

УДК 597.841 : [57.06+575.8]

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ СЕРЫХ ЖАБ (*BUFO BUFO* COMPLEX) И НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ СООБЩЕНИЕ 1

Е. М. Писанец

Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина  
E-mail: zoomus@profit.net.ua

Получено 19 января 2001

**Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые теоретические и практические проблемы систематики. Сообщение 1. Писанец Е. М.** — Проведенные исследования, базирующиеся на морфологической и биологической видовых концепциях, также как использование данных гибридологического анализа и изучения изменчивости внешнеморфологических признаков, показали, что серые жабы Западного Кавказа и таковые из ряда регионов Украины и России характеризуются отличиями по ряду признаков внешней морфологии, но по другим внешнеморфологическим признакам такие различия отсутствуют. Гибриды F1, полученные в результате скрещивания жаб из обоих регионов, характеризуются фертильностью, но для гибридов F2 свойственна, скорее всего, низкая жизнеспособность.

Ключевые слова: систематика, видовые концепции, гибридизация, жабы, *Bufo bufo* complex.

**Taxonomic Relationships of the Common Toads (*Bufo bufo* complex) and Some Theoretical and Practical Problems of Systematics. Communication 1. Pisanets E. M.** — The investigation, based on the biological and morphological species concepts, as well as the data of hybridization analysis and variability of external morphological characters, show that the common toad from the West Caucasus and some regions of Ukraine and Russia differ from others in certain external morphological features. On the other hand, some other characters did not show differences. Results of the hybridization between the toads from the West Caucasus and other regions under laboratory conditions show viability and fertility of hybrids of F1, but the hybrids of F2 were characterized, most likely, by low viability.

Key words: systematics, species concepts, hybridization, toads, *Bufo bufo* complex.

### Введение

Одна из наиболее многочисленных и широко распространенных в Палеарктике групп бесхвостых амфибий представлена жабами рода *Bufo* (Laurenti, 1768), чей ареал занимает территорию от Иберийского полуострова на западе и до островов Японии включительно на востоке. Систематические взаимоотношения отдельных таксонов этого рода неоднократно становились предметом дискуссий между специалистами. Считается (Писанец, 1995), что этот род представлен в Палеарктике не менее чем 43 таксонами видового или подвидового уровня, которые составляют два главных видовых комплекса: серые жабы и зеленые жабы (*Bufo bufo* complex и *Bufo viridis* complex).

Серые жабы Европы и Кавказа имеют долгую историю изучения, и в ней представлена разнообразная палитра взглядов на систематику, что достаточно ярко отобразилось в большом списке их синонимов. Наиболее полно итоги различных точек зрения на их систематику были обобщены Р. Мертенсом и Г. Вермутом (Mertens, Wermuth, 1960), которые пришли к выводу о распространении *Bufo bufo bufo* (Linnaeus, 1758) на большей части Центральной и Северо-Восточной Европы, *B. b. gredosicola* Muller & Hellmich, 1935 — в Центральной Испании, *B. b. spinosus* Davidin, 1803 — в Южной Европе, *B. b. verrucosissimus* (Pallas, 1814) — на Кавказе.

Несмотря на то, что позже высказывались сомнения в отношении реальности отдельных подвидов *B. bufo* (Lange de, 1973; Nemmer et. al., 1976 и др.), большинство исследователей все же рас-

сматривали серых жаб в рамках, обозначенных Р. Мертенсом и Г. Вермутом (Hagedoorn, 1981; Sofinidou et al., 1985; Silvio, 1988; Ferri, 1988 и др.).

Конец 70–80-х гг. в зоологии характеризовался усилением применения молекулярно-цитогенетических методов в изучении систематики европейских и кавказских серых жаб. Так, сравнение дифференциального окрашивания хромосом серых жаб из обоих регионов показало определенные отличия их кариотипов, но в целом это не привело к изменению представлений об их систематическом статусе (Графодатский и др., 1978; Matsui et al., 1985). Биохимические методы изучения жаб европейских и кавказских популяций также не показали существенной разницы между ними, и это дало повод считать, что различия между ними имеют подвидовой уровень (Прялкина, 1989).

Вместе с тем, проведенное в это же время сравнение внешнеморфологических признаков выборок европейских и кавказских серых жаб позволило другим авторам утверждать, что различия между серыми жабами из обоих регионов достигают видового уровня (Орлова, Туниев, 1989). Более того, эти исследователи указали, что этот вид на Кавказе представлен тремя отдельными подвидами: *Bufo verrucosissimus verrucosissimus* (Pallas, 1814), *Bufo verrucosissimus turowi* (Krasovskiy, 1933) и *Bufo verrucosissimus circassicus* Orlova et Tuniyev, 1989 (Орлова, Туниев, 1989).

