

КРИПТИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ РУССКОЙ РАВНИНЫ

© Г.А. Лада

Ключевые слова: криптическое видообразование; бесхвостые амфибии; обыкновенная чесночница; *Pelobates fuscus*; Русская равнина.

Описано криптическое видообразование у бесхвостых амфибий Русской равнины на примере обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*). Приведены и обсуждаются данные о распространении, морфологических особенностях и вероятном таксономическом статусе западной и восточной «геномных» форм чесночницы.

ВВЕДЕНИЕ

Амфибии, в сравнении с представителями других классов позвоночных, характеризуются наибольшей генетической дистанцией между видами [1–2], необычайно широким размахом размера генома, известной консервативностью карิโอотипов [3] и широким спектром модусов видообразования [4].

Проблема видов, почти идентичных морфологически, но различающихся особенностями своей экологии, существует в биологии начиная со второй половины 1880-х гг. Однако особое внимание такие виды привлекли к себе лишь с середины XX в. в связи с «вооружением» специалистов в области биологической систематики новыми методами исследования, а также из-за смены концепции вида [5]. Для обозначения таких видов используются разнообразные термины, в т. ч.: «виды-близнецы», «виды-двойники», «сестринские виды», «криптические виды» и т. д. [5].

Нельзя не согласиться с последними авторами [5], считающими криптическими такие виды, которых нельзя диагностировать по обычным, принятым в систематике морфологическим признакам, или же различия между этими признаками имеют лишь статистический характер. Под общим названием «криптические виды» Л.Я. Боркин с соавт. [5] понимают три их разновидности, различающиеся между собой по степени родства. Первая: виды-близнецы (сестринские виды) – криптические виды, образовавшиеся в результате дихотомии ближайшего общего предка. Вторая: виды-двойники – криптические виды, имеющие более отдаленное родство и являющиеся результатом нескольких актов видообразования. Третья: криптические виды, образующие пару «предок – потомок».

Криптические виды были обнаружены во многих группах животных, в т. ч. во всех классах позвоночных. Выяснилось, что различия между криптическими видами могут иметь самую разнообразную природу: это могут быть не только экологические, но и физиолого-биохимические, этологические, генетические, кариологические и другие особенности.

Встречаемость криптических видов среди амфибий сравнительно велика, что, возможно, объясняется незначительным числом внешних признаков, которые могут быть использованы для видовой идентификации [5–6]. Поэтому для выявления таких видов земноводных систематики применяют различные методы, включая лабораторные скрещивания, биоакустический метод, цитофизиологический метод, карiotипирование, иммунологические методы, электрофорез белков, определение размера генома, секвенирование.

Криптическое видообразование у бесхвостых амфибий на территории Русской равнины может быть рассмотрено на примере обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) [4–5].

Традиционно считается, что этот вид, широко распространенный от центральной Франции до Западной Сибири, состоит из двух подвидов. Один из них, *P. f. insubricus* Cornalia, 1873, встречается только в долине р. По в северной Италии, в то время как номинативный подвид, *P. f. fuscus* (Laurenti, 1768), занимает всю остальную огромную часть видового ареала, включая территорию Русской равнины. В 1997 г. методом точной ДНК-цитометрии было установлено, что выборки чесночниц из Псковской и Рязанской областей различаются по размеру генома [7]. Изученный в последующие годы обширный материал из разных частей ареала показал, что эти различия были не случайны, а повторяемы и подтверждались при сравнении разных популяций в разные годы. Это позволило выявить наличие в пределах номинативного подвида *P. f. fuscus* двух форм, различающихся по размеру генома. Выяснилось, что эти геномные формы распределены не хаотически, а образуют две группы: «западную» с меньшим количеством ядерной ДНК (8,65–9,06 пг, в среднем 8,83 пг) и «восточную» с более крупным размером генома (9,10–9,50 пг, в среднем 9,35 пг) [8–10]. Дальнейшие исследования позволили получить новые материалы по распространению этих форм в Восточной Европе [11], изучить генетическую [2] и морфологическую [12–13] изменчивость каждой из них, провести сравнительно-кариологическое исследование западной формы чесночницы из нескольких областей Украины [14].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Собственные полевые исследования осуществлялись в течение 11 лет (2000–2010 гг.) в 16 регионах России, Украины и Белоруссии. Использованы также коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) и Зоомузея Московского государственного университета.

