

Национальная академия наук Украины
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ МУЗЕЙ
Национального научно-природоведческого музея
НИИ биоразнообразия при Мелитопольском педагогическом университете
Украинское герпетологическое общество

Евгений Писанец

Амфибии Украины

*(Справочник-определитель земноводных Украины
и сопредельных территорий)*

Киев — 2007

УДК 597.6 (477)
ISBN 966–02–4176–3

*Рекомендовано Институтом инновационных технологий и содержания образования
Министерства образования и науки Украины в качестве учебного пособия
для студентов высших учебных заведений
(Письмо № 1.4/18-Г1351 от 21.12.2006)*

Рецензенты:

И. П. Аносов, докт. пед. наук, профессор, ректор Мелитопольского педуниверситета, Министерство образования и науки, Украина.

Л. Я. Боркин, канд. биол. наук, старший научный сотрудник, Зоологический институт Российской академии наук.

С. Н. Литвинчук, канд. биол. наук, старший научный сотрудник, Институт цитологии Российской академии наук.

В. В. Серебряков, докт. биол. наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии Киевского национального университета им. Т. Г. Шевченко, Министерство образования и науки, Украина.

Писанец Е. М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). — Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины, 2007. — 312 с.

Издание представляет первый современный иллюстрированный справочник-определитель земноводных Украины. Книга основана на материалах полевых исследований автора и изучении фондовых коллекций. В работе широко использовались данные анализа основных литературных источников по результатам исследования этих животных за пределами Украины.

Научный редактор *Ю. П. Некрутенко*

Автор считает своим приятным долгом высказать слова искренней признательности всем коллегам и друзьям, которые оказывали поддержку при подготовке этой книги. Особая благодарность выражается сотрудникам Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины Виктору Реминному и Виктору Радченко за помощь во время экспедиционных выездов, студийной фотосъемки животных и взявших на себя труд прочтения рукописи.

Автор также благодарен сотрудникам Герпетологической лаборатории (г. Мелитополь) Александру Писанцу, Ольге Мануиловой, Наталии Сурядной, Юрию Кармышеву и Галине Микитинец, принимавших участие в многочисленных экспедициях по сбору материала и его обработке.

Особо признателен автор Льву Боркину и Спартаку Литвинчуку за их ценные советы и критические замечания на всех этапах подготовки рукописи книги.

Неоценимая помощь и поддержка оказывалась научным редактором, Юрием Некрутенко, с помощью которого устранялись недостатки и упущения во время завершения работы.

Эта книга вряд ли была бы подготовлена без постоянного внимания, поддержки и понимания моей жены — Людмилы Писанец.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	7
Земноводные или амфибии	
Общая характеристика класса земноводных	10
Систематика и разнообразие амфибий	11
Общий взгляд на происхождение земноводных	15
Жизненный цикл амфибий и специфика размножения	16
Метаморфоз, неотения, педоморфоз и педогенез	18
Роль амфибий в экосистемах.....	20
Изучение земноводных	
Краткий очерк развития батрахологии	21
Основные видовые концепции	26
Земноводные и эволюционно-таксономические исследования	27
Внешняя морфология земноводных и определение их таксономического статуса.....	29
Земноводные и эволюционно-генетические исследования	37
Исследование электрофоретической подвижности белков (электрофорез)	37
Исследование количества ядерной ДНК и анализ ее нуклеотидных последовательностей	40
Вопросы систематики земноводных Украины	42
Таблицы для определения земноводных Украины	46
Отряд хвостатые Caudata Fischer von Waldheim, 1813.....	56
Семейство саламандровые — Salamandridae Goldfuss, 1820	57
Подсемейство Salamandrinae Goldfuss, 1820	58
Род саламандра — <i>Salamandra</i> Laurenti, 1768.....	58
Пятнистая или огненная саламандра — <i>Salamandra salamandra</i> (Linnaeus, 1758)	58
Подсемейство Pleurodelinae Bonaparte, 1839.....	66
Род малый (гладкий) тритон — <i>Lissotriton</i> Bell, 1839	67
Обыкновенный тритон — <i>Lissotriton vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	67
Карпатский тритон — <i>Lissotriton montandoni</i> (Boulenger, 1880)	78
Род средний тритон — <i>Mesotriton</i> Bolkay, 1927	85
Альпийский тритон — <i>Mesotriton alpestris</i> (Laurenti, 1768)	85
Род крупный тритон — <i>Triturus</i> Rafinesque, 1815	94
Гребенчатый тритон — <i>Triturus cristatus</i> (Laurenti, 1768)	95

Дунайский тритон — <i>Triturus dobrogicus</i> (Kiritzescu, 1903).....	104
Тритон Карелина — <i>Triturus karelinii</i> (Strauch, 1870)	113
Отряд бесхвостые земноводные — Anura	
Fischer von Waldheim, 1813	120
Семейство жерлянки — Bombinatoridae Gray, 1825	121
Род жерлянка — <i>Bombina</i> Oken, 1816	121
Краснобрюхая жерлянка — <i>Bombina (Bombina) bombina</i> (Linnaeus, 1761)	123
Желтобрюхая жерлянка — <i>Bombina (Bombina) variegata</i> (Linnaeus, 1758)	132
Семейство чесночницы — Pelobatidae Bonaparte, 1850	140
Род чесночница — <i>Pelobates</i> Wagler, 1830	140
Обыкновенная чесночница — <i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)	140
Семейство квакши — Hylidae Rafinesque, 1815	150
Подсемейство Hylinae Rafinesque, 1815.....	151
Род квакша — <i>Hyla</i> Laurenti, 1768	151
Обыкновенная квакша — <i>Hyla arborea</i> (Linnaeus, 1758)	152
Семейство жабы — Bufonidae Gray, 1825	160
Род жаба — <i>Bufo</i> Laurenti, 1768	161
Серая или обыкновенная жаба — <i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758).....	162
Зеленая жаба — <i>Bufo viridis</i> Laurenti, 1768.....	170
Камышовая жаба — <i>Bufo calamita</i> Laurenti, 1768	178
Семейство лягушки — Ranidae Rafinesque, 1814	185
Род бурая (травяная) лягушка — <i>Rana</i> Linnaeus, 1758.....	187
Травяная лягушка — <i>Rana temporaria</i> Linnaeus, 1758....	188
Остромордая лягушка — <i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842	199
Прыткая лягушка — <i>Rana dalmatina</i> Fitzinger in Bonaparte, 1839	215
Род зеленая (водная) лягушка — <i>Pelophylax</i> Fitzinger, 1843	212
Озерная лягушка — <i>Pelophylax ridibundus</i> Pallas, 1771	225
Прудовая лягушка — <i>Pelophylax lessonae</i> Camerano, 1882 «1881»	243
Съедобная лягушка — <i>Pelophylax esculentus</i> Linnaeus, 1758	253
Список использованной литературы	270

ВВЕДЕНИЕ

Nomina si nescis, perit et cognitio rerum.
(Незнание имен скрывает познание вещей)
C. Linnaeus

Понимание того, что биологическое разнообразие является составной частью и основным условием сбалансированного развития человечества, привело к широкому признанию концепции его сохранения. На конференции Организации Объединенных Наций по проблемам устойчивого развития («Саммита Земли» — Earth Summit), которая состоялась в 1992 г. в Рио-де-Жанейро, была принята Конвенция о биологическом разнообразии (подписана Украиной и ратифицирована Верховной Радой в 1994 г.). Считается, что биоразнообразие воплощается в генетической, биохимической, цитологической и физиологической разнокачественности любых живых существ, в их популяционном, видовом богатстве и пр.

Анализ теоретических и практических подходов к формированию знаний о биоразнообразии показал, что первым шагом в этом направлении является организация его мониторинга — системы регулярных наблюдений в пространстве и во времени, которая дает, в первую очередь, информацию о состоянии тех параметров биоразнообразия (в прошлом, настоящем и в прогнозе на будущее), которые поддерживают естественный гомеостаз экосистем и имеют важное значение для жизнедеятельности человека.

Разные проявления биоразнообразия требуют различных программ мониторинга, при этом одна из его основных частей всегда должна иметь раздел, предусматривающий инвентаризацию компонентов биоразнообразия. Считается, что первым и наиболее важным этапом в этом является создание справочников-определителей. Они являются основой для подготовки фаунистических (флористических и др.) списков по всем крупным таксонам и основой создания соответствующих кадастров. Научно-прикладное значение последних состоит, среди прочего, в возможности

формирования представлений о пространственном распределении тех компонентов биоразнообразия, которые требуют особого внимания для их охраны и рационального использования.

Вместе с тем, после распада СССР и образования из входящих ранее в его состав республик независимых государств, обстоятельства складывались таким образом, что в Украине за последние десятилетия не был подготовлен ни один справочник-определитель, посвященный земноводным. Единичные издания, которые вышли из печати, были посвящены или отдельным проблемам (Загороднюк, 1999), или представляли собою не совсем удачную компиляцию более ранних книг (Куриленко, Вервес, 1998). Последний «классический» определитель (Банников и др., 1977), даже при том, что многие приводимые в нем материалы устарели, уже давно стал библиографической редкостью. Дефицит знаний об этих животных мог бы быть ликвидирован двумя вышедшими изданиями (Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999), однако они, уже в силу того, что опубликованы за рубежом, также оказались практически недоступными.

Это привело к тому, что основополагающие и современные сведения о целом классе позвоночных животных, которые играют исключительно важную роль в экосистемах, стали практически недоступны не только широкому кругу зоологов, но и огромному числу студентов, преподавателей высших и средних учебных заведений, работникам экологических и природоохранных организаций, краеведам и просто любителям природы.

В процессе подготовки этой книги стало понятно, что современное описание земноводных Украины не уместится в рамки только ее территории и что книга не может претендовать на мало-мальски современное руководство без привлечения основных результатов изучения этих животных в других участках их ареалов. Это стало причиной появления в названии справочника-определителя уточнения — «Земноводные Украины и сопредельных территорий». Здесь следует заметить, что это уточнение является до определенной степени условным, так как необходимость дать полную и современную характеристику того или иного вида часто вынуждала привлекать данные, полученные не только по земноводным в соседних с Украиной России, Польше, Словакии и пр., но и из других стран — в Испании, Италии, Франции, Швеции и др.

Обычно в справочниках-определителях в соответствующих ключах для определения видов (представленных тезами и антитезами), приводят внешние признаки взрослых животных, личинок и икры. Их использование не вызывает особых трудностей при

видовой идентификации взрослых животных как в полевых условиях, так при работе с музейными коллекциями (кроме особых случаев, как, например, при определении представителей крипточеских таксонов). Практическое использование предлагаемых определительных таблиц по личинкам, особенно в более ранних изданиях справочников-определителей (Тереньгьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977), оказывается малоэффективным часто в силу перекрытия диагностических признаков. Частичное решение этой проблемы было сделано привлечением новых признаков в описании личинок, предложенное С. Л. Кузьминым (1999). Вместе с тем, изучение изменчивости личинок бесхвостых амфибий в процессе их онтогенеза (Заброда, Ильенко, 1981; Писанец, Ткаченко, 2005) показало, что многие диагностические особенности строения ротового аппарата личинок (форма и количество губных зубов) характеризуются сильной возрастной (и популяционной?) изменчивостью. Данное обстоятельство, а также отсутствие в настоящее время практических исследований возрастной и географической изменчивости внешней морфологии личинок большинства земноводных, отчасти стало причиной того, что в книге приведены определительные таблицы только для взрослых животных.

ЗЕМНОВОДНЫЕ ИЛИ АМФИБИИ

Земноводные или амфибии (Amphibia, от греч. ἀμφι — оба и βίος — жизнь) — позвоночные животные, жизнь которых на первом этапе, как правило, начинается стадиями икры и личинки в водной среде. Затем, на втором этапе жизни, происходит существенная перестройка всего организма, или метаморфоз — личинки превращаются во взрослых животных, способных большую часть жизни проводить на суше.

Общая характеристика класса земноводных

Будучи связанными в своем происхождении с рыбами, земноводные первыми среди позвоночных освоили наземную среду обитания. Этот шаг был связан с коренными изменениями организма. Среди них наиболее важными были переход от плавания к способности к передвижению на суше и замена жаберного дыхания на кожно-легочное. Естественно, что эти две особенности были связаны с существенными анатомо-морфологическими перестройками. Так, позвоночник стал более дифференцированным за счет появления новых отделов (шейного и крестцового), конечности приобрели типичный для наземных позвоночных вид — пятипалой шарнирно-рычажной структуры (рис. 1). Произошла замена двухкамерного сердца на трехкамерное, развился второй круг кровообращения, сформировалось среднее ухо, внутренние ноздри (хоаны) и пр. Важно заметить, что многие из подобных изменений начались еще на стадии рыбообразного предка.

Таким образом, земноводные, в отличие от своих предков рыб, имеют целый набор признаков, позволяющих им существовать в наземно-воздушной среде. Однако особенности этих признаков таковы, что водная среда все же продолжает для всех них играть ведущую роль. Во-первых, личинки большинства амфибий, как уже отмечалось, живут в пресных водоемах и, подобно рыбам, дышат

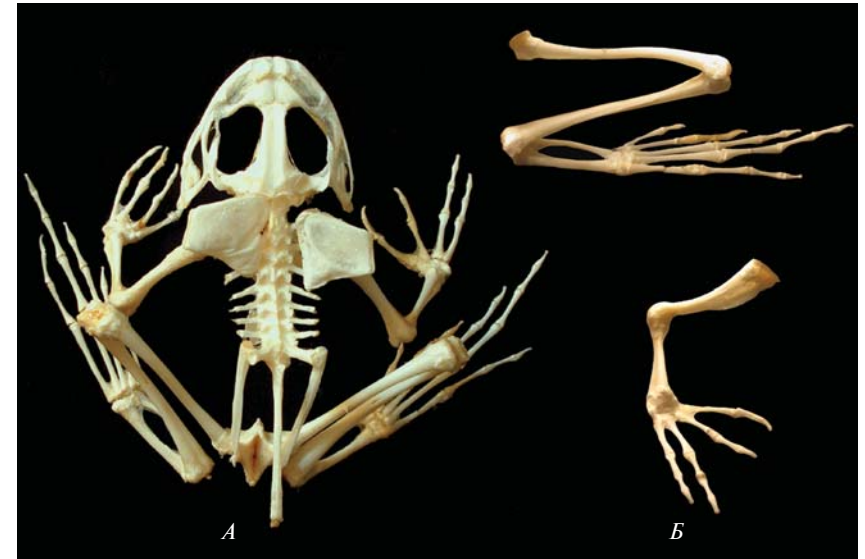


Рис. 1. Скелет лягушки (А — общий вид, Б — задняя и передняя конечность)

растворенным в воде кислородом. Во-вторых, для взрослых животных необходимо постоянно увлажнять кожу, так как в связи со слабым развитием легких, именно через нее в организм поступает большая часть кислорода.

Среди прочих особенностей биологии земноводных следует отметить одну специфическую черту, которая объединяет их с другими наземными позвоночными — пресмыкающимися. Для животных обоих классов характерной является холоднокровность — почти полная зависимость температуры их тела от температуры окружающей среды.

Систематика и разнообразие амфибий

Амфибии живут на всех континентах, за исключением Антарктиды, по последним данным число их видов в мире составляет около 6000 (Frost *et al.*, 2006).

Взрослые животные, в соответствии с особенностями своего внешнего вида, образуют три четко различающиеся группы с « Triton-образной», «лягушкообразной» и «червеобразной» формой тела.

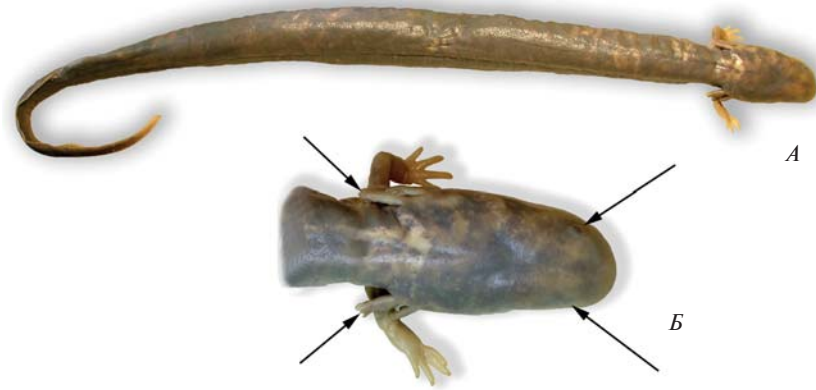


Рис. 2. Карликовый сирен, *Siren intermedia* Barnes, 1826 (А — общий вид, Б — голова крупным планом; стрелками показаны глаза и наружные жабры)

Своеобразие этих форм тела сопровождается существенными различиями в анатомо-морфологических особенностях, экологии, поведении, в личиночном развитии и пр. Это дает основание выделить среди всех ныне существующих земноводных три основные таксономические группы. Каждой из них придают ранг отдельного отряда (иногда подкласса): хвостатые (Caudata или Urodela), бесхвостые или прыгающие (Anura или Ecaudata или Salientia) и червяги или безногие (Apoda или Gymnophiona).

Вместе с тем, исследования последнего времени предпринимаются попытки построения новой системы амфибий на основе сочетания новых (молекулярных) и традиционных (анатомо-морфологических и др.) методов. Например, согласно взглядам Д. Фроста с соавт. (Frost *et al.*, 2006) Amphibia представляют два таксона ранга отрядов или подклассов — Gymnophiona и Batrachia; в состав последнего входят Caudata и Anura (иерархическая соподчиненность таксонов ранга выше семейства в указанной работе не обсуждается — они признаются неупорядоченными).

Практически у всех ныне живущих земноводных, за редким исключением (червяги), кожа лишена каких-либо костных образований.

Для типичных хвостатых (Caudata) характерно наличие двух пар конечностей и длинного хвоста, туловище сегментировано так называемыми костальными (реберными) бороздами. Для некоторых

видов, таких как амфиумы, сирены и др., свойственна частичная редукция конечностей или их полное их отсутствие (рис. 2).