Вышеприведенные материалы указывают на то, что, несмотря на разносторонность подхода к выяснению систематических взаимоотношений кавказских серых жаб с центрально-восточно-европейскими (исследователи использовали внешнеморфологические, кариологические и биохимические признаки), существуют две полярные точки зрения на их систематику: одни авторы считают, что ранг их таксономических отличий равняется подвидовому, другие — видовому. Свообразие ситуации достаточно хорошо охарактеризовано С. Л. Кузьминым, который, рассматривая подобные случаи в отношении некоторых групп, отметил, что их причиной часто является отсутствие «универсального и практически применимого критерия (или критериев) вида у земноводных и относительности концепции вида» (Кузьмин, 1999, с. 156)

В связи с вышеизложенным были проведены соответствующие исследования. Учитывая то обстоятельство, что при рассмотрении таксономических взаимоотношений авторы обычно не указывают с позиций какой из видовых концепций они решают ту или иную проблему, до начала изложения практических материалов нашей работы представляется необходимым кратко рассмотреть некоторые аспекты систематики, связанные с видовыми концепциями.

#### Краткий обзор современных концепций вида

В первую очередь необходимо отметить, что ситуация, которая сложилась в последнее время как в области эволюционных теорий, так и в развитии систематики, характеризуется целым рядом новых особенностей. Наиболее общим здесь является то, что развитие традиционной систематики воплотилось в пересмотре ее основных положений. Рассматривая этот вопрос, А. И. Шаталкин приходит к заключению, что сейчас сформировалось 3 главных направления: эволюционная таксономия, филогенетическая систематика и нумерическая систематика (Шаталкин, 1988). В то же время, есть мнение о формировании 5 самостоятельных таксономических школ: численной фенетики, традиционной (хеннинговой) кладистики, трансформированной (или паттерн-) кладистики, численной кладистики (филетики) и школы традиционной (эволюционной) систематики (Песенко, 1989). Что же касается развития теории эволюции, то следует отметить, что после 40-х гг., когда сформировалась синтетическая теория эволюции, которая быстро заняла центральное место в современной биологии, не только вновь возрождается интерес к аналогичным теориям, предложенным ранее (например, к теории номогенеза; Берг, 1977), но и выдвигаются новые — теория нейтральной молекулярной эволюции, информативная концепция эволюции, сетчатая эволюция и др. (Кимура, 1985; Кордюм, 1982; Боркин, Даревский, 1980 и др.)

Особо следует подчеркнуть, что оба фундаментальных раздела современной биологии (эволюционная теория и систематика) в своем развитии базируются на целом ряде представлений, связанных с такой категорией, как вид. Вместе с тем, современный период также характеризуется разнообразием взглядов на видовые концепции и их толкование (Степанян 1978; Рубцова, 1983; Сергиевский, 1983; Панов, 1993; Gollman, 1996; Veith, 1996 и др.). Это разнообразие сейчас достигло таких масштабов, что, наверное, необходимо согласиться с мыслью о том, что весь современный объем знаний и их интерпретацию вряд ли можно проанализировать в одной работе (Степанян, 1978), хотя до последнего времени они базировались в той или иной мере на трех главных видовых концепциях: типологической (эссенциалистской), номиналистической и биологической. Типологическая концепция, как отмечает Э. Майр, состоит в том, что все разнообразие вселенной отражает существование скрытых «универсалий», или «типов» (Майр, 1971). О наличии такой скрытой сущности делают выводы по сходству особей, то есть морфологическое сходство является критерием вида (типологическую концепцию также называют морфологической). Некоторые из современных защитников этой концепции утверждают, что «согласно морфологической концепции, внутривидовая изменчивость по количественным признакам не дискретна, но виды по изменчивости этих признаков разделены hiatusom...» (Северцов, 1988, с. 8).

Согласно номиналистической концепции, в природе реально существуют только особи, а виды — это просто изобретение человеческого мозга.

Биологическая концепция интерпретирует виды как репродуктивные сообщества. Ее разработку обычно связывают с исследованиями Ф. Добжанского и Э. Майра, которые вначале определяли

виды как генетические системы разделенные изолирующими механизмами, а несколько позднее — как группы природных популяций, скрещивающихся между собой и репродуктивно изолированных от других таких групп (Майр, 1971). Одно из последних определений вида Э. Майром несколько переносит акцент с репродукции на экологический критерий: “A species is a reproductive community of populations (reproductive isolated from others) that occupies a specific niche in nature” (Mayr, 1982, p. 273; цит. по Scoble, 1985, p. 33).

И сами авторы этой концепции и их критики хорошо осознавали определенные ограничения биологической концепции вида. Так, среди многих недостатков часто подчеркивается возможность ее использования только для организмов, размножающихся бисексуально. Эта видовая концепция также не может использоваться для разделения видов во времени — потомки не могут быть репродуктивно изолированы от родителей (Gollmann, 1996). В одном из последних обзоров указывается (Avice, Wollenberg, 1997), что эта концепция не обеспечивает критерия для идентификации парафилетических групп, искажает последствия значения гибридации среди разных таксонов, имеет трудности в классификации аллопатрических популяций.

