла возникнуть примерно тогда же, когда и другие тетраплоидные виды. Исходя из этого, мы предполагаем, что данная триплоидная форма может рассматриваться в качестве самостоятельного вида (единственного триплоидного вида в комплексе *B. latastii* × *B. turanensis*).

В Иране ареалы этой триплоидной формы и тетраплоидного вида *B. oblongus* нигде не совпадают. Ее распространение, вероятно, не ограничивается только северо-восточным Ираном. Она может встречаться и в прилегающих районах Туркменистана [8, 14–15].

Важно также отметить, что гибридизацией между диплоидными (*B. shartuziensis* и *B. turanensis*) и тетраплоидным (*B. pewzowi*) видами на границах их ареалов можно объяснять находки триплоидных особей (предполагаемые генотипы LST и LTT) в Таджикистане, Кыргызстане и Казахстане [7, 15–20].

Заключение

Лабораторная гибридизация показала, что полиплоидное потомство может быть получено при скрещивании гибридов F₁ между собой и с родительскими видами. Построенные нами ГИС-модели плейстоценовых ареалов указывают на то, что ареалы родительских диплоидных видов могли соприкоснуться между собой, давая начало полиплоидным видам. Предложена схема полиплоидного видообразования в роде *Bufo*.

Библиографический список

1. Природная полиплоидия у амфибий / С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин, Д. В. Скоринов, Р. А. Пасынкова, Ю. М. Розанов // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Сер. 3, Биология. – 2016. – № 3. – С. 77–86.
2. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genome plasticity / M. Stöck, C. Moritz, M. Hickerson, D. Frynta, T. Dujsbayeva, V. Eremchenko, J. R. Macey, T. J. Papenfuss, D. B. Wake // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2006. – Vol. 41 (2). – P. 663–689.
3. **Литвинчук, С. Н.** Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран / С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, Л. Я. Боркин, Д. В. Скоринов // Вопросы герпетологии. – 2008. – С. 247–257.
4. Необычное триплоидное видообразование у зеленых жаб комплекса *Bufo viridis* Высокогорной Азии / С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин, Д. В. Скоринов, Г. А. Мазепа, Р. А. Пасынкова, Д. В. Дедух, А. В. Красикова, Ю. М. Розанов // Вопросы герпетологии. – 2012. – С. 160–165.
5. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels / S. N. Litvinchuk, G. O. Mazepa, R. A. Pasyukova, A. Saidov, T. Satorov, Y. A. Chikin, D. A. Shabanov, A. Crottini, L. J. Borokin, J. M. Rosanov, M. Stöck // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2011. – Vol. 49 (3). – P. 233–239.

