

УДК 597.8 (477)

ФАУНА АМФИБИЙ УКРАИНЫ: ВОПРОСЫ РАЗНООБРАЗИЯ И ТАКСОНОМИИ

Сообщение 2. БЕСХВОСТЫЕ АМФИБИИ (ANURA)

Е. М. Писанец

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, 01030 Киев, Украина
E-mail: zootus@museumkiev.org

The Ukrainian Amphibian Fauna: Issues of Diversity and Taxonomy. Communication 2. Anuran Amphibians (Anura). Pisantes E. M. — The second communication deals with the most recent data on the taxonomy and variability (external morphology, allozyme examination, DNA amount per nucleus and DNA consequence) of the Ukrainian Anuran Amphibians that contains the main information of these representatives from extra-Ukrainian parts of their range. The Ukrainian Anuran fauna is represented by 13 species-level taxa: *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761), *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758), *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), *Bufo viridis* Laurenti, 1768, *Bufo calamita* Laurenti, 1768, *Hyla arborea*, (Linnaeus, 1758), *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758, *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842, *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839, *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771, *Rana (Pelophylax) lessonae* Cernigoi, 1882 “1881” and *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758. This analysis is based on the literary data, original research and the museum collections examination. The literature data of extra-Ukrainian range of these amphibians occurrence has also been taken into account.

Key words: Amphibia, Anura, taxa, species, klepton, karyotype, DNA, Ukraine.

Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 2. Бесхвостые амфибии (Anura). Писанец Е. М. — Работа представляет собой второе сообщение, посвященное обзору современной таксономии и изменчивости (внешняя морфология, кариология, объем ДНК и данные по изученности ее отдельных сегментов, электрофоретическое исследование белков и т. д.) бесхвостых амфибий Украины, которое содержит основную информацию касательно этих земноводных за пределами Украины (первое сообщение касалось хвостатых земноводных). Показано, что современный список бесхвостых амфибий включает 13 таксонов видового ранга: обыкновенную (краснобрюхую) жерлянку *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761), горную (желтобрюхую) жерлянку *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758), чесночницу обыкновенную *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), серую (обыкновенную) жабу *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), зеленую жабу *Bufo viridis* Laurenti, 1768, камышовую жабу *Bufo calamita* Laurenti, 1768, квакшу обыкновенную *Hyla arborea*, (Linnaeus, 1758), травяную лягушку *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758, остромордую лягушку *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842, прыткую лягушку *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839, озерную лягушку *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771, прудовую лягушку *Rana (Pelophylax) lessonae* Cernigoi, 1882 “1881” и съедобную *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758. обзор выполнен на основе данных литературы, результатов оригинальных исследований и анализа музейных коллекций.

Ключевые слова: земноводные, бесхвостые амфибии, таксон, вид, клептон, кариотип, ДНК, Украина.

Введение

Второе сообщение посвящено обзору сведений по всем 13 таксонам видового ранга бесхвостых амфибий Украины. Оно базируется на анализе фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ, материалах собственных полевых исследований, основных результатах оригинальных и компилятивных работ по этой группе в пределах территории Украины, а также на наиболее важных результатах исследований представителей этих таксонов в других участках их ареала вне Украины. Таксономия и ряд общих сведений по распространению приводится по Frost, Darrel R. 2004. *Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 3.0* (22 August, 2004). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php> — American Museum of Natural History, New York, USA.

Отряд бесхвостые земноводные — Anura Rafinesque, 1815

Семейство жерлянки — Bombinatoridae Gray, 1825

Род жерлянка — *Bombina* Oken, 1816

Подрод настоящая жерлянка — *Bombina* Oken, 1816

Представители рода (8 видов подродов *Bombina* и *Grobina*) распространены на большей части Европы, крайнем северо-западе Турции, на восток доходят до Урала, встречаются на Дальнем Востоке России, в Китае, Корее и на крайнем севере Вьетнама.

На территории Украины обитают два вида, входящих в подрод *Bombina* — краснобрюхая жерлянка, *Bombina (B.) bombina* (Linnaeus, 1761), и желтобрюхая жерлянка, *Bombina (B.) variegata* (Linnaeus, 1758).

Исследования изменчивости белков этих двух видов позволили предположить, что их дивергенция имела место около 1 млн лет тому назад (Maxson et al., 1979). Вместе с тем более поздние исследования митохондриальной ДНК показали, что ее последовательности у обоих видов из разных мест Европы отличаются на 6,2–8,4% (Szymura et al., 1985). Учитывая то, что митохондриальная ДНК аккумулирует 1–2% изменений нуклеотидных последовательностей за 1 млн лет, авторы предполагают, что дивергенция европейских видов жерлянок произошла в плиоцене, около 1 (или 3–6) млн лет тому назад (Maxson et al., 1979; Szymura et al., 1985). Другие считают, что формирование этих двух видов — результат разделения одной исходной группы во время одного или более плейстоценовых оледенений (Боркин, 1984; Uteshev et al., 1985 и др.).

Вместе с тем желтобрюхие жерлянки южных популяций по строению митохондриальной ДНК ближе к краснобрюхим жерлянкам из некоторых выборок, чем к представителям своего вида из более северных участков ареала (Польша). Эти данные позволили утверждать, что формирование этих двух (по разному составу митохондриальной ДНК) линий жерлянок произошло еще до того, как краснобрюхая жерлянка отделилась от общего ствола и, таким образом, желтобрюхая жерлянка является более древним видом (Szymura et al., 1985).

Краснобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761)

Монотипический вид, его ареал занимает территорию Центральной и Восточной Европы (от Дании и Западной Германии) до Уральских гор на востоке, на юге — до Кавказских гор; на севере — до Финского залива (в Швеции, вероятно, интродуцирована). В Турции встречается на небольшом участке крайнего северо-запада Анатолии, откуда, в основном по особенностям окраски, и был описан подвид *Bombina bombina arifiyensi* Özeti & Yilmaz, 1987. Однако специфика рисунка укладывается, скорее всего, в рамки изменчивости этого вида в европейской части, что дало основание для сомнения в его валидности (Gollmann et al., 1997).

Обитает почти на всей территории Украины, исключая Крым, где она однажды была обнаружена (Щербак, 1966) только в его северной части (Красноперекопский р-н, с. Новопавловка).

В горы краснобрюхие жерлянки обычно не поднимаются выше 200–350 м. В Прикарпатье распространение этого вида фактически совпадает с границей собственно Карпат, а в Закарпатье — с территорией Закарпатской равнины. На юго-западе доходит до Николаевской (Врадиевский р-н) и Одесской (Кикийский р-н) областей, на юге — до Херсонской (Цурюпинский р-н) и Днепропетровской (Никопольский р-н) областей, на юго-востоке — до Харьковской (Изюмский р-н) области.

Изменчивость внешнеморфологических признаков в пределах ареала на территории Украины изучена слабо, и имеющиеся данные в основном касаются карпатских популяций. Так, краснобрюхие жерлянки из Закарпатья характеризуются несколько большими размерами тела, чем таковые из Прикарпатья, однако эти различия статистически не достоверны (Щербак, Щербань, 1980). Последние исследования изменчивости внешней морфологии краснобрюхих жерлянок за пределами Украины (Балканы) показали, что самцы крупнее самок, но эти различия не достоверны (Radojčić et al., 2002).

Опубликованные данные по хромосомным наборам краснобрюхих жерлянок на территории Украины отсутствуют, однако, судя по данным из других участков ареала (Olmo, 1973), их диплоидный набор также включает 24 двуплечие хромосомы ($2n = 24$, $NF = 48$).

Изучение генетической изменчивости амфибий этого вида в Украине и, в первую очередь, их зоны гибридизации с желтобрюхой жерлянкой, ограничено несколькими исследованиями. Так, в Закарпатье, при переходе от низменности к горам, *B. (B.) bombina* образует зону гибридизации с желтобрюхой жерлянкой. Ширина такой зоны здесь составляет в среднем около 1 км, хотя в отдельных местах она может достигать 10 км и проходит на высоте 120–200 м (Khalturin et al., 1996). Соответствующие электрофоретические исследования 47 выборок позволили в 4 из них обнаружить гибриды первого поколения (особей гетерозиготных по всем диагностическим локусам). В местах, удаленных от зоны контакта обоих видов, гетерозиготность отмечалась только по части таких локусов, т. е. наблюдалось явление интрогрессии генов (Халтурин и др., 2000). Анализ гибридов выявил наличие бэккроссов, т. е. потомков от скрещиваний гибридов первого поколения с родительскими животными (Khalturin et al., 1996). При этом установлено, что такие скрещивания гибридов чаще происходят с краснобрюхой, чем с желтобрюхой жерлянкой (25,6 против 14,2%).

Гибридизационная зона имеется и в Прикарпатье. Ее изучение в Стрыйском р-не Львовской обл. (Межжерин и др., 2001; Янчуков и др., 2002) показало, что здесь, в пределах широкого (15-километрового) участка генных интрогрессий, расположена узкая переходная (гибридная) зона контакта между обоими видами, ширина которой не более 1–2 км. Сопоставление данных морфологической изменчивости с материалами биохимической идентификации позволило утверждать (Янчуков и др., 2002), что генные маркеры гибридов в наибольшей степени совпадают со спецификой variability окраски брюшной поверхности. Эта специфика отражается в изменчивости показателя (индекса) слияния пятен на нижней стороне тела (Gollmann, 1985): у «чистых» (негибридных) краснобрюхих жерлянок он равен 0 (пятна не сливаются), у желтобрюхих — 1 (пятна сливаются). Распределение частоты встречаемости этого индекса в зоне гибридизации носит двугорбный характер (Янчуков, 2002). По данным этого же автора, величина некоторых индексов, рассчитанных по морфометрическим признакам животных из зоны гибридизации, также имеет промежуточное значение по отношению к родительским видам: $L/T = 2,80$ (2,30–3,75), $L/F = 2,80$ (2,16–3,56), $L. c. /Lt. c. = 0,934$ (0,75–1,125). Вместе с тем изменчивость морфометрических индексов носит хаотический характер и не соответствует изменчивости специфики генотипов и индексу слияния пятен.

Изучение аллозимной изменчивости краснобрюхих жерлянок из низовий Дуная (окр. Вилково) показало, что около 20% особей из этой выборки характеризовались наличием гетерозиготности по одному из двух диагностических локусов (лактатдегидрогеназа, *Ldh-B*), что обычно свойственно гибридам этого вида с *Bombina (B.) variegata* (Котенко та ін., 1999). Для объяснения этого (последний вид в данном регионе отсутствует) было высказано предположение,

что в данном случае имеет место или явление полиморфизма по одному из диагностических локусов, или какая-то часть генов желтобрюхой жерлянки присутствует в геноме *Bombina (B.) bombina*.

Желтобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758)

Распространение ограничено европейским континентом, где этот вид приурочен к горным районам, однако отсутствует на Иберийском полуострове и севере Италии (долина р. По), на востоке его распространение ограничено Украинскими Карпатами; граница ареала на севере несколько не доходит до прибрежных районов Франции, Германии, Дании (в Англии интродуцирован). Обитает на большей части Апеннинского и Балканского полуостровов.

В настоящее время различают 4 (по другим данным 3–5) подвидов желтобрюхой жерлянки. При этом не исключено, что апеннинский подвид *Bombina (B.) variegata pachypus* (Bonaparte, 1838), скорее всего, является отдельным видом (Gollmann et al., 1997).

Украинские популяции относятся к номинативному подвиду — *Bombina (Bombina) variegata variegata*. Обитание этих амфибий на территории Украины связано с горными и предгорными районами Карпат. Так, в Закарпатской обл. они встречаются почти повсеместно, за исключением крайних юго-западных равнинных участков. Во Львовской обл. участки ареала связаны с горно-предгорной юго-западной частью, доходя на север до Перемышлянского и Старосамборского районов. В Ивано-Франковской обл. обитают почти на всей территории области (не обнаружены в ее северной части). Распространение в Черновицкой обл. приурочено к ее западной части, на восток доходит до г. Черновцы. Известно несколько находок амфибий этого вида в западной части Тернопольской обл. (Бучакский и Гусятинский р-ны), что требует проверки.

Данные исследований морфологической изменчивости украинских популяций ограничены сравнением прикарпатских и закарпатских популяций (Шербак, Шербань, 1980). Их результаты показали, что статистически достоверные отличия свойственны 4 из 5 взятых для сравнения показателей: длина тела, бедра, голени и отношение длины бедра к длине голени (43,04 и 35,29; 15,95 и 13,29; 15,85 и 13,52; 1,005 и 0,91 для Закарпатья и Прикарпатья соответственно; размеры в мм). Ряд достоверных различий отмечен также для *Bombina (B.) variegata*, обитающих в Закарпатье на больших высотах, при сравнении с жерлянками из низко- и среднегорий.

Сравнение внешней морфологии самцов и самок на более западных участках ареала (Балканы) показало, что самки существенно крупнее по размерам тела, чем самцы (Radojčić et al., 2002). Вместе с тем отмечается сильное влияние географической изменчивости. Более того, оценивая межвидовые различия желтобрюхих жерлянок (*Bombina (B.) variegata* и *B. (B.) scabra*) и *Bombina (B.) bombina*, авторы указывают, что, если убрать влияние географической (межпопуляционной) изменчивости, то тогда четко проявляются межполовые отличия между представителями трех таксонов по длине бедра. Кроме этого, у *B. (B.) scabra* проявляется половой диморфизм по длине плеча, а у краснобрюхих жерлянок — по длине головы.

В диплоидном наборе имеются 24 двуплечие хромосомы ($2n = 24$, $NF = 48$). На коротких плечах 7-й пары хромосом у *B. (B.) variegata pachypus* с территории Италии обнаружены (Odierna et al., 2000) ядрышковые организаторы (как уже отмечалось, не исключено, что это отдельный вид).

По данным изучения желтобрюхой жерлянки на Балканах, объем их ДНК на 5,5% ниже, чем у *B. (B.) bombina*, а уровни изменчивости этого показателя у

обоих видов не перекрываются. Интересно, что балканский подвид *B. (B.) variegata scabra* ближе к *B. (B.) bombina*, чем к номинативному подвиду *B. (B.) variegata*. Более того, у представителей обоих подвидов *B. (B.) variegata* уровни изменчивости ДНК даже не перекрываются, в отличие от *B. (B.) variegata scabra* и *B. (B.) bombina* (Borkin et al., 2005).

Большинство генетических исследований связано с изучением феномена гибридизации *B. (B.) bombina* и *B. (B.) variegata* в естественных условиях (см. выше). Другие подобные работы проведены в лаборатории (Uteshev, Borkin, 1985). Так, показано, что у гибридных самцов первого поколения, полученных искусственным скрещиванием, сперматогенез был нарушен на уровне образования сперматозоидов, хотя оогенез у самок проходил нормально. У гибридов второго поколения (скрещивали гибридных самок первого поколения с родительскими особями) нарушения происходили как при онтогенезе, так и при сперматогенезе (Утешев и др., 1989).

Семейство Чесночницы — Pelobatidae Boulenger, 1882

Род Чесночница — *Pelobates* Wagner, 1830

По современным представлениям род объединяет 4 вида и их распространение связано с территорией Европы, Западной Азии и Северо-Западной Африки.

Обыкновенная чесночница — *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)

Ареал обыкновенной чесночницы включает территорию от Центрально-Западной Европы до Западной Сибири и Казахстана (Кузьмин, 1999). В Украине обитает номинативный подвид — *Pelobates fuscus fuscus* (Laurenti, 1768). Встречаются почти повсеместно, за исключением горных районов Карпат, где они обитают в долинах и предгорьях, чаще всего не выше 350 м. В горах Крыма ее находки известны только в его южной части на территории Карадагского заповедника (Бескаравайный, 1991). Специальные исследования позволили установить их обитание также в восточной части Крыма (гора Опук) и в ряде мест степного региона, что дало возможность говорить об их более широком распространении на полуострове (Котенко, 2001, 2005).

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков в пределах Украины фрагментарны и ограничиваются описанием размерных характеристик этих животных в Крыму и в Карпатах (Щербак, 1966; Щербак и др., 1980; Кукушкин, 2004). Вместе с тем, судя по исследованиям в других участках ареала, для животных этого вида может быть характерна изменчивость размеров тела в зависимости от типа биотопов (Леонтьева, 1985). Кроме этого, также установлена зависимость темпов роста от ежегодного среднемесячного количества осадков (Панченко, 1977, 1985).

Исследование кариотипа чесночниц с территории Закарпатской, Киевской и Черниговской областей (Манило, Радченко, 2004) показало наличие 26-хромосомного диплоидного набора ($2n = 26$, $NF = 52$, на коротком плече 7-й пары хромосом имеются вторичные перетяжки), что совпадает с результатами исследований этих животных из других участков ареала (Mészáros, 1972–1973).