Несмотря на то, что биологическая концепция заняла и продолжает удерживать центральное место в современной теории эволюции, в последнее время зоологами неоднократно рассматривались связанные с ней и другие видовые концепции — эволюционная, филогенетическая и зоогеографическая.

Эволюционная концепция была впервые предложена Дж. Симпсоном (Симпсон, 1948). Вид в соответствии с ней является линией последовательных потомков популяций организмов (сохраняющих свою идентичность по отношению к другим таким линиям), имеющей свою эволюционную тенденцию и историю. Необходимо обратить внимание на то, что существует определенная связь между эволюционной и биологической концепциями, и некоторые авторы считают, что последнюю можно отнести к эволюционной концепции как отдельный случай (Gollmann, 1996).

Если эти обе концепции в своих основных понятиях рассматривают объекты на популяционном уровне, то филогенетическая концепция — на уровне группы организмов. Согласно этой концепции, филогенетический вид является наименьшим диагностируемым кластером, в центре которого присутствует структура из предка и потомка.

Разработка зоогеографической концепции вида была осуществлена в работах А. А. Семенова-Тяньшанского и поддержана Л. С. Бергом и В. Л. Бианки (Сергеевский, 1983). Ее современный анализ осуществлен в нескольких работах, в частности в исследованиях Й. Хаффера и Е. М. Панова (Haffer, 1986; Панов, 1993). Однако в этих работах прослеживается нечеткость в установлении сущности зоогеографической концепции и ее определенный вторичный характер, так как она опирается на ряд понятий, связанных с другими видовыми концепциями, в частности, с биологической.

Стремление поддерживать определенную концепцию имеет не только чисто теоретическое, но и практическое значение. Это было хорошо продемонстрировано вышеупомянутыми авторами (Haffer, 1986; Панов, 1993), которые показали, что принятие той или иной точки зрения влияет на таксономический ранг исследуемых объектов и количество видов в изучаемой группе.

Широкое применение в последние десятилетия новых методов исследований (в частности молекулярно-цитогенетических) привело к открытию целого ряда партеногенетических и бисексуальных видов гибридного происхождения, что вновь вызвало волну интереса к проблеме вида (Даревский, 1986). Казалось бы найден универсальный видовой критерий, что в последствии не подтвердилось.

Пересмотр основных видовых концепций отразился в выдвигании новых толкований категории вида: феногенетического вида (как региональной эволюционной единицы феногенетически эквивалентных по типичным видовым признакам демов, репродуцирующихся идентично; Vogner, 1982), концепции «узнавания» (вид — это поле для генной рекомбинации, и функциями видовых характеристик есть сохранение оплодотворения для нормального состояния популяций, причем эти видовые характеристики автоматически определяют границы поля для генной рекомбинации; Paterson, 1988) и др.

Особо следует подчеркнуть, что многие исследователи, анализируя сложившееся состояние, считают, что, невзирая на существование определенных недостатков в биологической концепции вида, последняя на сегодня все-таки представляет собой наиболее подходящую для развития систематических исследований (Haffer, 1986; Hauser, 1987). Вместе с тем, особое место в дискуссии о видовых концепциях занимает некая напряженность вокруг соотношения между теорией и практикой, что, как будет показано далее, определенным образом отразилось и в некоторых вопросах современной систематики отдельных групп бесхвостых амфибий.

Анализ различных видовых концепций, с одной стороны, а с другой, специфика доступных литературных данных и имеющихся первичных материалов (коллекционные сборы, данные гибридации) показывают, что попытка решения вышеобозначенной проблемы, связанной с систематическими взаимоотношениями серых жаб из различных участков ареала, может быть осуществлена с точки зрения морфологической и биологической видовых концепций.

При приведении латинского названия серых жаб Западного Кавказа (*Bufo bufo verrucosissimus*) автор руководствовался ст. 8.3. Международного кодекса зоологической номенклатуры («Ст. 8.3. Возможно отрицание номенклатурного предназначения названия и номенклатурных актов». Международный кодекс..., 2000, с. 40).

## Материал и методы

В данном исследовании было использовано 127 особей серых жаб из следующих регионов:

### *Bufo bufo verrucosissimus*

1. Северное Предкавказье, Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м.; 8 самок, 2 самца (Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, далее ННПМ).

2. Западный Кавказ, Краснодарский край, окр. г. Геленджик; 7 самок, 5 самцов (Зоологический институт РАН, далее ЗИН).

### *Bufo bufo bufo*

3. Закарпатская обл., Ужгородский р-н, урочище Дубки; Мукачевский р-н, окр. с. Тербня; 29 самок, 19 самцов (ННПМ).

4. Украина, Киевская обл., Фастовский р-н, с. Кожанка; 11 самцов (ННПМ).

5. Украина, Черновицкая обл.; 5 самок, 6 самцов (ННПМ).

6. Россия, окр. г. Новосибирска; 4 самки, 28 самцов (ЗИН).

