

УДК: 957.851

Парадокс відтворення триплоїдних *Pelophylax esculentus* у геміклональних популяційних системах Брусівки (Донецька область) та Кременної (Луганська область)

М.О.Дрогваленко, Р.М.Макарян, О.В.Бірюк, О.В.Коршунов, Д.А.Шабанов

Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна (Харків, Україна)
d.a.shabanov@gmail.com

Європейські зелені жаби групи *Pelophylax esculentus* complex представляють собою значний інтерес як приклад міжвидової гібридизації та поліплоїдизації. Диплоїдні та триплоїдні гібридні жаби *Pelophylax esculentus* здатні відтворюватися, схрещуючись з особинами батьківських видів за рахунок явища геміклонального спадкування. У Сіверсько-Донецькому центрі різноманіття *Pelophylax esculentus* complex на сході України зареєстровані геміклональні популяційні системи (ГПС) різних типів, в тому числі не описаний раніше тип ГПС. Нами був досліджений склад геміклональної популяційної системи (ГПС) зелених жаб оз. Подписочного (Луганська область) та вперше визначений склад ГПС заплавного озера біля с. Брусівка (Донецька область) за допомогою цитометрії еритроцитів та каріологічного аналізу. Виявилося, що обидві ці ГПС складаються виключно з представників озерної жаби *Pelophylax ridibundus* обох статей, а також триплоїдних самиць їстівної жаби *Pelophylax esculentus* з геномною композицією LLR (два геноми *Pelophylax lessonae* та один геном *Pelophylax ridibundus*). За існуючими даними, триплоїдні *P. esculentus* Сіверсько-Донецького центру різноманіття *Pelophylax esculentus* complex продукують лише гаплоїдні гамети. У такому випадку, залишається неясним механізм відтворення самиць-LLR у даних ГПС.

Ключові слова: *Pelophylax esculentus*, триплоїди, геміклональна популяційна система, еритроцити, каріологічний аналіз, цитометрія.

The paradox of the reproduction of triploid *Pelophylax esculentus* in the hemiclinal population systems in Brusivka (Donetsk region) and Kreminna (Lugansk region)

M.O.Drohvalenko, R.M.Makaryan, O.V.Biriuk, O.V.Korshunov, D.A.Shabanov

European water frogs from *Pelophylax esculentus* complex provide a unique interest as interspecies hybridization and polyploidization example. Diploids and triploids of *Pelophylax esculentus* can reproduce in crossings with parental species due to hemiclinal heredity phenomenon. Different types of hemiclinal population systems (HPS) has been registered in Siversky Donets diversity center of *Pelophylax esculentus* complex on the Eastern Ukraine, even HPS of type not described early. The composition of the hemiclinal population system (HPS) of water frogs from Lake Podpisochne (Lugansk region) was examined, and the composition of HPS from Brusivka village vicinity (Donetsk region) was first defined using erythrocyte cytometry and caryological analysis. Both of the HPS are composed of both sexes of marsh frog *Pelophylax ridibundus* and triploid females of edible frog *Pelophylax esculentus* with genomic compound LLR (two *Pelophylax lessonae* and one *Pelophylax ridibundus* genomes) only. According to the current data triploids in Siversky Donets diversity center of *Pelophylax esculentus* complex can produce only haploid gametes. Thus, it is unclear how LLR females reproduce in these HPS.

Key words: *Pelophylax esculentus*, triploids, hemiclinal population system, erythrocytes, caryological analysis, cytometry.

Парадокс воспроизводства триплоидных *Pelophylax esculentus* в геміклональных популяционных системах зеленых лягушек Брусовки (Донецкая область) и Кременной (Луганская область)

Н.А.Дрогваленко, Р.Н.Макарян, О.В.Бірюк, А.В.Коршунов, Д.А.Шабанов

Европейские зеленые лягушки группы *Pelophylax esculentus* complex представляют значительный интерес как пример природной межвидовой гибридизации и полиплоидизации. Диплоидные и триплоидные гибридные лягушки *Pelophylax esculentus* способны воспроизводиться, скрещиваясь с особями родительских видов за счет явления геміклонального наследования. В Северско-Донецком

центре разнообразия *Pelophylax esculentus* complex на востоке Украины зарегистрированы гемиклональные популяционные системы (ГПС) различных типов, в том числе ранее не описанный в литературе тип ГПС. Нами был исследован состав гемиклональной популяционной системы зелёных лягушек оз. Подпесочного (Луганская область) и впервые определён состав ГПС пойменного озера около с. Брусовка (Донецкая область) с помощью цитометрии эритроцитов и кариологического анализа соматических тканей. Выяснилось, что обе эти ГПС состоят исключительно из представителей озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* обоих полов, а также триплоидных самок съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* с геномной композицией LLR (два генома *Pelophylax lessonae* и один геном *Pelophylax ridibundus*). По существующим данным, триплоидные *P. esculentus* в Северско-Донецком центре разнообразия *Pelophylax esculentus* complex способны производить лишь гаплоидные гаметы. В таком случае, остаётся неясным механизм воспроизводства LLR-самок в данных ГПС.