6. Origin and genome evolution of polyploid green toads in Central Asia: evidence from microsatellite markers / C. Betto-Colliard, R. Sermier, S. Litvinchuk, N. Perrin, M. Stöck // *Heredity*. – 2015. – Vol. 114 (3). – P. 300–308.
7. Profound genetic divergence and asymmetric parental genome contributions as hallmarks of hybrid speciation in polyploid toads / C. Betto-Colliard, S. Hofmann, R. Sermier, N. Perrin, M. Stöck // *Proceedings of the Royal Society B*. – 2018. – Vol. 285. – ID: 20172667.
8. **Литвинчук, С. Н.** Размер генома и распространение диплоидных и полиплоидных зеленых жаб рода *Bufo* в Узбекистане и Туркменистане / С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин, Г. А. Мазепа, Ю. М. Розанов // Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты. Посвящается 100-летию А. К. Рустамова (1917–2005). – Москва : КМК, 2018. – С. 88–101.
9. Первый случай размножения жабы Латаста, *Bufo latastii* (Boulenger, 1882) в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, С. Н. Литвинчук, С. А. Блинова, К. А. Африн, Е. Г. Коврина // *Современная герпетология*. – 2016. – Т. 16, № 1/2. – С. 20–26.
10. **Матушкина, К. А.** Первые результаты лабораторного размножения батурской жабы, *Bufo baturae* Stoeck, Schmid, Steinlein et Grosse, 1999 / К. А. Матушкина, А. А. Кидов, С. Н. Литвинчук // *Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки*. – 2017. – Т. 22, № 5. – С. 955–959.
11. **Warren, D. L.** ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models / D. L. Warren, R. E. Glor, M. Turelli // *Ecography*. – 2010. – Vol. 33 (3). – P. 607–611.
12. **Phillips, S. J.** Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S. J. Phillips, R. P. Anderson, R. E. Schapire // *Ecological Modeling*. – 2006. – Vol. 190. – P. 231–259.
13. Discovery of triploidy in Palearctic green toads (Anura: Bufonidae) from Iran with indications for a reproductive system involving diploids and triploids / F. Fakharzadeh, J. Darvish, H. G. Kami, F. Ghassemzadeha, E. Rastegar-Pouyani, M. Stock // *Zoologischer Anzeiger*. – 2015. – Vol. 255. – P. 25–31.
14. **Писанець, Э. М.** Про новий поліплоїдний вид ропух *Bufo danatensis* Pisanetz, sp. n. з Туркменії / Э. М. Писанець // *Доповіді АН УРСР. Сер. Б, Геологічні, хімічні, біологічні науки*. – Київ, 1978. – Т. 3. – С. 277–282.
15. Изменчивость микросателлитов *BM224* и *Vca17* в популяциях зеленых жаб (*Bufo viridis* complex), различающихся по размеру генома и плоидности / С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, Н. М. Усманова, Л. Я. Боркин, Л. Ф. Мазанаева, В. И. Казаков // *Цитология*. – 2006. – Т. 48, № 4. – С. 332–345.
16. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis of Asiatic population of the *Bufo viridis* complex / M. Delpero, P. Cervella, L. J. Borokin, T. Dujsebajeva, V. K. Eremchenko, E. Baletto // *Atti del I Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica*. – Torino : Museo Regionale di Scienze Naturali, 1996. – С. 299–304.
17. Morphometrical and acoustical comparison between diploid and tetraploid green toads / S. Castellano, C. Giacomini, T. Dujsebajeva, G. Odierna, E. Baletto // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1998. – Vol. 63. – P. 257–281.
18. On the distribution of diploid, triploid, and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in south-eastern Kazakhstan / L. J. Borokin, V. K. Eremchenko, N. Helfenberger, A. M. Panfilov, J. M. Rosanov // *Russian Journal of Herpetology*. – 2001. – Vol. 8 (1). – P. 45–53.
19. Evidence for chromosome and Pst I satellite DNA family evolutionary stasis in the *Bufo viridis* group (Amphibia, Anura) / G. Odierna, G. Aprea, T. Capriglione, S. Castellano, E. Baletto // *Chromosome Research*. – 2004. – Vol. 12. – P. 671–681.
20. 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) / M. Stöck, J. Ustinova, D. K. Lamatsch, M. Scharl, N. Perrin, C. Moritz // *Evolution*. – 2010. – Vol. 64 (4). – P. 944–959.

References

1. Litvinchuk S. N., Borkin L. Ya., Skorinov D. V., Pasyukova R. A., Rozanov Yu. M. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. 3, Biologiya* [Bulletin of Saint-Petersburg State University. Series 3: Biology]. 2016, no. 3, pp. 77–86. [In Russian]
2. Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsebajeva T., Eremchenko V., Macey J. R., Papenfuss T. J., Wake D. B. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006, vol. 41 (2), pp. 663–689.
3. Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Borkin L. Ya., Skorinov D. V. *Voprosy gerpetologii* [Issue of herpetology]. 2008, pp. 247–257. [In Russian]
4. Litvinchuk S. N., Borkin L. Ya., Skorinov D. V., Mazepa G. A., Pasyukova R. A., Dedukh D. V., Krasikova A. V., Rozanov Yu. M. *Voprosy gerpetologii* [Issue of herpetology]. 2012, pp. 160–165. [In Russian]
5. 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. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2011, vol. 49 (3), pp. 233–239.
6. Betto-Colliard C., Sermier R., Litvinchuk S., Perrin N., Stöck M. *Heredity*. 2015, vol. 114 (3), pp. 300–308.
7. Betto-Colliard C., Hofmann S., Sermier R., Perrin N., Stöck M. *Proceedings of the Royal Society B*. 2018, vol. 285. ID: 20172667.
8. Litvinchuk S. N., Borkin L. Ya., Mazepa G. A., Rozanov Yu. M. *Gerpetologicheskie i ornitologicheskie issledovaniya: sovremennye aspekty. Posvyashchaetsya 100-letiyu A. K. Rustamova (1917–2005)* [Herpetological and ornithological research: modern aspects. Dedicated to 100th anniversary of A. K. Rustamov (1917–2005)]. Moscow: KMK, 2018, pp. 88–101. [In Russian]
9. Kidov A. A., Matushkina K. A., Litvinchuk S. N., Blinova S. A., Afrin K. A., Kovrina E. G. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2016, vol. 16, no. 1/2, pp. 20–26. [In Russian]
10. Matushkina K. A., Kidov A. A., Litvinchuk S. N. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennyye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov State University. Series: Natural engineering sciences]. 2017, vol. 22, no. 5, pp. 955–959. [In Russian]
11. Warren D. L., Glor R. E., Turelli M. *Ecography*. 2010, vol. 33 (3), pp. 607–611.
12. Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. *Ecological Modeling*. 2006, vol. 190, pp. 231–259.
13. Fakharzadeh F., Darvish J., Kami H. G., Ghassemzadeha F., Rastegar-Pouyani E., Stock M. *Zoologischer Anzeiger* [Zoological bulletin]. 2015, vol. 255, pp. 25–31.
14. Pisanets' E. M. *Dopovidi AN URSS. Ser. B, Geologichni, khimichni, biologichni nauki* [Reports of the Academy of Sciences of the USSR. Series B, Geological, chemical, biological sciences]. Kiev, 1978, vol. 3, pp. 277–282.
15. Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Usmanova N. M., Borkin L. Ya., Mazanaeva L. F., Kazakov V. I. *Tsitologiya* [Cytology]. 2006, vol. 48, no. 4, pp. 332–345. [In Russian]
16. Delpero M., Cervella P., Borkin L. J., Dujsebajeva T., Eremchenko V. K., Balletto E. *Atti del I Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica* [Proceedings of the 1st National Congress of Italian Society of Herpetology]. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, 1996, pp. 299–304.
17. Castellano S., Giacoma C., Dujsebajeva T., Odierna G., Balletto E. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1998, vol. 63, pp. 257–281.
18. Borkin L. J., Eremchenko V. K., Helfenberger N., Panfilov A. M., Rosanov J. M. *Russian Journal of Herpetology*. 2001, vol. 8 (1), pp. 45–53.
19. Odierna G., Aprea G., Capriglione T., Castellano S., Balletto E. *Chromosome Research*. 2004, vol. 12, pp. 671–681.
20. Stöck M., Ustinova J., Lamatsch D. K., Schartl M., Perrin N., Moritz C. *Evolution*. 2010, vol. 64 (4), pp. 944–959.