7. Украина, Киевская обл., г. Киев, Голосеевский парк; 3 самки; окр. с. Беличи; самка, самец.

Жабы из выборки № 1–6 (52 самки, 68 самцов) были использованы в исследованиях изменчивости внешних морфологических (количественных) признаков; все жабы из выборки № 7 и 4 жабы из выборки № 1 (2 самки, 2 самца), кроме того были использованы в гибридологическом анализе.

На начальных этапах анализа изменчивости внешних морфологических признаков проведена предварительная работа по определению их таксономического веса. Необходимость данного этапа была связана с тем, что большинство авторов, которые используют те или иные признаки в анализе изменчивости, не обосновывают, во-первых, почему именно по этим признакам проводится анализ, и, во-вторых, почему те или иные признаки задействованы в расчете индексов. Вместе с тем, выбор последних для таксономического анализа достаточно важен. Это обусловлено тем, что, несмотря на целый ряд специфических черт индексов по сравнению с «обычными» (абсолютное значение средних показателей) признаками, им может быть свойственна «наведенная корреляция» (Герентьев, 1936). Последняя возникает в случае использования для расчетов индексов признаков, которые слабо или вообще не коррелируют между собой. В связи с этим до начала определения признаков, по которым можно было бы проводить исследование, был проведен их корреляционный анализ. Его цель заключалась в выявлении сильно скоррелированных признаков ( $R > 0,7-0,8$ ) и их дальнейшее использование для расчетов индексов; слабо скоррелированные признаки использовались в виде абсолютных значений их средних показателей.

На основании результатов этой работы (были использованы 13 таксонов жаб из разных регионов Палеарктики и Северной Америки) из предварительно взятых 12 внешнеморфологических признаков было оставлено 9, 6 из которых с высоким уровнем корреляции были использованы в расчетах индексов (L — длина туловища, FEM — длина бедра, TIB — длина голени, LTC — ширина головы, LPT — длина паротид, LTPR — ширина паротид), а 3 (HILL — длина пяточного бугра, PRIM — длина первого пальца задней ноги, LT — вертикальный диаметр барабанной перепонки) использованы в виде абсолютных значений их средних показателей. Статистическая обработка данных сделана при помощи программы "Statistica" (StatSoft, Inc., 1993).

Для проведения скрещиваний жаб собирали, как правило, в весенний период на местах нереста. Все скрещивания проводили в лабораторных условиях. В отдельный акватеррариум (с небольшим количеством воды глубиной 5–8 см) отсаживали самку и самца. В случае когда амplexус и откладывание икры отсутствовали, животным в лимфатические полости делали инъекцию раствора гипофизов. После частичного откладывания икры (и ее оплодотворения) самку тщательно мыли в проточной воде и переносили для второго скрещивания в следующий акватеррариум, где находился самец из иной выборки (=другой таксономической принадлежности). Отложенную икру переносили в кюветы (2–3 л воды), где происходило вылупление головастиков, которых кормили листьями одуванчиков или капусты. После окончания метаморфоза молодых жаб кормили насекомыми. По достижении половозрелости гибридных животных использовали в дальнейших скрещиваниях.

## Результаты и обсуждение

Сравнение первичных материалов по изменчивости внешнеморфологических признаков серых жаб из разных частей ареала приведено в таблице 1. Особенностью этих данных является то, что в одних случаях выявлено сходство кавказских жаб с жабами разных выборок, а в других — отличия, зависящие от того, по какому признаку проводится сравнение и представители какого пола используются в таком сравнении.

Таблица 1. Изменчивость внешнеморфологических признаков серых жаб из разных участков ареала  
Table 1. Variability of the external morphological characters of common toads from the different parts of area