У 262 половозрелых экземпляров измерены 13 стандартных линейных показателей [15–16], на основании которых рассчитан 21 индекс пропорциональности. Для описания рисунка дорсальной поверхности тела животных (307 экз.) применена авторская схема [12–13].

Использованы сведения о размере генома у 527 чесночниц, полученные коллективом исследователей (Ю.М. Розанов, Л.Я. Боркин, С.Н. Литвинчук) методом проточной ДНК-цитометрии в Институте цитологии РАН (Санкт-Петербург).

Статистическая обработка результатов производилась стандартными методами и с применением канонического дискриминантного анализа с помощью программ Microsoft Excel 2002 и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение западной и восточной форм. На основании сведений по размеру генома изучено распространение западной и восточной форм чесночницы на территории Русской равнины (рис. 1).

Установлено, что западная форма *P. fuscus* встречается в Латвии (окрестности Риги), Белоруссии (Брестская, Витебская, Могилевская и Гомельская области), Центральной (Черниговская, Киевская, Одесская и Сумская области) и отчасти Восточной (Днепропетровская область) Украине, Молдавии и на западе России (Калининградская, Ленинградская, Псковская, Новгородская, Брянская, Курская, Ярославская, Московская, Тульская области). Наиболее восточные находки этой формы располагаются по линии: Борок (Ярославская область) – Туголесский Бор (Московская область) – Тула (Тульская область) – Песчаное (Курская область) – Старая Гута (Сумская область) – Фаевка и Наумовка (Черниговская область) – Киев (Киевская область) – Кочережки (Днепропетровская область) – Вилково (Одесская область).

Восточная форма зарегистрирована на востоке Украины (Харьковская и Луганская области, Республика Крым), в центральной и восточной части Русской равнины в пределах России (Ивановская, Владимирская, Рязанская, Белгородская, Курская, Липецкая, Тамбовская, Воронежская, Нижегородская, Пензенская, Ульяновская, Самарская, Саратовская, Астраханская, Оренбургская области, республики Мордовия, Чувашия, Татарстан, Удмуртия, Башкортостан, Ставропольский край) и в Западном Казахстане (Уральская область). Территория, населенная этой формой, расположена к востоку от линии, соединяющей следующие места: Клязьминский заказник (Ивановская область) – Рязань (Рязанская область) – Буховое (Липецкая область) –

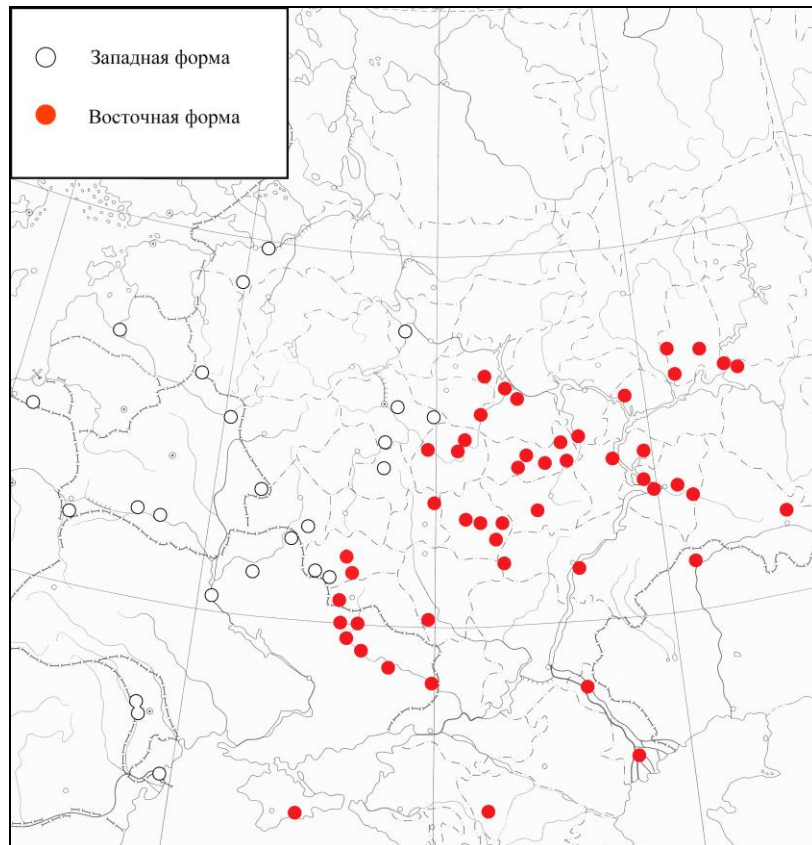


Рис. 1. Распространение западной (светлые кружки) и восточной (темные кружки) форм *Pelobates fuscus* на территории Русской равнины