Ключевые слова: *Pelophylax esculentus*, триплоиды, гемиклональная популяционная система, эритроциты, кариологический анализ, цитометрия.

Введение

Pelophylax esculentus (Linnaeus, 1758) – гибрид двух видов европейских зелёных лягушек: *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) (Berger, Roguski, 1978). Воспроизводится он путём клональной передачи в гаметах одного или двух геномов родительских видов. В типичном случае в гаметогенезе у диплоидных гибридов один из родительских геномов элиминируется из клеток зародышевой линии до мейоза (Graf, Mueller, 1979; Tunner, Heppich, 1981; Heppich et al., 1982), а второй проходит эндоредупликацию и передается в гаметы клонально (Tunner, 1980; Tunner, Tunner-Heppich, 1981; Dedukh et al., 2017). Биосистемы, в которых происходит воспроизводство гибридных лягушек, были названы гемиклональными популяционными системами, ГПС (Шабанов та ін., 2009; Шабанов, Литвинчук, 2010; Шабанов, 2015).

Состав ГПС тесно связан с особенностями гаметогенеза входящих в их состав *P. esculentus* (Plötner, 2005). Описаны формы гибридов, производящих гаметы обоих родительских видов по отдельности или одновременно, диплоидные гаметы разного геномного состава, смесь гаплоидных и диплоидных гамет, а также гаметы с частично рекомбинантными геномами (Biriuk et al., 2016; Dedukh et al., 2017). Потомство с двумя клональными геномами одного вида чаще всего оказывается нежизнеспособным, вероятно, вследствие накопленных изменений в клональных геномах. Высказано предположение (Шабанов, 2015), что, поскольку нежизнеспособными оказываются как особи, имеющие две копии одного и того же генома, так и особи, имеющие разные клональные геномы одного вида (Plötner, 2005), само это снижение жизнеспособности является следствием изменений клональных геномов, вызванных отбором на повышение устойчивости их клональной передачи из поколения в поколение.

Некоторые ГПС состоят только из диплоидных лягушек: гибридов и особей родительского вида или обоих видов (Plötner, 2005; Herczeg et al., 2017). Обозначая символом R- наличие в ГПС *P. ridibundus*, L- – *P. lessonae*, а E- – диплоидных *P. esculentus*, мы можем обозначить такие системы как L-E-ГПС, R-E-ГПС и L-E-R-ГПС. Обсуждается возможность устойчивого существования E-ГПС, состоящих исключительно из диплоидных гибридов (Шабанов, 2015; Макарян та ін., 2016).

Многие ГПС содержат триплоидных *P. esculentus*, доля которых из общего числа гибридов может колебаться от 3 до 100%. Триплоиды могут быть представлены двумя формами: LLR и LRR (геном *P. lessonae* обозначают L, а геном *P. ridibundus* – R), а также одним или обоими полами (Jakob, 2007; Christiansen, 2009; Christiansen et al., 2010; Pruvost et al., 2013).

Указывая типы ГПС, наличие триплоидов (полиплоидов) *P. esculentus* обозначают Ер-, а, к примеру, представленность их только самками – Ерf. Появление триплоидов в разных регионах было, вероятно, независимым (Pruvost et al., 2013, 2015). Об этом свидетельствуют различные механизмы их воспроизводства

В большинстве случаев триплоиды проживают совместно с диплоидными гибридами в L-E-Ер-ГПС или R-E-Ер-ГПС, а в некоторых случаях даже только с диплоидными гибридами в E-Ер-ГПС и, как правило, производят рекомбинантные гаплоидные гаметы; в клетках зародышевой линии рекомбинируют два генома одного вида, геном другого вида элиминируется (Christiansen, Reyer, 2009). В редких случаях были отмечены в небольшом количестве LL-яйцеклетки у самки LLR и амфиспермия у самца LRR (Biriuk et al., 2016). Известен случай производства триплоидной

самкой смеси гаплоидных и диплоидных гамет (Christiansen et al., 2005; Christiansen, 2009). Триплоиды в таких системах играют роль поставщика рекомбинантных геномов и воспроизводятся за счёт диплоидных гибридов, производящих клональные диплоидные гаметы LR. Сами диплоидные гибриды воспроизводятся за счёт гаплоидных гамет, производимых ими же или особями родительского вида (Pruvost et al., 2015; Christiansen, Reyer, 2009). ГПС такого типа распространены в Северо-Западной и Восточной Европе (Christiansen, 2009; Dedukh et al., 2017).