Отдельные группы характеризуются внешним оплодотворением, как например сирены и скрытожаберные саламандры (Sirenidae, Cryptobranchioidea), многие другие — внутренним, при котором самцы откладывают сперматофоры (образования, содержащие сперматозоиды), а самка захватывает их краями клоаки. Размеры хвостатых земноводных колеблются от 4 см (мексиканская безлегочная саламандра *Thorius pennatulus*) до 1,5-2 м (гигантские саламандры *Andrias japonicus* и *A. davidianus* из Японии и Китая). Распространение Caudata ограничено, в основном, северным полушарием.

Безногие земноводные (Apoda) представлены животными, которые ведут подземный или водный образ жизни, имеют удлиненное тело, с четкими кольцеобразными перетяжками (рис. 3). Как и у многих других позвоночных, ведущих норный образ жизни, их некоторые органы и части тела редуцированы или отсутствуют. Например, конечности и их пояса у современных видов отсутствуют полностью, но они были известны у самых древних ископаемых представителей группы. Глаза редуцированы и скрыты под кожей, левое легкое или редуцировано или отсутствует, под кожей имеются костные чешуи. Все представители червяг характеризуются наличием хеморецепторного органа, который открывается на верхней стороне головы между глазами и ноздрями. Этот орган представляет собой комплекс мышц, желез и протоков, которые развиваются в тесной связи с глазами и Якобсоновым органом (сошниково-носовым органом обоняния). Оплодотворение у Apoda внутреннее, копулятивный орган формируется за счет выростов стенок клоаки самцов. Размеры тела червяг от 7,5 до 75 см. Все они, в основном, приурочены к тропикам.



Рис. 3. Цейлонский рыбозмей, *Ichthyophis glutinosus* Linnaeus, 1758

Для всех бесхвостых амфибий (Anura) характерна сильная редукция черепа, которая привела к исчезновению многих костей, имевшихся у их предков. Хвостовые позвонки срослись в одну косточку (уростиль), и сам хвост, как внешнее образование, отсутствует, хотя у ископаемых форм он имелся в укороченном виде. Количество туловищных позвонков уменьшилось до девяти. У многих видов язык прикрепляется в передней части ротовой полости, а его свободная задняя часть используется для ловли добычи. Внутреннее оплодотворение установлено для трех, как минимум, видов из родов *Ascaphus* и *Eleutherodactylus*. Способы размножения чрезвычайно разнообразны, начиная от вынашивания яиц и головастиков на теле до откладывания икры и развития личинок в древесных микроводоемах, во временных и постоянных, стоячих и проточных водоемах и пр.

Наименьшая в мире лягушка — кубинская квакша *Eleutherodactylus limbatus* — имеет длину тела около 1 см (обитает на Кубе), самая крупная — лягушка Голиаф *Conraua goliath* — до 30 см (встречается в Африке); наибольшее видовое разнообразие этой группы связано с тропическим поясом.

Распределение количества видов амфибий по отдельным отрядам неравномерно, бесхвостые составляют большинство — около 5000 видов. Затем следуют хвостатые — более 500 видов и безногие — около 170 видов (Rough *et al.*, 2004). Отличия в видовом разнообразии внутри самих отрядов также существенны. Так, например, почти 70% хвостатых амфибий представлены семейством безлегочных саламандр (Plethodontidae), более половины бесхвостых входят в семейства свистунов или зубастых жаб (Leptodactylidae), квакш (Hylidae) и лягушек (Ranidae), а 109 видов безногих — в семейство настоящих червяг (Caeciliidae). Понятно, что указанные объемы отрядов и семейств непостоянны, они имеют тенденцию изменяться в сторону увеличения за счет описания новых таксонов, в основном из тропических стран, добавляя к общему перечню видов земноводных около 37 новых видов ежегодно.

Особо следует подчеркнуть, что в мире существует тенденция, как к уменьшению видового разнообразия земноводных, так и к снижению их общей численности. Причины, как правило, связаны с разрушением мест обитания этих животных. Например, в мире ежеминутно происходит разрушение 30 акров дождевых лесов тропиков, в которых обитает наибольшее число видов этих животных (Duellman *et al.*, 1994).

Общий взгляд на происхождение земноводных

Пытаясь выяснить, появление каких именно признаков свидетельствовало о превращении древних рыб в предков земноводных, ученые пришли к выводу, что самое главное заключалось в преобразовании плавников в шарнирно-рычажные конечности (Терентьев, 1961). Поэтому, говоря об ископаемых подтверждениях происхождения земноводных, в первую очередь указывают на палеонтологические находки конечностей такого типа, которые уже характерны для всех наземных четвероногих животных. Речь идет о конечностях, состоящих из таких отделов как бедро (плечо), голень (предплечье), предплюсна (запястье), плюсна (пять) и пятипалая стопа (кисть) с фалангами пальцев.

Примитивнейшие ископаемые амфибии имели на поперечных срезах зубов очень своеобразный рисунок, напоминающий лабиринт, в связи с чем они были названы лабиринтодонтами (лабиринтозубыми — Labirinthodontia). Самую древнюю группу лабиринтодонт — акантостеги (Acanthostega), называют также четвероногими рыбами из-за их необычайной близости к своим предкам — кистеперым рыбам.

У этих древнейших четвероногих на брюшной стороне еще были рыбы чешуи, хвост также походил на рыбий, и так же поддерживался радиальными лучами, имелась боковая линия. Тем не менее, эти существа все же уже были настоящими наземными четвероногими с присущими им особенностям строения: костным черепом из накладных костей, конечностями с пальцами, которые крепились к массивным поясам. Вместе с тем, хотя они обладали типичной для современных наземных позвоночных слуховой косточкой — стремнем, которая эволюционно возникла из верхней части подъязычной дуги рыб (гиомандибуляре), тем не менее, у акантостеги еще не было слуховой системы для восприятия воздушных волновых колебаний, и их стремя упиралось в кости задней части черепа (у нынешних представителей оно связано с барабанной перепонкой и слуховой капсулой). Тот факт, что у этих животных сохранялись жаберные дуги, которые поддерживали внутренние жабры, дает возможность предполагать, что они вели исключительно водный образ жизни. Интересно, что пятипалость конечностей, обычная для всех наземных четвероногих, вначале не была характерной для первых представителей — акантостеги имели на ногах восемь пальцев. У других представителей этой группы, тулерпетонов (Tulerpeton) их было шесть, а у ихтиостегов

(Ichthyostega) — семья. Интересно, что хотя последние по многим признакам были очень близки с акантостегами, внутренние жабры у них отсутствовали.

Ихтиостеги, жившие более 350 млн. лет назад, были обнаружены в отложениях Восточной Гренландии. Они уже имели конечности, устроенные по такому же типу, как и у наземных позвоночных, но при этом у них еще сохранялся набор «рыбьих» признаков. Так, их плечевой пояс, как и передние парные плавники многих рыб, еще сохранял связь с черепом, а расположенные на голове органы боковой линии были заключены в костные каналы, на брюхе сохранялась костная чешуя, имелся также рудиментарный хвостовой плавник и пр. Этим земноводных вместе с другими ископаемыми амфибиями, обладавшими сходными признаками, объединили в группу стегоцефалов.

Многие палеонтологи считают, что именно с этими животными связаны дальнейшие этапы эволюции амфибий. Однако, сравнивая современных земноводных с первыми ископаемыми амфибиями, исследователи почти не обнаруживают одинаковых черт, указывающих на их близкое родство и, таким образом, в палеонтологической летописи в этом плане существует определенный пробел.

Первая «предлягушка» известна из триаса, а типичные, хотя и довольно примитивные, бесхвостые существовали в юре (начало триаса — 230, юры — 190 млн. лет назад) (Ромер, Парсонс, 1992: 85). В последующее время находят земноводных, которые уже практически не отличаются от современных. Например, остатки самых древних земноводных Украины, обнаруженные в отложениях возрастом около 12 млн. лет (миоцен), уже очень похожи на современных лягушек или жаб.

Жизненный цикл амфибий и специфика размножения

Для большинства амфибий, особенно живущих вне тропиков, характерна личиночная стадия, развитие которой происходит в воде. Взрослые животные, как правило, связаны с водоемами во время размножения, а после его окончания водоемы им необходимы только для периодического пополнения влаги в организме. Вместе с тем, среди земноводных имеются виды, постоянно обитающие на суше, а другие — в воде. Например, североамериканские безлегочные саламандры семейства Plethodontidae живут только на суше. Более

того, они являют собой также пример того, что для некоторых земноводных свойственна «утеря» стадии свободноплавающей личинки. Эти саламандры откладывают яйца во влажных местах и личинки заканчивают метаморфоз внутри яйца, так что на свет появляются уже полностью сформированные молодые животные.

Противоположным примером являются гигантские саламандры рода *Andrias*, обитающие в Азии, которые всю жизнь проводят в воде и здесь же откладывают икру.

В общем, хотя земноводные характеризуются необычайным разнообразием способов размножения, исследователи указывают на четыре их общие особенности:

- наличие одного или нескольких циклов размножения в году у бесхвостых амфибий в среднеширотных регионах (холодный зимний и теплый летний периоды), а во влажных тропиках — несколько циклов размножения;
- ежегодное или один раз в два года размножение саламандр;
- один раз в два года размножение червяг;
- существование четкой связи между числом откладываемых одной самкой икринок и размерами животного.

Некоторые земноводные являются живородящими. Этот термин используется для тех случаев, когда развитие личинок происходит в яйцеводах самки, где они питаются выделениями (секретом) стенок яйцеводов. На свет в таких случаях появляются полностью завершившие метаморфоз молодые особи (однако плацентарной связи, как это свойственно млекопитающим, не образуется). Таковыми являются европейские альпийские саламандры (*Salamandra atra*), которые рожают одного или двух детенышей. Африканские живородящие жабы (*Nectophrynoides occidentalis*) производят на свет детенышей через 9 месяцев после спаривания.

Целый ряд видов земноводных характеризуются яйцеживорождением. В отличие от живородящих самки этой группы вынашивают развивающиеся яйца в задних отделах яйцеводов или в разных частях тела: в желудке, складках кожи и пр. Эмбрионы при этом не питаются (или очень незначительно?). Среди подобных амфибий европейской фауны можно указать на пятнистых саламандр, обитающих в Карпатах. Они не откладывают яйца (икру) в воду или на суше, развитие яиц происходит в задней части яйцеводов. При этом самки или «рожают» уже полностью сформированных животных, или же откладывают в воду личинок, которые живут здесь до завершения метаморфоза. У этого вида может проявляться

внутриутробный каннибализм, когда в половых путях более крупные и сильные личинки поедают мелких и слабых.

Метаморфоз, неотения, педоморфоз и педогенез

Одним из наиболее ярких феноменов, характеризующих амфибий, является метаморфоз, при котором рыбообразные личинки претерпевают изменения, превращающие их во взрослых животных. Наибольшие отличия между взрослыми и головастиками при этом характеризуют бесхвостых амфибий: исчезает хвост, рыбообразные личинки приобретают «лягушачье» тело, развиваются передние и задние конечности, появляются веки, кожа приобретает окраску и структуру взрослых животных и пр. Понятно, что метаморфозом затрагиваются не только внешние признаки, но и все остальные, включая формирование легких, второго (малого) круга кровообращения, органов чувств и т. д.

Важно заметить, что среди представителей класса земноводных в этом явлении существует значительное разнообразие. Так, личинки большинства хвостатых земноводных по своему внешнему виду напоминают взрослых животных и наиболее существенные внешние отличия касаются наличия внешних жабр, которые у личинок редуцируются (исчезают) при метаморфозе.

Особо следует подчеркнуть, что только среди представителей этого класса наземных позвоночных встречается уникальное явление, которое заключается в удлинении личиночной стадии, т. е. продолжении жизни на стадии головастика — педоморфоз. Последний может сопровождаться способностью личинки размножаться или нет. Педоморфные животные обычно отмечаются в горных постоянных или полупостоянных водоемах с низкими температурами. Не исключено, что низкие температуры не только тормозят рост, но также подавляют синтез тиреоидного гормона и двух его производных: тетраидотиронина (T_4 , тироксин) и триодотиронина (T_3), играющих важную роль при метаморфозе. Существует также предположение о том, что низкие температуры блокируют способность тканей тела реагировать на тироидин.

Термин «педоморфоз» используется для тех случаев, когда особь с жабрами отличается от обычных личинок размерами и окраской, но достоверных данных о ее способности к размножению нет (обычно таких личинок находят осенью-весной, когда они уже



Рис. 4. Педогенезная самка (слева) и самец (справа) обыкновенного тритона *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) из низовий Дуная (Украина, Одесская обл.)

должны закончить метаморфоз). В этом смысле данный термин является синонимом используемого ранее термина «неотения». Если же существуют доказательства того, что педоморфические особи способны размножаться, то такое явление рассматривается как педогенез (Borkin *et al.*, 1996).

Другие причины, в том числе недостаток пищи, аридность, сильные колебания температуры, сильная конкуренция и, особенно, генетические факторы, также являются дополнительными причинами педоморфоза. Считается, что педоморфоз, особенно в сочетании со способностью к размножению на этой стадии, способствует гибкости вида в приспособлении к неблагоприятным условиям окружающей среды. Педоморфные популяции альпийского тритона обнаружены в горных районах Греции, Италии, Югославии; педоморфные обыкновенные тритоны обнаружены, кроме этих стран, также в Украине (рис. 4), Румынии, Швеции, Англии, Венгрии и др.

При постоянном (облигатном) педогенезе стадия взрослого животного у ныне живущих видов вообще отсутствует. Таким образом, это явление означает включение предковых личиночных признаков или характеристик молодых животных в более поздние стадии развития современных представителей. Оно наиболее часто встречается у хвостатых. Считается, что педогенез играл исключительно важную роль в эволюции этой группы, в том числе среди западноевропейских видов хвостатых амфибий семейства сирен (Sirenidae) и протеев (Proteidae). Для половозрелых животных обеих групп характерно наличие внешних жабр.

Роль амфибий в экосистемах

Обычно под экосистемой понимают сообщество совместно функционирующих организмов, неразрывно связанных между собой и находящихся в постоянном взаимодействии как друг с другом, так и с окружающей их физической средой. Для нормального функционирования экосистем очень важным является максимальное использование неживой составляющей среды и поддержание трофических цепей или цепей питания (транспорт энергии, веществ и информации в экосистемах). Амфибии здесь играют исключительно важную роль, так как только они, единственные из всех наземных позвоночных, характеризуются тем, что, как уже отмечалось, одна, личиночная, часть их жизни проходит в водной среде, а вторая, взрослая, — преимущественно в наземно-воздушной. Головастики амфибий питаются мелкими водными беспозвоночными, включая микроорганизмы, а также водорослями и пр. В состав питания взрослых, которые являются хищниками, входят многие группы наземных беспозвоночных и, реже, позвоночных. В свою очередь, земноводные являются объектами охоты для очень многих пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Амфибии являются исключительно важным связующим звеном в передаче энергии от разных аккумулирующих ее источников на более высокие уровни — к рептилиям, птицам и млекопитающим. Такая транспортировка энергии земноводными является чрезвычайно эффективной, так как будучи холоднокровными, они способны продолжать нормальную жизнедеятельность при гораздо более низких температурах тела, чем у других наземных позвоночных.

Сравнение теплокровных и холоднокровных наземных позвоночных показало, что первые (птицы и млекопитающие) около 98% энергии, получаемой с пищей, тратят на производство тепла и только 2% на формирование новых тканей. В противоположность этому, холоднокровные используют тепло солнца при ограниченной утилизации энергии пищи на обогрев своего тела, что дает им возможность использовать около 50% ее объема на формирование новых тканей.

Более того, хотя земноводные дольше усваивают пищу, они более эффективны в преобразовании ее биомассы. По сравнению с теплокровными примерно таких же размеров тела, амфибии достигают половой зрелости относительно позже и живут дольше. Некоторые исследователи считают, что по своей способности накапливать энергию в экосистемах эти позвоночные чем-то даже напоминают растения (Stebbins *et al.*, 1995).

ИЗУЧЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ

Краткий очерк развития батрахологии

Батрахология (от греч. βατράχος — лягушка и λόγος — слово, учение, наука) — раздел зоологии, объектом исследования которого являются земноводные, или амфибии. Батрахологию долгое время объединяли с другой наукой — герпетологией (последняя изучает пресмыкающихся или рептилий). Но более точным будет представление о батрахологии как об отдельной области знаний, которая имеет собственные объекты и методы исследования.

Первое исследование, посвященное преимущественно земноводным, было проведено в середине XVI ст. швейцарским исследователем Конрадом Геснером, который описал распространение, внешние характеристики и использование амфибий (и некоторых рептилий) в известной работе «Historia Animalium», один из пяти томов которой — «Liber II, De Quadrupedis oviparis» (Gesner, 1554) — был посвящен преимущественно амфибиям и четвероногим рептилиям.

Другая работа, объектом исследования которой также были амфибии, появилась благодаря коллекции голландского фармацевта Альберта Себа. Эту коллекцию в 1717 г. купил российский царь Петр I, позднее на ее основе началось создание зоологической коллекции Российской академии наук. Вскоре А. Себа собрал свою вторую коллекцию. Ее описание было сделано им в четырех томах издания «Locupletissimi Rerum naturalium Thesauri accurata Descriptio» (Seba, 1734–1765) с иллюстрациями в натуральную величину (амфибиям и рептилиям посвящена большая часть 1-го и 2-го томов, вышедших соответственно в 1734 и 1735 гг. в Амстердаме). Несмотря на то, что в этих двух работах не применялись принципы биномиальной номенклатуры (такая система названий была предложена позже), многие авторы, которые впоследствии описывали новые виды животных, использовали признаки, изображенные на прекрасных иллюстрациях этих изданий.