Признак	Показатель	Кавказ		Карпаты		Киевская обл. ♂n=11	Черновицкая обл.		Окр. Новосибирска	
		♂n=5	♀n=13	♂n=27	♀n=9		♂n=5	♀n=5	♀n=28	♀n=4
TIB/L	M	<b>0,39</b>	<b>0,37</b>	<b>0,36*</b>	<b>0,33*</b>	<b>0,37</b>	<b>0,36</b>	<b>0,33*</b>	<b>0,37</b>	<b>0,33*</b>
	min	0,36	0,36	0,33	0,42	0,34	0,31	0,31	0,34	0,33
	max	0,41	0,45	0,38	0,47	0,38	0,39	0,35	0,39	0,34
	m	0,009	0,01	0,003	0,01	0,004	0,01	0,007	0,003	0,003
	t			4,1	5,2	3,0	1,4	4,0	2,8	3,6
LTC/FEM	M	<b>0,78</b>	<b>0,94</b>	<b>0,87*</b>	<b>0,98*</b>	<b>0,79</b>	<b>0,88</b>	<b>0,99*</b>	<b>0,83</b>	<b>0,95*</b>
	Min	0,70	0,81	0,75	0,81	0,74	0,81	0,94	0,74	0,89
	Max	0,87	1,06	0,96	1,37	0,84	0,96	1,09	0,92	1,01
	m	0,069	0,026	0,012	0,24	0,008	0,03	0,022	0,008	0,025
	t			3,0	3,2	0,6	2,1	6,4	2,2	3,8
LTPR/LPT	M	<b>0,40</b>	<b>0,40</b>	<b>0,48</b>	<b>0,49*</b>	<b>0,46</b>	<b>0,45</b>	<b>0,46</b>	<b>0,46*</b>	<b>0,49</b>
	Min	0,36	0,36	0,27	0,39	0,36	0,38	0,39	0,41	0,39
	Max	0,46	0,46	0,59	0,59	0,55	0,49	0,50	0,60	0,59
	m	0,019	0,019	0,012	0,013	0,015	0,020	0,018	0,008	0,041
	t			2,5	2,9	2,2	1,7	1,7	3,0	1,9
LTC/L	M	<b>0,35</b>	<b>0,37</b>	<b>0,34</b>	<b>0,34</b>	<b>0,32*</b>	<b>0,34</b>	<b>0,34</b>	<b>0,33*</b>	<b>0,35</b>
	Min	0,33	0,35	0,32	0,32	0,31	0,29	0,33	0,31	0,34
	Max	0,37	0,39	0,37	0,37	0,34	0,37	0,35	0,41	0,35
	m	0,008	0,016	0,002	0,003	0,003	0,013	0,004	0,003	0,003
	t			1,1	2,0	3,9	0,7	1,7	4,1	2,5
HILL	M	<b>3,92</b>	<b>3,90</b>	<b>3,66</b>	<b>3,85*</b>	<b>3,51</b>	<b>3,58</b>	<b>3,10*</b>	<b>3,83</b>	<b>4,43*</b>
	Min	3,50	3,50	2,50	2,70	3,20	2,80	2,70	3,40	3,80
	Max	4,30	4,30	5,90	8,60	4,00	4,20	3,60	5,00	5,10
	m	0,18	0,18	0,132	0,28	0,069	0,244	0,134	0,62	0,312
	t			0,8	6,2	2,6	1,1	7,7	0,6	4,8
PRIM	M	<b>7,74</b>	<b>7,70</b>	<b>8,12</b>	<b>7,89*</b>	<b>7,93</b>	<b>7,44</b>	<b>5,58*</b>	<b>8,59*</b>	<b>8,33*</b>
	Min	7,30	7,30	5,80	4,50	6,70	5,90	4,70	7,20	7,00
	Max	8,60	8,60	9,50	9,50	9,60	8,40	6,80	9,90	9,70
	m	0,242	0,24	0,192	0,28	0,263	0,486	0,401	0,114	0,553
	t			0,8	5,8	0,4	0,6	8,0	2,8	3,5
LT	M	<b>2,42</b>	<b>2,40</b>	<b>1,40</b>	<b>1,36*</b>	<b>0*</b>	<b>2,20</b>	<b>0,83*</b>	<b>0,55*</b>	<b>0*</b>
	min	2,10	2,10	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0
	max	2,90	2,90	3,80	3,40	0	3,60	2,80	3,00	0
	m	0,146	0,15	0,292	0,32	0	0,599	0,533	0,185	0
	t			1,5	3,7	25,7	0,4	4,7	4,2	5,5

Условные обозначения: M — среднее арифметическое значение; min, max — минимальное и максимальное значения; m — ошибка среднего арифметического; t — критерий Стьюдента признака сравниваемой выборки с аналогичным признаком особей с Кавказа; TIB/L — индекс «длина голени/длина тела»; LTC/FEM — индекс «ширина головы/длина бедра»; LTPR/LPT — индекс «ширина паротид/длина паротид»; LTC/L — индекс «ширина головы/длина тела»; HILL — длина пяточного бугра; PRIM — длина первого пальца задней ноги; LT — вертикальный диаметр барабанной перепонки. \*Различие достоверно на уровне  $P < 0,01$ .

В связи с этим, для выяснения сходства выборок жаб по данным изменчивости внешних морфологических признаков применяли также методы многомерной статистики и, в частности, метод кластерного анализа. Фенограммы сходства-различия выборок серых жаб (рис. 1) были построены на базе значений расстояний Махалонобиса. Анализ этих данных показывает, что удаленность ветвей фенограммы, построенной по внешнеморфологическим признакам самок, в целом совпадает с географической удаленностью выборок: отдельное расположение демонстрируют выборки с Кавказа и из Новосибирска, а выборки с Карпат и из Черновицкой области образуют еще один кластер. Это в определенной мере может быть использовано как доказательство таксономической обособленности жаб из этих двух регионов: центрально-восточноевропейские и сибирские жабы с одной стороны, кавказские — с другой. Однако такая картина не наблюдается в фенограмме, построенной на основании анализа признаков самцов и выборки из Киева и с Кавказа образуют единый кластер.