В некоторых ГПС Центральной Европы триплоиды (только самцы) производят клональные диплоидные гаметы (копии пары геномов одного вида из своего генотипа). Они воспроизводятся за счёт форм с гаплоидными гаметами (родительские виды и гибриды LR) и проживают совместно с ними (Pruvost et al., 2015).

Из родительских видов в бассейне реки Северский Донец встречается только *P. ridibundus* (Шабанов, 2015). На территории бассейна обнаружено высокое разнообразие типов ГПС: от полностью диплоидных R-E-ГПС (Шабанов та ін., 2017) до различных систем с триплоидами в составе: R-E-Ер-ГПС, R-E-Ерf-ГПС, R-Ер-ГПС и т. д. (Borkin et al., 2004, 2006; Боркин и др., 2005; Mezhdzerin et al., 2010; Suryadna, 2010; Шабанов, 2015). Высокое разнообразие ГПС зеленых лягушек в бассейне Северского Донца стало основанием для описания здесь Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex (Шабанов та ін., 2009; Шабанов, Литвинчук, 2010; Dedukh et al., 2015). В зависимости от характера преобладающих типов ГПС (в благоприятных для лягушек условиях) в Северско-Донецком центре разнообразия выделено три субрегиона: R-E-Ер-субрегион, R-E-субрегион и R-Ерf-субрегион (Шабанов и др., 2017).

Изучение триплоидных *P. esculentus* из Северско-Донецкого центра разнообразия зеленых лягушек с использованием цитометрического анализа спермы, электрофореза белка LDH-1 яйцеклеток и анализа хромосом типа ламповых щёток в яйцеклетках показало следующее (Dedukh et al., 2015, 2017; Biriuk et al., 2016):

- большинство самцов LRR производят гаплоидные гаметы с клональным геномом R, часть (33%) стерильны; отмечен 1 случай амфиспермии;
- самцы LLR очень редки, производят гаметы с L-геномом и зачастую обладают пониженной фертильностью;
- большинство самок LRR передают потомству R-геном; у двух особей из одного местообитания отмечена смесь ооцитов с разными геномами;
- большинство самок LLR производят икру с геномом L (наличие R-генома в ооцитах зафиксировано лишь в одном случае);
- воспроизводство самих триплоидов в бассейне Северского Донца, по-видимому, обеспечивается диплоидными гаметами диплоидных гибридов.

Диплоидные гаметы у триплоидов в исследованных местообитаниях не обнаружены.

В озере Подпесочном (окрестности г. Кременная в Луганской области) в 2010 году российский батрахолог Г.А.Лада зарегистрировал ГПС, состоящую из особей обоих полов *P. ridibundus* и LLR-самок *P. esculentus*. 11 лягушек из данной ГПС проверены методом проточной ДНК-цитометрии: 2 определены как диплоидные *P. ridibundus*, 9 как триплоидные *P. esculentus* с генотипом LLR. Диплоидных гибридов и самцов-триплоидов обнаружено не было. Вторая такая же система отмечена около г. Северодонецка Луганской области (Biriuk et al. 2016). ГПС подобного состава также были ранее описаны на западе Ростовской области России (Borkin et al. 2006).

В пойменном озере в окрестностях с. Брусовка (Донецкая область) нами была зарегистрирована ГПС, имеющая, предположительно, такой же состав (самки *P. esculentus* имеют LLR-композицию геномов – Д.В.Дедух, устное сообщение). В данном локалитете исследования ранее не проводились.

На основании имеющейся информации о гаметогенезе триплоидов можно предположить, что самки LLR в этих двух ГПС передают в яйцеклетках геном L. В таком случае воспроизводство самок LLR в ГПС такого состава нельзя объяснить ни одним из известных путей образования триплоидов.

В качестве гипотез, объясняющих воспроизводство гибридов в этих ГПС, предполагается удвоение генома L после оплодотворения гаплоидной спермой, несущей геном R (на основании работы Zhang et al., 2015), либо подавление отделения второго полярного тела в последнем мейотическом делении (после слияния со сперматозоидом; Kawahara, 1978). Ни один из таких механизмов не был ранее описан для зелёных лягушек. Нельзя отбрасывать и возможность того,

что LLR-самки в этих локалитетах представляют отдельную линию гибридов и производят диплоидные LL-ооциты.