Становление батрахологии, как науки связано с объединением в одну группу животных со схожими признаками и выделением отдельного класса амфибий (Amphibia). Это сделал основатель современной зоологической систематики Карл Линней в 10-м издании (Linnaeus, 1758) своей «Systema Naturae» (Adler, 1989). В то время к этому классу он, по нынешним представлениям ошибочно, также относил животных, которые своими анатомо-морфологическими особенностями отличались от амфибий и которых сейчас относят в другие классы (пресмыкающиеся, некоторые рыбы).

Следующий заметный шаг в развитии батрахологии сделал австрийский натуралист Йозеф Николай Лауренти, который в 1768 г. издал тезисы диссертации «Specimen medicum, exhibens Synopsin Reptilium emendatum cum Experimentis circa Venena et Antidota Reptilium austriacorum» (Laurenti, 1768). Эта работа посвящена описанию представителей двух классов — амфибий и рептилий (за исключением черепах). В отличие от Линнея, который рассматривал только десять родов амфибий и рептилий, Лауренти установил их уже 30. Он также предложил названия для некоторых родов амфибий, которые используются до сих пор: *Bufo* (род жаба), *Hyla* (род квакша), *Salamandra* (род саламандра).

Заметный шаг в определении объектов исследования батрахологии был сделан в 1825 г. Пьером Андре Латрейлем. В своей работе «Familles naturelles du Règne Animal» он выделил класс земноводных из рептилий, четко указав признаки, отличающие представителей этих двух классов (Latreille, 1825).

Сведения (и материалы) о представителях класса земноводных, его структуре, численности видов, их распространении концентрировались, в большинстве случаев, в основных музеях естественной истории — в Париже и в Лондоне. По материалам этих музеев было подготовлено несколько специальных изданий. Так, в 1834–1835 гг. А. Дюмериль, Ж. Биброн и О. Дюмериль в работе «Ergpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles» дали характеристику 1393 видам амфибий и рептилий, с описанием их анатомии, физиологии, систематики (Duméril; Bibron, Duméril, 1834–1854).

В Лондоне описание коллекции Британского музея естественной истории сделал Дж. Грэй который в 1850 г. напечатал каталог коллекций земноводных музея (Gray, 1850), а позже А. Понтер в 1858–1859 гг. опубликовал отдельно каталог бесхвостых амфибий этого же музея (Günter, 1858–1859). В 1882 г. Дж. Боуленджером подготовлены два новых издания каталога земноводных (Boulenger,

1882, 1890), издана монография по лягушкам Южной Азии, Папуа-Новой Гвинеи, Меланезии и Австралии (Boulenger, 1920) и целый ряд других монографий и статей по герпетологии.

В 18 ст. начинается развитие батрахологических и герпетологических исследований в России. Иоганн Готтлиб Георги и Петер-Симон Паллас предпринимают первые попытки составить списки земноводных Российской Империи (Georgi, 1800; Pallas, 1814).

Среди последующих изданий, которые представляет несомненный интерес, следует указать на опубликованную в 1850 г. К. Кесслером работу «Естественная история губерний Киевского учебного округа...» (Кесслер, 1850).

Однако основателем наук о земноводных и пресмыкающихся в Российской империи считается А. Штраух, который с 1879 г. возглавлял Зоологический музей Императорской академии наук России. Его самые известные работы посвящены описанию коллекций амфибий и рептилий Центральной Азии, которых собрал известный путешественник Н. Пржевальский.

Первые работы еще одного известного герпетолога этого времени Я. Бедряги посвящены большей частью пресмыкающимся, однако позже сфера его интересов связана с земноводными и наиболее известные по этой группе животных его работы опубликованы в конце XIX в. (напр., Bedriaga, 1897 [1896])

Начало научной карьеры другого известного зоолога А. Никольского связано с Санкт-Петербургским университетом и Зоологическим музеем Санкт-Петербурга (в последнем он занимал должность заведующего отделом герпетологии). Однако вскоре он переезжает в Украину, где в 1903 г. его избирают профессором Харьковского университета, а с 1919 — академиком Украинской академии наук. А. Никольским подготовлено несколько изданий по видовому составу амфибий и рептилий, их распространению, экологии. Так, в 1891 г. вышла его работа, посвященная амфибиям и рептилиям Крыма (Никольский, 1891), в 1899 г. он опубликовал результаты обработки зоологической коллекции О. Федченко из Туркменистана (Никольский, 1899), в 1905 г. и в 1913 г. подготовил издания, в которых даны описания герпетофауны России или ее отдельных регионов (Никольский, 1905, 1913). Но его самым известными работами стали фаунистические сводки по этим животным (Никольский, 1915, 1916), напечатанные в серии «Фауна России и сопредельных стран» (все переведены в 1962–1964 гг. на английский язык).

Одни из первых научных работ по батрахологии, связанные непосредственно с фауной степной Украины и Молдавии, и сохранившие свою актуальность до настоящего времени, подготовлены А. Браунером (1906 а, в). Примерно в это время проводятся исследования отдельных регионов Украины, в частности Крыма (Пузанов, 1927). Н. Шарлеманем издано методическое пособие «Як збирати плазунів та земноводних» и «Зоогеографія УРСР» (Шарлемань, 1932, 1937).

Оживление исследований холоднокровных наземных позвоночных также отразилось в работах Л. Штайнегера который провел исследование герпетофауны Японии и соседних с нею территорий (Stejneger, 1907). Позже вместе с Т. Барбуром они подготовили список североамериканских амфибий и рептилий (Stejneger, Barbour, 1917).

Одновременно происходит развитие батрахологических исследований и в других странах мира. Так, по результатам исследований в Китае А. Боринг и Чжен-Чжао Лю издают определитель северокитайских амфибий и рептилий (Boring, Liu, 1932), в 1945 г. — сводку по амфибиям Китая, основанную на полном анализе литературы о рецентных и ископаемых формах (Boring, 1945). Изучение амфибий этого же региона также отразилось в двух монографиях Чжен-Чжао Лю (Liu, 1950, 1961).

Е. Лоджиром и Дж. Тонером подготовлены списки земноводных и пресмыкающихся Канады и Аляски (Logier, Toner, 1961), Д. Кокраном опубликованы результаты изучения лягушек юго-восточной Бразилии (Cochran, 1955), в России выходит «Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР» (Терентьев, Чернов, 1936). В это же время появляются несколько фундаментальных сводок по фаунистике животных этих групп, подготовленных на основе исследований Р. Мертенса, Л. Мюллера и Г. Вермута (Mertens, Müller, 1928, 1940; Mertens, Wermuth, 1960).

В 20–50-х гг. XX века развиваются новые подходы в батрахологических исследованиях, связанные с использованием статистических методов обработки материалов для определения таксономического веса признаков в решении проблем в систематике амфибий (Терентьев, 1961). Этот период характеризуется также началом изучения хромосомных наборов амфибий для разрешения многих общебиологических проблем в батрахологии: происхождение отдельных групп амфибий, установление их родственных связей и систематического статуса (Sato, 1943). Появляются учебные руководства, предназначенные для их использования при изучении этой области науки в университетах (Терентьев, 1961; Goin, 1962).

Исследования земноводных и рептилий Украины в этот период посвящены фауне этих животных в разных регионах или отдельным видам (Самош, 1956; Полушина, 1977; Стратуман, Татаринов, 1957; Хозацкий, 1950; Татаринов, 1950 и др.). Следует отметить появление сводки по земноводным и рептилиям Украины В. Тарашука в серии «Фауна України» (1959), монографий Н. Щербака «Земноводные и пресмыкающиеся Крыма» (Щербак, 1966), «Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат» (Щербак, Щербань, 1980).

Развиваются региональные исследования: в степной части левобережной (Котенко, 1977, 1981 и др.) и правобережной (Тарашук, 1984, 1985 и др.) Украины, бассейне р. Южный Буг (Гончаренко, 1979), в Украинском Полесье (Заброда, 1980, 1981 и др.), в средней части бассейна Днепра (Булахов и др., 1977; Бобылев, 1985 и др.). Украинские ученые расширяют границы своих фаунистических исследований. Так, широкое изучение изменчивости внешнеморфологических признаков жаб Палеарктики и исследования их хромосомных наборов позволило Е. Писанцу (1978, 1979) установить существование в этом регионе нового вида бесхвостых амфибий (*Bufo danatensis*), которые характеризовались тетраплоидным набором хромосом. Развитие автором нового метода исследования (метод гибридизации), предложенного В. Блейром (1972), в сочетании с широким применением электрофоретических исследований (Межжерин, Писанец, 1995), позволил выяснить необычный способ происхождения этого вида путем гибридизации и полиплоидии.

В последнее время научные исследования по батрахологии проводятся в разных направлениях. Большинство исследователей продолжают изучать фауну этих животных в границах отдельных регионов или групп (семейств, родов, видов), что обозначилось в появлении таких современных сводок, как «Герпетология Китая» (Zhao, Adler, 1993), «Атлас амфибий и рептилий Европы» (Gasc *et al.*, 1997), «Земноводные бывшего СССР» (Кузьмин, 1999), серия определителей по отдельным группам рептилий и амфибий Европы (Agano *et al.*, 2003 и др.). Усиливаются направления, связанные с применением новых методик: изучение электрофоретической изменчивости белков, специфики хромосомных наборов, сравнение количества ядерной ДНК, применение гибридизации между разными популяционными группами или видами, анализ сонограмм брачных криков. Такие подходы позволили открыть новые виды земноводных (*Bufo danatensis* Pisanetz 1978, *Rana terentievi* Mezhzherin 1992, *Bufo shaartusiensis* Pisanetz, Mezhzherin, Shcherbak 1995, и др.), а также

выявить существование среди земноводных видов гибридогенного происхождения, что благоприятствовало пересмотру традиционных взглядов на пути видообразования в целом (Весак *et al.*, 1970; Боркин, Даревский, 1980; Даревский, 1986; Berger, 1988 и др.).

Ниже в краткой форме приводится справочная информация по основным современным общебиологическим и специальным (батрахологическим) представлениям, терминам, понятиям и пр., которые имеют прямое или косвенное отношение к исследованиям амфибий и которые используются в данном справочнике-определителе.

Основные видовые концепции

Любое современное исследование в той или иной степени базируется на двух фундаментальных разделах биологии: эволюционной теории и систематике (таксономии). Оба они тесно связаны с комплексом представлений об эволюционно-таксономической категории, каковой является вид. При этом особенность нынешней ситуации заключается в том, что разнообразие видовых концепций (совокупность подходов к решению вопроса «что есть вид?») достигло исключительных размеров. Большинство зоологов принимается биологическая концепция вида, согласно которой «вид является репродуктивным сообществом популяций (репродуктивно изолированных от других), которые занимают специфические ниши в природе» (Mayr, 1982: 273; цит. по Scoble, 1985: 33).

Хотя, кроме биологической концепции, в различное время выдвигались и другие (номиналистическая, эволюционная, филогенетическая, зоогеографическая и др.), но для практического выяснения таксономической принадлежности многие используют морфологическую концепцию вида. В соответствии с ней наблюдаемое разнообразие «...отражает существование ограниченного числа скрытых «универсалий» или «типов», морфологическое сходство служит критерием вида» (Майр, 1974: 20).

Несмотря на широкую популярность, и биологическая, и морфологическая концепции вида характеризуются целым рядом ограничений и сложностей в практическом использовании. Биологическая — трудностью приложимости критерия репродуктивной изоляции. Более того, на некоторых группах земноводных установлено, что представители отдельных таксонов могут более или менее

регулярно гибридизировать между собою. Было также установлено, что для некоторых комплексов такие скрещивания являются необходимыми условием для их нормального существования.

Что же касается морфологической концепции, то в ее использовании сохраняется извечная для систематиков проблема — выяснение величины морфологических отличий соответствующих/не соответствующих видовой степени (Завадский, 1968). Поэтому, принятие решения в некоторых спорных ситуациях о ранге таксономических отличий зависит от той или иной видовой концепции, которой придерживается автор (Писанец, 2002).

Земноводные и эволюционно-таксономические исследования

Ко второй половине XX века в результате применения цитологических (на уровне клетки) методов изучения наземных позвоночных, в том числе и земноводных, у специалистов сложилось представление о том, что для этих животных характерным является наличие двойного или диплоидного набора хромосом. Такой набор имеется в большинстве клеток организма, которые получили название соматических (телесных). При образовании другого типа клеток — половых или гамет (сперматозоидов и яйцеклеток), в них попадает половинное или гаплоидное число хромосом. После слияния двух гамет в развивающейся зиготе вновь восстанавливается диплоидный набор. При этом считалось, что увеличение числа наборов хромосом (полиплоидия) у позвоночных вряд ли возможно, так как это должно приводить к различного рода аномалиям, связанным с нарушениями пола (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Гершензон, 1978 и др.).

Вместе с тем, когда в практических исследованиях по таксономии отдельных групп земноводных начали все шире применять кариологические методы (изучение хромосомных наборов), были обнаружены животные с полиплоидными хромосомными наборами. В Азии такие популяции амфибий впервые были обнаружены в 1976 г. в Киргизии в горах Тянь-Шаня (Мазик и др., 1976). Более широкие исследования группы зеленых жаб (*Bufo viridis complex*) показало, что эти животные обитают во многих горных системах от Западного Туркменистана до Западной Монголии и Западного Китая (Писанец, Щербак, 1979; Крюков и др., 1985; Орлова и др., 1986; Боркин и др., 1988; Wu *et al.*, 1987 и др.). Специальные таксоно-

мические исследования (с применением методов кариологии, биохимии, гибридизации и пр.), показали, что эти животные характеризуются отличиями видового ранга. Более того, было установлено, что хромосомные наборы самцов и самок не различаются, а их полиплоидное происхождение связано с гибридизацией — аллополиплоидией (Писанец, 1978; Межжерин, Писанец 1990; Писанец, 1991).

Согласно последним обзорам (Duellman, Trueb, 1994), среди хвостатых амфибий три вида являются триплоидами ($3n$), а два — тетраплоидами ($4n$). Бесхвостые земноводные характеризуются наличием среди восемнадцати полиплоидов двух видов с октоплоидным набором хромосом ($8n$), одного с гексаплоидным кариотипом ($6n$), четырнадцати тетраплоидов ($4n$) и одного триплоида ($3n$).

Изучение американских амбистом позволило обнаружить у них необычный способ размножения амфибий — гиногенез, форма размножения, при которой проникший в яйцеклетку сперматозоид лишь стимулирует ее развитие, но ядро сперматозоида не сливается с ядром яйца. Этот способ позволял специфическим способом поддерживать генетическую целостность таксона.

Не менее интересные явления были выяснены и среди некоторых европейских бесхвостых амфибий. Так, были обнаружены группы, состоящие из двух «обычных» видов и гибридогенетического таксона. Последний не является результатом обычного скрещивания первых двух видов, так как он свое постоянное существование поддерживает за счет гибридизации с одним из родительских видов. При этом для него характерен специфический процесс образования половых клеток, в результате которого в них избирательно сохраняется набор генов (геном) только одного из родительских видов, а геном второго — элиминируется. Вначале предполагалось, что эти амфибии могут обитать только в присутствии одного из родительских видов, однако были обнаружены регионы, где встречаются популяции из одних гибридогенетических земноводных данного таксона.

Анализ этой и других сходных ситуаций (Dubois, 1991, 1998) позволил утверждать, что подобные группировки организмов не соответствуют понятию «вид» и представляют «эволюционно-таксономическую единицу», для обозначения которой был предложен термин «клептон» (более подробно см. в разделе, посвященном описанию лягушек р. *Pelophylax*). Для других представителей холоднокровных позвоночных (пресмыкающихся), которые размножаются путем партеногенеза (девственное размножение, при котором яйца развиваются без оплодотворения и в популяциях которых самцы отсутствуют), предложена категория

клонон. В фауне Украины такими клононами являются несколько таксонов интродуцированных в Житомирской области скальных ящериц Кавказа.

Внешняя морфология земноводных и определение их таксономического статуса

Следует заметить, что если исследование не носит характера исключительно теоретических изысканий, то обычно первым шагом в его осуществлении является определение объекта исследования — к какому таксону относится тот или иной экземпляр. Для этого существуют справочники-определители, которые, как правило, по внешним морфологическим признакам (иногда сюда присоединяют данные о месте обитания), дают возможность установить систематическую принадлежность животного.

В самом начале определения обычно возникает необходимость убедиться, действительно ли объект изучения относится к земноводным, а не к другим наземным холоднокровным — к рептилиям. Для этого обычно достаточно одного признака — особенностей строения кожных покровов (табл. 1).

Дальнейшее определение производится по дихотомическим ключам — тезам и антитезам, которые представляют собой описания альтернативных состояний признака. Сравнение совпадения (или несовпадения) описания признака с его реальным состоянием дает основание исследователю отнести (или не отнести) объект к тому или иному таксону.

В большинстве работ, связанных с земноводными, используются специальные названия частей тела, с учетом их полового диморфизма, т. е. внешних отличий самцов от самок (табл. 2).

В научных исследованиях обычно применяют специальные термины для обозначения частей тела амфибий и их промеров, предложенных и широко используемых П. В. Терентьевым (Терентьев, 1943, 1950 и др.). Вместе с тем, в различных публикациях можно встретить разные названия и аббревиатуры для одних и тех же признаков (иногда ошибочных), что затрудняет их понимание и применение в практике зоолога-систематика (Orlova, Mazanaeva, 1998; Litvinchuk *et al.*, 1999; Litvinchuk, Borkin, 2000; Куртяк, 2003; Борисовский и др., 2004; Песков, Коцержинская, 2005; Ручин и др., 2006).