Боброва (Курская область) – Борисовка (Белгородская область) – Харьков (Харьковская область) – Карадаг (Республика Крым). Между ареалами геномных форм лежит промежуточная зона, изученная пока недостаточно подробно. Ширина ее на большем протяжении составляет от 140 до 475 км. Эта зона проходит с северо-востока на юго-запад по территории Ярославской – Ивановской, Владимирской, Московской – Рязанской, Тульской, Орловской, Курской и Сумской областей.

Значительная часть ареала вида в пределах региона до сих пор остается необследованной. Это, прежде всего, относится к территории Украины, особенно ее южной половины. Особый интерес вызывает та часть территории Украины, по которой предположительно проходит промежуточная зона между геномными формами. Эта территория включает восточные участки Сумской, Полтавской, Днепропетровской и Николаевской областей, а также западные части Харьковской и Херсонской областей.

Один из важнейших аспектов изучения распространения западной и восточной форм чесночницы, а также выявления их таксономического статуса – установление наличия или отсутствия зон контакта между ними. На большей части ареала сделать этого пока не удалось. Однако в 2005–2009 гг. удалось найти и предварительно изучить зону контакта между этими формами в Курской области. Выяснилось, что здесь две эти формы парапатричны. Расстояние, разделяющее ближайшие друг к другу местонахождения западной (д. Долгий Колодезь) и восточной (д. Боброва) формами, составляет всего 4 км.

Морфологическая характеристика. С целью выявления внешних морфологических признаков, которые могли бы служить в качестве диагностических признаков западной и восточной форм чесночницы, были изучены размерные показатели, индексы пропор-

циональности и особенности дорсального рисунка этих животных.

Результаты канонического дискриминантного анализа 13 линейных показателей (рис. 2) не позволяют дифференцировать две геномные формы чесночницы: на графике видно, что показатели выборок западной и восточной форм входят в одно общее «облако».

Сравнение двух форм *P. fuscus* по индексам пропорциональности позволило выявить достоверные различия средних значений семи признаков для самцов и самок. Особенно значительны различия по индексам Ltc/Spn , $Spoc/Spn$ и Spp/Spn . Все эти три важнейших индекса включают размерный показатель Spn – расстояние между ноздрями. Как видно на рис. 3, средние значения этих индексов у особей восточной формы заметно выше, чем у экземпляров западной формы. Однако крайние значения признаков двух форм *P. fuscus* заметно перекрываются. Более того, различия между показателями разных выборок, относящихся к одной форме, в отдельных случаях могут достигать уровня различий между общими выборками этих форм.

Были также найдены достоверные различия встречаемости разных вариантов дорсального рисунка у двух форм обыкновенной чесночницы. Встречаемость разных вариантов светлых боковых полос и темной полосы между глазами (по этим признакам получены наиболее значимые различия между формами) показана на рис. 4. Наибольшие различия найдены по встречаемости вариантов В1, В4, а также двух вариантов С (С1 и С2). Несмотря на разную частоту встречаемости, все рассмотренные варианты отмечены у обеих форм чесночницы и, следовательно, не могут рассматриваться как диагностические признаки.