Целью данной работы являлась проверка состава гемиклональных популяционных систем озера Подпесочного и озёра окрестностей с. Брусовка точными методами.

Материал и методы исследования

Озеро Подпесочное (49,007 N, 38,235 E) представляет собой старицу реки Северский Донец, расположенную на левом берегу, возле боровой террасы. Озеро окружено дубравой, со стороны боровой террасы встречаются ольшаники.

Озёра окрестностей с. Брусовка (49,550 N, 36,300 E) также представляют собой старицы Северского Донца, похожие по условиям на Подпесочное; общепринятых названий не имеют.

Для проверки состава обеих ГПС нами было собрано по две выборки из каждой: во время нереста (июнь) и после него (конец сентября), для исключения возможности участия в размножении других форм зелёных лягушек, объясняющих воспроизводство триплоидов. Сборы проводились в 2016–2017 годах. Общий объём выборок составил 155 лягушек. Выборки формировались случайным образом путём лова руками и сачком ночью с использованием фонаря в типичных для данного комплекса видах местообитаний.

Видовая принадлежность и пол лягушек определялись по комплексу морфологических признаков (Шабанов, 2015).

Определить ploidy у данного комплекса видов можно по длине эритроцитов, которые у триплоидов крупнее (граница составляет 26 мкм) (Бондарева и др., 2012). Измерение средней длины эритроцитов проводится на высушенных мазках крови. Цитометрия эритроцитов была осуществлена для всех выборок.

Для трех неполовозрелых особей из оз. Подпесочного ploidy была проверена также посредством анализа кариологических препаратов, окрашенных нитратом серебра и по Романовскому-Гимзе. Для этого у этих особей были прижизненно взяты фрагменты последней фаланги пальца и перепонки на задней конечности. Методика фиксации, окрашивания и приготовления препаратов была описана ранее (Вегерина и др., 2013; Biriuk et al., 2015). На препаратах оценивали количество ядрышек в ядрах клеток в интерфазе. Позднее для двух из этих особей были получены метафазные пластинки из тканей кишечника. За сутки до фиксации материала животным вводили 0,1 мл 0,04% раствор колхицина. Животных анестезировали с помощью этилацетата.

Результаты и обсуждение

Суммарная выборка из озера Подпесочного составила 76 лягушек, из которых 35 самок, 31 самец и 6 неполовозрелых особей. Из озера около с. Брусовка было поймано в сумме 80 лягушек, из которых 27 самок, 19 самцов и 34 неполовозрелых.

Морфологически определены как *P. esculentus* 28 особей, из которых 12 из озера около с. Брусовка и 16 из озера Подпесочного. Все *P. esculentus* определены как самки. Пол всех неполовозрелых особей *P. esculentus* был проверен по морфологии гонад, в то время как у неполовозрелых *P. ridibundus* пол не определяли. Все *P. esculentus* оказались самками (рис. 1) и в каждом локалитете были сходны между собой по окраске (рис. 2).

Цитометрия эритроцитов показала, что в выборках из обеих ГПС все морфологически определённые как *P. ridibundus* лягушки оказались диплоидами, а морфологически определённые как *P. esculentus* – триплоидами. Были обнаружены по одной особи из каждого локалитета, определённые морфологически как типичные триплоидные *P. esculentus* из данных местообитаний, для которых были характерны близкие к предельным значения длины эритроцитов (26,3 и 26,6 мкм при длине тела 57,3 и 70,2 мм соответственно) (рис. 3).

Ploidy трёх особей *P. esculentus* (оз. Подпесочное) с наименьшей длиной эритроцитов (близкой к граничной для триплоидов) была подтверждена методом кариоанализа. После окрашивания на препаратах были зарегистрированы ядра клеток, несущие 1, 2 или 3 ядрышка (3 ядрышка в 23–31 % от общего числа ядер). Это указывает на то, что данные особи являются триплоидными (рис. 4). Для двух из этих особей были изучены также метафазные пластинки – они содержали 39 хромосом, что соответствует триплоидному набору (для зелёных лягушек $2n=26$, $3n=39$) (рис. 5).