Таблица 1. Определение принадлежности животных к классу земноводных или к классу рептилий


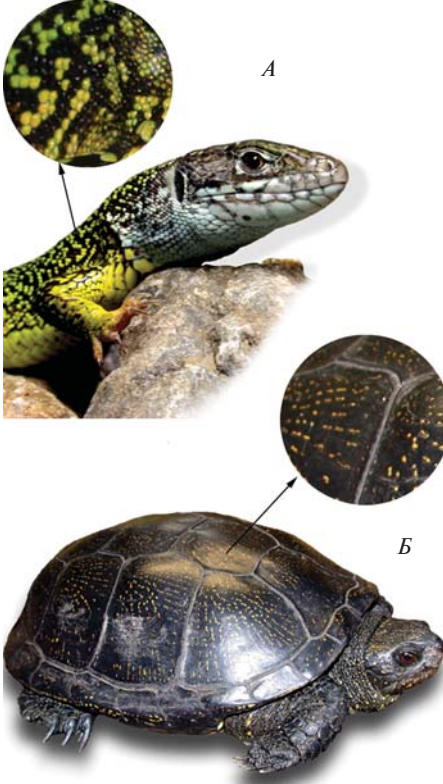
Основные отличия земноводных от пресмыкающихся:	
<p>1 (2) Кожа «голая»: покровы тела без каких-либо кожных или костных образований (чешуя, панцырь) — Земноводные или Amphibia.</p>	<p>2 (1) Тело покрыто чешуей (А) или панцырем (Б) — Пресмыкающиеся или Reptilia.</p>
 <p><i>Рис. 5. Лягушка и макрофотография фрагмента ее кожи</i></p>	 <p><i>Рис. 6. А — Ящерица и макрофотография фрагмента ее кожи; Б — Черепаха и макрофотография фрагмента ее панцыря</i></p>

Таблица 2. Части тела и органы земноводных, наиболее часто используемые для определения



Рис. 7. Парные и непарные внешние звуковые резонаторы у самцов (фото В. Реминного)



Рис. 8. Внешний вид клоаки самки (А) и самца (Б) у тритонов



Рис. 9. Паротиды у камышовой жабы (показаны стрелками)



Рис. 10. Паротиды (1) и костальные борозды (2) саламандры

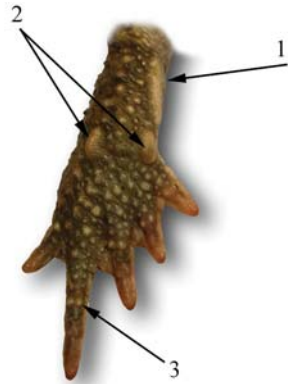


Рис. 11. Задняя лапа камышовой жабы:
1 — складка на предплосне;
2 — внешний и внутренний пяточные бугры; 3 — двойные сочленовые бугорки

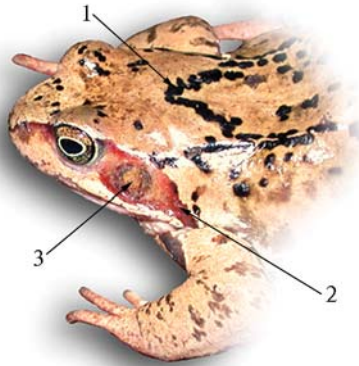


Рис. 14. Травяная лягушка:
1 — Δ-образное пятно или шеврон;
2 — височное пятно;
3 — барабанная перепонка



Рис. 12. Передние лапы самца (слева) и самки (справа) серой жабы

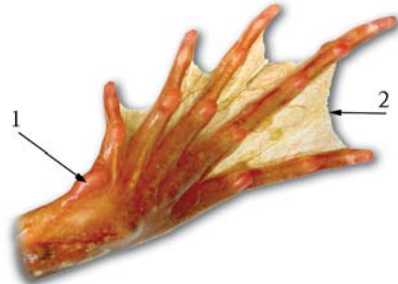


Рис. 13. Задняя лапа травяной лягушки:
1 — пяточный бугор; 2 — плавательная перепонка

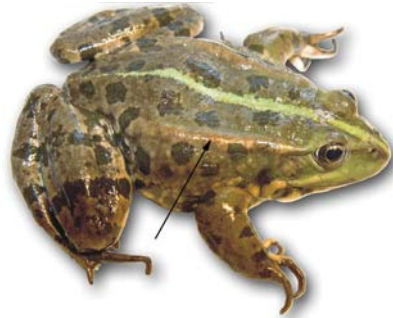


Рис. 15. Озерная лягушка (стрелкой показана спинно-боковая складка)

Ниже предлагаются унифицированные схемы промеров (Табл. 3, рис. 16) и международные (латинские) названия и аббревиатуры этих внешнеморфологических признаков, составленные на основе Международной анатомической номенклатуры (1964) или ее ветеринарного варианта.

Таблица 3. Названия признаков, аббревиатуры и точки для снятия размерных показателей (см. также рис. 16)

Русское название	Латинское название	Аббревиатура	Крайние точки измерения
Хвостатые амфибии			
Длина тела	Longitudo corporis	L.	От конца морды до переднего края клоакальной щели
Длина головы	Longitudo capitis	L. c.	От конца морды до заднего угла челюсти
Ширина головы	Latitudo capitis	Lt. c.	В области окончания ротовой щели (углы рта)
Длина хвоста	Longitudo caudae	L. cd.	От переднего края клоакальной щели до конца хвоста
Длина передней конечности (ноги)	Pes anterior	P. a.	Длина передней ноги от преаксиального основания до кончика самого длинного пальца
Длина задней конечности (ноги)	Pes posterior	P. p.	Длина задней ноги от преаксиального основания до кончика самого длинного пальца.
Расстояние между передними и задними конечностями	Distantia inter extremitem (pedes) anteriore et posteriore	DiE (LiE — в англоязычной литературе)	От основания на туловище передней конечности до основания на туловище задней конечности
Индекс Вольтерсторфа	Index Wolterstorffi	IW (WI — в англоязычной литературе)	Отношение длины передних конечностей к расстоянию между передними и задними конечностями (в процентах)
Бесхвостые амфибии			
Длина тела	Longitudo corporis	L.	От кончика морды до центра клоакального отверстия (животное лежит брюхом на ровной поверхности и придавливается пальцем в области крестца)
Длина головы	Longitudo capitis	L. c.	От кончика морды до верхней точки затылочного отверстия (прощупывать через кожу)
Ширина головы	Latitudo capitis	Lt. c.	В области окончания ротовой щели

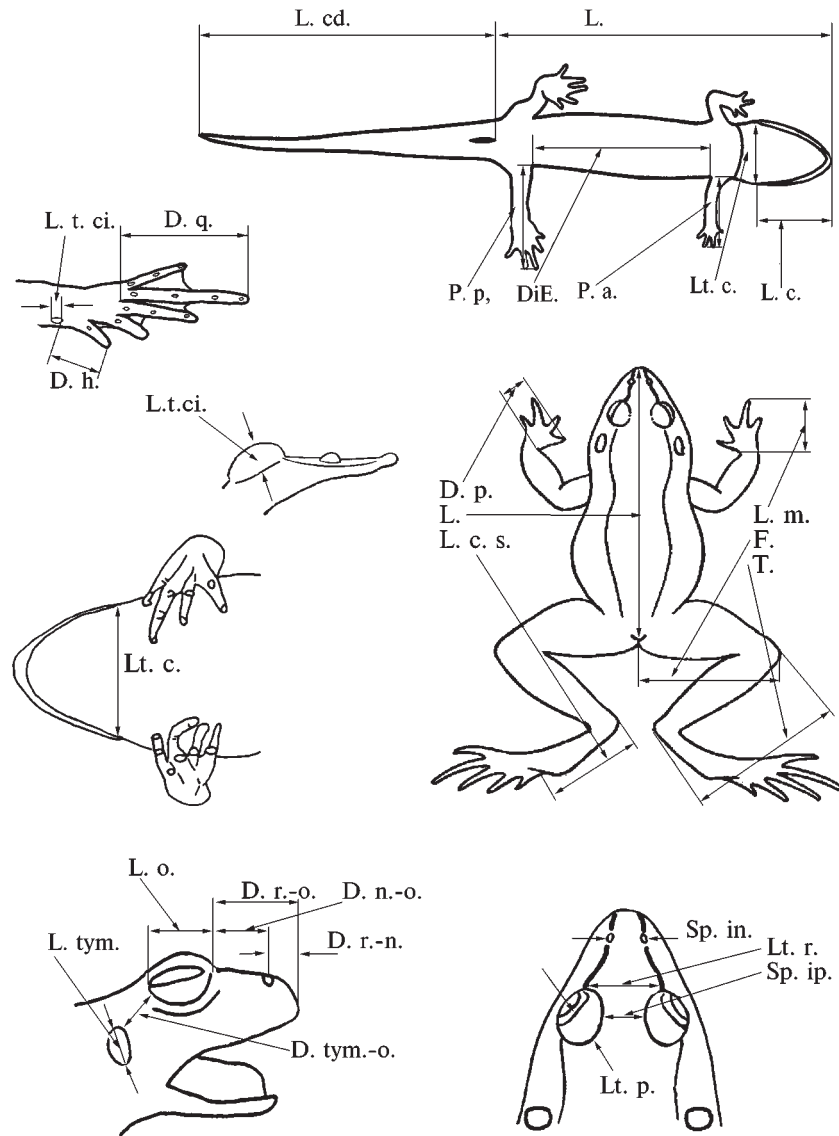


Рис. 16. Схемы основных измерений хвостатых и бесхвостых земноводных (на примере лягушек) по данным разных авторов (Терентьев, 1950; Банников и др., 1977; Mensi et al., 1992) с изменениями и дополнениями

Продолжение таблицы 3

Русское название	Латинское название	Аббревиатура	Крайние точки измерения
Расстояние от глаза до конца морды	Distantia ros-tri-oculi	D. r-o.	От кончика морды до переднего края глаза (нажать пальцем на горло снизу)
Расстояние от ноздри до конца морды	Distantia ros-tri-naris	D. r-n.	От переднего края ноздри до кончика морды
«Ширина рыла» (Дистанция между полосками возле глаз)	Latitudo rostri (Distantia inter fasciae nasali anteoculari obscuriore marginem internae)	Lt. r.	Расстояние между внутренними краями темных носовых полосок у передних краев глаза
Длина глаза	Longitudo oculi	L. o.	Наибольшая горизонтальная длина глаза (нажать пальцем горло снизу)
Промежуток между ноздрями	Spatium internarialis	Sp. in.	Расстояние между ноздрями
Дистанция от ноздри до переднего края глаза	Distantia naris-oculi	D. n.-o.	Расстояние от ноздри до переднего края глаза
Ширина века	Latitudo palpebrae	Lt. p.	Наибольшая ширина верхнего века
Промежуток между веками	Spatium interpalpebralis	Sp. ip.	Наименьшее расстояние между внутренними краями верхних век
Длина барабанной перепонки	Longitudo tympani	L. tym.	Наибольшая длина барабанной перепонки
Расстояние от барабанной перепонки до заднего края глаза	Distantia inter tympanum et posteriorem marginem oculi	D. tym.-o.	Наименьшее расстояние от переднего края барабанной перепонки до заднего края глаза

Продолжение таблицы 3

Русское название	Латинское название	Аббревиатура	Крайние точки измерения
Длина паротиды	Longitudo glandulae parotidis	L. pr.	Наибольшая длина железы вдоль продольной оси тела
Ширина паротиды	Latitudo glandulae parotidis	Lt. pr.	Наибольшая ширина железы перпендикулярно продольной оси тела
Длина передней лапки (кисти)	Longitudo manus	L. m.	От основания 1-го пальца до конца самого длинного пальца
Ширина кисти	Latitudo manus	Lt. m.	Ширина кисти у основания 1-го пальца
Длина первого пальца передней конечности	Digitus pollex	D. p.	Длина первого (внутреннего) пальца передней конечности от проксимального основания (со стороны второго пальца) до дистального конца
Длина бедра	Longitudo femoris	F.	Длина бедра от центра клоакального отверстия до дистального конца бедренной кости (измерять на согнутой конечности!)
Длина голени	Longitudo tibiae	T.	Длина голени (измерять на согнутой конечности!)
Длина дополнительной голени	Longitudo cruris secundaris	L. c. s.	От окончания голени до основания ступни (измерять на согнутой конечности!)
Ширина дополнительной голени	Latitudo cruris secundaris	Lt. c. s.	От дистальной части голени до проксимальной части предплюсны
Длина первого пальца задней ноги	Digitus hallux	D. h.	От дистального основания внутреннего пяточного бугра до конца первого (внутреннего) пальца задней ноги
Длина четвертого пальца задней ноги	Digitus quartus (Longitudo digiti quarti pedis posterioris)	D. q.	Длина четвертого (самого длинного, наружного) пальца задней конечности

Продолжение таблицы 3

Русское название	Латинское название	Аббревиатура	Крайние точки измерения
Длина внутреннего пяточного бугра	Longitudo tuberi calcanei interni	L. t. ci.	Наибольшая длина внутреннего пяточного бугра у его основания
Высота внутреннего пяточного бугра	Altitudo tuberi calcanei interni	A. t. ci. (С. h. в англо-язычной литературе)	Наибольшая высота внутреннего пяточного бугра, измеренная по вертикальной линии от его основания

Земноводные и эволюционно-генетические исследования

Среди многих направлений изучения амфибий, наряду с традиционными (исследования экологии, анатомии, физиологии, этологии и пр.), особое место занимают современные популяционно-генетические работы. Это обусловлено тем, что они часто позволяют лучше понять специфику родственных взаимоотношений в группе, причины существования репродуктивной изоляции и величину генетических отличий, в определенной степени выявить факторы, которые обуславливают изменчивость внешней морфологии, этапы становления таксонов, уровень их обособленности и др.

Как правило, объектом популяционно-генетических исследований земноводных являются популяции этих животных, а предметом — изучение изменчивости их нуклеиновых кислот, белков и фенотипов.

Исследование электрофоретической подвижности белков (электрофорез)

Известно, что наследственная информация сосредоточена в молекулах дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), а основной результат реализации этой информации воплощается в белках. Огромное разнообразие белков обусловлено составом и разным сочетанием их компонентов, которые представлены 20 аминокислотами. Таким образом, отличия в белках в виде разного состава и последовательности аминокислот у представителей разных

популяций указывают на отличия в генах, которые определяют формирование этих аминокислот.

Гены представлены аллелями (аллель — состояние гена), чаще всего ген состоит из двух аллелей. Они могут быть доминантными и/или рецессивными. Их, как правило, обозначают большими (доминантные) и малыми (рецессивные) буквами латинского алфавита (напр. А и а). Если ген состоит из одинаковых аллелей (АА или аа), которые определяют разные состояния признака (например окраска цветка красная или белая), то говорят о гомозиготности организма (или гена). В том случае, когда ген представлен одновременно доминантным и рецессивным аллелями (Аа), то внешне или фенотипически обычно проявляется только доминантный аллель (например, окраска цветка красная), а рецессивный аллель (белый цвет) находится в скрытом состоянии. В этом случае утверждается о гетерозиготном состоянии гена и всего организма по этому гену. Иногда признак определяется разными генами и они могут одновременно проявляться у их носителей (кодминирование). Например, если родители имеют группу крови А и группу крови В, то у их детей может быть кровь группы АВ.

Основные принципы изучения аминокислотного состава для использования этих данных в популяционно-генетических исследованиях заключаются в следующем. Известно, что аминокислоты характеризуются разной молекулярной массой. Если их поместить в специальный раствор (гель) и пропустить через него постоянный ток, то аминокислоты начнут двигаться к тому или иному полюсу. При этом скорость их движения во многом будет зависеть от молекулярной массы. Это означает, что за одно и то же время образцы белков с разной массой пройдут разное расстояние. Поэтому, если животные характеризуются разными наборами генов, то они будут иметь отличия в электрофоретической подвижности их аминокислот (белков). Этот метод часто называют электрофорезом белков.

Изучение электрофоретической подвижности белков позволяет выяснить (рассчитать) целый ряд важных показателей и судить о генотипической изменчивости. Например, высокая гетерозиготность по отдельным локусам (синоним термина «ген»), может указывать на процессы гибридизации. Отличия в общей степени или в уровне гетерозиготности популяций одного и того же таксона (или разных таксонов), будет говорить о различиях в их генотипах.

Электрофорез белков является одним из основных методов для оценки генетических различий популяций. О ней судят по двум

Таблица 4. Показатели генетического сходства и величины различия для популяций с разным уровнем эволюционной дивергенции

Уровни сравнения	I (генетическое сходство)	D (генетическое различие или дистанция Нея)
Локальные популяции	0,970	0,031
Подвиды	0,975	0,230
Виды в стадии становления	0,798	0,226
Виды-двойники	0,563	0,581
Морфологически различные виды	0,352	1,056

показателям: генетическом сходстве (I) и генетическом расстоянии или различии (D). Оба показателя предложил М. Ней (Nei, 1972) и величина генетического расстояния обычно известна как «дистанция Нея».

Величина I варьирует от 0 до 1: от отсутствия одинаковых аллелей, до их равной частоты встречаемости в сравниваемых популяциях. Дистанция Нея (D) изменяется от 0 и более.

Ф. Айала (1984) на основании изучения дрозофил приводит следующие показатели генетического сходства и величины различия для популяций с разным уровнем эволюционной дивергенции (табл. 4).

Аналогичные расчеты для земноводных (саламандры) показали, что для локальных популяций, подвидов, видов и близких родов эти показатели (I и D) соответственно равны около 0,984 и 0,017, 0,836 и 0,181, 0,520 и 0,742 (Айала, 1984).

Среди квакш восточно-азиатского региона дистанция Нея колеблется в пределах 0,012–0,201 между популяциями и 0,596–1,360 между видами (Nishioka *et al.*, 1990, 1992; цит. по Боркин, 2001), у бурых лягушек 0,005–0,182 и 0,260–1,396, зеленых лягушек 0,029–0,177 и 0,293–0,838 на уровне популяций и на уровне видов соответственно.

В группе гребенчатых тритонов эти же показатели изменяются в пределах 0,000–0,003 и 0,443–1,013 (Litvinchuk *et al.*, 1994).

Исследование количества ядерной ДНК и анализ ее нуклеотидных последовательностей.