В результате предпринятых в последнее время исследований содержания количества ядерной ДНК и изучения электрофоретической изменчивости белков установлено, что масса ДНК у чесночниц западных групп популяций составляет 8,65–9,06 пг (8,83 среднее; $1 \text{ пг} = 10^{-12} \text{ г}$), восточных 9,18–9,43 пг (9,32 среднее). Более того, электрофоретическое исследование 14 белков, кодируемых предпо-

ложительно 20 локусами и рассчитанные на основании полученных данных генетические дистанции по Нею между западными и восточными популяционными группами, составили в среднем 0,311 (Халтурин и др., 2003), хотя внутри восточной формы они составляли в среднем 0,202 и западной 0,119 (для сравнения — генетические различия между этими формами и сирийской чесночницей, *Pelobates syriacus*, составляют 0,943). Граница между ними (встречаются кроме территории Украины также в Молдавии, Латвии, России) протекает в меридиональном направлении примерно по 35°–38° в. д. (в Украине выборки из Киевской, Сумской, Черниговской и Одесской областей отнесены к западной форме, а из Харьковской — к восточной). Высказано предположение о таксономических отличиях (от подвидового до видового ранга) между западными и восточными группами популяций (Боркин и др., 2001). Из-за отсутствия сведений о возможной зоне контакта (гибридизации) авторы воздерживаются от окончательных систематических выводов о ранге отличий, но при этом указывают, что ориентировочный возраст дивергенции этих «форм» около 3,6 млн лет, что, в общем, соответствует эволюционному возрасту видов многих современных амфибий Европы.

Последнее исследование амфибий этих двух форм (использовали 31 признак, 19 индексов, изучено 178 экземпляров самцов и 141 самок; 218 экз. исследованы цитотометрически) из 68 точек, включая 14 из Украины, показало несколько существенных отличий между средними значениями морфологических признаков (Lada et al., 2005). Однако диагностические признаки, которые позволяли бы сделать надежной идентификацию, не были обнаружены. Этот факт подтверждает, что изученные формы должны признаваться криптическими. Такой морфологический стагис чесночницы может быть объяснен эффектом стабилизирующего отбора, который поддерживает оптимальный фенотип как результат адаптации норного способа жизни этих бесхвостых.

Исследование личинок показало, что количество рядов роговых зубов изменяется в процессе личиночного развития и может быть представлено разными вариантами, в том числе 1 : 3 + 3/3 + 3 : 2 или 1 : 4 + 4/4 + 4 : 1 (Заброда, Ильенко, 1981; Кузьмин, 1999). Лабораторные исследования изменчивости личинок ограничены описанием морфологических изменений и сведениями, что личинки проходят полностью метаморфоз на 84-й день (Заброда, Ильенко, 1981). Данные других экспериментов показали, что повышение плотности содержания личинок вызывает сокращение сроков развития до 65 дней (Иванова, 1973).

Семейство жабы — *Bufo* Gray, 1825

Род жаба — *Bufo* Laurenti, 1768

Род включает более 258 видов, распространенных почти космополитично, за исключением Мадагаскара и Австралии (в последней есть интродуценты). В фауне Украины представлены 3 вида, из которых один входит в комплекс серых жаб, а два других — в комплекс зеленых жаб.

Таким образом систематический список этих животных, обитающих в Украине, выглядит следующим образом:

Bufo bufo complex:

Обыкновенная или серая жаба — *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758);

Bufo viridis complex:

Зеленая жаба — *Bufo viridis* Laurenti, 1768,

Камышовая жаба — *Bufo calamita* Laurenti, 1768.

Обыкновенная или серая жаба — *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)

Животные этого вида встречаются почти по всей Европе, за исключением Ирландии, севера Скандинавии и некоторых средиземноморских островов, на восток распространены до Забайкалья, имеются в Северной Африке; обитающих на Западном Кавказе и Предкавказье серых жаб сейчас рассматривают в рамках другого (*Bufo verrucosissimus*) вида (Орлова, Туниев, 1989). В пределах вида насчитывают 3 подвида. Обитающих на территории Украины серых жаб относят к номинативному подвиду, и они являются здесь единственным европейским представителем комплекса серых жаб.

В Украине эти животные распространены на большей части ее территории. На юге граница проходит примерно по среднему и нижнему течению Днепра — Днепропетровской и северу Запорожской областей, Кировоградской, северу Николаевской и Одесской областей; известны находки из окр. Херсона и низовий Дуная (Котенко, 1999). На востоке ареал частично включает Харьковскую и Луганскую области. В Карпатах поднимается на высоту до 2000 м (Щербак, Щербань, 1980). Обитание обычно приурочено к лесным ландшафтам, в южной лесостепной и степной частях распространение серых жаб связано с островными лесами и плавневыми участками.

Сравнение изменчивости внешнеморфологических признаков серых жаб показало, что самки карпатских популяций могут отличаться от серых жаб из других участков ареала в Украине более крупными размерами барабанной перепонки, пяточного бугра и первого пальца задней ноги, у самцов же, кроме двух последних признаков, большее значение также имеет индекс длина паротид/ширина паротид (0,48 против 0,45 и 0,46 у жаб из Киевской и Черновицкой областей). Есть также данные об отличиях в степени развития барабанной перепонки у *Bufo bufo* из разных участков ареала. В 1997 г. в низовьях Дуная (Одесская обл.) найдены серые жабы (Котенко, 1999), которые несколько отличались от особей этого вида из других частей Украины наличием достаточно ярких кирпично-красных, рыжих или желтых спинных пятен. Однако последующие неоднократные находки этих жаб в 2004–2005 гг. в украинской части дельты Дуная показали, что среди них могут также встречаться особи с сочетанием признаков, подобным таковому у *Bufo bufo* из других регионов Украины.

Хромосомный набор (выборка из окр. Киева) представлен 22 двуплечими хромосомами ($2n = 22$, $NF = 44$).

Сравнение объема ДНК серых жаб с Балканского п-ова показал, что он практически не отличается (среднее 13,2 пг) от такового с территории бывшего СССР (Vorkin et al., 2005).

Генетический анализ серых жаб из дельты Дуная, Закарпатья, окр. Киева, выполненный по 12 локусам, не показал существенных различий между ними, что, впрочем, могло быть связано с незначительным количеством животных, использованных в данном виде исследования (Котенко и др., 1999). Вместе с тем, анализ осцилло- и спектрограм представителей *Bufo b. bufo* из Венгрии и *Bufo b. spinosus* из Греции дал основание для заключения об их разном видовом статусе (Schneider, Sinsch, 2004).

Зеленая жаба — *Bufo viridis* Laurenti, 1768

В Европе ареал включает территорию от западной Франции, захватывает юг Швеции, страны Балтии, Белоруссию; в России на севере доходит до Псковской, Вологодской, Вятской и Пермской областей и на восток — до Среднего Урала. Весь регион, лежащий к югу, представляет собой территорию, занятую этим

видом. Далее на восток доходит до западной Монголии и западного Китая, на юг — до Тибета включительно, на юго-западе и на юге известна из Северной Африки и Аравийского п-ова. По разным сведениям, вид представлен 8–10 подвидами, однако открытие полиплоидии и описание полиплоидного вида (Мазик и др., 1976; Писанец, 1978) ставит под сомнение многие более ранние сведения об объеме этого таксона и границах его распространения. Более того, открытие обоеполюх триплоидных центральноазиатских зеленых жаб, сделанное при изучении этой группы (Stöck et al., 2002), поставило под сомнение утвердившееся в последнее время в биологии мнение о способе поддержания видовой целостности полиплоидных таксонов только в виде «обычных» бисексуальных полиплоидов с кратным набором хромосом, или же (в случае несбалансированных полиплоидов, например триплоидов) таксонов, размножающихся путем партеногенеза, гиногенеза или гибридогенеза.

В Украине обитает зеленая жаба, которая относится к номинативному подвиду и представляет комплекс зеленых жаб. Встречается повсеместно.

Результаты сравнения изменчивости размерных характеристик тела и конечностей зеленых жаб из разных участков ареала с территории Украины и прилежащих регионов показали целый ряд достоверных отличий (Щербак, 1966; Щербак, Щербань, 1980), которые связаны с индивидуальной, внутривидовой и межпопуляционной изменчивостью (Писанец, 1995).

Исследование частоты встречаемости нарушений в строении конечностей, таких как асимметричность, редукция разных сегментов на задних лапах (фаланги, ступни, плюсны), полидактилия, опухолообразные повреждения и пр., проведенные в Днепропетровской обл. (Flax, Borkin, 1997), показало, что частота их встречаемости у зеленых жаб в загрязненных районах составляет 0,4–0,5, а в относительно чистых регионах они не встречается вообще.

Диплоидный набор *Bufo viridis* из разных участков территории Украины представлен 22 двуплечими хромосомами ($2n = 22$, $NF = 44$).

Исследование 24 биохимических локусов показало незначительный уровень изменчивости, лежащий в пределах $H = 0,009–0,103$ (Межжерин, Писанец, 1995).

Зеленая жаба на нересте может образовывать смешанные в амплексусе пары с другими видами жаб, что приводит к межвидовой гибридизации. И хотя данное явление на территории Украины не отмечалось, судя по таким случаям из других участков ее ареала, оно здесь также может иметь место. Такие межвидовые гибриды зеленой и камышовой жаб зарегистрированы в Швеции (Schlyter et al., 1991), в Германии и в Польше (Klekowski, 1958; Flindt et al., 1969). Отмечено межвидовое спаривание и гибриды между зеленой и серой жабами (Hemmer, Böhme, 1974).

Камышовая жаба — *Bufo calamita* Laurenti, 1768

Также входит в комплекс зеленых жаб. Монотипический вид, обитает в Центральной и Западной Европе к северу от Альп и Балкан, доходя до южной Швеции и Англии, на востоке до стран Прибалтики и Калининградской обл., Белоруссии, Западной Украины, на юге — до северной Италии, Австрии и Чехии. В Украине встречается в западных областях — Волынской, Ровенской и Львовской. Самой южной точкой ее находки являются окрестности с. Голоско Львовской обл. ($49^{\circ}51'$ с. ш., $23^{\circ}56'$ в. д.), самой восточной — с. Дубровица Ровенской обл. ($51^{\circ}34'$ с. ш., $26^{\circ}34'$ в. д.).

Судя по очертанию восточной границы ареала и его частичному совпадению с январской изотермой -8°C , не исключено, что температурный фактор, как и

длительность безморозного периода в 230 дней, могут быть определяющими распространение камышовых жаб на востоке их ареала.

Bufo calamita встречаются в залесенных или открытых биотопах с легкими песчаными грунтами, которые обычно имеются на дюноподобных участках, окраинах и полянах сосновых лесов. Они также нередки в песчаных карьерах, полях, огородах, при этом условием их присутствия является, как правило, наличие соответствующей почвы, неглубоких водоемов и открытых участков в лесу или на месте бывших лесных насаждений.

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков ограничены (Писанец, 1979). Размеры жаб сразу по завершении метаморфоза невелики и составляют около 15–20 мм.

Хромосомный набор жаб этого вида представлен 22 хромосомами ($2n = 22$, $NF = 44$). Дальнейшее изучение особенностей строения кариотипа украинских популяций перспективно в плане их сравнения с данными поперечно-полосатой окраски хромосом по камышовым жабам с территории Чехии (Roth, Rab, 1987).

Семейство квакши — Hylidae Gray, 1825

Род квакша — *Hyla* Laurenti, 1768

Одна из самых многочисленных групп бесхвостых амфибий, встречающихся в Западном и Восточном полушариях (Центральная и Южная Европа, Восточная Азия, Северо-Западная Африка, Северная, Центральная и Южная Америка, Большие Антильские о-ва).

Обыкновенная квакша — *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758)

Из 4–5 подвидов (есть данные о том, что из них *Hyla arborea schelkownikowi* с территории Кавказа и *H. arborea sarda* с Корсики и Сардинии — отдельные виды) в Украине обитают представители только *H. arborea arborea*, хотя предпринимались попытки выделить квакш в ее восточных регионах в отдельный подвид (*Hyla arborea* var. *orientalis* Bedriaga, 1890 «1889»). Животные этого вида обитают на большей части Украины (поднимаются в горы на высоту до 1250 м), исключая ее юго-восточную часть — здесь вид не идет далее востока Харьковской, Днепропетровской (долины рек Орель и Самара; Булахов, 2001, Мисюра, Марченковская, 2001) и севера Запорожской областей (есть на о. Хортица; Петроченко, 1990). В южной и юго-западной Украине встречается спорадически начиная от низовий Днепра (Херсонская обл.) и далее на запад доходит до устья Дуная (Одесская обл.). Распространение в Крыму приурочено к его горной части.

Обыкновенная квакша населяет светлые лиственные леса, кустарниковые насаждения, парки, встречается в садах, виноградниках и в других типах антропогенного ландшафта. В отличие от всех других видов земноводных Украины квакши хорошо лазают по вертикальным (в том числе и гладким) поверхностям и охотно используют нижний и средний ярус древесных насаждений, поднимаясь на высоту около 2 м.

Материалы по морфологической изменчивости ограничены работой Н. Н. Щербака (1966), в которой отмечается своеобразие квакш Крыма и их большая близость к квакшам Кавказа, чем к таковым лесостепной Украины или Молдавии. Еще одно сравнение (Щербак, Щербань, 1980) изменчивости размеров тела квакш из разных участков их ареала (без дифференциации по полу) вновь подтвердило, что наиболее крупные животные обитают в Крыму (в среднем ок. 43 мм) и Закарпатье (ок. 39 мм). Животные из других регионов Украины (лесостепь), существенно мельче, длина их тела составляет около 30 мм.

Материалы по описанию хромосомного набора ограничиваются сведениями (Ullerich, 1970) по кариотипу из других участков ареала ($2n = 24$, $NF = 48$).

Электрофоретическое изучение белков квакш из разных точек Украины (окр. Киева, Крым и дельта Дуная) показало, что их уровень гетерозиготности составляет 0,06, 0,038 и 0,048 соответственно (Котенко и др., 1999). При этом, если межпопуляционная генетическая дистанция между материковыми выборками составляла менее 0,009, то между крымскими и киевскими и крымскими и дунайскими она составляла 0,058 и 0,065 соответственно. Эти и другие обстоятельства позволили утверждать эволюционно-генетическую дискретность крымских квакш (Межжерин, Морозов-Леонов, 1999).

Семейство лягушки — *Ranidae* Rafinesque, 1814

Род лягушка — *Rana* Linnaeus, 1758

Род включает более 240 видов, которые распространены в основном космополитично, исключая юг Южной Америки и большую часть территории Австралии.

Европейских представителей рода *Rana* традиционно объединяли в 2 группы: «зеленых» (озерная, прудовая и съедобная) и «бурых» (остромордая, травяная и прыткая) лягушек. Вместе с тем обширный ареал, большая изменчивость, наличие явления гибридогенеза (кредитогенеза) — эти и другие факторы неоднократно были причиной того, что взгляды на систематику семейства настоящих лягушек, включая род *Rana*, становились предметом дискуссий. Составление одного из последних списков европейских бесхвостых амфибий, включая обоснование новой эволюционно-таксономической единицы земноводных (клептон), было сделано А. Дюбуа (Dubois, 1998). В соответствии с его представлениями род *Rana* в Европе представлен под родами *Aquarana* (1 таксон видового ранга), *Pelophylax* (12 таксонов видового ранга) и *Rana* (14 таксонов видового ранга). Из этих 27 таксонов, входящих в указанные подроды, 24 представляют эволюционно-таксономическую единицу «вид» и 3 — «клептон». При этом нынешний систематический статус зеленых лягушек связан с подродом *Pelophylax*, бурых — *Rana* (более подробно см. Писанец, 2005; см. также Inger, 1996).

Таким образом, систематический список этих животных в пределах территории Украины выглядит следующим образом:

Род лягушка — *Rana* Linnaeus, 1758

Подрод бурая (травяная) лягушка — *Rana* Linnaeus, 1758

Остромордая лягушка — *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842;

Прыткая лягушка — *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1838;

Травяная лягушка — *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758.

Подрод зеленая (водная) лягушка — *Pelophylax* Fitzinger, 1843

Озерная лягушка — *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771;

Съедобная лягушка — *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758;

Прудовая лягушка — *Rana (Pelophylax) lessonae* Camerano, 1882.

Исследование последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК (Veith et al., 2003) позволило утверждать, что дивергенция исходной группы лягушек, которая привела к формированию современных представителей подрода *Pelophylax* и подрода *Rana* произошла около 9 млн лет тому назад.

Травяная лягушка — *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758

Начало видообразования западнопалеарктических бурых лягушек связано с предковой группой (видом?), которая вторглась в Европу из Азии в раннем

плиоцене. Последующая радиация скорее всего была инициирована началом радикальных климатических колебаний. Считается, что плио-плейстоценовые чередование теплого и холодного климатов сопровождало разделение палеарктических бурых лягушек на две группы, одна из которых (здесь и далее указываются только те таксоны этой группы, которые входят в фауну Украины) в результате эволюционных преобразований сформировала ветвь, которая состояла из *R. (R.) temporaria* и *R. (R.) arvalis*, а другая — включала *Rana (R.) dalmatina* (ранний плиоцен). Дивергенция первых на два отдельных таксона видового ранга произошла на границе раннего и позднего плиоцена около 3 млн лет тому назад (Veith et al., 2003).