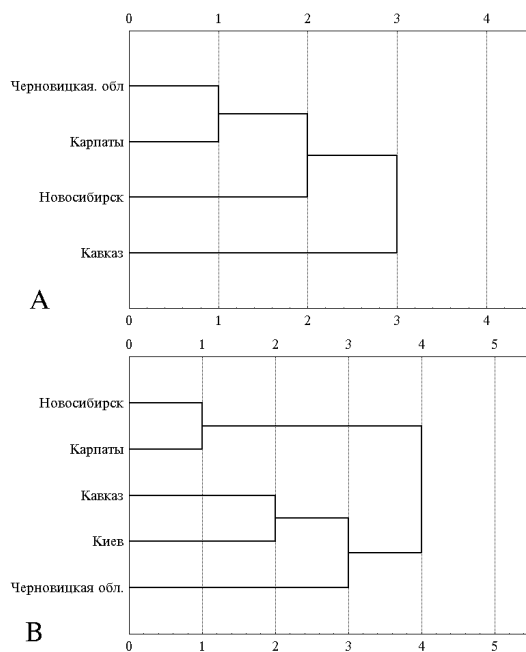


Рис. 1. Фенограмма отличия-сходства серых жаб (А — самки, В — самцы) из разных участков ареала.

Fig. 1. Phenogram of similarity-differences of common toads (A — females, B — males) from the different parts of the area.

Результаты скрещиваний представителей двух таксонов серых жаб приведены на рисунке 2. Они четко указывают на принципиальную возможность совместного функционирования обоих геномов жаб из разных частей ареала: генома центрально-восточноевропейских жаб, представленных выборкой из окрестностей г. Киева, — *Bufo bufo* и генома кавказских жаб, представленных выборкой из Ставропольского края, — *Bufo verrucosissimus*. Кроме этого, исходя из того, что количество вылупившихся из икры головастиков отражает уровень совместимости объединенных в потомках родительских геномов, можно говорить о значительной близости генотипов в скрещивании № 1 (самец и самка из одной выборки; вылупление головастиков 80,6%, контроль) и меньшей в трех других (№ 2, 3, 4) скрещиваниях (самцы и самки из разных выборок; вылупление головастиков 34,3, 35, 62,9% соответственно, гибридные комбинации). Вместе с тем, следует отметить, что возможность совместного функционирования

обоих геномов на стадии вылупления головастиков (рис. 2, А) и на протяжении водной стадии (рис. 2, В), до метаморфоза, несколько отличается. Так, число головастиков, прошедших метаморфоз во всех скрещиваниях, во-первых, больше числа вышедших из икры; во-вторых, разница между контрольными скрещиваниями (№ 1) и гибридными комбинациями (№ 2, 3, 4) незначительна и составляет 2–8% (соответственно 90, 98, 88 и 85%). Не исключено, что уменьшение разницы в жизнеспособности между контролем и гибридными комбинациями объясняется гетерозисными явлениями. Опосредованными подтвержде-

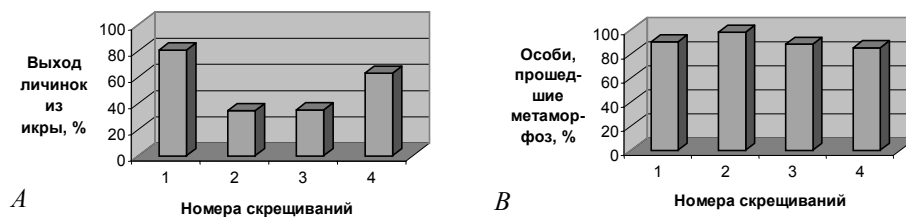


Рис. 2. Количество вылупившихся головастиков (А) и жаб, прошедших метаморфоз (В), в различных вариантах скрещивания (F1), %: 1 — самка № 16 *Bufo bufo verrucosissimus* (Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м) × самец № 19 *Bufo bufo verrucosissimus* (Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м); 2 — самка № 16 *Bufo bufo verrucosissimus* (Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м) × самец № 21 *Bufo bufo* (окр. г. Киева); 3 — самка № 14 *Bufo bufo* (окр. г. Киева) × самец № 19 *Bufo bufo verrucosissimus* (Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м); 4 — самка № 17 *Bufo bufo* (окр. г. Киева) × самец № 15 *Bufo bufo verrucosissimus* (Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м).

Fig. 2. Number of hatching tadpoles (A) and toads (B), which have completed metamorphosis in the some crosses (F1), %.