Еще один метод, используемый в изучении земноводных, основывается на сравнении количества ядерной ДНК у представителей разных популяций или таксонов. Обычно в этом направлении используется два подхода. Первый заключается в определении у исследуемых животных абсолютных показателей массы ядерной ДНК («размер генома») в единицах веса — пикограммах ($1 \text{ пг} = 10^{-12} \text{ г}$). Сущность другого состоит в сравнении количества ядерной ДНК животных изучаемого таксона с представителями реперного вида, количество ядерной ДНК которого было определено ранее и которое принимается за единицу (100%).

В качестве первого примера можно указать на результаты сравнения размера генома в семействе саламандр и углозубов в абсолютных единицах. Оно показало, что среди 22 видов первого семейства объем варьирует от 50,7 до 98,0 пг (здесь и далее масса приводится на ядро одной клетки), а среди трех видов в семействе углозубов от 54,3 до 109,4 пг. Было также установлено, что между видами одного и того же рода средние различия составляют около 6,7%, между подвидами 3,8%, между популяциями в пределах подвида около 1% (Литвинчук и др., 2001). Вместе с тем, различия между подвидами в отдельных таксонах могут достигать несколько больших величин (например, у обыкновенных тритонов в среднем 4,3%, у саламандр *S. salamandra* около 8%).

Изучение изменчивости генома вторым способом, при котором в качестве репера брали клетки иглистого тритона (*Pleurodeles waltl*), показало, что у всех популяций гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*), размер генома колебался в среднем от 1,107 до 1,110, тритона Карелина (*T. karelinii*) от 1,229 до 1,262. Следует также подчеркнуть, что в варьировании количества ядерной ДНК была обнаружена географическая изменчивость, а также отличия в этом показателе между личинками и животными, прошедшими метаморфоз.

У американских бесхвостых амфибий (*Odontophrynus americanus*) тетраплоидные популяции характеризуются количеством ядерной ДНК в 7,1 пг, а диплоидные — только в 3,6 пг. Вместе с тем, положительная корреляция между количеством хромосом и ДНК наблюдается не всегда. Например, три вида саламандр рода *Taricha* имеют диплоидный набор в 22 хромосомы и количество ядерной ДНК, равное 56–60 пг, а пять видов темных саламандр (род



Рис. 17. Икра диплоидной *Bufo viridis* (сверху) и тетраплоидной *B. danatensis* (снизу) жаб.

Desmognathus), у которых диплоидный набор больше и достигает 28 хромосом, характеризуются размером генома в 30–40 пг (Duellman, Trueb, 1994).

Отдельно следует отметить факт укрупнения размеров клеток с увеличением их плоидности, т. е. с увеличением количества ядерной ДНК (Писанец, 1987). Такие отличия четко видны при сравнении размеров икры (яйцеклеток) диплоидного (*Bufo viridis*) и тетраплоидного (*B. danatensis*) видов зеленых жаб (рис. 17). Количество ядерной ДНК у первых колеблется в пределах 11,42–14,01, у вторых 23,60–25,36 пг (Borkin *et al.*, 1986a).

Анализ нуклеотидных последовательностей ДНК начали разрабатывать сравнительно недавно, но это направление оказалось достаточно перспективным для решения многих вопросов, включая выяснение родственных отношений на самых разных уровнях. Из двух типов ДНК, которые физически находятся в двух клеточных структурах — в ядре (ядерная ДНК) и в митохондриях (митохондриальная ДНК), изучение митохондриальной ДНК пользуется все большей популярностью в связи с ее уникальными характеристиками, в том числе материнским типом наследования.

Обычно при использовании ДНК для выяснения систематических взаимоотношений таксонов высокого ранга (выше родового уровня), сравнение осуществляется на относительно консервативных генах, т. е. генах, характеризующихся невысокой изменчивостью (напр. гены цитохромоксидазы). Средне-консервативные гены (напр. гены цитохрома b, 12S, 16S рРНК) используются для решения филогенетических вопросов на видовом и родовом уровнях. Например, при выяснении систематических взаимоотношений зеленых лягушек с о. Кипр и соседних материковых участков южной

Турции и западной Сирии для анализа использовались митохондриальные гены ND3 и 12S рРНК (Plötner *et al.*, 2001). Было показано, что лягушки из двух регионов отличаются по 2,8–4,1% проанализированных последовательностей нуклеотидов. Одно из преимуществ этого метода состоит в том, что полученные результаты легко использовать для дальнейшего статистического анализа, так как они не требуют своей субъективной оценки в виде взвешивания значимости признака.

Вместе с тем следует заметить, что в отличие от двух первых методов, исследования с привлечением результатов анализа ДНК часто характеризуются большей «закрытостью» для зоологов. Это связано с тем, что в подобных работах, как правило, представлены не сами первичные данные, а их интерпретации, а в случаях приведения исходных результатов, их анализ требует специальной подготовки в области молекулярной генетики.

Систематический список земноводных Украины

Последние десятилетия характеризуются чрезвычайным усилением внимания к вопросам филогенетических взаимоотношений амфибий и их систематике. В значительной степени это обусловлено открытиями, достигнутыми с применением методов кариологии, электрофоретическим исследованием белков, данными анализа ДНК, более совершенными способами обработки материалов по изменчивости морфологических признаков и результатов гибридизации.

Эти подходы привели к интереснейшим открытиям в биологии, как, например, необычайного способа возникновения новых таксонов путем гибридизации разных видов (Berger, 1967, 1968, 1970). Выяснилось также, что такие таксоны (*Pelophylax esculentus*, *Pelophylax grafi*) свою целостность поддерживают путем скрещивая с одним из родительских видов, хотя известны популяции, представленные только гибридными животными (Plötner *et al.*, 1994).

Использование методов цитогенетики показало наличие у высокогорных жаб Киргизии тетраплоидии (Мазик и др., 1976), а позже позволило сделать вывод о реальности формирования новых видов у амфибий путем гибридизации и полиплоидии (Писанец, 1978, 1991). Последующими исследованиями были обнаружены не только тетраплоидные жабы с кариотипом из 44 хромосом ($4n = 44$),

но и триплоидный ($3n = 33$) вид со своеобразным способом образования половых клеток (Stöck *et al.*, 2002).

Естественно, что эти и многие другие события привели к попыткам построения системы амфибий на основе сочетания новых (молекулярных) и традиционных (анатомо-морфологических и др.) методов. Подобные изменения во взглядах на таксономию земноводных (которые входят в состав фауны Украины), частично уже были отражены в двух публикациях (Писанец, 2005, 2006).

Однако выход в свет новой обширной работы, посвященной систематике земноводных в объеме мировой фауны (Frost *et al.*, 2006), требует внесения в предложенный ранее систематический список амфибий Украины некоторых корректив. Такой список приводится ниже.

Систематический список земноводных Украины

Класс Amphibia

Подкласс *Batrachia* Latreille, 1800

Отряд хвостатые — *Caudata* Fischer von Waldheim, 1813

Семейство саламандровые — *Salamandridae* Goldfuss, 1820

Подсемейство *Salamandrinae* Goldfuss, 1820

Род саламандра — *Salamandra* Laurenti, 1768

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

Подсемейство *Pleurodelinae* Bonaparte, 1839

Род малый (гладкий) тритон — *Lissotriton* Bell, 1838

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

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

Род средний тритон — *Mesotriton* Bolkay, 1927

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

Род крупный тритон — *Triturus* Rafinesque, 1815

Тритон гребенчатый — *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768).

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

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

- Отряд бесхвостые — Anura Fischer von Waldheim, 1813
- Семейство жерлянки — Bombinatoridae Gray, 1825
- Род жерлянка — *Bombina* Oken, 1816
- Краснобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761).
- Желтобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758).
- Семейство чесночницы — Pelobatidae Bonaparte, 1850
- Род чесночница — *Pelobates* Wagler, 1830
- Обыкновенная чесночница — *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768).
- Семейство квакши — Hylidae Rafinesque, 1815
- Подсемейство Hylinae Rafinesque, 1815
- Род квакша — *Hyla* Laurenti, 1768
- Квакша обыкновенная — *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758).
- Семейство жабы — Bufonidae Gray, 1825
- Род жаба — *Bufo* Laurenti, 1768
- Комплекс серых жаб — *Bufo bufo* complex
- Серая или обыкновенная жаба — *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758).
- Комплекс зеленых жаб — *Bufo viridis* complex
- Зеленая жаба — *Bufo viridis* Laurenti, 1768.
- Жаба камышовая — *Bufo calamita* Laurenti, 1768.
- Семейство лягушки — Ranidae Rafinesque, 1814
- Род бурая (травяная) лягушка — *Rana* Linnaeus, 1758
- Остромордая лягушка — *Rana arvalis* Nilsson, 1842.
- Прыткая лягушка — *Rana dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1838.
- Травяная лягушка — *Rana temporaria* Linnaeus, 1758.
- Род зеленая (водная) лягушка — *Pelophylax* Fitzinger, 1843
- Озерная лягушка — *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771.
- Съедобная лягушка — *Pelophylax esculentus* Linnaeus, 1758.
- Прудовая лягушка — *Pelophylax lessonae* Camerano, 1882.

Следует подчеркнуть, что при составлении приведенного списка земноводных Украины взгляды Д. Фроста с соавт. (Frost *et al.*, 2006) на таксономическое положение отдельных видов учтены лишь частично. Так, эти авторы предлагают считать камышовую, зеленую и серую жабы представителями трех отдельных родов: *Epidalea* Cope, 1865, *Pseudepidalia* Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, De S6, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, Wheele, 2006 и *Bufo* Laurenti, 1768 соответственно.

Мнение о необходимости рассматривать каждый из этих видов жаб в рамках отдельных родов в значительной степени связано с представлениями авторов о монофилетичности таксонов (Frost *et al.*, 2006). Однако оно вряд ли может считаться абсолютно правильным, так как возникновение новых видовых комплексов и видов путем гибридизации или гибридогенеза подтверждается многими фактами (Berger, 1964, 1968; Писанец, 1978; Межжерин, Писанец, 1990; Писанец, 1991).

Таким образом, до появления более убедительных доказательств о ранге различий между этими видами (если таковые будут добыты впоследствии), их следует все же рассматривать в рамках одного рода (*Bufo*), но в составе разных видовых комплексов (или видовых групп): комплекса серых жаб (*Bufo bufo* complex) и комплекса зеленых жаб (*Bufo viridis* complex).

Такая точка зрения была аргументирована еще в 1972 году (Inger, 1972) на основании анализа 43 видов жаб мировой фауны с привлечением 34 признаков, из которых 23 представляли особенности строения скелета, 4 — мышечную систему, 5 — внешнюю морфологию и 2 — голосовой аппарат.

Вместе с тем, следует согласиться с мнением авторов об отличиях зеленых и бурых лягушек не на подродовом уровне, как это отмечалось ранее (Dubois, 1998; Писанец, 2006), а на уровне отдельных родов — *Pelophylax* Fitzinger, 1843 и *Rana* Linnaeus, 1758.

Таблицы для определения земноводных Украины

**Таблица 5. Определение отрядов
(по особям, прошедшим метаморфоз).**

1 (2) Хвост у взрослых животных имеется	2 (1) Хвост у взрослых животных отсутствует
Отряд хвостатые земноводные — <i>Caudata Fischer von Waldheim, 1813</i> (в фауне Украины одно семейство: саламандровые — <i>Salamandridae Goldfuss, 1820</i>)	Отряд бесхвостые земноводные — <i>Anura Fischer von Waldheim, 1813</i> (в фауне Украины 5 семейств: 1) семейство жабы — <i>Bufo nidae Gray, 1825</i> ; 2) семейство жерлянки — <i>Bombinatoridae Gray, 1825</i> ; 3) семейство чесночницы — <i>Rebolatidae Boulenger, 1882</i> ; 4) семейство квакши — <i>Hylidae Gray, 1825</i> ; 5) семейство лягушки — <i>Ranidae Rafinesque, 1814</i>).

Таблица 6. Определение родов семейства саламандровых Украины

1 (2) Хвост у взрослых животных в поперечном сечении округлый	2 (1) Хвост у взрослых животных в поперечном сечении уплощённый
--	--



Рис. 18. Хвост саламандры

Подсемейство *Salamandrinae Goldfuss, 1820*
1 род саламандра — *Salamandra Laurenti, 1768*
1 вид: саламандра пятнистая — *Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758)*.



Рис. 19. Хвост тритона

Подсемейство *Pleurodelinae Bonaparte, 1839*
3 рода:
1) Род малый (гладкий) тритон — *Lissotriton Bell, 1839*
2) Род средний тритон — *Mesotriton Volkay, 1927*
3) Род крупный тритон — *Triturus Rafinesque, 1815*

Отличительные признаки пятнистой саламандры — *Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758)*. Животные с массивной головой и широким туловищем, округлым в поперечном сечении; хвост короче тела. Позади глаз расположены выступающие удлинённые околоушные железы — паротиды. На передних конечностях по 4 пальца, на задних — по 5. Тело сегментировано 10–12 костальными бороздами, которые имеются и на хвосте. Сверху на интенсивно-черном фоне яркие желто-оранжевые пятна, форма и расположение которых изменчивы. Размеры тела (туловище с хвостом) около 140–180 мм.

Таблица 7. Определение родов тритонов Украины

1 (2, 3) Тритон мелких размеров: средняя длина вместе с хвостом 50–100 мм. Род малый (гладкий) тритон — <i>Lissotriton Bell, 1839</i> . 2 вида.	2 (1, 3) Тритон средних размеров: длина тела вместе с хвостом около 60–110 мм. Почти полное отсутствие у самцов в брачный период гребня, сочетается с яркой и контрастной окраской всего тела, при этом на боках туловища обычно хорошо видны темные с голубой отгорочкой пятна. Самки раскрашены не столь ярко и им присуща некоторая мраморность рисунка. Род средний тритон — <i>Mesotriton Volkay, 1927</i> . 1 вид: альпийский тритон — <i>Mesotriton alpestris (Laurenti, 1768)</i>	3 (2, 1) Тритон крупных размеров: средняя длина вместе с хвостом 110–130 мм. Род крупный тритон — <i>Triturus Rafinesque, 1815</i> . 3 вида.
--	--	---

Таблица 8. Определение мелких (гладких) тритонов
рода *Lissotriton* Bell, 1839

1 (2) У самцов в брачный период хвост заканчивается хорошо выраженным нитевидным отростком, тело в поперечном сечении квадратно-округлое, спинной гребень практически не развит, в окраске спины и боков преобладают оливково-коричневатые тона, окраска брюха оранжевая, как правило, без тёмных пятен. Карпатский тритон — *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880).



Рис. 20. Хвост самца карпатского тритона (*Lissotriton montandoni*)

2 (1) Нитевидный отросток отсутствует, тело округлой в поперечном сечении формы, у самцов в брачный период развит спинной гребень, который переходит на хвост без перерыва у его основания. Брюхо обычно с темными пятнами, с обеих сторон головы хорошо различимы продольные тёмные полосы. Обыкновенный тритон — *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758).



Рис. 21. Голова обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris*)



Рис. 22. Голова альпийского тритона (*Mesotriton alpestris*)

Отличительные признаки альпийского тритона — *Mesotriton alpestris* (Laurenti, 1768).

Окраска самцов, особенно в брачный период, яркая, на боках туловища обычно хорошо видны темные с голубой отторочкой пятна, брюхо оранжевого цвета, как правило, без чёрных пятен, спинной гребень в виде небольшой кожистой складки, окраска самки не столь яркая. Карпаты.

Таблица 9. Определение крупных тритонов
рода *Triturus* Rafinesque, 1815

1 (2, 3) Тело стройное, удлиненное, W1 у самцов менее 54,0%, у самок менее 46,2%, количество туловищных позвонков 17 или 18 (здесь и далее указано модальное число), брюхо обычно ярко-оранжевое, белые крапинки по бокам туловища немногочисленны, горло тёмное с белыми крапинками. Дельта Дуная, низменности Закарпатья, устье Днепра, возможно есть на юге Николаевской обл. Дунайский тритон — *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu, 1903)

2 (1, 3) Тело короткое, коренастое, W1 у самцов более 67,1%, у самок более 59,2%, количество туловищных позвонков 14, брюхо и горло желтого цвета с темными пятнами, белые крапинки по бокам туловища многочисленны. Горная часть Крыма. Тритон Карелина — *Triturus karelinii* (Strauch, 1870)

3 (1, 2) Тело короткое, коренастое, W1 у самцов 54,0–63,69%, у самок 46,2–53,89%, количество туловищных позвонков 16, горло темного или желтоватого оттенка с белыми крапинками, белые крапинки по бокам туловища многочисленны. Лесная и частично лесостепная зоны Украины. Гребенчатый тритон — *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768).



Рис. 23. Голова дунайского тритона (*Triturus dobrogicus*)



Рис. 24. Голова тритона Карелина (*Triturus karelinii*)



Рис. 25. Голова гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*)

Таблица 10. Определение семейств и родов бесхвостых амфибий Украины

1 (2) Зубы на верхней челюсти отсутствуют (проверить пинцетом или пальцем), хорошо развиты паротиды.	2 (1) Зубы на верхней челюсти присутствуют, паротиды развиты слабо или отсутствуют.
1 семейство жабы — Bufonidae Gray, 1825,	4 семейства:
1 род жаба — <i>Bufo</i> Laurenti, 1768.	1) семейство жерлянки — Bombinatoridae Gray, 1825, 1 род жерлянка — <i>Bombina</i> Oken, 1816;
	2) семейство чесночницы — Pelobatidae Boulenger, 1882, 1 род чесночница — <i>Pelobates</i> Wagner, 1830;
	3) семейство квакши — Hylidae Gray, 1825, 1 род квакша — <i>Hyla</i> Laurenti, 1768;
	4) семейство лягушки — Ranidae Rafinesque, 1814, 2 рода лягушек — <i>Rana</i> Linnaeus, 1758 и <i>Pelophylax</i> Fitzinger, 1843.