Распространение вида связано с территорией почти всей Европы (исключая центральную и южную части Иберийского п-ова, южную Италию и Южные Балканы), на восток встречается до Урала (интродуцирован в Ирландии). Лабораторные скрещивания евразийских видов, и в том числе видов фауны Украины (*R. (R.) temporaria*, *R. (R.) arvalis* и *R. (R.) dalmatina*) показали наличие между ними разных форм изоляции (Kawamura et al., 1981).

Из 4–6 (Grossenbacher, 1997; Dubois, 1998) европейских подвидов травяной лягушки в Украине обитает номинативный.

Распространение *R. (R.) temporaria* в Украине связано с лесными насаждениями, и охватывает большую часть северных, западных и восточных регионов страны, почти полностью исключая степные районы. Здесь на юге граница проходит по северу Одесской и Николаевской областей, Кировоградской обл., северу Запорожской обл., центральному региону Харьковской и Днепропетровской областей. На южном рубеже своего распространения в Днепропетровской обл. они почти полностью исчезли и сейчас изредка встречаются только в Днепро-Орельском заповеднике (Мисюра и др., 2001).

Результаты нынешних исследований морфологической изменчивости представлены сведениями по бассейну р. Южный Буг: варьирование размеров тела в зависимости от возраста составляет при уходе на зимовку 17–29 мм, на первом году жизни 38,6–53,8 мм, на втором 56,1–68,5 мм, на третьем 68,8–77,2 мм, на четвертом 77,3–84,5 мм, на пятом 84,6–90,2 мм и на шестом 90,8–94,4 мм (Гончаренко, 2002). Из других работ следует отметить исследование по дифференциации и диагностике бурых лягушек Украины (Песков и др., 2004), в котором показано, что травяная лягушка от других видов в большей степени отличается общими размерами тела и в меньшей — его пропорциями. В связи с этим интересны материалы по внешней морфологии *R. (R.) temporaria* за пределами Украины. Они свидетельствуют о том, что повышение антропогенной нагрузки (Нижний Новгород) отражается в снижении размерных характеристик (длина тела, бедра, голени, первого пальца задней ноги и др.), а также в повышении уровня флуктуирующей асимметрии (Ушаков, 2001).

Современные данные по изменчивости окраски и рисунка украинских популяций отсутствуют. Изучение этого вопроса в других участках ареала (Россия) позволило сделать вывод о рецессивности признаков крапчатости и пятнистости по отношению к полукрапчатости и полупятнистости (Лебединский, Пигеева, 2001). В другом регионе (Пиренеи, 2200 м) сравнение интенсивности пигментации показало скоррелированность длины тела с количеством черных пятен, что было более четко выражено у самцов (Riobo et al., 1999).

Изучение строения хромосомного набора травяной лягушки с территории Украины (Ивано-Франковская обл., Надворнянский р-н, с. Яремча) показало наличие 26 хромосом ($2n = 26$, $NF = 52$), которые представлены группой крупных и мелких хромосом (Песков и др., 2004). Большинство метафазных пластинок характеризуются наличием вторичных перетяжек на длинном плече

10-й пары хромосом. Количество и общая морфология хромосом не отличаются от данных предыдущих исследований лягушек этого вида из других участков ареала, например, с территории Югославии (Spasić-Bosković et al., 1997 и др.). Последними авторами методами дифференциальной окраски показано наличие ядрышковых организаторов (NORs, обычно связаны со вторичной перетяжкой) на 10-й паре хромосом.

Остромордая лягушка — *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842

Как отмечалось ранее, видовое обособление *R. (R.) arvalis* от общего ствола, сфомированного вместе с другим родственным видом (*R. (R.) temporaria*), произошло на границе раннего и позднего плиоцена около 3 млн лет назад (Veith et al., 2003). Последующая дивергенция остромордой лягушки на два подвида (*Rana (R.) a. arvalis* и *R. (R.) a. wolterstorffi*) осуществилась уже в плейстоцене около 1 млн лет назад.

Ареал простирается от северо-западной Франции, Бельгии, Нидерландов, Германии, Швеции и прилежащих районов Норвегии, Финляндии на юг до Альп, Хорватии, Словении, частично Италии, северной Румынии и на восток до Якутии, Алтая (Россия), доходит до северного Китая. Вид представлен, скорее всего, 3 подвидами.

В Украине обитает номинативный подвид и *R. (R.) a. wolterstorffi* Fejervary, 1919 (длинноногая или венгерская лягушка). Реальность последнего подвида не раз становилась предметом обсуждения, начиная от его отрицания (Stugren, 1966) до утверждения о его обитании, кроме Закарпатья (Щербак, Щербань, 1980), также в Лесостепи и долинах больших рек степной зоны (Тарашук, 1999). Вопрос осложняется предполагаемой гибридизацией между этим и номинативным подвидом (Василенко, 2000) или даже с другим видом — прыткой лягушкой *Rana (R.) dalmatina* (Щербак, Щербань, 1980). Последнее дискуссионно.

Современные исследования подтверждают более ранние данные о том, что в Украине остромордая лягушка обитает на ее большей части и приурочена к лесной и отчасти лесостепной зонам; в степной регион заходит только по долинам крупных рек — до низовий Днестра (окр. Голый Пристани), Южного Буга (среднее течение р. Чичикля), есть в дельте р. Дунай (Тарашук, 1999; Котенко, 1999; Гончаренко, 2002). По последним данным, в северо-восточной Украине встречаются *R. (R.) a. wolterstorffi* и *R. (R.) a. arvalis*, однако они приурочены к разным местообитаниям. Первые распространены вдоль степных участков и в деструктивных биотопах (включая сосновые леса) возле крупных рек, тогда как вторые проникают из России по нативным (исконным, первичным) лиственным лесам. В исследуемом регионе обе формы симпатричны (Kotserzhynska, 2005). Автор указывает, что пока неизвестно, имеют ли обе формы генетические отличия, или же это экологические расы, своеобразие которых базируется на эпигенетическом феномене.

Одно из первых исследований изменчивости внешней морфологии остромордой лягушки в пределах Украины было сделано С. В. Тарашуком (1984). Им показано существование полового диморфизма в длине задних конечностей (самцы имеют более длинные задние конечности) и отмечены различия между выборками из разных регионов по индексу длина тела/длина голени. Кроме того, этим же автором сделаны некоторые критические замечания относительно использования индекса длина бедра/длина голени для диагностики подвидов *R. (R.) a. wolterstorffi* и *R. (R.) a. arvalis*.

Среди других работ по изучению морфологической дифференциации внутри группы бурых лягушек Украины интерес вызывают результаты сравнения остро-

мордой лягушки с травяной и прыткой лягушками (Песков и др., 2004). Показано, что первые наиболее отличаются от вторых размерами тела, а от *R. (R.) dalmatina* — пропорциями.

Сравнение изменчивости размеров тела самцов и самок прытких лягушек в более северных участках ареала (Московская обл., Россия) подтвердило, что для представителей этого вида действительно характерен редкий случай полового диморфизма, при котором самцы имеют большую длину тела по сравнению с самками (Ляпков, 2005). Такой характер полового диморфизма отличается от такового у другого близкого вида (травяной лягушки) тем, что эти различия наблюдаются во всех возрастных группах *R. (R.) arvalis*, а у *R. (R.) temporaria* размеры самок начинают превышать таковые самцов только после 3-летнего возраста.

Данные по отличиям спинного рисунка представлены сравнением украинских популяций с таковыми из других участков ареала: в окр. Киева частота распределения морфы «*burnsi*» (особи, лишённые рисунка) сравнительно низкая и примерно такая же, как и в степной части южного Урала и на юге п-ова Ямал (2,3–8,3%), а морфа «*striata*» (срединная светлая полоса) в окр. Киева составляет 5,1–6,5 %, что соответствует данным по долине р. Ангара в Восточной Сибири (Ищенко, 1999).

Сравнение морфологической дифференциации *R. (R.) arvalis* с территории соседней Белоруссии показало, что «более длинноногие обитают в ее возвышенной части» (Косова и др., 1992: 40), а у животных из южных регионов, по утверждению этих же авторов, более «широкая морда, уменьшенные глаза и барабанная перепонка» (там же: 41; конкретные значения не указаны).

Современные исследования изменчивости 11 внешнеморфологических признаков более 300 особей амфибий этого вида в центральной Европе свидетельствовали о том, что животные с территории Венгрии отличаются от таковых из Польши и Румынии более длинными задними конечностями, хотя данные дискриминантного анализа показали низкий процент правильной классификации выборки (Babik, Rafinski, 2000). И хотя все выборки из Польши и Румынии авторы отнесли к номинативному подвиду, а выборки из Венгрии — к *R. (R.) a. wolterstorffi*, они же отмечают, что использование индексов длина тела/длина голени и длина голени/длина внутреннего пяточного бугра ненадежно для идентификации этих подвидов.

Изучение изменчивости этих животных на территории России (Vershinin, 2005) позволило выяснить, что процент особей с депигментированной радужной у сеголеток из урбанизированной территории был очень высоким (5,7%). Детальное изучение этого признака дало доказательство наличия в этой живущей в урбанизированных условиях популяции инбридной депрессии с высоким мутагенезом. При этом автором отмечены отличия между ювенильными самками и самцами (среди самцов значимость выше). Также обнаружено, что частота отклонений в строении скелета среди самцов также значимо выше, чем среди самок. Предполагается, что этот феномен связан с общей низкой изменчивостью самок и их большей онтогенетической стабильностью. Кроме этого, в городском районе обнаружено увеличение частоты морфы «*striata*».

Данные этого же автора по сравнительному анализу возбудимости нервной ткани показали, что порог возбудимости у этой морфы был существенно ниже, чем у других. Сделан вывод, что стресс окружающей среды может влиять на онтогенетические процессы через нервно-гуморальную ось, которая изменяет спектр фенотипической изменчивости.

Изучение кариотипов бурых лягушек Украины подтвердило 24-хромосомный диплоидный набор *R. (R.) arvalis* ($2n = 24$, $NF = 48$). На некоторых

пластинках на коротких плечах второй пары хромосом отмечались вторичные перетяжки (Песков и др., 2004); эти результаты совпадают с более ранними сведениями о такой локализации в хромосомах этого вида ядрышковых организаторов (Green, Borkin, 1993). Данные по кариологии вызывают сомнения в вышеупомянутой гибридизации с прыткой лягушкой (Щербак, Щербань, 1980), так как кариотип последней имеет другое диплоидное число ($2n = 26$).

Анализ строения 26- и 24-хромосомных кариотипов 6 видов палеарктических бурых лягушек (включая *R. (R.) temporaria*) с помощью разных методов окрашивания показал, что 24-хромосомный кариотип сформировался путем слияния 11-й и 13-й пар мелких хромосом 26-хромосомного предкового вида, что привело к появлению 6-й пары у бурых лягушек с диплоидным набором $2n = 24$ (Miura et al., 1995).

Генетические исследования остромордой лягушки из Киевской обл. позволили установить, что ее уровень гетерозиготности (H_{exp}) составляет 0,034, а генетические дистанции между *R. (R.) arvalis* и *R. (R.) temporaria* достигают 0,260–0,294, между *R. (R.) arvalis* и *R. (R.) dalmatina* — 0,699–0,703, между *R. (R.) dalmatina* и *R. (R.) temporaria* — 0,613–0,651 (Межжерин, Морозов-Леонов, 1997). Вместе с тем сравнение генетической дистанции остромордой лягушки с территории Люксембурга и травяной лягушки из окр. С. — Петербурга (Nishioka et al., 1992) показало существенно большую величину — 0,742.

Изучение генетической дифференциации южной и северной популяционных групп остромордой лягушки (первые обитают на низменности Паннония, вторые занимают остальную часть ареала), показало, что дистанция между ними составляет 0,062 и позволило утверждать, что северная группа колонизовала свой участок ареала относительно недавно (Rafinski, Babik, 2000). Вместе с тем дискриминантный анализ 11 внешнеморфологических признаков показал существенное перекрытие, а изолированная популяция из Реци (Reci, Румыния), генетически принадлежащая к южной группе, заняла промежуточное положение.

Последнее исследование (Babik et al., 2004) изменчивости митохондриальной ДНК более 230 особей *R. (R.) arvalis* в пределах большей части их ареала (72 точки) выявило существование двух групп (клад А и В). Оказалось, что клад А является группой неоднородной и, в свою очередь, также подразделяется на два подклада (А1 и А2). Все три структуры (lineages) есть на Дунайской низменности, а остальная часть ареала, включая евразийские равнины, населена остромордыми лягушками, представленными исключительно группой А1. Авторы указывают, что материалы по митохондриальной ДНК не совпадают с более ранними результатами аллозимного анализа и данными по высокой изменчивости внешней морфологии (Rafinski, Babik, 2000)

Прыткая лягушка — *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839

Современные исследования последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК позволяют утверждать, что прыткая лягушка — самый первый сформировавшийся вид из группы бурых лягушек (речь идет о видах, которые входят в фауну Украины), который отделился от общего предкового ствола в раннем плиоцене около 3 млн лет назад (Veith et al., 2003).

Ареал этого европейского вида включает территорию от северной Франции и юга Швеции на запад до северо-восточной Испании, распространение на юге захватывает практически весь Балканский и большую часть Апеннинского полуостровов (исключая о. Сардинию и о. Сицилию), обитание на востоке — ограни-

чено Карпатами. Встречается на крайнем северо-западе Турции. Монотипический вид.

На территории Украины *R. (R.) dalmatina* распространена только в Закарпатье. Здесь встречается на равнинно-предгорных участках (не поднимается выше 800–950 м), предпочитает разреженные широколиственные леса, включая заливные островные дубовые массивы, поляны, вырубки. Хвойные лесонасаждения и окультуренные ландшафты (пастбища, поля и пр.) обычно избегает.

Современные исследования внешней морфологии ограничиваются данными по популяциям из окр. Ужгорода (Ищенко, 1999). Показано, что размеры сеголеток перед зимовкой составляют в среднем 27,6 мм, перед второй зимовкой 36,1 мм у самок и 40,4 мм у самцов. К третьей зимовке самки и самцы характеризуются средними размерами тела в 49,8 мм и 44,4 мм соответственно, четвертой — 52,7 мм и 46,5 мм. По данным этого же автора, прыткие лягушки данной популяции характеризуются преобладанием полупятнистого фенотипа (hm, 55,6%), численность пятнистой (M) морфы составляет 40,4%, около 4% не имеют пятен совсем (B). Что же касается рисунка «крапчатость», то он отмечен только у одной из 275 особей этой выборки, а полукрапчатость у 6. Наличие дорсомедиальной полосы не отмечено.

Изучение хромосомной изменчивости прыткой лягушки с территории Закарпатья показало наличие 26-хромосомного набора ($2n = 26$, $NF = 52$), а также существование на нескольких метафазных пластинках вторичных перетяжек на коротком плече третьей и длинном плече пятой пары хромосом (Песков и др., 2004). По данным другого исследования, ядрышковый организатор, обычно связанный со вторичной перетяжкой, у *R. (R.) dalmatina* локализован на длинном плече третьей пары хромосом (Spasić-Bosković et al., 1997). С другой стороны, следует также отметить результаты сравнения хромосомного набора этого вида с таковым *R. (R.) arvalis* (Green, Borkin, 1993). Авторы подчеркивают, что при разном количестве хромосом в диплоидном наборе по сравнению с остромордой лягушкой (у *R. (R.) arvalis* $2n = 24$), вторичная перетяжка у обоих видов локализована на 2-й паре хромосом. Несмотря на различия в центромерных индексах *R. (R.) dalmatina* и *R. (R.) temporaria* (материал для анализа был взят с территории Югославии), относительная длина хромосом обоих видов не отличается (Spasić-Bosković et al., 1997).

Сравнение генетической изменчивости прыткой лягушки показало, что дистанция Нея между *R. (R.) dalmatina* и *R. (R.) arvalis* колеблется в пределах 0,699–0,703, а по сравнению с *R. (R.) temporaria* от 0,613 до 0,651 (Межжерин та ін., 1997). Данные других авторов отличаются: дистанция Нея между *R. (R.) dalmatina* и *R. (R.) arvalis* составляет 0,439–0,500, этот же показатель с травяной лягушкой 0,274–0,276 (Green, Borkin, 1993).

Озерная лягушка — *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771

Один из наиболее распространенных видов земноводных Палеарктики. В Европе обитает от северо-восточной Франции, побережья Балтийского моря до северных районов Италии, есть на Балканском п-ове, на восток встречается примерно до 81° в. д. территории России и северного Китая, на юг — до Афганистана и крайнего северо-запада Турции. Изолированные популяции встречаются на западе и востоке Саудовской Аравии; вид интродуцирован в Англии и Италии. Вид известен тем, что участвует в образовании гибридогенных комплексов, в которых, скрещиваясь с другим видом, формирует отдельный таксон, существование которого, как правило, поддерживается путем постоянной гибридизации с одним из родительских видов. При этом

образование половых клеток у гибридного таксона связано с избирательным сохранением генома только озерной лягушки (не-менделевское наследование). Вместе с тем в некоторых работах последнего времени приводятся результаты, которые не соответствуют этой схеме (Schmeller et al., 2001).