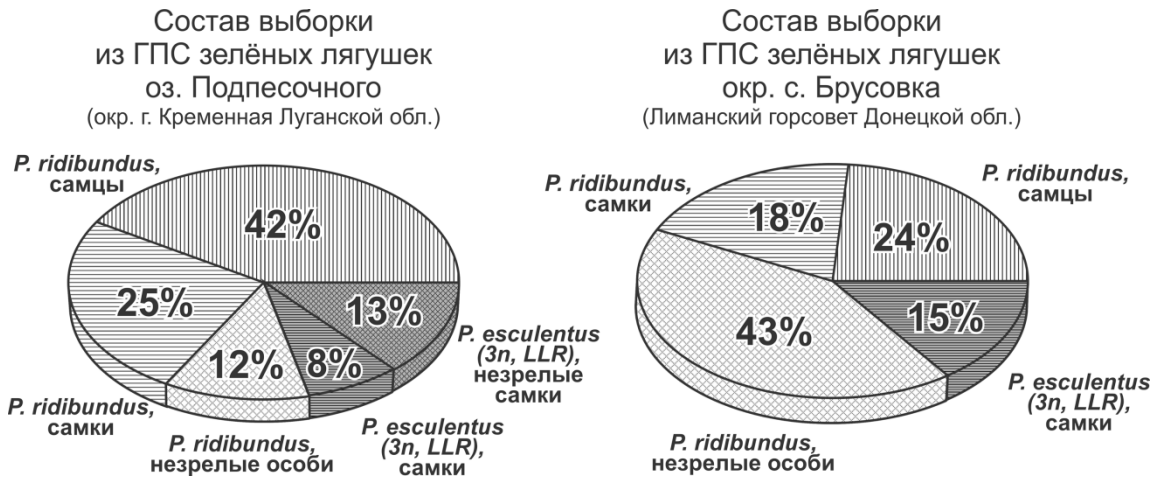


Рис. 1. Доли полов для обоих видов в разных локалитетах



Рис. 2. Триплоидные самки (с геномной композицией LLR) из ГПС зеленых лягушек, населяющих окрестности с. Брусовка (Донецкая область)

Диплоидных гибридов в изученных ГПС не обнаружено. Этот результат является парадоксальным с учетом того, что продукция диплоидных LR-гамет в Северско-Донецком центре разнообразия была описана только для диплоидных *P. esculentus* (Dedukh et al., 2017). Триплоидов другой формы, LRR, которых могли определить морфологически как *P. ridibundus*, не обнаружено. Эти результаты, а также результаты предыдущих исследований (Biriuk et al., 2016), свидетельствуют о том, что ГПС озера Подпесочного состоит из диплоидных *P. ridibundus* обоих полов и триплоидных самок *P. esculentus* (LLR). Новые результаты свидетельствуют о том, что ГПС озера около с. Брусовка имеет такой же состав.

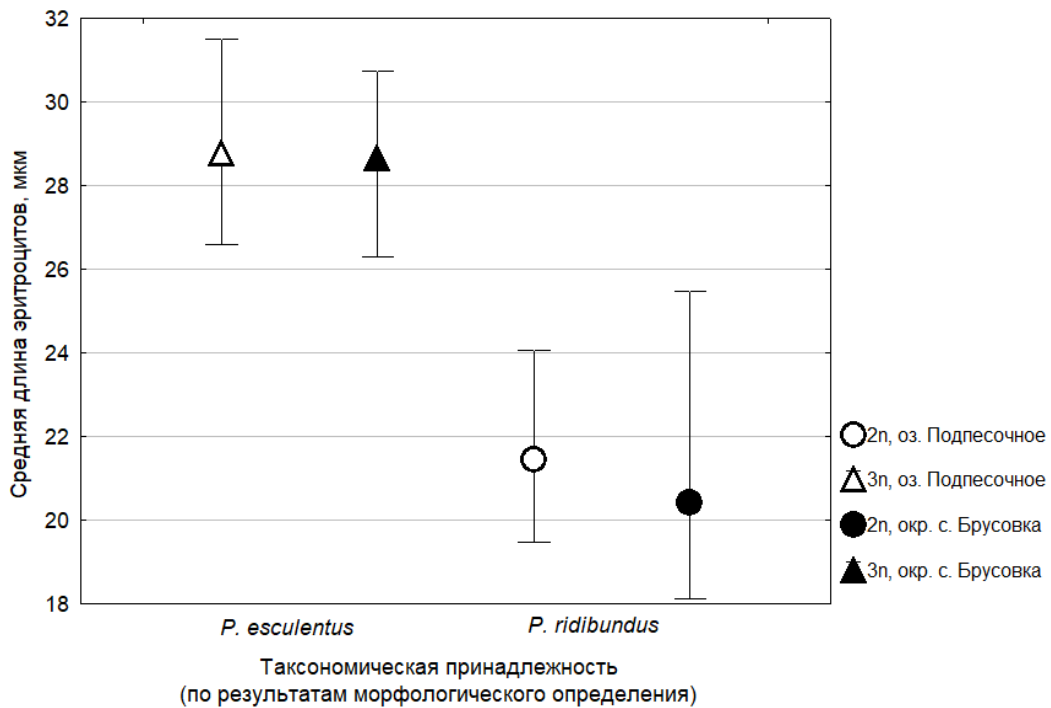


Рис. 3. Размеры эритроцитов изученных групп лягушек. Маркер на графиках – среднее значение длины эритроцитов, отрезки отражают размах значений