Таким образом, в ходе анализа традиционных признаков внешней морфологии не удалось найти показатели, которые могли бы надежно использоваться для

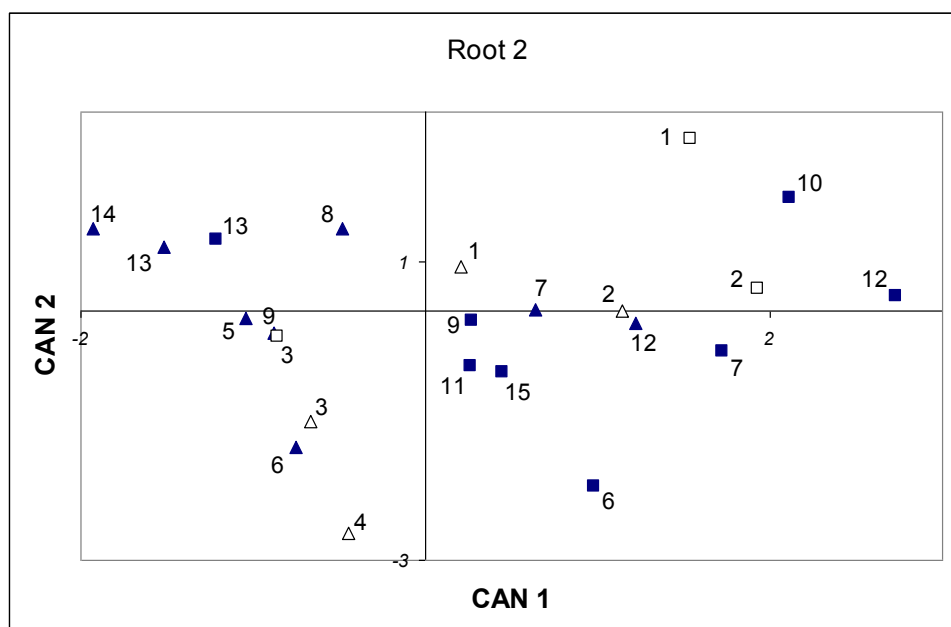


Рис. 2. Канонический дискриминантный анализ размерных показателей двух форм чесночницы: белые треугольники – самцы западной формы; белые квадраты – самки западной формы; черные треугольники – самцы восточной формы; черные квадраты – самки восточной формы

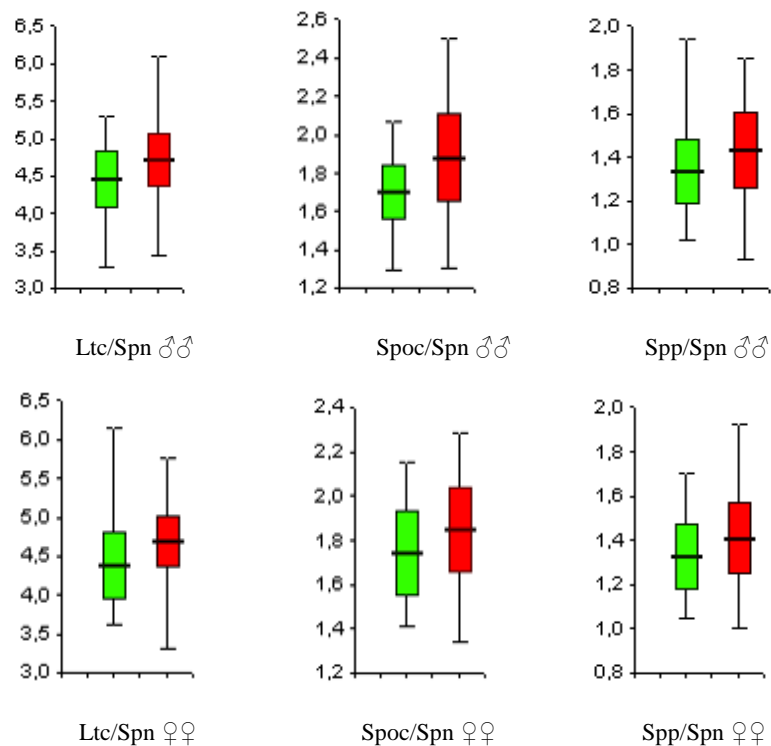


Рис. 3. Сравнение западной (левые столбцы) и восточной (правые столбцы) форм *Pelobates fuscus* по трем индексам