В европейской части у озерной лягушки подвиды не выделяют (Günther, 1997).

Встречается по всей территории Украины, связана с большинством типов водоемов.

В изучении изменчивости внешней морфологии этого вида особое значение имеет работа П. В. Терентьева (1943). Им показано (196 экз. из окр. Казани), что в развитии конечностей и некоторых параметров глаз существует связь с полами. При этом относительная длина задних конечностей, отношение длины глаза к длине головы, промежутка между веками к ширине века, голени к бедру и внутреннего пяточного бугра к длине первого пальца задней ноги мало зависят от возраста. По его мнению, практическая систематика группы должна строиться на показателях отношения длины тела и головы, промежутка между веками к ширине века, голени к бедру и длины первого пальца задней ноги к внутреннему пяточному бугру.

Первые наиболее полные обобщения оригинальных данных по изменчивости внешней морфологии озерных лягушек Украины сделаны В. И. Тарашуком (1959), Н. Н. Щербаком (1966), Н. Н. Щербаком и М. И. Щербанем (1980). Из других региональных работ следует указать на исследование лягушек Киевской и Черкасской областей (Некрасова и др., 2001), в котором было показано, что зависимостью от пола характеризуются индексы F/T , $D. p. / C. in.$, $T/C. in.$, $C. s. / 2IV$, Ix (здесь и далее: F — бедро, T — голень, $C. s.$ — предплюсна, $D. p.$ — первый палец задней ноги, $C. int$ — длина внутреннего пяточного бугра, $2IV$ — расстояние между внешним пяточным бугром и вторым сочленовным бугорком четвертого пальца; Ix — мультипликативный индекс, рассчитываемый как $T^2 \times D. p. / C. i. ^2 \times C. s$ (Тарашук, 1985).

Последнее исследование озерных лягушек из окр. Киева выявило отличия в изменчивости длины тела и в его пропорциях (Песков, Коцержинская, 2004) и позволило утверждать различие между календарным (определяется по слоистости костной ткани) и биологическим возрастом амфибий. Авторами отмечено наличие 3 размерно-возрастных групп: полувзрослых (самки $66,09 \pm 0,93$, самцы $66,82 \pm 0,987$; здесь и далее размеры в мм), взрослых-1 (самки $81,78 \pm 0,826$, самцы $80,06 \pm 0,677$) и взрослых-2 (самки $92,16 \pm 1,56$, самцы $83,50 \pm 0,919$). Показано, что с возрастом выраженность полового диморфизма усиливается.

Изучение рисунка лягушек из Закарпатской, Одесской, Херсонской, Крымской и Донецкой областей (всего 130 особей) показало, что половые различия в специфике развития спинной полосы и характере пятнистости верхней и нижней части тела отсутствуют (Сурядная, 2001). Для 58,5% изученных особей было характерно отсутствие спинной полосы, а у 42,3% она имела (из них у 11,5% имела прерывистый характер), у 77,7% были развиты крупные (около 6–8 мм в диаметре) темные спинные пятна, у 56,2 и 76,9% были пятнистыми брюхо и горло соответственно. Однако у лягушек из предгорно-горной части Крыма пятнистость нижней части тела отсутствовала более чем у 96% особей, а из степной зоны — у 64–65% (Сурядная, 2002).

По данным другого исследования (Малих, 2004), в Одесской обл. в пределах одной возрастной группы полосатые особи чаще встречаются среди самцов, чем среди самок (92,86 и 76,21 % соответственно). При этом среди полосатых чаще встречаются особи с асимметрией пятен, однако отличий между самцами и самками не обнаружено. Во всех 4 выборках выявлена положительная

корреляция (коэф. Спирмена, уровень значимости на уровне 0,05) асимметрии пятен с наличием полосы.

Исследование более 400 особей (точные места сборов не указаны), показало, что наличие спинной полосы также более характерно для самцов (56%) и у них же чаще развита пятнистость на нижней стороне тела (20,5% против 14,7%). В пятнистости верхней стороны половой диморфизм не выражен: этот признак присущ 94% самцов и 99% самок (Коцержинская, 2001).

Анализ 113 особей лягушек из окрестностей Киева (Некрасова, 2002), свидетельствовал о том, что для большинства *R. (P.) ridibunda* (86,4%) характерна зеленая или зелено-коричневая фоновая окраска верхней части тела. Что же касается наличия светлой спинной полосы, то данные по частоте ее встречаемости существенно отличались от результатов предыдущих исследований — 80,4% против 42,3% и 34 против 56%. Также указано, что полоса может иметь прямую или зигзагообразную форму (у 52,7 и 27,7% соответственно). В этой же работе показано, что из проанализированных *R. (P.) ridibunda* более 95% характеризовались пигментацией горла и брюха и наличием на передних конечностях 3 и примерно 10 полос на задних конечностях.

Изучение аномалий в строении конечностей у озерных лягушек в индустриальных районах Днепропетровской обл. позволило установить (Flax, Borkin, 1997), что количество животных этого вида с разными отклонениями в строении было существенным и в разные годы колебалось от 34,3 до 47,6% (в 1991–1994 гг. исследовано 3505 особей).

Сравнение изменчивости средней частоты асимметричного проявления на признак в зависимости от высоты местности (использовали животных только из незагрязненных водоемов) показало, что на высоте около 1000 м этот показатель варьирует в пределах 0,35–0,36, а на равнине его величина составляет 0,47 (Пескова, Васютина, 2005). У *R. (P.) ridibunda* в зонах с разной степенью антропогенной нагрузки (в черте г. Казань и за его пределами) средняя частота асимметричного проявления на признак равна 0,72–0,75 и 0,35 соответственно (Замалетдинов, 2001). Подобное исследование в этом же регионе (Самарская обл., Россия) позволило установить, что в местах с ослабленной антропогенной нагрузкой этот показатель варьировал в пределах 0,50–0,51, а на загрязненных участках 0,55–0,66. Проведение здесь же подсчета частоты встречаемости клеток с микроядрами показало, что частота встречаемости клеток с нарушениями в незагрязненных участках составляет 1,5–3,0%, а в загрязненных — 5,33% (Чубинишвили, 1998 а). Аналогичное исследование, сделанное этим же автором в Астраханской обл. (Чубинишвили, 1998 б), выявило в контрольном (незагрязненном) участке среднюю частоту асимметричного проявления на признак равную 0,49, а в зонах с повышенным антропогенным влиянием — от 0,60 до 0,67 (результаты микроядерного теста: 1,15 и 1,68–3,00 % соответственно).

Интересно, что сравнение озерных лягушек в загрязненных и незагрязненных участках в Казахстане (Семипалатинская обл.) свидетельствовало о том, что размеры тела особей из загрязненных прудов превышают таковые у лягушек из незагрязненных водоемов на 5%, а масса — на 12%, индекс длина головы/длина тела — на 12% (Khromov et al., 2003). Исследование морфологических аномалий у этих амфибий на участках с разной антропогенной нагрузкой в Казани показало, что в зоне с сильным промышленным загрязнением частота особей с удвоением первого пальца на задних конечностях варьирует от 0 до 8,7%, а в зеленой зоне 0–3,3%, при этом отмечены также и другие отклонения (Замалетдинов, 2003).

Кариотип *R. (P.) ridibunda* неоднократно был объектом изучения в популяциях этого вида на территории России, Грузии, Украины, Германии (Иванов,

Мадянов, 1973; Александровская, 1976; Günter, 1970; Koref-Santibanez, 1979). Последние исследования в популяциях из разных регионов Украины подтвердили более ранние данные о диплоидном наборе в 26 хромосом ($2n = 26$, $NF = 58$), однако отмечены некоторые отличия по отдельным хромосомам: в частности выявлено, что вторичные перетяжки также имеются на обоих хромосомах 9-й пары (Сурядная, 2003).

Особый интерес вызывает исследование метафазных хромосом и хромосом типа ламповых щеток с помощью С-окрашивания (Vucchi et al., 1990). Озерные лягушки отличаются от других членов группы четко различимыми темными гранулами и флуоресцентным эффектом в районе центромер. Конспецифичность также проявляется в особенностях центромер, количестве и локализации гигантских петель и в частоте хиазм.

Следует также отметить факт обнаружения у одних и тех же особей отличий в количестве хромосом: клетки костного мозга имели обычный для этого вида диплоидный набор $2n = 26$, а в клетках семенников насчитывалось 26, 39, 52 и 78 хромосом (Манило, 2005). Кроме полиплоидных клеток (около 10%), автор также отметил около 5% клеток с анеуплоидным количеством хромосом.

Масса ДНК *R. (P.) ridibunda* из Одесской обл. и Крыма (Mazin, Borkin, 1979) составляла $14,2 \pm 0,5$ – $14,6 \pm 0,9$ пг; использование другого метода для определения этого показателя у лягушек этого вида в восточных областях (Харьковская, Луганская и Донецкая) показало, что размер генома достигает в среднем $16,12 \pm 0,09$ пг, варьируя в пределах $15,74$ – $16,35$ пг (Borkin et al., 2004).

По последним данным (Borisovskiy, Rosanov, 2003), у северной границы ареала в европейской части России масса ДНК у озерных лягушек варьировала в пределах $1,51$ – $1,55$ (условные единицы, сравнивали с *Rana temporaria*). По материалам электронной базы данных (Animal genome size database <http://www.genomesize.com/amphibians.htm>) размер генома *R. (P.) ridibunda* составляет от $5,51$ до $8,10$ (измеряли красные кровяные тельца крови, в качестве стандарта использовали клетки *Rana pipiens*, *Rana temporaria*, *Xenopus laevis* или *Homo sapiens* — MacCulloch et al., 1996; Rasch, Hennen, 1979; Vinogradov, 1998 a).

Исследование биохимической изменчивости популяций озерной лягушки из право- и левобережной частей Украины (Межжерин, Песков, 1992) свидетельствовало о высоком уровне их гетерозиготности ($H = 0,05$ – $0,087$) при относительно небольшой генетической удаленности друг от друга ($D_N = 0,151$ и $D_N = 0,129$ соответственно). Этими же авторами показано, что уровень гетерозиготности украинских популяций озерных лягушек несколько превышает средний для всех амфибий ($H_e = 0,067$) и колеблется в пределах $H_0 = 0,05$ – $0,087$.

Прудовая лягушка — *Rana (Pelophylax) lessonae* Camerano, 1882 «1881»

Распространена от Франции и далее на запад до Волги (переходит на ее левый берег и встречается в соседних восточных районах), на юге в европейской части достигает Румынии, на большей части Балкан отсутствует. Интродуцирована в южной Норвегии, есть в Швеции (Orizaola, Lauria, 2005). Подвиды не выделяют.

Встречаются на большей части Украины, распространение на юге связано с границей лесостепной зоны. Обитание этих амфибий в степной части Украины, связано, скорее всего, с интразональными формами ландшафта (дельта Дуная, устье Днепра). Предпочитают слабопроточные или стоячие мелководные водоемы. В пределах Украины высотное распространение (Карпаты) ограничено 600 м (Шербак, Шербань, 1980). В других участках своего ареала их иногда находили на высотах до 1550 м (Günther, 1997).

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков *R. (P.) lessonae* в пределах Украины ограничены. Так, сравнение 8 показателей закарпатских и прикарпатских популяций (Щербак, Щербань, 1980) свидетельствовало о наиболее существенных различиях только по длине головы (18,44 и 19,76 мм) и внутреннему пяточному бугру (3,79 и 4,24 мм). Современное исследование более 200 животных этого комплекса из Киевской и Черкасской областей (Некрасова и др., 2001) показало перекрытие многих показателей (9 размерных внешнеморфологических признаков и 16 индексов). Был сделан вывод, что наибольшая точность диагностики достигается с использованием комплекса признаков.

Из более ранних работ по изучению изменчивости *R. (P.) lessonae* в других участках ареала стоит указать на обстоятельное исследование этих животных в Ленинградской области России (Боркин, Тихенко, 1979). Показано, что среди животных одного возраста самки всегда крупнее самцов и это особенно хорошо выражено в группе пятилетнего возраста: $58,0 \pm 2,1$ мм самцы и $66,9 \pm 1,9$ мм самки. Авторами также отмечены некоторые половые отличия по индексам (длина бедра/длина голени F/T 1,06 и 1,05, длина тела/длина голени L/T 2,31 и 2,3, длина первого пальца задней ноги/длина внутреннего пяточного бугра D. p. /C. int. 1 1,86 и 1,84, длина голени/длина внутреннего пяточного бугра T/C. int. 1 6,13 и 6,09, длина тела/длина внутреннего пяточного бугра L/C. int. 1 14,15 и 14,03; самки и самцы соответственно). На востоке ареала (Удмуртия, Россия) некоторые из этих показателей составляли: D. p. /C. int. 1 — 1,59, L/T — 2,18, T/C. int. 1 — 5,81 и L/C. int. 1 — 12,70 (Борисовский и др., 2000).

Последние исследования изменчивости зеленых лягушек западных популяций показали, что индекс длина голени/длина пяточного бугра варьирует в зависимости от географического региона (Pagano, Joly, 1999) и его величина у прудовых лягушек из Нидерландов менее 6, *R. lessonae* из Румынии, Польши и Германии — менее 7, Франции — менее 8 (окр. Парижа) или менее 9,5 (северо-восточные популяции).

Некоторая изменчивость признаков, проявляющаяся в развитии разного рода аномалий, связана с антропогенным фактором. Так, из 4 зон Казани (зона сильного промышленного загрязнения, многоэтажной застройки, малоэтажной застройки, зеленая зона), у лягушек 2-й зоны (в 1-й зоне *R. (P.) lessonae* отсутствовала) обнаружено удвоение первого пальца на задних конечностях (0–7,6%), в 3-й зоне — кроме этой же аномалии (5,2–6,0%) еще и развитие дополнительного пальца на задних конечностях (0–6,1%). В 4-й зоне нарушения были незначительными и проявлялись в удвоении первого пальца на задних конечностях, а также в развитии дополнительного пальца на задних конечностях. Здесь же у 0,2% лягушек обнаружена циклопия (Замалетдинов, 2003).

Современные данные по изменчивости рисунка и окраски прудовых лягушек центральной Украины были получены при изучении этих животных в Киевской области (Некрасова, 2002). Большая часть признаков (общий фон тела, дорсальные пятна, спинная полоса, пятна-полосы на конечностях, пигментация брюшной стороны) свидетельствовали об определенных различиях между *R. (P.) lessonae*, *R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) kl. esculenta*. Вместе с тем каждый из использованных признаков характеризовался слабой диагностической ценностью, хотя их разрешающая способность увеличивается при комплексном использовании. Во всех случаях относительно легко диагностировались *R. (P.) lessonae* и *R. (P.) ridibunda*.

Более раннее изучение изменчивости светлой спинной полосы у прудовых лягушек в России (Ленинградская обл., Луга) показало, что этот признак развит более чем у половины особей (Боркин, Тихенко, 1979). Однако его частота в

разных возрастных группах имеет тенденцию к уменьшению от 71% у животных, прошедших метаморфоз, до 55% у пятилетних. Это же отмечается и в варьировании частоты встречаемости животных со спинными пятнами. У только что прошедших метаморфоз доля особей без полосы и пятен составляет 29%, после первой зимовки до 4%, а затем она увеличивается (14 %, 32 %, 24 %, 45 %; 2-й, 3-й, 4-й и 5-й годы соответственно). Проявление одного из диагностических признаков (отсутствие пятен на горле и брюхе) во всех возрастных группах примерно одинаково и лягушки с таким признаком составляют в популяции 74–88%.

Диплоидный набор прудовой лягушки с территории Украины включает 26 двуплечих хромосом, хромосомы 9-й пары имеют вторичные перетяжки (Сурядная, 2003). Такие же характеристики кариотипа у представителей этого таксона из Московской области России (Александровская, 1976). Кариотип зеленых лягушек из Германии не имеет принципиальных отличий (Koréf-Santibanez, 1979). Исследователем также отмечается наличие вторичных перетяжек, но на гомологах 10-й пары. Изучение прудовых лягушек из Швеции (Ebenal, 1979) не показало особой специфики в общей морфологии хромосом и их количестве.

Судя по измерению массы ДНК *R. (P.) lessonae* из окрестностей Киева и из Мукачево (Mazin, BorKin, 1979), она у них составляет $14,1 \pm 0,4$ пг. Объем ДНК (условные единицы, сравнивали с *R. temporaria*) у прудовых лягушек на северной границе своего ареала в Восточной Европе составил 1,27–1,31 (Borisovskiy et al., 2003).