Таблица 11. Определение видов жаб Украины

1 (2, 3) В окраске спинной стороны тела преобладают коричневые и серые оттенки. Складка на предплюсне отсутствует, на третьем сочленении самого длинного пальца задней ноги два сочленовных бугорка. Лесная и лесостепная зоны. Серая или обыкновенная жаба — <i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758)	2 (1, 3) В окраске спинной стороны тела преобладают зеленые оттенки при обычно выраженных темных пятнах. На предплюсне развита кожистая складка, на третьем сочленении самого длинного пальца задней ноги один сочленовный бугорок. Степная зона и биотопы открытых пространств в лесной и лесостепной зонах. Жаба зеленая — <i>Bufo viridis</i> Laurenti, 1768	3 (1, 2) В окраске спинной стороны тела преобладают зеленые тона при обычно хорошо выраженной желтой продольной светлой полосе. На предплюсне развита кожистая складка, на третьем сочленении самого длинного пальца задней ноги два сочленовных бугорка. Открытые участки в Полесье и лесной зоне Западной Украины. Жаба камышовая — <i>Bufo calamita</i> Laurenti, 1768
--	--	--



Рис. 26. Задняя лапа серой или обыкновенной жабы (*Bufo bufo*) (стрелками показаны двойные сочленовные бугорки)



Рис. 27. Задняя лапа зеленой жабы (*Bufo viridis*) (стрелками показаны одинарный сочленовный бугорок и складка на предплюсне)



Рис. 28. Задняя лапа камышовой жабы (*Bufo calamita*) (стрелками показаны двойные сочленовные бугорки и складка на предплюсне)

Таблица 12. Определение видов жерлянок Украины

Основным отличительным признаком жерлянок от других бесхвостых Украины является треугольный зрачок и яркая окраска брюшной стороны (красные или желтые оттенки)



Рис. 29. Зрачок жерлянок (*Bombina*)

1 (2) Окраска брюха желтая с темными пятнами неправильной формы. Спинные бугорки с острыми темными шипиками. Желтобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758).

2 (1) Окраска брюха черная с красно-оранжевыми пятнами неправильной формы. Спинные бугорки округлые. Краснобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761).



Рис. 30. Брюшная сторона и спинные бугорки желтобрюхой жерлянки (*Bombina (B.) variegata*)



Рис. 31. Брюшная сторона и спинные бугорки краснобрюхой жерлянки (*Bombina (B.) bombina*)

Диагностические признаки обыкновенной чесночницы.

Основным отличительным признаком чесночниц от других бесхвостых Украины является вертикальный зрачок и большой лопатообразный ороговевший пяточный бугор. 1 вид: обыкновенная чесночница — *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)



Рис. 32. Основные отличительные признаки обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*): размеры пяточного бугра и вертикальный зрачок (А — задняя конечность, Б — макрофотография фрагмента задней конечности с пяточным бугром, В — голова чесночницы).

Диагностический признак обыкновенной квакши.



Рис. 33. Передняя лапа обыкновенной квакши (*Hyla arborea*).

Основной отличительный признак квакш от других бесхвостых Украины заключается в расширенных (в своеобразные «диски») кончиках пальцев; окраска тела спинной стороны тела изменчива, но обычно преобладают зеленые тона. 1 вид: Квакша обыкновенная — *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758).

Таблица 13. Определение родов лягушек Украины

1 (2) В окраске спинной стороны преобладают коричневые тона, обычно есть темная полоса, проходящая по глазу и барабанной перепонке, на спинной стороне в области лопаток часто развито Λ-образное темное пятно. Род бурая (травяная) лягушка — *Rana* Linnaeus, 1758

2 (1) В окраске спинной стороны преобладают зеленые тона, часто есть светлая спинная полоса и темные пятна. Род зеленая (водная) лягушка — *Pelophylax* Fitzinger, 1843



Рис. 34. Передняя часть тела бурой (травяной) лягушки рода *Rana*



Рис. 35. Общий вид зеленых (водных) лягушек рода *Pelophylax*

Таблица 14. Определение бурых лягушек Украины

1 (2, 3) Пяточный бугор высокий, брюхо без пятен. У самцов есть внутренние резонаторы. Остромордая лягушка — *Rana arvalis* Nilsson, 1842.

2 (1, 3) Пяточный бугор низкий, брюхо пятнистое. У самцов есть внутренние резонаторы. Травяная лягушка — *Rana temporaria* Linnaeus, 1758

3 (1, 2) Брюхо без пятен, резонаторы у самцов отсутствуют. Голени очень длинные, если задние конечности вытянуть по направлению к голове, то голеностопное сочленение заходит за конец морды. Прыткая лягушка *Rana dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1838.



Рис. 36. Нижняя часть ступни остромордой (*Rana arvalis*, слева) и травяной лягушек (*Rana temporaria*, справа)



Рис. 37. Брюшная сторона тела остромордой (*Rana arvalis*, слева) и травяной (*Rana temporaria*, справа) лягушек



Рис. 38. Относительная длина задних конечностей бурых лягушек: слева — прыткая лягушка (*Rana dalmatina*), в центре — остромордая, (*R. arvalis*), справа — травяная (*R. temporaria*) (по Fuhn, 1960)

Таблица 15. Определение зеленых лягушек Украины

1 (2, 3) Лягушки крупных размеров, длина тела в среднем 66–92 мм, пяточный бугор (здесь и далее показан стрелкой), по сравнению с другими таксонами зеленых лягушек низкий (здесь и далее показан стрелкой). Озерная лягушка — *Pelophylax ridibundus*

2 (1,3) Лягушки средних размеров, длина тела в среднем 49–86 мм, высота пяточного бугра, по сравнению с другими таксонами зеленых лягушек, носит промежуточный характер. Съедобная лягушка — *Pelophylax esculentus*

3 (1, 2) Лягушки больших размеров, длина тела в среднем 58–66 мм, пяточный бугор, по сравнению с другими таксонами зеленых лягушек высокий. Прудовая лягушка — *Pelophylax lessonae*

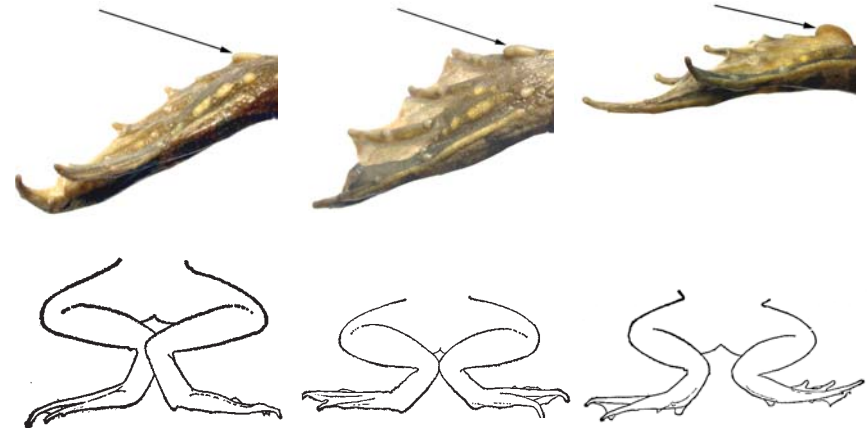


Рис. 39. Пяточный бугор озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) и схема расположения ее задних конечностей (относительная длина бедра и голени)

Рис. 40. Пяточный бугор съедобной лягушки (*Pelophylax esculentus*) и схема расположения ее задних конечностей (относительная длина бедра и голени)

Рис. 41. Пяточный бугор прудовой лягушки (*Pelophylax lessonae*) и схема расположения ее задних конечностей (относительная длина бедра и голени)

ОТРЯД ХВОСТАТЫЕ — CAUDATA FISCHER VON WALDHEIM, 1813

Представители отряда (его другое название: Urodela [греч.] — хвостатые) отличаются от других земноводных удлинённым телом и наличием у послеметаморфозных животных хвоста. Размеры тела варьируют примерно от 30 мм до почти 2 м. Поверхность туловища обычно сегментирована кольцеобразными вдавлениями, так называемыми костальными бороздами (рёберными бороздками). Большинство этих амфибий имеют две пары конечностей. На передних конечностях по 4 пальца, на задних — по 5 или по 4. У некоторых видов (семейства Amphiumidae и Sirenidae) конечности рудиментарны или отсутствуют. Земноводным этого отряда также свойственно отсутствие полости среднего уха и барабанной перепонки. Представители отдельных групп хвостатых характеризуются внешним оплодотворением (сем. Strytobranhidae, Nupobiidae, вероятно, Sirenidae и некоторые другие). Другим присуще внутреннее оплодотворение, при котором самцы откладывают сперматофоры, а самки захватывают их краями клоаки. Предковая специфическая черта размножения состояла в откладывании яиц в воду, где и происходило развитие личиночной стадии. Однако многие виды характеризуются прямым развитием, при котором яйца откладывают во влажных местах, и эмбрионы проходят личиночную стадию внутри яйца. По внешнему виду личинки сходны со взрослыми животными, но в отличие от них обычно имеют внешние жабры. Вместе с тем, такие признаки могут быть и у взрослых животных, что указывает на особенности эволюции (педогенез) этих групп. О специфике их внешней морфологии свидетельствует не только наличие внешних жабр у половозрелых животных (напр. у представителей сем. Proteidae, Sirenidae), но и одновременное отсутствие у них глазных век и настоящих зубов, которые обычно имеются у взрослых хвостатых. В отличие от личинок бесхвостых, скелет личинок хвостатых состоит не из хряща, а из костной ткани, у них есть зубы (хотя по своему строению они

отличаются от зубов взрослых). Хвостатые земноводные представлены 10 семействами, 60 родами и более 515 видами. Распространение большинства связано, в основном, с северным полушарием, при этом немало видов обитает в Центральной и Южной Америке (в частности некоторые группы безлегочных саламандр, сем. Plethodontidae). В фауне Украины представлено только одно семейство — саламандровые (Salamandridae).

Семейство саламандровые — Salamandridae Goldfuss, 1820

Обитают в умеренных широтах Европы и Азии (до Гималаев и юга Вьетнама), в северо-западной Африке, на востоке и западе Северной Америки.

Позвонки задневогнутые, зубы имеются в верхней и нижней челюстях. На небной части верхней челюсти расположены два изогнутых ряда небных зубов. Саламандры характеризуются обычно небольшими или средними размерами (ок. 120–200 мм) и имеют гладкую или зернистую кожу. Многие имеют специфические кожные железы, расположенные на верхней части головы на границе с туловищем. Такие железы (паротиды) продуцируют достаточно сильный нейротоксичный секрет.

Для этих амфибий свойственно большое разнообразие в приуроченности к водоемам. Так, среди них есть виды, связанные с водоемами только в сезон размножения (напр., кавказские саламандры, род *Mertensiella*), хотя другие являются полностью водными (напр., тритоны рода *Pachytriton*).

Брачное поведение довольно сложное и обычно включает длительный ритуал, проявляющийся в разнообразных действиях обоих партнеров. Оплодотворение внешнее или внутреннее. Как уже говорилось, в первом случае самцы откладывают сперматофоры и самка захватывает их краями клоаки, а во втором происходит сближение клоак самца и самки, далее сперматофоры попадают в семяприемники самки, где осуществляется оплодотворение яиц. После спаривания яйца откладываются в водоемы.

В одних участках ареала оплодотворенные яйца развиваются в яйцеводах, в других самки «откладывают» вполне развитых личинок в воду; известны также популяции, в которых самки «рожают»

полностью завершивших метаморфоз молодых особей (это характерно для альпийской саламандры *Salamandra atra*).

Семейство объединяет 18 родов (подсем. Salamandrinae — 4, подсем. Pleurodelinae — 14 родов) и насчитывает около 60 видов.

ПОДСЕМЕЙСТВО SALAMANDRINAE GOLDFUSS, 1820 РОД САЛАМАНДРА — *SALAMANDRA* LAURENTI, 1768

Один из 15 родов семейства, насчитывающий 6 видов, населяющих Европу, Северную Африку и Ближний Восток. Для животных характерны достаточно крупные паротиды, относительно короткий и круглый в сечении хвост, отсутствие спинного гребня. Небные зубы в виде двух продольных S-образных рядов. В фауне Украины один вид.

Пятнистая или огненная саламандра — *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758)

Описание. Животные характеризуются массивной округлой головой, широким туловищем, округлым в сечении хвостом; хвост короче тела. Глаза большие, выпуклые, позади них расположены выступающие удлиненные околоушные железы — паротиды. На передних конечностях по 4 пальца, на задних — по 5. Плавательные перепонки отсутствуют. Тело сегментировано 10–12 костальными бороздами, которые имеются и на хвосте (рис. 42). Небные зубы расположены в виде двух S-образно изогнутых рядов, образуя бокаловидную фигуру.

Окраска тела сверху интенсивно-черного цвета с яркими желтыми или желто-оранжевыми пятнами, брюхо однотонно-черных или коричневатых тонов. Форма и расположение пятен достаточно изменчивы. Общие размеры тела (длина туловища с хвостом) саламандр могут составлять 140–180 мм.

Половой диморфизм выражен в более выпуклой форме клоаки самцов (более четко проявляется в брачный период), в некоторых пропорциях тела и в несколько более крупных размерах самок. Так, длина тела вместе с хвостом самцов карпатских популяций в среднем составляет около 155 мм, а самок — 164 мм (Щербак, Щербань, 1980).



Рис. 42. Пятнистая саламандра — *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) и ее биотоп (Закарпатская обл., Межгорский р-н)

Обитает на большей части Западной Европы (Grossenbacher, 1997a, b; Veith, 1997), занимает почти весь Иберийский полуостров (частично исключая его юго-восток), на север доходит примерно до самого севера Германии и Польши, далее на восток граница идет по восточному Прикарпатыю, имеется на большей части Балканского полуострова.

Обыкновенная саламандра, судя по результатам изучения этих животных на молекулярном уровне, реколонизовала Центральную Европу после окончания оледенений. Источником такой реколонизации стали два независимых источника: один на Иберийском полуострове, второй — на Балканах (Steinfartz *et al.*, 2000). В Польше вид известен с плиоцена (Sanchiz *et al.*, 1979).

Из 14 подвидов этого вида в Европе встречаются *Salamandra s. salamandra*, *S. s. alfredschmidti*, *S. s. almanzoris*, *S. s. bejarae*, *S. s. bernardezi*, *S. s. crespoi*, *S. s. fastuosa*, *S. s. gallaica*, *S. s. longirostris*, *S. s. morenica*, *S. s. giglioli*, *S. s. terrestris*, *S. s. weneri*, *S. s. beschkovi* (таксономический статус двух последних нуждается в уточнении) (Veith, 1997; Kohler, Steinfartz, 2006). Следует также отметить, что

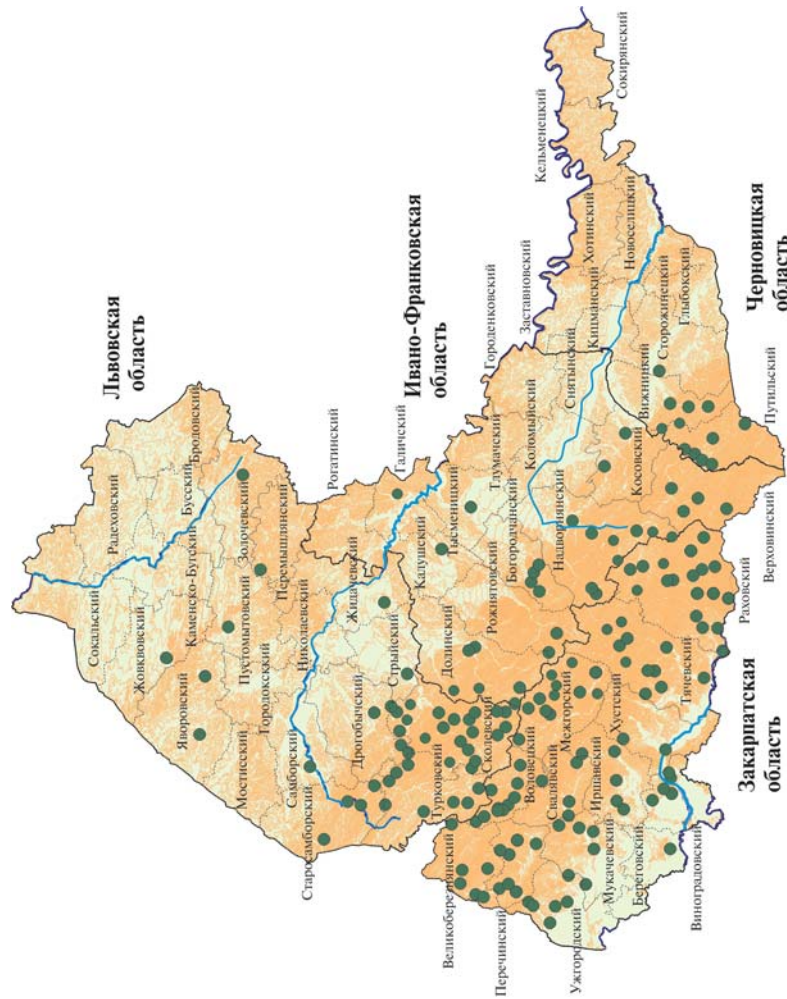


Рис. 43. Распространение пятнистой саламандры в Украине
(по Писанец и др., 2005)

некоторые авторы, базируясь на данных электрофоретического анализа белков, считают, что отличия саламандры о. Корсика достигают видового уровня и здесь распространена корсиканская саламандра *Salamandra corsica* (Veith, 1997).

В Украине обитают саламандры номинативного подвида.

Распространение и изменчивость. В Украине встречается в Закарпатье и в некоторых районах прикарпатских областей (Львовской, Черновицкой, Ивано-Франковской). Сведения об отдельных находках этих животных в более восточных регионах Украины (Волынская, Житомирская, Киевская, Днепропетровская обл.), скорее всего касаются животных, выпущенных на волю или убежавших из террариумов (рис. 43).