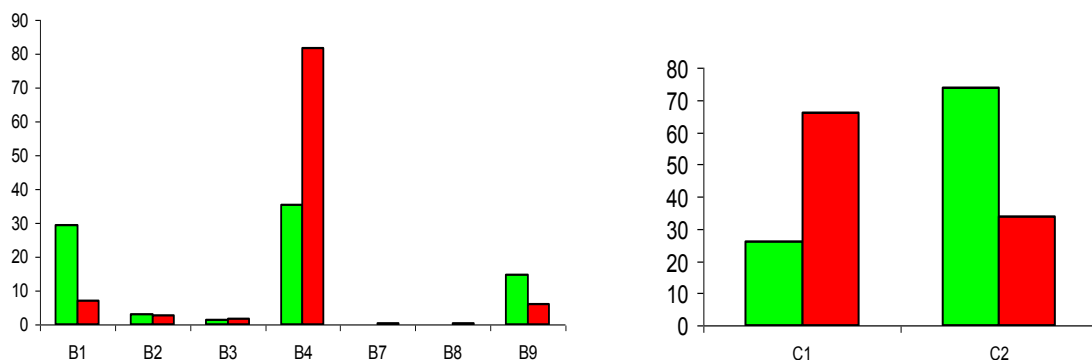


Рис. 4. Сравнение западной (левые столбцы) и восточной (правые столбцы) форм *Pelobates fuscus* по частоте встречаемости двух элементов дорсального рисунка

диагностики обеих форм по коллекциям или в полевых условиях (без применения проточной ДНК-цитометрии или электрофореза белков). Хотя различия средних арифметических некоторых из изученных признаков могут быть достоверны, пределы изменчивости почти всех показателей западной и восточной форм заметно перекрываются. Все это дает основание утверждать, что речь идет о первом случае криптического видообразования среди амфибий на востоке Европы.

Для чесночниц рода *Pelobates* очень характерна консервативность внешнего облика. Есть основания полагать, что морфологический стазис у чесночниц можно объяснить с помощью стабилизирующего отбора, поддерживающего «оптимальный» фенотип, выработанный в ходе адаптации к роющему образу жизни [2, 9, 12–13].

Вероятный таксономический статус «геномных» форм. Как уже говорилось выше, две криптические формы *P. fuscus* хорошо различаются по количеству ядерной ДНК. Средние различия между ними (RD) составляют 5,5 % [17].

Аллозимный анализ (23 локуса) подтвердил существование обеих форм чесночницы. Он позволил выявить значительную генетическую дифференциацию между ними: генетическая дистанция в среднем равна 0,311, что примерно соответствует нижним значениям генетических различий между обычными видами амфибий [2].

Являются ли криптические формы чесночницы самостоятельными видами или подвидами? Решающим критерием для оценки таксономического статуса западной и восточной форм чесночницы следует считать

ответ на вопрос о существовании (или отсутствии) реальной репродуктивной изоляции между этими формами в случае обнаружения зон контакта между ними. Как уже указывалось выше, удалось найти зону контакта между криптическими формами *P. fuscus* в Курской области и установить парапатричное распространение этих форм в этом месте. Предварительный анализ зоны контакта показал, что генетический обмен между западной и восточной формами чесночницы в этом месте резко ограничен. Это свидетельствует в пользу того, что эти криптические формы могут рассматриваться как самостоятельные виды. Время дивергенции между ними составляет не менее 2,4 млн лет (плиоцен) [18–19].

Для обыкновенной чесночницы с востока Европы предлагались два названия. «*Rana vespertina*» была описана в бассейне среднего течения р. Волга, в окрестностях г. Самара [20]. Позже Н.А. Северцов [21] предложил название «*Pelobates campestris*» для чесночниц из Воронежской губернии. Оба этих названия могут быть отнесены к восточной форме чесночницы, однако «*Rana vespertina*» является старшим по сравнению с «*Pelobates campestris*». Таким образом, для восточного вида необходимо использовать название *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771) [10]. С.Н. Литвинчук с соавт. [17] предлагают для этого вида русское название «чесночница Палласа».