Отдельную проблему составляют сложности в выяснении относительной численности каждого из представителей среди смешанных популяций *R. (P.) lessonae*, *R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) kl. esculenta*. Изучение электрофоретической подвижности белков позволило установить численность прудовых лягушек в смешанных (с другими представителями этой группы) популяциях. Например в Киевской области, в окрестностях пос. Беличи она составляла 68,4%, пос. Новобеличи — 58,4, пос. Феофания — 6,5% всего количества зеленых лягушек (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993).

Особый интерес представляют механизмы, определяющие направление потока генов вследствие выбора партнера при спаривании, в популяциях, представленных разными таксонами (Lode, 2001). Экспериментальным путем было установлено, что более 70% самок *R. (P.) lessonae* предпочитают брачные крики самцов своего вида крикам самцов съедобной лягушки. Если самкам прудовой и съедобной лягушек предлагали выбор из брачных криков самцов *R. (P.) lessonae* и *R. (P.) kl. esculenta*, то предпочтение отдавалось первым (Roesli et al., 2000). Если же выбор осуществлялся между хором из брачных криков с трехкратным преобладанием самцов прудовой или самцов съедобной лягушек, то отличий не наблюдалось.

Съедобная лягушка — *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758

Контурсы ареала во многом совпадают с таковым у прудовой лягушки в европейской части ее распространения, хотя на западе они достигают территории Испании, на севере захватывают почти всю северную часть побережья Европы (интродуцирована в Англии), на юге встречаются до северной части Болгарии. На востоке достигает среднего и верхнего течения р. Волги.

В Украине обитает на большей части ее территории, на юг в степную зону проникает по долинам крупных рек.

Третий таксон комплекса зеленых, или водных лягушек и, как уже отмечалось, его происхождение связано с гибридизационными процессами между двумя родительскими видами: озерной и прудовой лягушками. В выборе мест обитания тяготеет к биотопам, которые более типичны для прудовой лягушки — пруды, старицы рек, мелководные каналы, небольшие озера и пр. Водоемов в сплошных лесонасаждениях или крупных рек обычно избегает. Возникновение гибридогенного таксона связывают скорее всего с последним (Вюрмским) оледенением, что дает возможность оценить возраст этих амфибий около 10 000 лет (Vorburger, 2001 с).

Более 40 лет назад польским зоологом Л. Бергером (Berger, 1964) были подведены итоги изучения зеленых лягушек и, в том числе, рассмотрены данные по гибридизации и изменчивости внешнеморфологических признаков, включая распределения-частоты двух пар индексов (длина первого пальца задней ноги/длина внутреннего пяточного бугра, D. p. /C. int. l и длина пяточного бугра/высота пяточного бугра, C. int. l/C. int. h). Исследовались лягушки, традиционно относимые на то время к разным подвидам одного и того же вида: *Rana esculenta esculenta* и *Rana esculenta lessonae*. Результатом работы было заключение, что эти таксоны должны рассматриваться как самостоятельные биологические виды. Позже этим же автором было указано на гибридогенное происхождение съедобной лягушки (Berger, 1968, 1970 и др.).

Существование последней связано с процессами (первичной) гибридизации родительских видов; гибридогенный таксон обычно также поддерживает свое существование путем скрещивания с одним из родительских видов. В связи с этим ареал *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* часто перекрывается с ареалами родительских видов, однако популяции, состоящие только из представителей одного этого гибридогенного таксона (без озерной и прудовой лягушек) известны на территории Дании, Швеции, Германии, Польши, Нидерландов, Франции, Чехии, Словакии, России (см. Christiansen et al., 2005).

Одно из первых исследований этих амфибий в Украине, выполненное уже после открытия специфического происхождения данного таксона, было осуществлено при описании земноводных и пресмыкающихся Карпат. Оно позволило установить обитание в этом регионе озерной и прудовой лягушек; что же касается съедобной лягушки, то было высказано мнение, что она в силу своей гибридности не может «считаться самостоятельным видом» (Щербак, Щербань, 1980: 153).

Позже точка зрения о таксономической самостоятельности съедобной лягушки начинает преобладать, и в 1998 г. (Dubois, 1998) был обоснован ее особый эволюционно-таксономический статус — клептон (klepton), а также произведено выделение водных или зеленых лягушек рода *Rana* в подрод *Pelophylax*. До сих пор никаких серьезных возражений против этого предложения не было, хотя использование в научной литературе названий *Rana esculenta* и *Rana klepton esculenta*, может быть объяснено и другими взглядами систематиков (Борисовский и др., 2000; Pagano et al., 2001; Borkin et al., 2002).

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков *R. (P.) kl. esculenta* на территории Украины ограничены. Так, судя по данным исследований в Закарпатье (Куртяк, 2004), размеры постметаморфозных животных (пол не указан, но скорее всего — самки) 27,6–100 мм, а средние величины большинства индексов в объединенной выборке из всех возрастных групп варьируют в следующих пределах: F. /T. = 1,01–1,13, L. c. /L. t. c. = 1,12–1,45, L. c. /L. o. = 3,91–5,25, L. o. /L. tym. = 1,28–1,56, L. c. /D. r. c. = 2,78–3,16, Sp. oc. /D. r. c. = 0,72–1,01, D. p. /C. int. = 2,08–2,39, T/C. int. = 7,09–8,50, L. /T. = 2,06–2,4, L/F+T = 13,95– 39,58.

Примерно такой же размах изменчивости свойствен и некоторым показателям (во всяком случае тем, которые использованы в обоих исследованиях) *R. (P.) kl. esculenta* из Киевской и Черкасской областей: F. /T. — 1,0, Dp. /C. int. — 2,07, T. /C. int. — 7,33 (Некрасова, Морозов-Леонов, 2001).

Специальное сравнение внешней морфологии и расположения семенников самцов *R. (P.) kl. esculenta* с таковыми родительских видов показало, что частота их встречаемости (всего 10 вариантов аномалий) достоверно выше у представителей гибридогенного таксона (Реминный, 2005). Более того, были также зарегистрированы два случая гермафродитизма.

Интересно сравнение закарпатских животных с зелеными лягушками из восточных участков за пределами Украины (Удмуртия, Россия; в обоих исследованиях общими оказались 4 показателя). Так, сравниваемые здесь признаки *R. (P.) kl. esculenta* частично отличались от таковых из Закарпатья: F. /T. = 1,01; L. /T. = 2,07; T. /C. int. = 7,10; D. p. /C. int. = 1,98 (Борисовский и др., 2000). Средние величины этих показателей (Ручин и др., 2005) больше отличались у лягушек из Мордовии: 1,03 и 1,02, 2,09 и 2,09, 7,46 и 7,69, 2,16 и 2,25 (самцы и самки соответственно).

Авторы отмечают, что индексы «длина первого пальца задней ноги/длина внутреннего пяточного бугра» D. p. /C. int. 1 у *R. (P.) lessonae*, *R. (P.) kl. esculenta* и *R. (P.) ridibunda* в Удмуртии практически не перекрываются — соответственно 1,59 (1,38–1,83), 1,98 (1,85–2,24) и 2,67 (2,28–3,23) (в скобках указаны пределы изменчивости; Борисовский и др., 2000). Вместе с тем в более ранней работе по изучению зеленых лягушек в соседнем с Украиной центрально-черноземном регионе России (Lada et al., 1995) показано, что при отличиях средних значений этого признака (1,68, 2,15 и 2,88), пределы его изменчивости перекрываются: 1,25–2,09, 1,58–2,69, 2,28–3,74 (*R. (P.) lessonae*, *R. (P.) kl. esculenta* и *R. (P.) ridibunda* соответственно). Примерно такая же картина отмечена (Ручин и др., 2005) и для лягушек этих таксонов мордовских популяций: самцы — средние значения 1,69, 2,16 и 2,64 (пределы изменчивости: 1,23–2,10, 1,80–2,48, 2,14–3,19), самки — средние значения 1,68, 2,25, 2,78 (пределы изменчивости: 1,32–2,00, 2,17–2,38, 2,12–3,16).

Специальное изучение географической изменчивости внешнеморфологических признаков представителей этой группы в Западной Европе (Pagano et al., 1999) также подтвердило, что для многих из них характерно частичное перекрывание с аналогичными показателями у родительских видов (*R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) lessonae*). Например, последними авторами отмечалось, что изменчивость диагностического индекса T. /C. int. (длина голени/длина внутреннего пяточного бугра) у *R. (P.) kl. esculenta* на территории Франции колеблется в пределах 8–9,5 или 9–10,4, в Германии 6,5–8,6, в Нидерландах 6–8,5, в Польше 7–9, в Румынии 7–9,5.

Особый интерес вызывает исследование гибридогенных лягушек Центральной Европы (Plötner et al., 1994) с целью изучения влияния на их морфологию генетического окружения (популяционной системы). Это влияние определяется тем, с кем из родительских таксонов сосуществует *R. (P.) kl. esculenta*. Результаты работы позволили сделать заключение, что четкой корреляции между морфометрией лягушек *R. (P.) kl. esculenta* и популяционными системами не существует. Однако *R. (P.) kl. esculenta* более однообразны по своим характеристикам по сравнению с родительскими видами, так как наследуемый клонально геном не дает рекомбинантов. Но это справедливо для одной гибридной линии, что же касается разных линий *R. (P.) kl. esculenta*, то между ними имеется высокое разнообразие.

Изучение особенностей окраски зеленых лягушек украинских популяций реже привлекало внимание герпетологов. Исследование 60 особей *R. (P.) kl. esculenta* из окрестностей Киева показало, что по количеству полос или пятен на конечностях они занимают промежуточное положение между родительскими видами (Некрасова, 2002). При этом степень предполагаемой близости амфибий гибридогенного происхождения к *R. (P.) ridibunda* или *R. (P.) lessonae* часто обусловлена тем признаком, который рассматривается.

В описании кариотипа съедобной лягушки с территории Украины показана его специфичность, которая заключается в гетероморфности 12-й пары хромосом, представленной мета- и субметацентриком или (реже) субмета- и субтелоцентриком (Сурядная, 2003). Данное обстоятельство связано, скорее всего, с гибридогенным происхождением этого таксона, так как у родительских видов каждая пара этих хромосом характеризуется субметацентричностью и метацентричностью.

Хромосомный набор *R. (P.) kl. esculenta* за пределами Украины также постоянно является предметом внимания. Особый интерес представляют результаты анализа лягушек с территории Германии (Günther, 1970) — здесь было обнаружено 7 (из 24) особей с триплоидным набором хромосом ($3n = 36$). Еще одна особенность заключалась в меньшей частоте встречаемости у *R. (P.) kl. esculenta* вторичных перетяжек на 11-й (как и на некоторых других) паре гомологов по сравнению с *R. (P.) ridibunda* (Иванов и др., 1973).

Триплоидия была также подтверждена прямым изучением кариотипов и в другом исследовании лягушек из Центральной Европы (Tunner, Heppich-Tunner, 1992). Оказалось, что все триплоидные особи имели два генома прудовой лягушки (26 хромосом) и один озерной (13 хромосом). Авторами также осуществлены скрещивание диплоидной самки *R. (P.) ridibunda* и триплоидного самца *R. (P.) kl. esculenta* (синтопические особи), а также диплоидной самки и триплоидного самца *R. (P.) kl. esculenta* (аллтопические особи). В обоих случаях были получены триплоидные самцы *R. (P.) kl. esculenta*. Эти результаты показывают, что триплоидные самцы последнего таксона продуцируют сперматозоиды, содержащие два генома прудовой лягушки. То обстоятельство, что в обеих комбинациях были исключительно самцы, говорит о том, что в гаметах *R. (P.) lessonae* скорее всего содержался фактор определения мужского пола.

Изучение кариотипа амфибий этого комплекса из Восточной Германии (Koref-Santibanez, Günther, 1980) также позволило сделать заключение о наличии маркерных хромосом у *R. (P.) kl. esculenta*. Это стало возможным при использовании сравнительной морфометрии хромосом земноводных всех трех таксонов, который показал метацентрический характер гомологов 12-й пары *R. (P.) ridibunda*, субметацентрический *R. (P.) lessonae* и наличие в этой паре одного метацентрика и одного субметацентрика у *R. (P.) kl. esculenta*.

Интерес вызывает работа по изучению хромосомной изменчивости этих животных из Латвии, окр. Риги (Borkin et al., 1979), где отмечена находка тетраплоидного самца *R. (P.) kl. esculenta* ($4n = 52$). Авторами действительно приведена фотография метафазной пластинки с 52 элементами. Однако ее внимательный анализ показывает, что в данном случае речь может идти о том, что клетка зафиксирована не на стадии метафазы, а, скорее всего, анафазы. Во всяком случае было бы желательно еще раз изучить этот вопрос.

Одно из первых исследований с использованием С-окраски хромосом показало четкую специфичность кариотипа *R. (P.) kl. esculenta* по сравнению с родительскими видами (Heppich, 1978; Heppich, Tunner, 1979), которая заключалась в наличии маркерных полос на коротких плечах 11-й пары

хромосом, отсутствующих у *R. (P.) ridibunda*. Для хромосомного набора съедобной лягушки было свойственно гетерозиготное состояние — такая полоса имела только на одном гомологе этой пары.

Другие работы, в которых были использованы методы дифференциальной окраски (Vucsi et al., 1990), показали, что в «гибридном» кариотипе все хромосомы, происходящие от озерной лягушки, четко отличаются темными гранулами или флуоресцентными пятнами в районе первичных перетяжек; эти особенности не характерны для хромосом *R. (P.) lessonae*. Еще одно исследование зеленых лягушек из экосистем долины Дуная к востоку и югу от Братиславы позволило обнаружить триплоидных *R. (P.) kl. esculenta* ($2n = 39$, $NF = 78$). Эти животные характеризовались наличием 13 хромосом озерной лягушки (четко определялись по флуоресцентным пятнам) и 26 гомологов *R. (P.) lessonae* (Tunner, Heppich-Tunner, 1992).

Выполненное в 1997 г. исследование 104 особей из Чехии (Šulova, 1997) также подтвердило наличие диагностического хромосомного маркера на 11-й паре: наличие у *R. (P.) lessonae*, отсутствие у *R. (P.) ridibunda* и гетерозиготное состояние у *R. (P.) kl. esculenta*. Более того, обнаружен полиморфизм по длине 1-й пары хромосом примерно у половины исследованных озерных и половины съедобных лягушек. Автором выдвинуто предположение, что причиной этого явления была или транслокация, или неравный кроссинговер у *R. (P.) ridibunda*, который затем воплотился в геноме гибридогенетической *R. (P.) kl. esculenta*, что, таким образом, документирует интрогрессию на хромосомном уровне.

Изучение специфики мейоза представителей обычных таксонов и таксона гибридогенного происхождения показало существенные отличия (Ogielska, 1991). Так, половая дифференциация гонад у *R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) lessonae* начинается уже на личиночной стадии (стадия 27–28 по Геснеру). Вместе с тем у личинок *R. (P.) kl. esculenta*, которые были получены экспериментальным путем, на стадии 28–40 рядом с ядром гониальной клетки наблюдались одно или два дополнительных ядра с высокодисперсным хроматином. Предполагается, что такая картина иллюстрировала путь геномного исключения у гибридогенного таксона.

Другой метод, не менее широко используемый в изучении популяционно-таксономических отношений этой группы, базируется на определении размера генома. Измерение содержания ДНК в эритроцитах представителей трех таксонов зеленых лягушек на территории России показало, что размер генома *R. (P.) ridibunda* на 16% превышает таковой *R. (P.) lessonae* и на 8% — *R. (P.) kl. esculenta* (Боркин и др., 1987). Более того, сравнение содержания ДНК в соматических (эритроциты) и половых (спермии) клетках позволило предположить премейотическую элиминацию у гибридогенной *R. (P.) kl. esculenta* родительского генома *R. (P.) lessonae* и последующую дубликацию оставшегося генома *R. (P.) ridibunda*, что приводит к образованию гамет, содержащих гены только озерной лягушки (Виноградов и др., 1988). Позже другими цитометрическими исследованиями лягушек показана спорадическая встречаемость самцов гибридогенного таксона, которые могут альтернативно передавать следующему поколению или геном *R. (P.) ridibunda*, или геном *R. (P.) lessonae* (Vinogradov et al., 1991). В связи с этим особый интерес вызывают одни из последних результатов изучения этой группы с территории Швейцарии (Vorburger, 2001 a), которыми подтверждены предыдущие данные (Berger, Günter, 1988) о том, что скрещивание гибридогенных *R. (P.) kl. esculenta* все же может давать в своем потомстве жизнеспособных *R. (P.) ridibunda*. Ранее считалось, что нежизнеспособность потомства в скрещивании родительских особей *R. (P.) kl. esculenta* обусловлена накоплением вредных мутаций в клонально передаваемой части

генома, однако это справедливо для гибридогенных лягушек одной популяции (Vorburger, 2001 a). Если же в скрещивании будут участвовать родительские *R. (P.) kl. esculenta* из разных гемиклонов, т. е. фактически обладающие разными по происхождению геномами озерных лягушек (разными накоплениями вредных мутаций), то последние не будут проявляться в гомозиготном состоянии в потомстве, давая жизнеспособных *R. (P.) ridibunda*. Утверждалось, что выдвинутое теоретическое обоснование подтверждено практическими результатами (Vorburger, 2001 b), хотя позже достаточно высокая жизнеспособность потомства была обнаружена и при скрещиваниях *R. (P.) kl. esculenta* из одной выборки (Vorburger, Reyer, 2003).