Таблица 2. Изменчивость внешнеморфологических признаков жаб разного возраста, полученных в трех вариантах скрещиваний

Table 2. The variability of external morphological characters of toads produced in the three crosses (age: 140 days and 188 days)

Таксономическая принадлежность, номер скрещивания, количество, n	Показатель	140 сут.		188 сут.	
		L	L. с.	L	L. с.
Контроль: самка № 16 <i>Bufo bufo verrucosissimus</i> , (Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м)×самец № 16 <i>Bufo bufo verrucosissimus</i> , (Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м), n=9	M	16,6	5,9	21,2	7,12
	m	0,46	0,21	0,83	0,34
	Min	14,2	5,0	16,9	5,9
	Max	18,2	6,8	24,3	8,9
Гибридная комбинация: самка № 16 <i>Bufo bufo verrucosissimus</i> , (Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м)×самец № 21 <i>Bufo bufo bufo</i> (окр. г. Киева), n=10	M	16,2	5,9	24,1	7,8
	m	1,25	0,39	2,11	0,72
	Min	11,5	4,2	18,0	5,5
	Max	22,4	7,5	33,8	11,1
Гибридная комбинация: самка № 17 <i>Bufo bufo bufo</i> (окр. г. Киева)×самец № 15 <i>Bufo bufo verrucosissimus</i> (Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м), n=6	M	17,5	6,3	25,6	8,6
	m	0,87	0,28	1,81	0,48
	Min	15,5	5,5	21,0	7,2
	Max	20,6	7,2	31,7	10,0

ниями этого могут быть данные сравнения длины тела (L) и ширины головы (Lc) у жаб контрольных и гибридных комбинаций в 3,5–4,5 месячном возрасте (табл. 2).

После достижения гибридными (F1) особями половой зрелости было проведено скрещивание потомков комбинации самка № 17 *Bufo bufo bufo*, окрестности г. Киева и самец № 15 *Bufo bufo verrucosissimus*, Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м. Результаты скрещивания с участием этих животных представлены на рисунке 3.

Анализ этих материалов показывает, во-первых, наличие фертильности гибридов от скрещивания центрально-восточноевропейских серых жаб и таковых из Кавказского региона (F1). Во-вторых, так же, как и в предыдущих скрещиваниях родительских особей, жизнеспособность потомков (=совместимость геномов) в различных комбинациях скрещиваний гибридов F1 между собой или с родителями на стадии вылупления и водной стадии существования отличаются (на водной стадии выше). Особенно интересным является тот факт, что если в первой серии скрещиваний разница в количестве потомков, прошедших водную стадию, составляла, как было показано, 2–8%, то во второй серии скрещиваний, в которых были задействованы гибриды F1, она была значительно больше

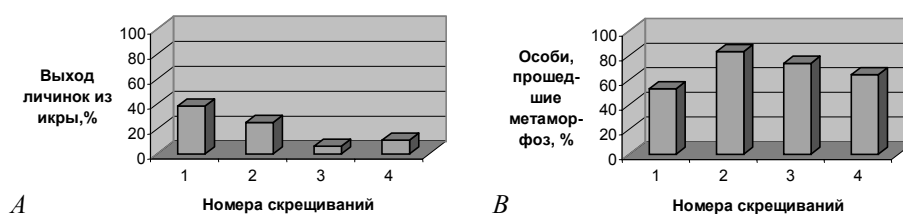


Рис. 3. Количество вылупления головастиков (А) и жаб, прошедших метаморфоз (В) в различных вариантах скрещивания (F2), %: 1 — гибридная самка F1 (самка № 17 *Bufo bufo bufo*, окр. г. Киева × самец № 15 *Bufo bufo verrucosissimus*, Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м) × гибридный самец F1 (самка № 17 *Bufo bufo bufo*, окр. г. Киева × самец № 15 *Bufo bufo verrucosissimus*, Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м); 2 — самка № 1 *Bufo bufo bufo*, окр. г. Киева × самец № 1 *Bufo bufo bufo*, окр. г. Киева; 3 — самка № 1 *Bufo bufo bufo*, окр. г. Киева × гибридный самец F1 (самка № 17 *Bufo bufo bufo*, окр. г. Киева × самец № 15 *Bufo bufo verrucosissimus*, Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м); 4 — гибридная самка F1 (самка № 17 *Bufo bufo bufo*, окр. г. Киева × самец № 15 *Bufo bufo verrucosissimus*, Ставропольский край, г. Стрижамент, около 800 м) × самец № 2 *Bufo bufo bufo*, окр. г. Киева.

Fig. 3. Number of hatching tadpoles (A) and toads (B), which have completed metamorphosis in the some crosses (F2), %.

и достигала 11,4–30,3% (53, 83,3, 73,7, 64,4% соответственно; рис. 3, В).

Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что гибриды F2 характеризовались, скорее всего, пониженной жизнеспособностью, и при их содержании в таких же лабораторных условиях, как и гибридов F1, они погибли в возрасте 9–11 мес.