Литвинчук Спартак Николаевич

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, группа микроэволюции генома и цитоэкологии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4); старший преподаватель, кафедра зоологии и физиологии, Дагестанский государственный университет (Россия, г. Махачкала, ул. Гаджиева, 43А)

E-mail: litvinchukspartak@yandex.ru

Скоринов Дмитрий Владимирович

кандидат биологических наук, научный сотрудник, группа микроэволюции генома и цитоэкологии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4)

E-mail: skorinovd@yandex.ru

Пасынкова Роза Абрамовна

младший научный сотрудник, группа микроэволюции генома и цитоэкологии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4)

E-mail: lilitsraven@yandex.ru

Кидов Артем Александрович

кандидат биологических наук, доцент, кафедра зоологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: kidov_a@mail.ru

Матушкина Ксения Андреевна

кандидат биологических наук, старший преподаватель, кафедра зоологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: matushkina@gmail.com

Litvinchuk Spartak Nikolaevich

Candidate of biological sciences, senior staff scientist, group of microevolution of the genome and cytoecology, Institute of Cytology of Russian Academy of Sciences (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia); senior lecturer, sub-department of zoology and physiology, Daghestan State University (43A Gadzhieva street, Makhachkala, Russia)

Skorinov Dmitriy Vladimirovich

Candidate of biological sciences, researcher, group of microevolution of the genome and cytoecology, Institute of Cytology of Russian Academy of Sciences (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia)

Pasynkova Roza Abramovna

Junior researcher, group of microevolution of the genome and cytoecology, Institute of Cytology of Russian Academy of Sciences (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia)

Kidov Artem Aleksandrovich

Candidate of biological sciences, associate professor, sub-department of zoology, Russian State Agrarian University – MTAA (49 Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Matushkina Kseniya Andreevna

Candidate of biological sciences, senior lecturer, sub-department of zoology, Russian State Agrarian University – MTAA (49 Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Боркин Лев Яковлевич

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Зоологический институт Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1)

E-mail: leo_borkin@zin.ru

Borkin Lev Yakovlevich

Candidate of biological sciences, leading researcher, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences (1 Universitetskaya embankment, Saint-Petersburg, Russia)

Розанов Юрий Михайлович

кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник, группа микроэволюции генома и цитоэкологии, Институт цитологии Российской академии наук (Россия, г. Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4)

E-mail: rozanov@incras.ru

Rozanov Yuriy Mikhaylovich

Candidate of technical sciences, leading researcher, group of microevolution of the genome and cytoecology, Institute of Cytology of Russian Academy of Sciences (4 Tikhoretskiy avenue, Saint-Petersburg, Russia)

Образец цитирования:

Полиплоидное видообразование у азиатских зеленых жаб рода *Bufo* (Bufonidae) / С. Н. Литвинчук, Д. В. Скоринов, Р. А. Пасынкова, А. А. Кидов, К. А. Матушкина, Л. Я. Боркин, Ю. М. Розанов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 80–93. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-9.