В одном из последних исследований этой группы обнаружено, что масса ядерной ДНК *R. (P.) kl. esculenta* из популяций Харьковской, Луганской и Донецкой областей в среднем составляет 14,96–15,38 пг, изменяясь в пределах 14,72–15,44 пг (Borkin et al., 2004). Особый интерес вызывают найденные здесь триплоидные и тетраплоидные особи этого таксона: геном первых варьировал в среднем в пределах 21,77–22,93 пг, а второй составлял 29,58 пг. В количественном отношении полиплоиды составляли 24% (из 467 особей 111 были триплоидами и 2 — тетраплоидами (Боркин и др., 2005). При этом одни триплоиды имели генотип LLR (54,8%), другие — RRL (41,5%). Распространение полиплоидов связано со средним течением р. Северский Донец.

Интересно, что этот показатель у лягушек гибридогенного таксона в радиоактивно загрязненных после Чернобыльской катастрофы регионах (Vinogradov, Chubinishvili, 1999) на 4% меньше по сравнению с таковыми у этих же представителей из незагрязненных районов. Этими же авторами установлено, что в отличие от *R. (P.) kl. esculenta*, у животных родительского вида *R. (P.) lessonae* размер генома не уменьшается (сравнивались участки с уровнем радиации в 15 γ /час, 60 γ /час и 200 γ /час).

В популяционно-генетических исследованиях этой группы на территории Украины широко используются данные электрофореза белков. Проведенный анализ животных из дельты Дуная (Морозов-Леонов, Межжерин, 1995) показал, что обитающая здесь *R. (P.) kl. esculenta* представлена только гибридами F_1 . Хотя при образовании гамет у представителей гибридогенного таксона обычно происходит элиминация генома одного из родителей, изучение 3 популяций зеленых лягушек из окр. Киева позволило обнаружить гибриды F_2 (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993).

Особенности организации генома *R. (P.) kl. esculenta* и специфика популяционно-генетических процессов в комплексе зеленых лягушек во многом зависит от того, с кем из родительских видов сосуществует гибридогенная съедобная лягушка. Сочетание таксонов зеленых лягушек, обитающих в одном месте, получило название «популяционных систем». Они обозначаются начальными буквами названий таксонов: R — *R. (P.) ridibunda*, L — *R. (P.) lessonae* и E — *R. (P.) kl. esculenta*.

Так, исследование зеленых лягушек на территории Латвии (Цауне, Боркин, 1995) позволило выяснить, что здесь обитает одна популяция *R. (P.) kl. esculenta*, представленная практически одними самцами — E-система.

На присутствие в биотопах румынской части дельты Дуная комплекса зеленых лягушек только из *R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) kl. esculenta* указывалось еще в 1989 г. (Vancea et al., 1989). Проведенный позже (Морозов-Леонов, Межжерин, 1995) анализ зеленых лягушек в Одесской обл. (дельта Дуная), подтвердил обитание здесь только *R. (P.) ridibunda* и *R. (P.) kl. esculenta*, при этом было установлено, что последний таксон был представлен гибридами F_1 .

Электрофоретическое изучение 3 популяций зеленых лягушек этого комплекса из окрестностей Киева показало, что здесь представлены все три таксона: *R. (P.) ridibunda*, *R. (P.) lessonae* и *R. (P.) kl. esculenta* (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993). Интерес вызывает почти двух- или трехкратное преобладание в некоторых из них *R. (P.) kl. esculenta* (61% против 33 и 19%).

В северо-западном регионе Украины (Волынская обл.) одна проанализированная выборка оказалась только из озерных лягушек, а вторая характеризовалась наличием всех трех таксонов (Межжерин, Морозов-Леонов, 1996).

Для популяций большей части Правобережной Лесостепи свойственны обоюполюе *R. (P.) kl. esculenta* со строгой элиминацией генома *R. (P.) lessonae* (Межжерин и др., 2005).

На равнинной части Закарпатья была обнаружена популяция съедобных лягушек, представленная только самками, а в другой выборке из этого же региона, но в его предгорной части (изолирована от предыдущих) из 7 проанализированных животных 6 оказались озерными лягушками и только одна — *R. (P.) kl. esculenta* (Морозов-Леонов и др., 2003). Интересно, что электрофоретический анализ показал, что ее генотип в связи со своим гибридным происхождением хотя и характеризовался наличием генов *R. (P.) ridibunda*, но эти гены не являлись таковыми, которые присущи нынешним проанализированным озерным лягушкам из этого региона. Авторами выдвинуто предположение, что наиболее вероятный способ размножения *R. (P.) kl. esculenta* может быть связан с партеногенезом, что позже не подтвердилось (Межжерин и др., 2005). Последние исследования этих авторов позволили сделать заключение о существовании на территории Украины 4 региональных групп в гибридогенном комплексе: низовья Дуная (1), равнинное Закарпатье (2), большая часть Правобережной Лесостепи, Прикарпатье, Подолье (3) и Среднее Приднепровье (4). Для каждого из этих регионов характерны своя специфика генетической структуры зеленых лягушек и направленность генных потоков, а также плоидность *R. (P.) kl. esculenta* (Межжерин и др., 2005).

Подобные исследования широко проводятся при изучении этой группы в других участках ареала. Так, ее изучение на северо-востоке Польши (Schroer, 1996) показало обитание здесь «чистой» *R. (P.) lessonae*, «чистой» *R. (P.) kl. esculenta* и «смешанной» *R. (P.) kl. esculenta* — *R. (P.) lessonae*. Особый интерес вызывают сравнение нескольких способов диагностики таксонов этой группы. Автором показано, что наилучшие результаты дает использование на диаграммах двух пар индексов: длина голени/длина внутреннего пяточного бугра и длина первого пальца задней ноги/длина внутреннего пяточного бугра. Тем не менее почти треть особей, которые были диагностированы как *R. (P.) lessonae*, фактически оказались триплоидными *R. (P.) kl. esculenta*, как выяснилось при определении объема содержания ядерной ДНК. Сравнение размеров эритроцитов дало следующие результаты: их средняя площадь у *R. (P.) lessonae* оказалась $322 \pm 36,97$, у диплоидных *R. (P.) kl. esculenta* $353 \pm 32,48$ и у триплоидов $328 \pm 33,37$.

Другое исследование лягушек этого комплекса в более южных регионах (Венгрия), показало отличия между размерами эритроцитов у представителей разных полов только у озерных лягушек, что же касается всех трех таксонов (*R. (P.) ridibunda*, *R. (P.) lessonae*, *R. (P.) kl. esculenta*), то такие различия в размерах эритроцитов были несущественными (Gubanyi, Korsos, 1992). Другое изучение этой группы в этом же регионе (пойменные участки Дуная) показало распространение здесь 2 или 3 типов популяционных систем. Первая: L — E — R и L — E (при этом авторы отмечают очень низкую численность самцов *R. (P.) kl. esculenta*; (Gubanyi, Creemers, 1993). Вторая: L — E в трех вариантах

(обитание только самок *R. (P.) kl. esculenta* и *R. (P.) lessonae*; *R. (P.) lessonae* сосуществует с *R. (P.) kl. esculenta* в одинаковом соотношении; представлены в основном *R. (P.) kl. esculenta*, которые живут с несколькими особями *R. (P.) lessonae*). Третья: R — E и L — E — R (Gubanyi, 1991).

При анализе зеленых лягушек в Центральной Европе триплоидия по данным электрофореза позже подтверждена прямым изучением кариотипов (Tunner, Herrich-Tunner, 1992). Эти же авторы пришли к заключению, что в центрально-европейском регионе в двух основных типах популяционных систем (L — E и R — E) встречаются следующие варианты:

L — E

- L + 2nE самки и самцы (2n и 3n — ди- и триплоидные особи);
- L + 2nE самки;
- L + 2nE и 3nE самки и самцы;
- L + 3nE самцы.

R — E

- R + 2nE самцы и самки;
- R + 2nE самцы;
- R + 2nE 3nE самцы и самки;
- R + 3nE самцы.

В более поздних работах (Plotner et al., 1994) показано распространение в Европе 7 типов популяционных систем:

- R + L + E;
- L + E или E + L (здесь и далее последовательность генотипов указывает на их относительную частоту);
- E самки;
- L + E самцы;
- E + R;
- R + E самцы;
- E.

В системах «R + E самцы» особи мужского пола гибридогенного таксона формируют гаметы с геномом прудовой лягушки, хотя в системах L + E сперматозоиды тех же самцов *R. (P.) kl. esculenta* содержат геном *R. (P.) ridibunda*.

Последние исследования лягушек этого комплекса на территории Балкан (Borkin et al., 2005) показали наличие здесь двух популяций *R. (P.) kl. esculenta*, которые были представлены только самками.

Было также предпринято исследование *R. (P.) kl. esculenta* Центральной Европы с целью изучения влияния генетического окружения (типа популяционной системы) на характер изменчивости представителей гибридогенного таксона (Plötner et al., 1994). Оказалось, что относительная численность триплоидных гибридогенных особей может быть разной (например, в одной популяции она составляла 47,5%, в другой — 21,9%). Сами же *R. (P.) kl. esculenta*, как уже говорилось, более однообразны по своим характеристикам в сравнении с родительскими видами. Также было установлено, что большинство триплоидных самок имели генотип LLR. Что же касается триплоидных самцов, то предполагается, что в связи со своей относительно большей численностью (по сравнению с диплоидными самцами и триплоидными самками) они чаще включаются в скрещивания.

Изучение этой группы в восточных участках их распространения (Borkin et al., 2002) показало существование 4–7 разных типов популяционных систем, при этом не обнаружены три редкие системы с однополыми гибридами: L + E самки, L + E самцы, R + E самки (Lada et al., 1995). Вместе с тем относительная численность особей гибридогенного таксона отличается от данных по

численности центрально-европейских выборок (Удмуртия — 8%, Нижний Новгород — 7%, Ивановская обл. — 5%, Центрально-Черноземный регион — 21%).

Вызывает интерес одно из последних исследований (Christiansen et al., 2005), в котором протестирована гипотеза о том, что в размножающихся популяциях, состоящих только из *R. (P.) kl. esculenta*, наряду с гибридными взрослыми особями ежегодно возникают и не-гибриды, но они гибнут в течение личиночного развития. Установлено, что генотипы гибридных особей были представлены тремя вариантами: первый — двумя геномами прудовой и одним озерной, второй — одним геномом прудовой и одним озерной, третий — одним геномом прудовой и двумя озерной. При этом почти все самки были диплоидными, а самцы — триплоидными. Большинство триплоидов характеризовались наличием двух геномов прудовой лягушки и одного озерной.

Выдвинуто утверждение (Vorburger, Reyer, 2003), что интродукция *R. (P.) ridibunda* в регионы с аборигенной *R. (P.) lessonae* впоследствии приводит к ее вытеснению с помощью генетического механизма. Последний представляет собою вытеснение аборигенных прудовых лягушек в результате первичной гибридизации озерной лягушки и прудовой (потомство представлено съедобной лягушкой), гибридогенеза, т. е. скрещивания *R. (P.) kl. esculenta* с *R. (P.) ridibunda* (потомство представлено озерной лягушкой) и продуцирования жизнеспособного потомства в скрещиваниях *R. (P.) kl. esculenta* (Vorburger, Reyer, 2003).

Приведенные материалы, вместе с опубликованными в первом сообщении (Писанец, 2005), позволяют составить обновленный систематический список земноводных Украины. При этом следует отметить, что в указанном первом сообщении, посвященном фауне хвостатых амфибий, в соответствии с результатами специального исследования (Litvinchuk et al., 2004) было отмечено, что тритоны фауны Украины представлены родами *Triturus* Rafinesque, 1815, *Mesotriton* Bolkay, 1927 и *Lophinus* Rafinesque, 1815. В приводимом ниже списке вместо родового названия *Lophinus* используется название *Lissotriton* Bell, 1839 — как это принято в современных таксономических работах (см., например, Carranza, Amat, 2005).

Систематический список земноводных Украины

Отряд хвостатые земноводные — *Caudata* Oppel, 1871

Семейство саламандровые — *Salamandridae* Gray, 1825

Род саламандра — *Salamandra* Laurenti, 1768

Пятнистая саламандра — *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758).

Род Крупный тритон — *Triturus* Rafinesque, 1815

Гребенчатый тритон — *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768);

Дунайский тритон — *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu, 1903);

Тритон Карелина — *Triturus karelini* (Strauch, 1870).

Род средний тритон — *Mesotriton* Bolkay, 1927

Альпийский тритон — *Mesotriton alpestris* (Laurenti, 1768).

Род мелкий (гладкий) тритон — *Lissotriton* Bell, 1839

Карпатский тритон — *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880);

Обыкновенный тритон — *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758).

Отряд бесхвостые земноводные — *Anura* Rafinesque, 1815

Семейство жерлянки — *Bombinatoridae* Gray, 1825

Род жерлянка — *Bombina* Oken, 1816

Подрод настоящая жерлянка — *Bombina* Oken, 1816

Краснобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761);

- Желтобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758).
Семейство чесночницы — Pelobatidae Boulenger, 1882
 Род чесночница — *Pelobates* Wagner, 1830
 Обыкновенная чесночница — *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768).
Семейство жабы — Bufonidae Gray, 1825
 Род жаба — *Bufo* Laurenti, 1768
Bufo bufo complex
 Обыкновенная или серая жаба — *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758).
Bufo viridis complex
 Зеленая жаба — *Bufo viridis* Laurenti, 1768;
 Камышовая жаба — *Bufo calamita* Laurenti, 1768.
Семейство квакши — Hylidae Gray, 1825
 Род квакша — *Hyla* Laurenti, 1768
 Квакша обыкновенная — *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758).
Семейство лягушки — Ranidae Rafinesque, 1814
 Род лягушка — *Rana* Linnaeus, 1758
 Подрод бурая (травяная) лягушка — *Rana* Linnaeus, 1758;
 Травяная лягушка — *Rana (Rana) temporaria* Linnaeus, 1758;
 Остромордая лягушка — *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842.
 Прыткая лягушка — *Rana (Rana) dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1838;
 Подрод зеленая (водная) лягушка — *Pelophylax* Fitzinger, 1843
 Озерная лягушка — *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771;
 Прудовая лягушка — *Rana (Pelophylax) lessonae* Camerano, 1882, «1881»
 Съедобная лягушка — *Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758.

Автор выражает свою искреннюю признательность Л. Я. Боркину и С. Н. Литвинчуку за критический анализ, помощь и советы при подготовке рукописи статьи.

- Александровская Т. О. К систематике зеленых лягушек Московской области // Зоол. журн. — 1976. — 55, вып. 9. — С. 1362–1367.
 Бескаравайный М. М. О новой находке обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768) в Крыму // Вестн. зоологии. — 1991. — № 4. — С. 77.
 Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии // Вестн. Удмурт. ун-та. — 2000. — № 5. — С. 70–75.
 Боркин Л. Я. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1984. — 124. — С. 55–88.
 Боркин Л. Я., Тихенко Н. Д. Некоторые аспекты морфологической изменчивости полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Экология и систематика амфибий и рептилий. — Л., 1979. — С. 18–54.
 Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. — 1987. — 295, № 5. — С. 1261–1264.
 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 // Докл. Рос. Акад. Наук. — 2001. — 376, № 5. — С. 707–709.
 Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Шабанов Д. А. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины // Мат. Першої конф. Укр. герпетол. т-ва (Київ, 10–12 жовт. 2005 р.) / Ред. Е. Писанець. — К.: Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. — С. 23–26.
 Булахов В. Л. Общие закономерности формирования и распределения населения земноводных в степных лесах Украины // Вопр. герпетол. : Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино; Москва, 2001. — С. 48–50.
 Василенко О. И. Анализ изменчивости морфометрических признаков остромордой лягушки (*Rana arvalis*), обитающей на равнинной территории Закарпатской области // Вестн. зоологии. — 2000. — № 14. — С. 169–172.

- Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А., Боркин Л. Я. Элиминация генома одного из родителей до премейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculenta* // Цитология. — 1988. — 30, № 6. — С. 691-698.
- Гончаренко Г. Є. Земноводні Побужжя: Монографія. — К. : Наук. світ, 2002. — 219 с.
- Заброда С. Н., Ильенко Е. П. Особенности размножения и личиночного развития обыкновенной чесночницы — *Pelobates fuscus* (Laur.) из Украинского Полесья // Вестн. зоологии. — 1981. — 4. — С. 66-71.
- Загороднюк І. В. Види нижчих тетрапод України: у природі та на папері // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Б. — 2003. — 33. — С. 80-90.
- Замалетдинов Р. И. Морфологические аномалии в городских популяциях бесхвостых амфибий (на примере г. Казани) // Современная герпетология: Сб. науч. тр. / Ред. Н. Б. Ананьева, Е. В. Завьялов, К. Д. Мильто, В. Г. Табачишин, Г. В. Шляхтин — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. — 2003. — 2. — С. 148-153.
- Замалетдинов Р. И. Использование показателя флуктуирующей асимметрии для оценки состояния популяций зеленых лягушек урбанизированных территорий // Вопр. герпетол. : Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4-7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино ; Москва, 2001. — С. 105-106.
- Иванова Н. Л. Экспериментальное изучение развития обыкновенной чесночницы // Вопр. герпетол.: Автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. (Ашхабад, 22-24 сент. 1981г.) / Ред. И. С. Даревский. — Л. : Наука, 1973. — С. 88-89.
- Иванов В. Г., Мадьянов Н. М. Сравнительная кариология лягушек рода *Rana* // Цитология. — 1973. — 15, № 7. — С. 920-927.
- Ищенко В. Г. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: Дис. в виде науч. докл. ... докт. биол. наук. — СПб, 1999. — 65 с.
- Косова Л. В., Пикулик М. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Внутривидовая изменчивость морфометрических признаков остромордой лягушки *Rana arvalis* (Anura, Ranidae) Беларуси // Зоол. журн. — 1992. — 74, вып. 4. — С. 43-44.
- Котенко Т. І. Земноводні та плазуни // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління / Ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. — К. : Наук. думка, 1999. — С. 139-146.
- Котенко Т. І., Межжерін С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Генетична різноманітність земноводних та плазунів // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління / Ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. — К. : Наук. думка, 1999. — С. 217-227.
- Котенко Т. И. Новые находки обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) в Крыму // Вестн. зоологии. — 2001. — 35, № 2. — С. 89.
- Котенко Т. И. О распространении обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) (Amphibia, Pelobatidae), на Керченском полуострове (Украина, Крым) // Мат. Першої конф. Укр. герпетол. т-ва (Київ, 10-12 жовт. 2005 р.) / Ред. Є. Писанець. — К. : Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. — С. 67 - 71.
- Коцержинская И. М. Морфологическая изменчивость озерной лягушки (*Rana ridibunda*) на Украине // Вопр. герпетол.: Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4-7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино ; Москва, 2001. — С. 137-139.
- Кукушкин О. В. Нові дані про морфологію часничниці звичайної у Криму // Сучасні проблеми зоологічної науки: Мат. Всеукр. наук. конф. «Наукові читання, присвячені 170-річчю заснування кафедри зоології та 100-річчю з дня народження О. Б. Кістяківського» (Київ-Канів, 16-18 вересня 2004 р.) / Ред. В. В. Серебряков. — К. : Вид-во Київ. ун-ту, 2004. — С. 95-96.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. — М. : Т-во. науч. изд. КМК, 1999. — 298 с.
- Куртяк Ф. Ф. Зміни відношень морфологічних показників в онтогенезі *Rana klepton esculenta* (Amphibia) // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Б. 14. — 2004. — С. 184-187.
- Лебединский А. А., Пигеева Ю. А. О генетической обусловленности полиморфизма земноводных // Вопр. герпетол. : Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4-7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино, Москва, 2001. — С. 164-165.
- Леонтьева О. А. Об экологии обыкновенной чесночницы в бассейне р. Оки // Вопр. герпетол. : Автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. (Ташкент, 18-20 сент. 1985 г.) / Отв. ред. И. С. Даревский. — Л. : Наука, 1985. — С. 126.
- Ляпков С. М. Половой диморфизм по размерам и темпам роста у остромордой лягушки (*Rana arvalis*, Amphibia, Anura, Ranidae) // Мат. Першої конф. Укр. герпетол. т-ва / Ред. Є. Писанець. — К. : Зоол. музей ННПМ НАН України, 2005. — С. 94-98.
- Мазик Е. Ю., Кадырова Б. К., Токтосунов А. Т. Особенности кариотипа зеленой жабы (*Bufo viridis*) в Киргизии // Зоол. журн. — 1976. — 55, № 11. — С. 1740-1742.
- Малих М. В. Аналіз фенотипових ознак забарвлення *Rana ridibunda* Pall. // Сучасні проблеми зоологічної науки: Мат. Всеукр. наук. конф. «Наукові читання, присвячені 170-річчю заснування кафедри зоології та 100-річчю з дня народження професора О. Б. Кістяківського»

- (Київ–Канів, 16–18 вер. 2004 р.) / Ред. В. В. Серебряков. — К. : Вид-во Київ. ун-ту, 2004. — С. 106–107.
- Манило В. В. Миксплоидия у *Rana ridibunda* и *Rana esculenta* (Anura, Amphibia) из Житомирской области Украины // Мат. Першої конф. Українського Укр. герпетол. т-ва / Ред. Є. Писанець. — К. : Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. — С. 99–104.
- Манило В. В., Радченко В. И. Сравнительно-кариологическое исследование «западной» формы обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae), из Киевской, Черниговской и Закарпатской областей Украины // Вестн. зоологии. — 2004. — 38, № 5. — С. 91–94.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Популяционно-генетический анализ структуры гибридных популяций *Rana esculenta* L. complex (Amphibia, Ranidae) // Цитология и генетика. - 1993. - 27, № 2. — С. 63–67.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Генетический анализ структуры гибридных популяций зеленых лягушек *Rana esculenta* L. complex (Amphibia, Ranidae) Волини // Цитология и генетика. — 1996. — 30, № 1. — С. 48–53.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Аллозимная изменчивость и генетические связи обыкновенной квакши *Hyla arborea* (L., 1758) (Amphibia: Hylidae) Горного Крыма // Цитология и генетика. - 1999. — 33, № 1. — С. 44–48.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Некрасова О. Д., Куртяк Ф. Ф., Жалай Е. И. Пространственная структура гибридного комплекса зеленых лягушек *Rana esculenta* (Anura, Ranidae) на территории Украины // Мат. Першої конф. Укр. герпетол. т-ва (Київ, 10–12 жовт. 2005 р.) / Ред. Є. Писанець. — К. : Зоол. музей ННПМ НАН України, 2005. — С. 110–114.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Піотковська О. А. Алозимна мінливість ендемічних видів амфібій Східних Карпат // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника / Ред. Я. І. Мовчан. — К., 1997. — С. 352–367.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Янчуков А. В. Характер генных интрогрессий в гибридной зоне *Bombina bombina* (L., 1761) и *Bombina variegata* (L., 1758) (Amphibia, Discoglossidae) в Прикарпатье // Доп. Нац. акад. наук України. — 2001. — № 5. — С. 161–164.
- Межжерин С. В., Песков В. Н. Биохимическая изменчивость и генетическая дифференциация популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. // Цитология и генетика. — 1992. — 26, № 1. — С. 43–48.
- Межжерин С. В., Писанец Е. М. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978 (Amph., Bufonidae) Средней Азии. Биохимический полиморфизм и сравнение уровней гетерозиготности диплоидных видов с тетраплоидным // Генетика. — 1995. — 31, № 1. — С. 43–53.
- Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В. Анализ генетической структуры гибридной популяции зеленых лягушек *Rana esculenta* complex из плавней Дуная // Цитология и генетика. — 1995. — 29, № 2. — С. 71–76.
- Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В., Куртяк Ф. Ф. Генетическая структура однополых гибридных популяций зеленых лягушек *Rana esculenta* complex в равнинном Закарпатье // Цитология и генетика. — 2003. — № 1. — С. 43–47.
- Мисюра А. Н., Марченковская А. А. Состояние популяций земноводных в условиях техногенного влияния // Вопр. герпетол. : Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушинона-Оке, 4–7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино ; Москва, 2001. — С. 197–200.
- Некрасова О. Д., Морозов-Леонов С. Ю. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций Приднепровья // Вестн. зоологии. — 2001. — 35, № 5. — С. 47–52.
- Некрасова О. Д. Структура популяцій та гібридизація зелених жаб *Rana esculenta* complex урбанізованих територій Середнього Придніпров'я : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 19 с.
- Орлова В. Ф., Туниев Б. С. К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. — 1989. — 94, вып. 3. — С. 13–24.
- Панченко И. М. Результаты мечения земноводных в Окском заповеднике // Вопр. герпетол. : Автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. (Ленинград, 1–3 февр. 1977 г.) / Отв. ред. И. С. Даревский — Л. : Наука, 1977. — С. 165–166.
- Панченко И. М. Зависимость роста амфибий от погодных условий // Вопр. герпетол. : Автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. (Ташкент, 18–20 сент. 1985 г.) / Отв. ред. И. С. Даревский. — Л. : Наука, 1985. — С. 158–159.
- Песков В. Н., Коцержинская И. М. Внутрипопуляционная дифференциация озерных лягушек *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) по длине и пропорциям тела // Вестн. зоологии. — 2004. — 38, № 5. — С. 47–55.

- Песков В. Н., Коцержинская И. М., Манило В. В., Писанец Е. М. Морфологическая дифференциация и диагностика бурых лягушек *Rana arvalis*, *R. temporaria* и *R. dalmatina* (Amphibia, Ranidae) с территории Украины // Вестн. зоологии. — 2004. — 38, № 6. — С. 29–40.
- Пескова Т. Ю., Васютин А. В. Сравнение флуктуирующей асимметрии в популяциях озерной лягушки в горных и равнинных водоемах // Горные экосистемы и их компоненты: Тр. Междунар. конф. (Нальчик, 4–9 сент. 2005 г.) / Ред. Ф. А. Темботова. — Нальчик, 2005. — Т. 2. — С. 53–55.
- Петроченко В. И. Герпетофауна острова Хортица (Днепр) // Вестн. зоологии. — 1990. — № 6. — С. 78–80.
- Писанец Е. М. О новом полиплоидном виде жаб *Bufo danatensis* Pisanetz sp. n. из Туркмении // Докл. АН УССР. Сер. Б. — 1978. — № 3. — С. 280–284.
- Писанец Е. М., Щербак Н. Н. Систематика зеленых жаб (Amphibia, Anura) фауны СССР // Вестн. зоологии. — 1979. — № 4. — С. 11–16.
- Писанець Є. М. Ропухи Палеарктики (мінливість, систематика та значення поліплоїдії в еволюції роду *Bufo*): Автореф. дис. ... докт. біол. наук. — К., 1995. — 48 с.
- Писанец Е. М. Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 1. Хвостатые амфибии (Caudata) // 36. праць Зоол. муз. — 2005. — С. 85–99.
- Реминный В. Ю. Аномалии развития гонад у самцов зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) с территории Украины // Вестн. зоологии. — 2005. — 39(4). — С. 59 – 65.
- Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. — 2005. — 110, вып. 2. — С. 3–10.
- Сурядная Н. Н. К вопросу о межвидовых различиях в окраске зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*) Украины // Вопр. герпетол.: Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино; Москва, 2001. — С. 285–286.
- Сурядная Н. Н. Характеристика морфологической изменчивости озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall., 1771) с территории Крыма // Вісн. Запорізьк. держ. ун-ту. Біол. науки. — 2002. — № 2. — С. 148–153.
- Сурядная Н. Н. Материалы по кариологии зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana esculenta*) с территории Украины // Вестн. зоологии. — 2003. — 37, № 1. — С. 33–40.
- Таращук В. І. Земноводні та плазуни. — К.: Вид-во АН УРСР, 1959. — 246 с. — (Фауна України; Т. 7).
- Таращук С. В. Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины // Вестн. зоологии. — 1984. — № 5. — С. 80–82.
- Таращук С. В. К методике определения европейских зеленых лягушек группы *Rana esculenta* (Amphibia, Anura) // Вестн. зоологии. — 1985. — № 3. — С. 83–85.
- Таращук С. В. Жаба гостроморда — *Rana arvalis* / Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції / Ред. І. В. Загороднюк. — К., 1999. — С. 41–42.
- Терентьев П. В. Корреляция индексов озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. // Зоол. журн. — 1943. — 22, вып. 5. — С. 267–273.
- Ушаков В. А. О влиянии рекреации на популяцию травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Вопр. герпетол.: Мат. 1-го съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 дек. 2000 г.) / Ред. Н. Б. Ананьева, И. С. Даревский, Е. А. Дунаев, Н. Н. Иорданский, С. Л. Кузьмин, В. Ф. Орлова — Пушино; Москва, 2001. — С. 301–302.
- Утешев В. К., Попов В. И., Парфенов В. Н. Светомикроскопический и ультраструктурный анализ клеточной организации семенников и яичников у межвидовых гибридов жерлянок рода *Bombina* с различной фертильностью // Вопр. герпетол.: Автореф. докл. 7-й Всесоюз. герпетол. конф. (Киев, 26–29 сент. 1989 г.) / Ред. Н. Н. Щербак. — Киев, 1989. — С. 261.
- Цауне И. А., Боркин Л. Я. Новый вариант однополо-бисексуальных популяционных систем у европейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. — М.: Изд-во МГУ, 1993. — С. 34–52.
- Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. — Киев: Наук. думка, 1966. — 239 с.
- Щербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев: Наук. думка, 1980. — 268 с.
- Чубинишвили А. Т. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе Средней Волги // Экология. — 1998 а. — № 1. — С. 71–74.
- Чубинишвили А. Т. Оценка состояния природных популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в районе Нижней Волги по гомеостазу развития: цитогенетический и морфогенетический подходы // Зоол. журн. — 1998 б. — 77, № 8. — С. 942–946.

- Халтурин М. Д., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. Сопоставление методов идентификации гибридных геномов в зонах межвидовых контактов // Цитология. — 2000. — 42, № 3. — С. 314–315.
- 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. — 45, № 3. — С. 308–323.
- Янчуков О. В. Структура зони гібридизації червоночервої (*Bombina bombina*) і жовточервої (*Bombina variegata*) кумок в Прикарпатті України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 20 с.
- Янчуков А. В., Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Анализ трансекты гибридной зоны краснобрюхой (*Bombina bombina*) и желтобрюхой (*Bombina variegata*) жерлянок в Прикарпатье // Вестн. зоологии. — 2002. — 36, № 4. — С. 41–46.
- Babik W., Rafinski J. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nills.) in central Europe // J. Zool. Syst. Evol. Res. — 2000. — 38. — P. 239–247.
- Babik W., Branicki W., Sandera M., Litvinchuk S., Borkin L. J., Irwin T., Rafinski J. Mitochondrial phylogeography of the moor frog *Rana arvalis* // Molecular Ecology. — 2004. — 13. — P. 1469–1480.
- Berger L. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species — // Ann. zool. — 1964. — 22(13). — P. 245–261.
- Berger L. Morphology of the F1 generation of various crosses within *Rana esculenta*-complex // Acta zool. cracov. — 1968. — 13(13). — P. 301–324.
- Berger L. Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development // Ann. zool. — 1970. — 27(17). — P. 373–416.
- Berger L., Günter R. Genetic composition and reproduction of water frog populations (*Rana* kl. *esculenta* Synklepton) near reserve Serrahn, GDR // Arch. Nat.-Schutz. Landsch.-Forsch. Berlin. — 1988. — 28(4). — P. 265–280.
- Borkin L. J., Garanin W. I., Tichenko N. T., Zaune I. A. Some results in the green frogs survey in the USSR // Mitt. zool. Mus. Berlin. — 1979. — 55, H. 1. — P. 153–170.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Mannapova E. I., Pestov M. V., Rosanov J. M. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod province, Central European Russia // Russ. J. Herpetology. — 2002. — 9(3). — P. 195–208.
- Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine // Russ. J. Herpetology. — 2004. — 11(3). — P. 194–213.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Džukic G., Kalezić M. L. Genome size variation in the Balkan Anurans // Herpetologica Petropolitana. Proc. 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. (St. — Petersburg, Russia, 12–16 Aug. 2003) / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko. // J. Herpetol. — 2005. — 12 (Suppl.). — P. 16–19.
- Borisovskiy A. G., Rosanov J. M. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Udmurt Republic // Abstr. 12th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St. — Peterburg, Russia, 12–16 Aug. 2003) / Eds N. Ananjeva, Cherepanov G., Iohansen L., Khalikov R. Tsinenko O. — St.-Petersburg : Zool. Inst. Russ. Acad. of Scienc., 2003. — P. 42.
- Bucci S., Raghianti M., Mancino G., Berger L., Hotz H., Uzzell T. Lampbrush and mitotic chromosomes of the hemiclonally reproducing hybrid *Rana esculenta* and its pariental species // J. experim. Zool. — 1990. — 255. — P. 37–56.
- Christiansen D., Fog K., Pedersen B. V., Boomsma J. Reproduction and hybrid load in all-hybrid populations of *Rana esculenta* water frogs in Denmark // Evolution. — 2005. — 59 (6). — P. 1348–1361.
- Dubois A. List of European species of amphibians and reptiles: will we soon be reaching «stability» — // Amphibia-Reptilia. — 1998. — 19(1). — P. 1–28.
- Ebendal T. Distribution, morphology and taxonomy of the Swedish Green Frogs (*Rana esculenta* Complex) // Mitt. zool. Mus. Berlin. — 1979. — 55(1). — S. 43–152.
- Flax N., Borkin L. J. High incidence of abnormalities in anurans in contaminated industrial areas (eastern Ukraine) // Herpetologia Bonnensis. — 1997. — P. 119–123.
- Flindt R., Hemmer H. Circadiane Aktivität von *Bufo viridis* Laur. und *Bufo calamita* Laur. während der Laichzeit // Aus Inst. Physiolog. Zool. Johannes-Gutenberg Univers. Mein. — 1969. — 22. — S. 290–283.
- Carranza S., Amat F. Taxonomy, biogeography and evolution of *Euproctus* (Amphibia: Salamandridae), with the resurrection of the genus *Calotriton* and the description of a new endemic species from the Iberian Peninsula // Zool. J. Linn. Soc. — 2005. — 145. — P. 555–582.
- Green D. M., Borkin L. J. Evolutionary relationships of Eastern Palearctic Brown Frogs, genus *Rana*: parphyly of the 24-chromosome species group and the significance of chromosome number change // Zool. J. Linn. Soc. — 1993. — 109. — P. 1–25.
- Gollmann G. Genetic analysis of *Bombina* hybrids from Eastern Slovakia // Studies in Herpetology: Proc. European Herpetological Meeting (3rd Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (Prague, 1985). — Prague, 1985. — P. 121–123.
- Gollmann G., Pialek J., Szymura J. M., Arntzen J. W. *Bombina bombina*: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe / Eds J.-P. Gasce, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher,