- Берг Л. С. Труды по теории эволюции. — Л.: Наука, 1977. — 387 с.
- Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. — 1980. — **41**, № 4. — С. 485–506.
- Графодатский А. С., Григорьев О. В., Исаенко А. А. Дифференциальная окраска хромосом четырех видов амфибий // Зоол. журн. — 1978. — **57**, № 8. — С. 1279–1281.
- Даревский И. С. Видообразование путем гибридизации у животных // Методы исследований в экологии и этологии. — М.: Пушино, 1986. — С. 34–75.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. — М.: Мир, 1985. — 398 с.
- Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. — Киев: Наук. думка, 1982. — 284 с.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. — М.: Т-во науч. изданий, 1999. — 298 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 454 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры: Пер. с англ. и фр. Изд. 4-е. — СПб., 2000. — 221 с.
- Орлова В. Ф., Туниев Б. С. К систематике казакских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы, отд. биол. — 1989. — **94**, вып. 3. — С. 13–24.
- Панов Е. Н. Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных: Сб. тр. Зоол. музея МГУ. — 1993. — **30**. — С. 53–96.
- Песенко Ю. В. Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы // Принципы и методы зоологической систематики: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л., 1989. — **206** — С. 8–119.
- Писанец Е. М. Ропухи Палеарктики (мінливість, систематика та значення поліплоїдії в еволюції роду *Bufo*): Автореф. дис. ... док. біол. наук. — Київ, 1995. — 48 с.
- Прялкина Т. И. Исследование систематического положения бесхвостых амфибий фауны СССР на основе сравнительного анализа белков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1989. — 24 с.
- Рубцова З. М. Критерии вида // Развитие эволюционной теории в СССР. — Л.: Наука, 1983. — С. 296–306.
- Северцов А. С. Современные концепции вида // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы, отд. биол. — 1988. — **93**, вып. 6. — С. 3–15.
- Сергиевский С. О. Структура вида у животных и ее значение для эволюции // Развитие эволюционной теории в СССР. — Л.: Наука, 1983. — С. 323–347.
- Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. — М.: Иностран. л-ра, 1948 — 358 с.
- Степанян Л. С. Репродуктивная изоляция и критерий вида у птиц // Зоол. журн. — 1978. — **57**, № 10. — С. 1461–1472.
- Терентьев П. В. Метод индексов в систематике // Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук. — 1936. — № 6. — С. 1285–1290.
- Шаталкин А. И. Биологическая систематика. — М.: Изд-во. МГУ, 1988. — 184 с.
- Avise J. C., Wollenberg K. Phylogenetics and origin of species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1997. — **94**. — P. 7748–7755.
- Borner A. — R. Der Begriff und seine Bedeutung für die Klassifikation der Echslen (Reptilia: Sauria) // Acta biotheor. — 1982. — **31**, N 1. — P. 69–88.
- Ferri V. Anfibi e Rettili del territorio di Montagnana (Bassa pianura veneta, provincia Padova) // Atti Soc. ital. sci. Natur. E Mus. cis. stop. Natur. Milano. — 1988. — **128**, N 2–3. — P. 211–224.
- Gollman G. Species and species concepts — too many or too few? // Amphibia — Reptilia. — 1996. — **17**, N 4. — P. 295–301.
- Haffer J. Superspecies and species limits in vertebrates // Zeitschrift für zoologische Syst. Evol. forsch. — 1986. — **24**. — P. 169–190.
- Hagedoorn F. Herpetologische ontmoetingen op het eiland Kos. // Lacerta. — 1981. — **40**, N 1. — P. 6–8.
- Hauser C. L. The debate about the biological species concept — a review. // Z. zool. ZSyst. und Evolutionsforsch. — 1987. — **25**, N 4. — P. 241–257.
- Hemmer H., Bohme W. Zwischenbericht über die innerartliche Variabilität der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) (Amphibia: Salientia: Bufonidae) // Salamandra. — 1976. — **12**, N 14. — P. 194–201.
- Lange L., de. A contribution to the intraspecific systematics of *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) (Amphibia) // Beaufortia. — 1973. — **21**, N 280. — P. 100–116.
- Matsui M., Seto T., Kohsaka Y., Borokin L. J. Bearing of chromosome C-banding patterns on the classification of Eurasian toads of the *Bufo bufo* Complex // Amphibia-Reptilia. — 1985. — **6**. — P. 23–33.
- Mertens R., Wermuth H. Die Amphibien und Reptilien Europas, Frankfurt am Main, 1960. — 264 p.
- Paterson H. On defining species in terms of sterility: problems and alternatives // Pacific Science. — 1988. — **42**, (1–2). — P. 65–72.
- Scoble M. J. The species in Systematics // Species and speciation: Transvaal Museum Monograph. — 1985. — N 4. — P. 31–34.
- Silvio B. Considerazioni sull'erpetafauna della Sicilia // Bull. ecol. — 1988. — **19**, N 2–3. — P. 283–303.
- Sofianidou T., Schneider H. The reproductive behavior of the giant toad *Bufo b. spinosus* (Amphibia, Anura) in Northern Greece // Zool. Anz. — 1985. — 214, 3/4. — P. 209–221
- Veith M. Molecular markers and species delimitation: examples from the European batrachofauna // Amphibia. — Reptilia. — 1996. — **17**, N 4. — P. 303–314.