Саламандры обитают в высотном поясе от 200 до 1500 м, обычно связаны с биотопами достаточно увлажненных лесных участков, чаще всего лиственных, смешанных и, реже, хвойных (рис 42). Известны находки в горах и за пределами лесной зоны (на полонинах), однако, учитывая то обстоятельство, что эти находки были сделаны обычно не далее 200–400 м от границы леса, наличие саламандры свидетельствует, скорее всего, о существовании здесь леса в прошлом (Татаринов, 1950).

Данные об изменчивости окраски и рисунка *S. salamandra* в Украине ограничены, хотя выделение многих подвидов в Западной Европе связано именно с этими характеристиками.

Изменчивость внешнеморфологических (размерных) признаков украинских саламандр изучена только отчасти. Имеются указания о некоторых различиях между животными из Закарпатья и Прикарпатья: самцы прикарпатской выборки отличались более узкой головой и паротидами, а также несколько более коротким хвостом (Щербак, Щербань, 1980). Не исключено, что эти отличия связаны с межпопуляционной изменчивостью.

Саламандры, обитающие в западной Германии (*S. s. terrestris*), характеризуются более мелкими средними размерами, чем украинские — 149 мм (самцы) и 151 мм (самки). Среди других исследований внешних характеристик вызывают интерес результаты многомерного анализа, в котором было установлено, что размеры тела и головы скоррелированы сильнее, а размеры хвоста и масса тела — слабее (Longhi, 1997).

Описание хромосомного набора саламандры из Украины отсутствуют, однако, судя по результатам их изучения в Западной Европе, кариотип этих амфибий скорее всего также характеризуется набором из 24 двуплечих хромосом ($2n = 24$, $NF = 48$) (Olmo, 1973).

Электрофоретический анализ 13 ферментов саламандр из карпатского массива Малая Уголька (было идентифицировано 24–28 локусов) показал наличие полиморфизма только для фермента аспаратаминотрансферазы (sAat). Средняя гетерозиготность составила $H_{\text{exp}} = 0,01$ (Межжерин та ін., 1997). Для более западных популяций из Европы (Veith, 1991), отмечен средний уровень гетерозиготности в 0,0026, и полиморфизм по ферменту фосфо-глюкомутазе (PGM).

Изучение электрофоретической подвижности белков саламандр двух подвидов из Германии (*S. s. salamandra* и *S. s. terrestris*) свидетельствовало о наличии 140-километровой зоны, в которой происходит гибридизация (Veith, 1992).

Сравнение генотипа пятнистой саламандры (данные по 34 белковым локусам) с другим европейским видом (*S. lantzaei*) показало, что генетическое расстояние (D_{Nei}) между ними составляет 0,87 (Oliveri et al., 1990).

Результатами анализа митохондриальной ДНК 13 популяций на севере Иберийского полуострова (Dorazo et al., 1998) установлено, что различия между гаплотипами колеблется от 0,41% до 5,91%. При этом неожиданным оказалось то, что популяции, которым свойственно живорождение и популяции яйцеживорождающие характеризуются общим гаплотипом. Это указывает на то, что изменения в способе размножения не связано с дифференциацией митохондриальной ДНК.

Пятнистая саламандра характеризуется одним из самых высоких у животных этой группы уровней содержания ДНК в ядре — 68,5 пг (Lizana et al., 1993). При этом внутривидовая изменчивость содержания ДНК незначительна, и отличия между представителями разных подвидов (Иберийский п-ов) не обнаружены. Вместе с тем, сравнение размера генома представителей подвидов *S. s. salamandra* и *S. s. terrestris* показало различие в 8% (Litvinchuk et al., 1997a).

Места обитания и численность. Дневными убежищами саламандры обычно служат трухлявые пни, влажная листовая подстилка, полости под камнями, отмечены случаи, когда они самостоятельно рыли норы в мягком грунте. Характеризуются хорошо выраженной привязанностью к одним и тем же участкам. Так, 20% особей в Карпатском биосферном заповеднике были встречены в месте мечения через год в радиусе 20–25 м от точки мечения, а через 4 года здесь отмечено 10–15% от числа меченых животных (Глазов, 1989).

Маршрутные учеты в биотопах саламандры в Закарпатье показали в различные месяцы сезона активности наличие 3–5 особей на 100 м маршрута. В облесенных долинах горных рек Карпат численность взрослых и сеголеток может достигать 45–50 ос./км². Наивысшая плотность этих животных в Карпатском биосферном заповеднике отмечена в Угольско-Широколужанском массиве, где она составляет 12–80 ос./га. Среди этих животных 60% были представлены взрослыми особями, около 30% полувзрослыми и 10% молодыми (Глазов, 1989).

Последние материалы абсолютных учетов личинок саламандр в нескольких участках Черновицкой и Ивано-Франковской областей (Смірнов, Хлус, 2005) говорят о невысокой численности животных в этом регионе. Так, учет в окрестностях с. Долишний Шепот в июле 2003 г. (Выжнецкий р-н Черновицкой обл.) показал, что средняя численность личинок составляла 8,2 ос./м² площади водоема. В июле 2004 г. и в мае 2005 г. в Горганском заповеднике в Ивано-Франковской обл. эти же цифры соответственно были 4,9 ос./м² и 6,3 ос./м².

Результаты подобных исследований саламандр в других участках ареала (Швейцарские Альпы) показали, что плотность животных в одной из популяций была существенно выше (1116 ос./га), и 51% животных здесь был представлен самцами, 40,5% самками и 5% молодыми; размеры индивидуальных участков у самцов составляли 30 м², у самок — 25 м² (Catenazzi, 1997). Вместе с тем, в другом исследовании в этом же регионе установлено, что численность популяций саламандр сокращалась за счет уменьшения выживаемости взрослых животных. При этом расчеты свидетельствовали, что численность этих амфибий может зависеть от двух показателей: выживаемости взрослых животных и пополнения популяции особями новых генераций (Schmidt, 2005).

Особенности биологии. Начало активности весной в значительной степени определяется погодными условиями года: в общем, животные в Карпатах пробуждаются после зимней спячки достаточно рано — в марте, хотя иногда в теплые зимы в феврале отмечены случаи передвижения саламандр по еще сохранившимся участкам снега.

Сезон размножения растянут почти на весь период активности, но чаще всего спаривание приходится на июнь и июль, личинки появляются спустя 9–10 месяцев. По наблюдениям за саламандрами карпатских популяций, во время спаривания, которому предшествует

сложное видоспецифичное брачное поведение, самец откладывает на почву сперматофор, а затем самка захватывает его клоакой. Имеются сведения о том, что беременность и рождение личинок может протекать не только на протяжении двух сезонов (уход беременных самок на зимовку в ноябре и рождение личинок после окончания зимовки — примерно в апреле), но и происходить в течение одного года. Во всяком случае, существуют отличия в циклах размножения самок, обитающих в регионах, расположенных на разных высотах. Так, в высокогорье Карпат самки рожают один раз в два года, в предгорьях и низкогорье — ежегодно. Одной из интересных особенностей биологии является способность размножаться в условиях пещер. Так, в Угольском лесничестве Карпатского заповедника в пещерах с постоянной температурой около 9° саламандры встречаются круглогодично, а в штольнях заказника «Кузий» в постоянных водоемах отмечены их личинки (Покинь-черда, 1989).

Развитие личинок в природной среде обычно длится 3–3,5 месяцев, хотя в лабораторных условиях при температуре около 20° эти сроки сокращаются примерно до одного месяца. В некоторых случаях личинки не завершают метаморфоз до зимовки (Полушина и др., 1964). В этот период они ведут активный образ жизни, о чем свидетельствовал анализ состава их желудков (Juszczak *et al.*, 1984b). Такой же феномен известен и для популяций саламандр в Центральной Испании, где развитие личинок растягивается на период до двух лет.

Отмечены различия в размерах новорожденных личинок: в высокогорье их длина составляет около 45 мм, а в низкогорье — около 30 мм. Рождение личинок происходит в воде.

Сперматозоиды в сперматеке самки могут сохранять способность к оплодотворению в течение трех лет. Интересно, что известны случаи спаривания, когда самки в яйцеводах имели уже развитых зародышей. Число особей в потомстве колеблется от 6 до 41, но обычно 25–30. Примерно такие же цифры характеризуют плодовитость животных и из других участков ареала. Так, подсчет личинок от 22 самок саламандр из Германии показал, что их количество колеблется от 13 до 71, и в среднем на одну самку приходится 32 личинки (Klewen, 1986).

Личинки, кроме размеров, отличаются от взрослых животных развитием внешних жабр, наличием на спинной стороне и хвосте кожистой складки и темно-серой окраской с нечетко развитыми

пятнами (имеются также мелкие золотистые пятнышки, придающие телу золотистый оттенок).

Личинки обычно предпочитают небольшие чистые ручьи в затененных местах, где они держатся участков со слабым течением. Химический анализ воды нерестовых водоемов показал, что они характеризуются рН 6,1–9,4, жесткостью (мэкв/л) 0,4–2,4, щелочностью (мэкв) 0,2–1,9 (Ткачева и др., 1989).

Для личинок этого вида характерно явление каннибализма, который проявляется не только у родившихся на стадии активного питания, но и при их нахождении в яйцеводах (здесь личинки могут питаться не только неразвивающимися яйцами, но и другими личинками).

Взрослые животные обычно ведут сумеречно-ночной образ жизни, однако при повышении влажности воздуха в пасмурные или дождливые дни до 90% и более, могут быть активны и днем. Последнее характерно и для самок в период размножения.

Уход на зимовку обычно происходит в октябре — ноябре. Температурный оптимум, очевидно, лежит в пределах 17–18°. Вместе с тем, известны случаи активности при достаточно низких (8°) температурах воздуха (Сокур, 1956). Зимуют обычно в полостях под корнями деревьев, где могут собираться до нескольких сотен животных.

Половозрелость саламандр карпатских популяций наступает на 3–4-м году жизни при общей длине тела около 120 мм (самцы) и 140 мм (самки). Подобные исследования в Португалии показали несколько другие результаты: половозрелость у самцов наступает на 2–3-й год, а у самок на 3-й или 4-й. Максимальный возраст животных из этого региона составляет 18–19 лет, хотя третья часть животных из популяции была 10-летнего (или более) возраста (Rebelo *et al.*, 1993). Судя по результатам аналогичного исследования на территории Израиля (*Salamandra infraimmaculata*), максимальный возраст животных, вероятно, может достигать 20 лет (Waburg, 1992). Изучение сроков наступления половозрелости у другого родственного вида (*S. lanzai*) в высокогорье юго-восточных Альп (Miaud *et al.*, 1997) показало, что этот срок в одной популяции составляет 8 лет, а в другой от 3 (для самцов) до 6 (самки).

В состав питания взрослых саламандр входят различные виды беспозвоночных (гусеницы бабочек, двукрылых, дождевые черви, реже — пауки, жуки и пр.) и позвоночных (личинки других видов земноводных). Сравнение рационов наземных саламандр, тритонов

и бесхвостых амфибий говорит о том, что по составу питания саламандры стоят ближе к бесхвостым амфибиям, чем к тритонам (Avia *et al.*, 1986). В питании личинок отмечены многие виды реофильных беспозвоночных: Gammaridae, личинки Ephemeroptera и Diptera. Личинок саламандр находили в желудках многих видов водных позвоночных — рыб, тритонов, лягушек. Саламандры могут входить в состав питания некоторых видов змей (водяной и обыкновенный ужи), птиц (зимородок, оляпка), кабанов и др.

Яд кожных желез действует как нейротоксин и довольно токсичен для млекопитающих, его средняя летальная доза составляет 1,2 мг на 1 кг веса жертвы. Не исключено, что защитная функция кожных выделений также связана с их антигрибковым и антибактериальным действием.

Способность к обитанию в урбанизированных биотопах, по-видимому, ограничена. Вместе с тем, специальные исследования в г. Овьедо (Испания) позволили обнаружить здесь более 40 местообитаний этого вида, которые находились вдоль железной дороги, в развалинах, среди куч мусора, камней и деревьев (Günther, 1996).

Среди причин снижения численности саламандр указывается их отлов в природе (раньше для учебных целей, в настоящее время — чаще всего для коммерции), а также замена после сплошных вырубок бука искусственными елово-пихтовыми насаждениями (Татаринов, 1997).

Вид внесен в Красную книгу Украины (категория «уязвимые виды»), а также в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение III — «виды животных, подлежащие охране»).

ПОДСЕМЕЙСТВО PLEURODELINAE BONAPARTE, 1839

Изучение тритонов с привлечением данных по морфологии, палеонтологии, фенетики, гибридизации, а также результатов исследования изменчивости размера генома, хромосомных наборов и пр., позволили к 1990 г. утвердиться точке зрения, что разная степень близости тритонов говорит о реальности их объединения в два подрода: *Triturus* и *Palaeotriton* (Macgregor *et al.*, 1990). Считалось,

что первый подрод формирует видовая группа *cristatus*, представленная *T. cristatus*, *T. dobrogicus*, *T. karelinii*, (*T. carnifex* и *T. marmoratus* — здесь и далее в скобках указаны таксоны, которые не входят в фауну Украины). Второй — видовая группа *vulgaris* с видами *T. vulgaris*, *T. montandoni* и (*T. helveticus*). Два из оставшихся 4-х видов (*T. boscai*, *T. italicus*) вероятно близки к группе *vulgaris*, а *T. alpestris* и (*T. vittatus*) к группе *cristatus*.

Вместе с тем, последние исследования тритонов показали, что их дивергенция началась достаточно давно (примерно 70 млн. лет назад), и их отнесение к одному роду *Triturus* не соответствует реальным эволюционно-генетическим взаимоотношениям в этой группе (Litvinchuk *et al.*, 2005a). В соответствии с этим было предложено разделить род *Triturus* на 4 рода: *Triturus s. str.*, *Lophinus* (= *Palaeotriton*), *Mesotriton* и *Ommatotriton* (Litvinchuk *et al.*, 2005a). 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; Frost *et al.*, 2006).

Таким образом, современный список трех родов тритонов фауны Украины представлен следующими таксонами:

1. *Lissotriton* Bell, 1839 с видами *montandoni*, *vulgaris* (*boscai*, *helveticus*, *italicus*).
2. *Mesotriton* Bolkay, 1927 с видом *alpestris*.
3. *Triturus* Rafinesque, 1815 с видами *cristatus*, *dobrogicus* и *karelinii* (*carnifex*, *marmoratus*, *pygmaeus*).

РОД МАЛЫЙ (ГЛАДКИЙ) ТРИТОН — *LISSOTRITON* BELL, 1839

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

Описание. Один из самых мелких тритонов в фауне Украины, длина тела с хвостом обычно 55–105 мм. Небные зубы в виде двух линий, сближающихся друг с другом в своей дистальной части. В отличие от гребенчатого тритона, кожа обычно гладкая или слабозернистая. Общий спинной фон бурых, серых или оливковых тонов, сверху и по бокам тела развиты относительно крупные темные пятна (не так явно выражены у самок), на голове развиты



Рис. 44. Обыкновенный тритон — *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) и его биотоп (Киевская обл., Чернобыльский р-н)

продольные темные полосы, две из которых выглядят более контрастно и проходят через глаз (рис. 44). Окраска брюха желто-оранжевых тонов с хорошо развитыми небольшими темными пятнами. Самцы в сезон размножения окрашены более ярко, у них на теле и по бокам хвоста развиваются голубоватые полосы-пятна. В это же время на спинной стороне у них появляется гребень, который в отличие от *T. cristatus*, при переходе на спинную часть не образует перерыва у основания хвоста. Не исключено, что в это время он может использоваться как дополнительный респираторный орган (Halliday *et al.*, 1976; цит. по Pecio, Rafinski, 1985). В брачный период пальцы задних конечностей отторчены перепонками.

Ареал покрывает обширные пространства от Англии и центральной части Франции далее на восток, захватывая большую часть Скандинавии (исключая ее северную часть), встречается на территории стран Балтии, Белоруссии, Украины, доходит до Урала (далее переходит в азиатскую часть, однако в европейской части

России отсутствует в ее приполярных регионах и в нижнем Поволжье.

Как уже отмечалось, сейчас обыкновенный тритон рассматривается в рамках рода *Lissotriton* (ранее *Triturus*), и в нем выделяют 7–8 подвидов, 6–7 из которых, как считается, встречаются в Европе: *L. vulgaris vulgaris*, *L. v. ampelensis* Fuhn, 1951, *L. v. lantzi*, *L. v. graecus*, *L. v. meridionalis*, *L. v. schreiberi*, *L. v. kosswigi* (Schmidtler *et al.*, 2004; Litvinchuk *et al.*, 2005b).

Н. Н. Щербак и М. И. Щербань при изучении земноводных Карпат высказали предположение, что особи, близкие к подвиду «*ampelensis*» могут быть обнаружены в Солотвинской котловине (Щербак, Щербань, 1980: 47). Изучение аллозимной изменчивости тритонов в Украине стало основанием для утверждения, что таксономический уровень обыкновенных тритонов в Закарпатье и в дельте Дуная соответствует видовому — *Lissotriton ampelensis* (Межжерин *ta in.*, 1997; Межжерин и др., 1998), хотя позже об обыкновенных тритонах из дельты Дуная этими же авторами говорится как о «дунайской форме» обыкновенного тритона, которая требует дополнительного исследования (Межжерин *ta in.*, 1999).

С другой стороны, изучение географической изменчивости *L. vulgaris* в пределах большей части его ареала (741 особь) дало основание сделать заключение, что на территории бывшего СССР находки представителей подвида *ampelensis* «анализом морфологических данных не подтверждаются» (Скоринов, Литвинчук, 2001: 264).