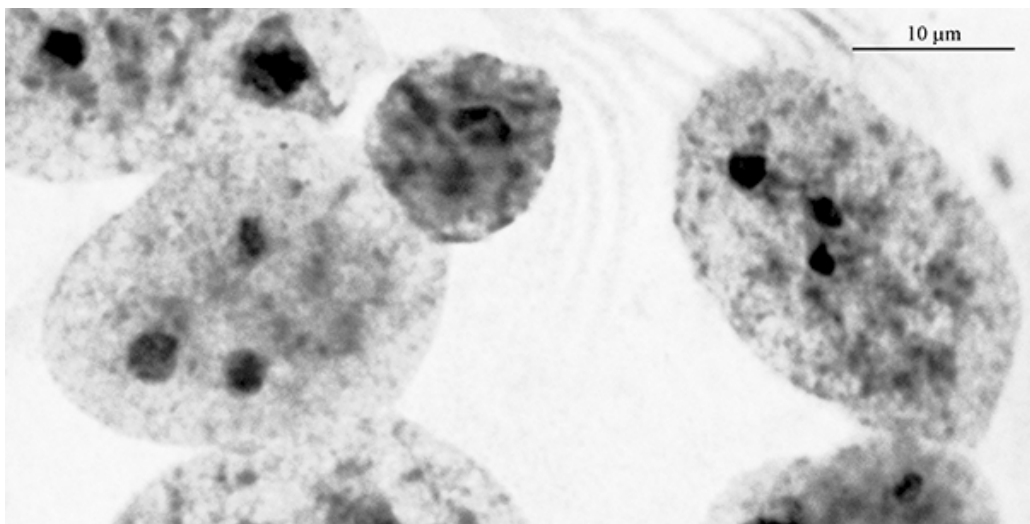


Рис. 4. Ядра соматических клеток *P. esculentus* (оз. Подпесочное), содержащие по 3 окрашенных ядрышка. Аg-окрашивание. Увеличение $\times 1000$



Рис. 5. Метафазна пластинка *P. esculentus* (оз. Подпесочное) с триплоїдним набором хромосом ($3n=39$)

Таким образом, наши исследования подтвердили, что и в окрестностях г. Кременная, и в окрестностях с. Брусовка существуют R-^{LLR}Erf-ГПС, т. е. геміклональные популяционные системы, состоящие из особей родительского вида *P. ridibundus* обоих полов, а также триплоїдных самок *P. esculentus* с геномной композицией LLR (два генома *P. lessonae* и один геном *P. ridibundus*). Согласно существующим представлениям о гаметогенезе триплоїдов в бассейне Северского Донца (только гаплоїдные гаметы; Dedukh et al., 2017), воспроизводство гибридов в этих системах остаётся неясным и требует дальнейших исследований.

Список литературы

- Бондарева А.А., Бибик Ю.С., Самило С.М., Шабанов Д.А. Цитогенетические особенности эритроцитов зеленых лягушек из Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex // Вестник Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина. Серия: биология. – 2012. – Вып.15, №1008. – С. 116–123. /Bondareva A.A., Bibik Yu.S., Samilo S.M., Shabanov D.A. Tsitogeneticheskiye osobennosti eritrotsitov zelenykh lyagushek iz Seversko-Donetskogo tsentra raznobraziya *Pelophylax esculentus* complex // Vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo universiteta imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2012. – Vyp.15, no. 1008. – S. 116–123./
- Боркин Л.Я., Зиненко А.И., Коршунов А.В. и др. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины // Материалы 1-ой конференции Украинского герпетологического общества. – Киев. 2005. – С. 23–26. /Borkin L.Ya., Zinenko A.I., Korshunov A.V. i dr. Massovaya poliploidiya v gibridogenom komplekse *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) na vostoке Ukrainy // Materialy 1-oy konferentsii Ukrainского gerpetologicheskogo obschestva. – Kiev. 2005. – S. 23–26./
- Вегерина А.О., Мелешко Е.В., Пырина И.С. и др. Определение соотношения диплоидов и триплоидов среди метаморфов зеленых лягушек в Северско-Донецком центре разнообразия *Pelophylax esculentus* complex // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразина. Серія: біологія. – 2013. – Вип.18, №1079. – С. 107–113. /Vezerina A.O., Meleshko Ye.V., Pyrina I.S. i dr. Opredeleniye sootnosheniya diploidov i triploidov sredi metamorfov zelenykh lyagushek v Seversko-Donetskom tsentre raznobraziya *Pelophylax esculentus* complex // Visnyk Kharkivs'kogo natsionalnogo universitetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2013. – Vyp.18, no. 1079. – S. 107–113./
- Макарян Р.М., Бірюк О.В., Коршунов О.В. и др. Склад пуголовків зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex) в Іськовому ставі (НПП «Гомільшанські ліси») // Матеріали наукової конференції «Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних

територій». – Львів: СПОЛОМ, 2016. – С. 61–65. /Makaryan R.M., Biryuk O.V., Korshunov O.V. i dr. Sklad pugolovkiv zelenykh zhab (*Pelophylax esculentus* complex) v Is'kovomu stavi (NPP «Gomil'shans'ki lisy») // Materialy naukovoyi konferentsiyi "Stan i bioriznomanittya ekosystem Shats'kogo natsionalnogo prirodnoho parku ta inshikh pryrodokhoronnykh terytoriy". – L'viv: SPOLOM, 2016. – S. 61–65./

Шабанов Д.А. Эволюционная экология популяционных систем гибридогенного комплекса зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) левобережной лесостепи Украины. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Днепропетровск: ДНУ, 2015. – 36 с. /Shabanov D.A. Evolyutsionnaya ekologiya populyatsionnykh sistem gibridogennoho kompleksa zelenykh lyagushek (*Pelophylax esculentus* complex) levoberezhnoy lesostepi Ukrainy. Avtoref. dis. ... d-ra. biol. nauk. – Dnepropetrovsk: DNU, 2015. – 36 s./

Шабанов Д.А., Бірюк О.В., Коршунов О.В., Кравченко М.О. Поширення різних типів геміклональних популяційних систем гібридогенного комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex) у басейні Сіверського Дінця // Матеріали науково-практичної конференції з нагоди 20-річчя створення Національного природного парку «Святі гори». – 2017. – С. 141–146. /Shabanov D.A., Biryuk O.V., Korshunov O.V., Kravchenko M.O. Poshyrennya riznykh typiv gemiklonalnykh populyatsionnykh system gibrydogennoho kompleksu zelenykh zhab (*Pelophylax esculentus* complex) u baseyni Sivers'kogo Dintsya // Materialy naukovo-praktychnoi konferentsii z nagody 20-rlchchya stvorennya Natsional'nogo pryrodnoho parku «Svyati gory». – 2017. – S. 141–146./

Шабанов Д.А., Коршунов О.В., Кравченко М.О. Які ж зелені жаби населяють Харківську область? Термінологічний і номенклатурний аспекти проблеми // Біологія та валеологія. – Вип.11. – Харків: ХДПУ, 2009. – С. 116–125. /Shabanov D.A., Korshunov O.V., Kravchenko M.O. Yaki zh zeleni zhaby naselyayut Kharkivsku oblast? Terminologichny i nomenklaturnyy aspekty problemy // Biologiya ta valeologiya. – Vyp.11. – Kharkiv: KhDPU, 2009. – S. 116–125./

Шабанов Д.А., Литвинчук С.Н. Жизнь без правил или особый способ эволюции? // Природа. Зоология, генетика. 2010. – Вып.3. – С. 29–36. /Shabanov D.A., Litvinchuk S.N. Zhizn' bez pravil ili osobyy sposob evolyutsii? // Priroda. Zoologiya, genetika. 2010. – Vyp.3. – S. 29–36./

Berger L., Roguski H. Triploid F2 progeny of water frogs (*Rana esculenta* complex) // Folia biologica. 1978. – Vol. 26. – P. 135–152.

Biriuk O.V., Usova O.E., Meleshko O.V., Shabanov D.A. Composition and characteristic of subadult water frogs sample (*Pelophylax esculentus* complex) // Research and conservation of European herpetofauna and its environment: *Bombina bombina*, *Emys orbicularis*, and *Coronella austriaca*. 3rd International workshop-conference: Book of abstracts. – Daugavpils University, 2015. – P.8.

Biriuk O.V., Shabanov D.A., Korshunov A.V. et al. Gamete production patterns and mating systems in water frogs of the hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex in north-eastern Ukraine // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2016. – Vol. 54, no. 3. – P. 215–225.

Borkin L.J., Korshunov A.V., Lada G.A. et al. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Russian Journal of Herpetology. – 2004. – Vol.11, no. 3. – P. 194–213.

Borkin L.J., Lada G.A., Litvinchuk S.N. et al. The first record of mass triploidy in hybridogenic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov Oblast') // Russian Journal of Herpetology. – 2006. – Vol.13 no. 1. – P. 77–82.