- P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J. Martinez Rica, H. Maurin, M. E. Olivera, T. S. Sofianidou, M. Veith, A. Zuiderwijk Societas Europaea Herpetologica & Museum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN). — Paris, 1997. — P. 96–97.
- Gollmann G. Allozymic and morphological variation in the hybrid zone between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* (Anura, Discoglossidae) in northeastern Austria // *Z. zool. Syst. Evolut. — Forsch.* — 1984. — **22**. — P. 51–64.
- Grossenbacher K. *Rana temporaria*: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe / Eds J.-P. Gasce, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J. Martinez Rica, H. Maurin, M. E. Olivera, T. S. Sofianidou, M. Veith, A. Zuiderwijk Societas Europaea Herpetologica & Museum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN). — Paris, 1997. — P. 158–159.
- Gubanyi A. Distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex, Anura: Ranidae) in Hungary // Abstr. 6th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, Hungary, 9–23 August 1991) / Eds Z. Korsos, I. Kiss. — Budapest, 1991. — P. 38.
- Gubanyi A., Korsos Z. Ploidy of *Rana esculenta* specimens of an L-E population in the Kis-Balaton Nature Reserve // Proc. 6th Herp. Meet. Soc. Eur. Herp. (Budapest, Hungary, 9–23 August 1991) / Eds Z. Korsos, I. Kiss. — Budapest, 1991. — P. 214.
- Gubanyi A., Creemers R. C. M. Reproduction sites of Amphibians in a floodplain of the river Danube (Szigetkoz) in Hungary // Abstr. 12th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Barcelona, 15–19 Sept. 1993). — Barcelona, 1993. — P. 75.
- Günter R. Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia) // *Biol. Zentbl.* — 1970. — **89**. — P. 327–342.
- Günther R. *Rana ridibunda*. In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe / Eds J.-P. Gasce, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J. Martinez Rica, H. Maurin, M. E. Olivera, T. S. Sofianidou, M. Veith, A. Zuiderwijk Societas Europaea Herpetologica & Museum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN). — Paris, 1997. — P. 154–155.
- Heppich S. Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta* // *Z. zool. Syst. Evolut. — Forsch.* — 1978. — **16**. — P. 27–39.
- Heppich S., Tunner H. G. Chromosomal constitution and C-banding in homotypic *Rana esculenta* crosses // *Mitt. zool. Mus. Berlin.* — 1979. — **55(1)**. — S. 111–114.
- Hemmer H., Böhme W. Nachweis natürlicher Bastardierung der Erdkröte (*Bufo b. bufo*) mit der Wechselkröte (*Bufo v. viridis*) in Rheinlad (Salientia, Bufonidae) // *Salamandra.* — 1974. — **10(3–4)**. — S. 126–130.
- Inger R. Commentary on a proposed classification of the family Ranidae // *Herpetologica.* — 1996. — **52(2)**. — P. 241–246.
- Kawamura T., Nishioka M., Ueda H., Borkin L. J. Interspecific hybrids among Japanese, Formosan, European and American brown frogs // *Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ.* — 1981. — **5**. — P. 195–323.
- Khalturin M. D., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M. Hybridization between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* in the Ukrainian Transcarpatians: electrophoretic and genome size data // *Biologia plazyw i gadyw. IV Ogylnopolska konferencja herpetologiczna (Krakow, 26–27 wrzesnia, 1996).* — Krakow : Wydawnictwo Naukowe WSP, 1996. — P. 45–46.
- Khromov V. A., Pilguk O. N., Shkumatov D. Morpho-anatomical characters of green frogs (*Rana ridibunda*) from various ponds of Semipalatinsk // Abstr. 12th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St.-Peterburg, Russia, 12–16 Aug. 2003) / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko — St.-Petersburg: Zool. Inst. Russ. Acad. of Sci, 2003. — P. 82.
- Klekowski R. *Ropucha paskywka (Bufo calamita L.) w okolicach Warszawy* // *Przegl. zool.* — 1958. — **1**. — S. 41–44.
- Koref-Santibanez S. The Karyotypes of *Rana lessonae* Camerano, *Rana ridibunda* Pallas and of the hybrid form *Rana "esculenta" Linne (Anura)* // *Mitt. zool. Mus. Berlin.* — 1979. — **55(1)**. — S. 115–124.
- Koref-Santibanez S., Günther R. Karyological and serological studies in *Rana lessonae*, *R. ridibunda* and in their hybrid *R. "esculenta"* (Amphibia, Anura) // *Genetica (Dordrecht).* — 1980. — **52–53**. — S. 195–207.
- Kotserzhynska I. Habitat variation in *Rana arvalis* of northeastern Ukraine // *Herpetologica Petropolitana: Proc. 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol., (St.-Petersburg, Russia, 12–16 Aug. 2003)* / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko. — J. Herpetol. — 2005. — **12 (Suppl.)**. — P. 161–163.
- Lada G. A., Borkin L. J., Vinogradov A. E. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the central chernozem territory of Russia // *Russ. J. Herpetol.* — 1995. — **2(1)**. — P. 46–57.
- 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 // *Herpetologica Petropolitana. Proc. 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. (St. — Petersburg, Russia, 12–16 Aug. 2003)* / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko. — J. Herpetol. — 2005. — **12 (Suppl.)**. — P. 53–56.
- Lode T. Character convergence in advertisement call and mate choice in two genetically distinct water frog hybridogenetic lineages (*Rana kl esculenta*, *Rana kl grafi*) // *J. zool. Syst. Evol. Res.* — 2001. — **39**. — P. 91–96.

- MacCallum C. J., Nuernberger B., Barton N. H., Szymura J. M.* Habitat preference in the Bombina hybrid zone in Croatia // *Evolution*. - 1998. - 52(1). - P. 227–239.
- Maxson L., Szymura J.* Quantitative immunological studies of the amphibians of several species of fire bellied toads, genus Bombina // *Comp. Biochem. Physiol.* - 1979. - **63B**. - P. 517–519.
- Mazjn A. L., Borkin L. Ja.* Nuclear DNA content in green frogs of the genus Rana // *Mitt. zool. Mus. Berlin*. - 1979. - 55(1). - P. 217–224.
- Mészáros B.* Critical studies on karyotypes of eight anuran species from Hungary and some problems concerning the evolution of the order // *Acta biol. debrecina*. - 1972-1973. - 10–11. - P. 151–161.
- Morescalchi A.* Chromosome evolution in the caudate Amphibia // *Evolut. Biol.* - 1975. - P. 339–387.
- Miura I., Nishioka M., Borkin L. J., Wu Z.* The origin of the brown frogs with $2n = 24$ // *Experientia*. - 1995. - 51. - P. 179–188.
- Nishioka M., Sumida M., Borkin L. J., Wu Z.* Genetic differentiation of 30 population of 12 brown frog species distributed in the Palearctic region elucidated by the electroforetic method // *Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ.* - 1992. - **11**. - P. 109–160.
- Odierna G., Andreone F., Aprea G., Arribas O., Capriglione T., Vences M.* Cytological and molecular analysis in the rare discoglossid species, *Alytes muletensis* (Sanchiz & Androver 1997) and its bearing on archaeobatrachian phylogeny // *Chromosome Res.* - 2000. - **8**. - P. 435–442.
- Ogielska M.* The fate of spontaneous abnormal embryos of the water frog *Rana esculenta* // *Abstr. 6th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol.* (Budapest, Hungary, 9–23 August 1991) / Eds Z. Korsos, I. Kiss. - Budapest, 1991. - P. 67.
- Olmo E.* Quantitative variations in the nuclear DNA and phylogenesis of the Amphibia // *Caryologia*. - 1973. - **26**. - P. 43–68.
- Orizaola G., Lauria A.* Developmental variation in an isolated amphibian: population and family effects on pool frog (*Rana lessonae*) metamorphosis in Sweden // *Programme and Abstract of the 13th Ordinary General Meeting of Societas Europaea Herpetologica (SEN)* (Bonn, Germany, 27 Sept. - 2 Oct. 2005) / W. Bohme, U. Bott, W. Bischoff, V. Goßmann, M. Hachtel, J. Köhler, P. Sound, M. Vences, P. Wagner, T. Ziegler - Bonn, 2005. - P. 85.
- Pagano A., Joly P.* Limits of the morphometric method for field identification of water frogs // *Alytes*. - 1999. - **16**(3–4). - P. 130–138.
- Pagano A., Lode T., Crochet P. A.* New contact zone and assemblages among water frogs of Southern France // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* - 2001. - **39**. - P. 63–67.
- Plötner J., Becker C., Plotner K.* Morphometric and DNA investigations into European water frogs (*Rana* kl. *esculenta* Synklepton (Anura, Ranidae)) from different population systems // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* - 1994. - **32**. - P. 193–210.
- Radojčić J., Cveticovic D., Tomovic L., Džukic G., Kalzić M.* Sexual dimorphism in fare-bellied toads *Bombina* spp. from the central Balkans // *Folia zool.* - 2002. - **51**(2). - P. 129–140.
- Rafinski J., Babik W.* Genetic differentiation among northern and southern populations of the moor frog *Rana arvalis* Nilsson in Central Europe // *Heredity*. - 2000. - **84**. - P. 610–618.
- Rash E. M., Hennen S.* Cytophotometric determinations of genome size in amphibians // *J. Histochem. Cytochem.* - 1979. - **27**. - P. 719.
- Riobo A., Rey J., Puente M., Miramontes C., Vences M.* Ontogenetic increase of black dorsal pattern in *Rana temporaria* // *Br. herpetol. Soc. Bull.* - 1999. - **70**. - P. 1–6.
- Roesli M., Reyer H.-U.* Male vocalization and female choice in the hybridogenetic *Rana lessonae* / *Rana esculenta* complex // *Anim. Behav.* - 2000. - **60**. - P. 745–755.
- Roth P., Rab P.* Sequential chromosome banding studies in the natterjack toad, *Bufo calamita* // *Proc. 4th Ord. Gen. Meeting Societas Europaea Herpetologica. Societas Europaea Herpetologica, Faculty of Sciences.* - Nijmegen, 1987. - P. 335–338.
- Senneider H., Sinsch U.* Calls and calling behaviour of the common toad, *Bufo b. bufo*, in Hungary and a comparison with the advertisement call of the giant toad, *Bufo b. spinosus* // *Z. Feldherpetol.* - 2004. - **11**. - P. 187–201.
- Schlyter F., Høglund J., Stromberg G.* Hybridization and low numbers in isolated populations of the natterjack, *B. calamita*, and the green toad, *B. viridis*, in southern Sweden: possible conservation problems // *Amphibia-Reptilia*. - 1991. - **12**(3). - P. 267–281.
- Schmeller D., Seitz A., Crivelli A., Pagano A., Veith M.* Inheritance in the water frog *Rana ridibunda* Pallas, 1771 - Is it mendelian or hemiclinal? // *Mitt. Mus. Naturk. Berlin. Zool. Reihe*. - 2001. - **77**. - P. 39–42.
- Schroer T.* Morphologie und Ploidegrade von Wasserfroschen aus unterschiedlichen Populationssystemen in Nordost-Polen. Morphology and ploidy levels of water frogs from different population system in Northeast Poland // *Z. Feldherpetol.* - 1996. - **3**. - P. 133–150.
- Spasić-Bosković O., Tanić N., Blagojević J., Vujošević M.* Comparative cytogenetic analysis of European brown frogs: *Rana temporaria*, *R. dalmatina* and *R. graeca* // *Caryologia*. - 1997. - **50**(2). - P. 139–149.
- Stöck M., Lamatsch D., Steinlein C., Epplen J. T., Grosse W.-R., Hock R., Klapperstuck T., Lampert K. P., Scheer U., Schmid M., Schartl M.* A bisexually reproducing all-triploid vertebrate // *Nature Publishing Group, nature genetic-advance online publication* http://genetic.nature.com. - 2002. - P. 1–4.
- Stugren B.* Geographic variation and distribution of the Moor Frog, *Rana arvalis* Nilss. // *Ann. Zool. Fenn.* - 1966. - **3**. - P. 29–39.

- Šulova K. Cytogenetic survey of water frogs, *Rana esculenta*, *R. ridibunda* and their hybridogenetic hybrid *R. esculenta* from the Czech Republic // Abstr. 3rd World Congress of Herpetology (Prague, Czech Republic, 2–10 August 1997) / Eds Z. Roček, S. Hart. — Prague, 1997. — P. 202–203.
- Szymura J. M., Spolsky C., Uzzel T. Mitochondrial DNA variation in European *Bombina* // 3rd Ord. Gen. Meeting of Societas Herpetologica Europaea (19–23 August, Czech Republic, 1985). Information — Programme-Abstract. — Prague, 1985. — P. 116.
- Tunner H. G., Heppich-Tunner S. A new population system of water frogs detected in Hungary // Proc. 6th Herp. Meet. Soc. Eur. Herp. (Budapest, Hungary, 9–23 August 1991) / Eds Z. Korsos, I. Kiss. — Budapest, 1992. — S. 453–460.
- Ullerich F.-H. DNA-Gebalt und Chromosomenstruktur bei Amphibien // Chromosoma. — 1970. — **30**. — P. 1–37.
- Uteshev V., Borkin L. On interspecific hybridization of European and Far Eastern discoglossid toads of genus *Bombina* // Zool. Anz. — 1985. — **215**(5/6). — P. 355–367.
- Vancea S., Funh I. E., Stugren B. Sur la composition taxonomique du peuplement de crenouilles vertes (complexe *Rana esculenta* L.) de Roumanie // Studii Mongr. Univ. Babes-Bolyai, Biologia. — 1989. — **34**(2). — P. 69–77.
- Veith M., Kosuch J., Vences M. Climatic oscillations triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae) // Molec. phylogen. Evol. — **26**. — 2003. — P. 310–327.
- Vershinin V. L. Morphological deviations in population *Rana arvalis* Nilss. on urbanized territories: spectrum, topography, frequency // Herpetologica Petropolitana. Proc. 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol. (St.-Petersburg, Russia, 12–16 Aug. 2003) — J. Herpetol., 12 (Suppl.) / Eds N. Ananjeva, O. Tsinenko. — 2005. — P. 235–237.
- Vinogradov A. E. Genome size and GC-percent in vertebrates as determined by flow cytometry: the triangular relationship // Cytometry. — 1998. — **31**. — P. 100–109.
- Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günter R., Rosanov J. M. Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal // Hereditas. — 1991. — **114**. — P. 245–251.
- Vinogradov A. E., Chubinishvili A. T. Genome reduction in a hemiclinal frog *Rana esculenta* from radioactively contaminated areas // Genetics. — 151. — 1999. — P. 1123–1125.
- Vorburger C. Non-hybrid offspring from matings between hemiclinal hybrid waterfrogs suggest occasional recombination between clonal genomes // Ecology letters. — 2001 a. — **4**. — P. 628–636.
- Vorburger C. Fixation of deleterious mutations in clonal lineages: evidence from hybridogenetic frogs // Evolution. — 2001 b. — **55**, N11. — P. 2319–2332.
- Vorburger C. Heterozygous fitness effects of clonally transmitted genomes in waterfrogs // J. Evol. Biol. — 2001c. — **14**. — P. 602–610.
- Vorburger C., Reyer H.-U. A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs // Conserv. Genetics. — 2003. — **4**. — P. 141–155.