ЛИТЕРАТУРА

1. *Avise J.S., Aquardo C.F.* A comparative summary of genetic distances in the vertebrates // *Evolutionary Biology*. New York; London, 1982. V. 15. P. 151-185.
2. *Халтурин М.Д., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Розанов Ю.М., Мильто К.Д.* Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома // *Цитология*. 2003. Т. 45. № 3. С. 308-323.
3. *Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н.* Генетические дистанции и видообразование у амфибий // *Вопросы герпетологии: материалы 3 съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского*. СПб., 2008. С. 41-52.
4. *Боркин Л.Я.* Видообразование, гибридизация и полиплоидия у земноводных Палеарктики // *Вопросы герпетологии: материалы 1 съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского*. Пушкино; Москва, 2001. С. 46-48.
5. *Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В.* О криптических видах (на примере амфибий) // *Зоол. журн.* 2004. Т. 83. № 8. С. 936-960.
6. *Орлов Н.Л.* Криптические виды земноводных Вьетнама и их значение для оценки таксономического разнообразия // *Успехи современной биологии*. 2007. Т. 127. № 6. С. 612-621.
7. *Varabanov A.V., Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M.* On distribution of *Pelobates fuscus* and *P. syriacus* in Asia // *Abstr. 3rd Asian Herpetol. Meet.* Almaty, 1998. P. 10.
8. *Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Мильто К.Д., Розанов Ю.М., Халтурин М.Д.* Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства // *Доклады АН*. 2001. Т. 376. № 5. С. 707-709.
9. *Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Халтурин М.Д., Лада Г.А., Борисовский А.Г., Мильто К.Д., Файзулин А.И.* Распространение двух криптических форм обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на территории Волжского бассейна // 3 конференция герпетологов Поволжья: материалы регион. конф. Тольятти, 2003. С. 3-6.
10. *Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Milto K.D.* Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // *Amphibia – Reptilia*. 2001. V. 22. P. 387-396.
11. *Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Khalтурин M.D., Lada G.A., Borissovsky A.G., Faizulin A.I., Kotserzhinskaya I.M., Novitsky R.V., Ruchin A.V.* New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe // *Russian Journal of Herpetology*. 2003. V. 10. № 2. P. 111-118.
12. *Lada G.A., Borkin L.J., Litvinchuk S.N.* Morphological variation in two cryptic types of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe // 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica: Programme and Abstracts. S.-Pb., 2003. P. 95.
13. *Lada G.A., Borkin L.J., Litvinchuk S.N.* Morphological variation in two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe // *Herpetologia Petropolitana. Proc. of 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol.* Russian Journal of Herpetology. V. 12 (Suppl.). St. Petersburg; Moskau, 2005. P. 53-56.
14. *Манило В.В., Радченко В.И.* Сравнительно-каринологическое исследование «западной» формы обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae), из Киевской, Черниговской и Закарпатской областей Украины // *Вестник зоологии*. 2004. Т. 38. № 5. С. 91-94.
15. *Терентьев П.В.* Лягушка. М.: Сов. наука, 1950. 346 с.
16. *Тарауцук С.В.* Схема морфометрической обработки представителей семейства настоящих лягушек (Ranidae) // *Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся*. Киев, 1989. С. 73-74.
17. *Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В.* Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // *Вопросы герпетологии: материалы 3 съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского*. СПб., 2008. С. 247-257.
18. *Crottini A., Andreone F., Kosuch J., Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Eggert C., Veith M.* Fossorial but widespread: the phylogeography of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*), and the role of the Po Valley as a major source of genetic variability // *Mol. Ecol.* 2007. V. 16. P. 2734-2754.
19. *Литвинчук С.Н.* Молекулярно-генетический анализ истории становления фауны амфибий Северной Палеарктики // *Вопросы герпетологии: материалы IV съезда Герпетологического общества имени А.М. Никольского*. СПб., 2011. С. 154-161.
20. *Pallas P.S.* Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Erster Theil. St. Petersburg, 1771.
21. *Северцов Н.А.* Периодические явления в жизни зверей, птиц и гадов Воронежской губернии. М., 1855. 430 с.

БЛАГОДАРНОСТИ: Работа проводилась при поддержке Федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (проект № 14.В37.21.0202).

Поступила в редакцию 25 сентября 2012 г.

Lada G.A. CRYPTIC SPECIATION IN ANURAN AMPHIBIANS OF RUSSIAN PLAIN

Cryptic speciation in anuran amphibians on Russian Plain was described. Common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) was considered as example of this way of speciation. The distribution, morphological peculiarities and probable taxonomic status of western and eastern “genome” forms of spadefoot toads are reported and discussed.

Key words: cryptic speciation; anuran amphibians; common spadefoot toad; *Pelobates fuscus*; Russian Plain.