Christiansen D.G. Gamete types, sex determination and stable equilibria of all-hybrid populations of diploid and triploid edible frogs (*Pelophylax esculentus*) // BMC Evolutionary Biology. – 2009. – Vol.9, no. 135. – P. 1754–1768.

Christiansen D.G., Fog K., Pedersen B.V., Boomsma J.J. Reproduction and hybrid load in all-hybrid populations of *Rana esculenta* water frogs in Denmark // Evolution. – 2005. – Vol.59, no. 6. – P. 1348–1361.

Christiansen D.G., Jakob C., Arioli M. et al. Coexistence of diploid and triploid hybrid water frogs: population differences persist in the apparent absence of differential survival // BMC Ecology. – 2010. – Vol.10, no. 14. – P. 1–14.

Christiansen D.G., Reyer H.U. From clonal to sexual hybrids: genetic recombination via triploids in all-hybrid populations of water frogs // Evolution. – 2009. – Vol.63, no. 7. – P. 1754–1768.

Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J. et al. 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. 1–19.

Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J. et al. Mutual maintenance of di- and triploid *Pelophylax esculentus* hybrids in R-E systems: results from artificial crossing experiments // BMC Genetics. – 2017. – Vol.14, no. 26. – P. 1–15.

Graf J.D., Mueller W.P. Experimental gynogenesis provides evidence of hybridogenetic reproduction in the *Rana esculenta* complex // Cellular and Molecular Life Sciences. – 1979. – Vol.35, no. 12. P. 1574–1576.

- Heppich S., Tunner H.G., Greilhuber J. Premeiotic chromosome doubling after genome elimination during spermatogenesis of the species hybrid *Rana esculenta* // Theoretical and Applied Genetics. – 1982. – Vol.61, no. 2. – P. 101–104.
- Herczeg D., Voros J., Christiansen D.G. et al. Taxonomic composition and ploidy level among European water frogs (Anura: Ranidae: Pelophylax) in eastern Hungary // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2017. – Vol.55, no. 2. – P. 129–137.
- Jakob C. Structure and dynamics of pure hybridogenetic water frog populations of *Rana esculenta* in Southern Sweden. PhD Thesis. Universität Zürich. – 2007. – 197 p.
- Kawahara H. Production of triploid and gynogenetic diploid xenopus by cold treatment // Development, Growth & Differentiation. – 1978. – Vol.20, no. 3. – P. 227–236.
- Mezhzherin S.V., Morozov-Leonov S.I., Rostovskaia O.V. et al. Ploidy and genetic structure of hybrid populations of water frogs *Pelophylax esculentus* (L., 1758) complex (Amphibia, Ranidae) of Ukraine // Tsitologia i Genetica. – 2010. – Vol.44, no. 4. – P. 23–28.
- Plötner J. Die westpalaarktischen Wasserfrosche. – Laurenti-Verlag, Bielefeld, 2005. – 161s.
- Pruvost N.B.M., Hoffman A., Reyer H-U. Gamete production patterns, ploidy, and population genetics reveal evolutionary significant units in hybrid water frogs (*Pelophylax esculentus*) // Ecology and evolution. – 2013. – Vol.3, no. 9. – P. 2933–2946.
- Pruvost N.B.M., Mikulicek L., Choleva L., Reyer H-U. Contrasting reproductive strategies of triploid hybrid males in vertebrate mating systems // Journal of Evolutionary Biology. – 2015. – Vol.28, no. 1. – P. 189–204.
- Suryadna N.N. New records of triploids of *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) in eastern Ukraine // Curr. Stud. Herpetol. Saratov. – 2010. – Vol.10. – P. 128–131.
- Tunner H.G. Kreuzungsexperimente mit wasserfroeschchen aus oesterreichischen und polnischen mischpopulationen (*Rana lessonae* + *Rana esculenta*) Eine analyse biochemischer und morphologischer merkmale // Journal of Zoological Systematics. – 1980. – Vol.18, no. 4. – P. 257–297.
- Tunner H.G., Heppich S. Premeiotic genome exclusion during oogenesis in the common edible frog, *Rana esculenta* // Naturwissenschaften. – 1981. – Vol.68, no. 4. – P. 207–208.
- Zhang J., Sun M., Zhou L. et al. Meiosis completion and various sperm responses lead to unisexual and sexual reproduction modes in one clone of polyploid *Carassius gibelio* // Scientific Reports. – 2015. – Vol.5. – P. 1–14.

Представлено: Т.Ю.Маркіна / Presented by: T.Yu.Markina
Рецензент: Н.Ю.Полчанінова / Reviewer: N.Yu.Polchaninova
Подано до редакції / Received: 20.11.2017