Этот вывод косвенно совпадает с результатами сравнения количества ядерной ДНК обыкновенных тритонов из Одесской и Закарпатской областей, которыми показано, что по этим показателям они не отличаются от номинативного подвида (Литвинчук и др., 2001). Последнее исследование (Litvinchuk *et al.*, 2005) также подтвердило слабые генетические различия (D_{Nei}^{172}) между тритонами номинативного подвида и представителями *ampelensis*, которые составляют всего 0,030 (для примера можно указать, что этот же показатель между *T. v. vulgaris* и *T. v. lantzi* почти в 5,8 раза больше — 0,174).

Электрофоретическое изучение изменчивости белков и внешней морфологии более 1000 обыкновенных тритонов, а также сопоставление этих данных с материалами плейстоценового оледенения позволило утверждать, что тритоны номинативного подвида являются филогенетически более молодой ветвью по сравнению с представителями других подвидов (Kalezic, 1984).



Рис. 45. Распространение обыкновенного тритона в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

Распространение и изменчивость. Распространение *L. vulgaris* в Украине в общих чертах совпадает с распространением гребенчатого тритона. Вид встречается в западных, центральных, северных и восточных областях. На юге его граница проходит по Одесской (Беляевский и Белгород-Днестровский р-ны), Николаевской (Врадиевский р-н), Херсонской областям, далее в восточном направлении она смещается несколько севернее и идет по Запорожской (о. Хортица), Харьковской и Луганской (Станично-Луганский р-н) областям (рис. 45).

В связи с вероятным обитанием в дельте Дуная и в Закарпатье *L. v. ampelensis* (который, как утверждалось, может быть самостоятельным видом) следует сказать о морфологических отличиях тритонов обоих таксонов. Так, особи номинативного подвида и *L. vulgaris ampelensis* отличаются друг от друга, среди прочего, спинным гребнем: первые характеризуются более высоким и с зазубринами спинным гребнем самцов в сезон размножения, а у *L. v. ampelensis* он низкий, до 2–4 мм высотой. Кроме того, максимальной высоты хвостовой гребень у *L. v. vulgaris* достигает в области клоаки, а у *L. v. ampelensis* — примерно посередине спины, у *L. v. vulgaris* конец хвоста заострен, у *L. v. ampelensis* — нитевиден, у самок первого подвида брюхо пятнистое, второго — без пятен (Fuhn, 1960; приводится по Щербак, Щербань, 1980). Вместе с тем следует подчеркнуть, что *L. vulgaris ampelensis* описан из северо-западной Румынии и, судя по утверждению автора описания, его распространение связано именно с этим регионом (Fuhn, 1960).

По данным исследования *L. vulgaris* из Украинских Карпат (Щербак, Щербань, 1980), половой диморфизм у них проявляется в более крупных размерах самцов. Так, средняя длина тела вместе с хвостом у особей мужского пола в среднем варьирует в пределах 72,01–72,06 мм, а у самок от 70,52 до 72,01 мм. Такая же особенность обнаружена у *L. vulgaris* в Западных Бескидах в Польше (Juszczuk, Swierad, 1984a).

При изучении при- и закарпатских популяций (Щербак, Щербань, 1980) были установлены отличия между тритонами этих двух регионов: для самок из Прикарпатья свойственны более крупные размеры тела, головы и (оба пола) более длинные передние конечности.

Диплоидный набор представлена 24 двуплечими хромосомами ($2n = 24$, $NF = 48$; Macgregor *et al.*, 1990).

Сравнение среднего уровня гетерозиготности выборок из окрестностей Киева с выборками из Закарпатья и дельты Дуная показало отличия (Межжерин и др., 1998). Так, уровень гетерозиготности тритонов из первой выборки был выше и N_{exp} достигала 0,109 (для обыкновенного тритона из Закарпатья и дельты Дуная $N_{\text{exp}} = 0,089$ и $N_{\text{exp}} = 0,052$, соответственно). Отмечены также различия и в генетической дистанции Нея: между киевской и закарпатской популяциями — 0,12, киевской и дунайской — 0,11, между закарпатской и дунайской дистанция меньше — 0,08. Учитывая эти обстоятельства и, в первую очередь то, что между тритонами из окрестностей Киева и из Закарпатья и дельты Дуная существуют фиксированные генетические отличия по локусу Grd (глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа), было высказано, как указывалось ранее, утверждение о репродуктивной изоляции и видовом ранге их отличий.

Изучение мест совместного обитания *L. vulgaris* и *L. montandoni* (зона парапатрии) во Львовской области (Litvinchuk *et al.*, 2003) показало, что оба вида обычно занимают разные водоемы (совместно отмечены только однажды). Этими исследователями обнаружена одна самка с внешнеморфологическими признаками обыкновенного и карпатского тритонов. Ее количество ядерной ДНК оказалась равной 1,150 ед. и носило промежуточный характер: у *L. vulgaris* в среднем 1,111–1,121, у *L. montandoni* 1,176–1,182, что подтверждало ее гибридное происхождение.

В другом исследовании, в котором на основании использования внешнеморфологических признаков более 450 экземпляров из 65 популяций обыкновенных и карпатских тритонов Закарпатья, была выявлена гибридизация между обыкновенным и карпатским тритонами; позже этот факт также был подтвержден данными аллозимного электрофореза (Рояков *et al.*, 2005). Однако авторы при этом подчеркнули, что данные морфологии не всегда совпадают с результатами биохимического исследования для выявления гибридов.

Современные биохимические исследования в других участках ареала, выполненные на энзимных маркерах, указывают, что в местах совместного обитания обыкновенного и карпатского тритонов, между ними часто происходит гибридизация и численность таких гибридных особей может составлять до 60% (Rafinski, 1995).

Изучением совместимости геномов обыкновенного и альпийского тритонов методами гибридизации показана успешность искусственной фертилизации икры, ее последующее дробление, выклев личинок (отмечены полиплоиды) и их последующий метаморфоз. При этом у гибридов отмечалось образование половых клеток, однако для последних был характерен низкий уровень функциональности. При исследовании результатов скрещивания с карпатским тритоном описано не только нормальное образование половых продуктов у гибридов, но также их плодовитость при скрещивании как между собою, так и с родителями (Macgregor *et al.*, 1990).

Не так давно среди популяций обыкновенного тритона европейской части России был отмечен случай естественной триплоидии. Так, при определении количества ядерной ДНК тритонов в выборке из 13 экземпляров этого вида (окр. С. — Петербурга, Россия) была обнаружена одна особь, у которой объем ДНК составлял 1,682 у. е. (стандарт — эритроциты *Pleurodeles waltl*), хотя в норме объем ДНК для этого вида в среднем равен 1,125 (1,086–1,151). При этом отмечается, что у представителей номинативного подвида объем ДНК равен 1,12, а у *L. v. lantzi* 1,24 (Litvinchuk *et al.*, 1997a).

Места обитания и численность. Обыкновенный тритон чаще всего связан с лесными регионами (рис. 44). Вместе с тем, для этих животных характерна достаточно высокая экологическая пластичность и они встречаются в других типах биотопов, в том числе на месте сведенных лесов: в кустарниковых зарослях, парках, садах, лугах, в населенных пунктах. Проникает глубоко в степную зону по облесненным долинам рек меридионального направления. В горы (Карпаты) поднимается до высоты 600–700 м, хотя в других участках ареала (Кавказ) его отмечали на высотах до 2700 м. (Кузьмин, 1999). Водоемы, в которых часто находили *L. vulgaris*, могут представлять собой временные лужи на полях, в кюветах дорог.

При изучении пространственного распределения нескольких видов амфибий и использования ими нерестилищ в северо-западной Италии был обследован 61 пруд (Pavigano *et al.*, 1990). Методами многомерной статистики оценено влияние на выбор обыкновенными тритонами водоемов, при этом учитывались такие их характеристики, как развитие водной растительности, время образования (возраст) пруда, наличие и состав животных прибрежной зоны, степень антропогенного влияния, площадь пруда,

его глубина, химические показатели воды и пр. Оказалось, что из всех задействованных в анализе показателей, только первые четыре оказывали существенное влияние на выбор тритонами водоемов в качестве мест нереста.

Судя по результатам исследования в Карпатах (Щербак, Щербань, 1980), численность самцов несколько превышает численность самок (56% и 44% соответственно). В других участках ареала (Западные Бескиды), отмечены случаи, когда в одних популяциях численное соотношение полов было равным, в других — преобладали самцы или же самки (Juszczuk, Swierad, 1984a).

Численность, по сравнению с другими видами тритонов, выше. Так, при учетах в начале сезона размножения в Закарпатье среднее количество тритонов на 100 м береговой линии колебалось от 7 до 60 особей (Щербак, Щербань, 1980). В более восточных регионах (долина Днепра, Днепропетровская обл.) при отлове этих животных с помощью ловчих цилиндров их было учтено от 2,1 до 6,8 ос. /10 цил. — суток, при этом численность колебалась в зависимости от типа и структуры лесонасаждений, близости водоема, степени увлажнения почвы и других факторов (Булахов и др., 1975). В этом же регионе после создания в 1990 г. Днепровско-Орельского заповедника обыкновенный тритон увеличил свою плотность и в 1995–1999 гг. в период нереста она составляла 3–5 особей на квадратный метр площади водоема и колебалась в водоемах площадью 15–30 м² от 45 до 150 особей (Мисюра и др., 2001).

При изучении заселенности разными видами амфибий 203 прудов в Англии (исследовали фермерские поля, лесные насаждения, пустоши и урбанизированные территории) установлено, что в них чаще всего встречается обыкновенный тритон. Так, *L. vulgaris*, встречался в 62 прудах, *L. helveticus* — в 27, *T. cristatus* — в 17, *R. temporaria* — в 55, *B. bufo* — в 27 прудах (Beebee, 1975).

Особенности биологии. Время пробуждения после зимней спячки зависит от погодных условий года, а также от географического и высотного положения местообитания популяции. Так, в условиях Закарпатья эти животные активны в водоемах уже в начале — середине марта, хотя в горах могут задержаться на зимовке до мая. В общем, следует отметить довольно высокую устойчивость животных этого вида к воздействию низких температур, о чем косвенно свидетельствуют их находки в водоемах, частично еще покрытых льдом.

При исследовании гидрохимических характеристик водоемов, занимаемых обыкновенными тритонами для размножения, было установлено, что показатель рН в них колебался от 7,4 до 9,4, жесткость (мэкв/л) 1,2–6,5, щелочность (мэкв/л) 0,8–4,9 (Ткачева и др., 1989). В воде находятся примерно до июня — июля, позже ведут наземный образ жизни. Будучи в водоемах, тритоны проявляют обычно круглосуточную активность, при переходе на сушу, как правило, активны вечером и ночью. Убежищами в этот период служат полости под камнями, бревнами, норы грызунов, лиственной опад. Примерно в октябре–ноябре тритоны уходят на зимовку (для зимовок могут использовать не только такие же убежища, но также погреба и другие хозяйственные постройки) и в этот период обнаруживали их скопления до нескольких сот особей. В таких скоплениях отмечались не только животные разных возрастов, но и другие виды амфибий.

Почти сразу же после пробуждения самцы первыми мигрируют в водоемы на места нереста. В это время брачный наряд у них почти не выражен. Развитие спинного гребня и более яркого рисунка самцов проявляется спустя несколько дней. Брачные игры (носят видоспецифичный характер) наблюдали даже при температуре 3–6°.

Изучение брачного поведения *L. vulgaris* и *L. montandoni* польских популяций (Michalak *et al.*, 1997) показало, что демонстрация самцов обоих видов состоит из трех четких типов движений: «трепетания», «махания» и «извивания» хвоста. Отличия между видами незначительны и затрагивают относительную частоту и продолжительность движения хвоста. Вместе с тем, при сравнении брачного поведения трех видов (кроме обыкновенного и карпатского, еще и *L. helveticus*), оказалось, что *L. vulgaris* по своей специфике поведения все же более отличается от двух других, нежели два последних между собою (Pecio *et al.*, 1985).

Отложенные самцом сперматофоры в количестве от 2 до 5 (Вакер, 1990), самка захватывает краями клоаки. После оплодотворения она размещает яйца (обычно каждое отдельно), на листьях растений, которые затем заворачивает задними лапами. Яйца обычно откладываются на глубине до 35 см или несколько глубже. Число яиц в каждой кладке разное и, в общем, может достигать 400 шт. Период откладывания икры растянут и часто длится до июня. Выклев личинок из яиц при комнатной температуре по материалам лабораторных наблюдений происходит через 7–10 (Нуриев, 1989), а в естественных местообитаниях через 14–20 суток, при этом время

метаморфоза занимает период в 60–70 дней. Имеются данные о том, что обыкновенные тритоны могут зимовать на личиночной стадии, и тогда метаморфоз происходит весной следующего года. Половой зрелости тритоны этого вида достигают на 2–3-м году жизни, хотя в других участках ареала (Скандинавия) сроки половозрелости могут сдвигаться на 5–6 лет.

Размеры вышедших из яйца личинок 6,5–8 мм, в их рисунке четко просматриваются две спинные (и две по бокам тела) продольные черные полосы, которые исчезают через 7–8 дней. Личинка со временем приобретает светлый, почти однотонный фон с более светлыми округлыми пятнами, у нее появляются передние конечности и просматриваются зачатки задних. Хорошо видны длинные внешние жабры. По данным изучения этих животных в Карпатах (Щербак, Щербань, 1980), метаморфоз наступает при достижении длины тела 28–55 мм (с хвостом). В условиях южной Англии метаморфоз происходит при длине тела личинок 18–19 мм, а половозрелыми эти животные становятся по достижении размеров тела 43–44 мм. (Baker, 198). Таким образом, увеличение этого показателя составляет 125–140% (для сравнения: у гребенчатого тритона — 64%).

В апреле 2000 г. среди украинских популяций обыкновенного тритона в Одесской области (Измаил), были впервые зарегистрированы 2 педоморфные (ранее использовался термин «неотенические») особи (Litvinchuk, 2001). Эти животные характеризовались примерно такими же размерами, как и остальные тритоны (всего 18), собранные в этом же месте. Одна из личинок вскоре закончила метаморфоз в лабораторных условиях (вторая была зафиксирована сразу же после поимки).

В апреле 2006 г. более 20 педоморфных личинок были обнаружены (А. Матвеев) в Одесской области в одном из водоемов в черте г. Вилково. Выборка была представлена примерно равным соотношением самок и самцов; некоторые из последних, уже находясь в лабораторных условиях, демонстрировали брачное поведение, отдельные самки откладывали незначительное количество икринок (рис. 4). Таким образом можно говорить об явлении педогенеза в этой популяции.

Педоморфные тритоны были обнаружены также и в более восточных участках ареала: одна популяция на мысе Пицунда (Абхазия), вторая — в окрестностях Гатчины, недалеко от С.-Петербурга (Litvinchuk *et al.*, 1996). При лабораторных исследованиях тритонов из Гатчины было установлено, что такие самки харак-

теризовались несколько большими размерами кладок и выживаемостью эмбрионов по сравнению с обычными самками: в среднем 85,3 яиц против 79,0 и 6,8 эмбрионов против 3,5 на одну самку.

Явление педоморфоза отмечено у амфибий этого вида в Германии, Румынии, Венгрии, Швеции, Англии, бывшей Югославии. Так, при изучении 14 популяций в Черногории в 4 из них обнаружены педоморфные особи, при чем их количество варьировало в течение сезона от 44% в октябре до 80% в августе. Число педоморфных особей было выше (58,8% против 41,2%). Среди этих педоморфных личинок преобладали самки (42,22% против 14,57%). Не исключено, что причиной такой структуры и динамики популяций может быть нестабильность биотопов и низкая миграционная активность этих животных, а явление педоморфоза при этом носит адаптационный характер, существенно увеличивая изменчивость популяции в целом (Kalezić *et al.*, 1986).

Обобщение сведений о причинах педоморфоза (Duellman, Trueb, 1986), позволило сделать заключение, что они обычно связаны с низкими температурами при метаморфозе. Другими факторами могут быть голодание личинок, химический состав воды и пищи (недостаток йода и витаминов).

Состав кормов во время водного и наземного периодов жизни отличается. Так, пребывая в водоемах, тритоны чаще всего поедают личинок двукрылых насекомых, которые могут составлять более 65% от всех других объектов питания. Кроме того, они также питаются личинками стрекоз, моллюсками и другими беспозвоночными. Во время обитания на суше в составе питания преобладают листоеды и долгоносики. При сравнении объектов питания *L. vulgaris* и *T. cristatus* отмечено, что первые предпочитают более мелкие жертвы (Konya *et al.*, 1997). Личинки обыкновенного тритона на первых этапах своего активного существования чаще всего поедают мелких ракообразных, а по мере роста переходят на более крупные объекты — моллюсков и личинок насекомых.

Среди естественных врагов обыкновенных тритонов обычно отмечают различные виды рыб, озерную и прудовую лягушек, обыкновенного и водяного ужей, серую цаплю, белого аиста, кракву, чирка-свистунка и чирка-трескунка. Личинки тритонов часто становятся жертвами хищных водных насекомых или их личинок (*Nepa cinerea*, *Notonecta lutea*, *Odontata*, *Dytiscidae* и др.). Неоднократно отмечены случаи поедания икры и личинок амфибиями других видов, в том числе гребенчатым тритоном (Кузьмин, 1999). Более

того, присутствие гребенчатого тритона может быть ощутимым фактором снижения численности *L. vulgaris*.

Другими причинами снижения численности обыкновенного тритона могут быть осушение мелких водоемов, применение ядохимикатов, загрязнение промышленными и бытовыми стоками (Полушина, 1977; Татаринцов, 1977).

Исследование последних лет в Скандинавии показали, что уменьшение численности земноводных, в том числе *L. vulgaris*, обусловлено антропогенным повышением кислотности водоемов (Dolmen, 2005). В связи с этим была искусственным путем понижена кислотность в 4 водоемах, в которых эти амфибии отсутствовали, но сами водоемы находились в пределах их миграционной активности. Начиная с 1997 г. их pH повысили с 4,7 до 5,1, 5,5, 6,1 и 6,5 (1998, 1999, 2000 и 2001 гг. соответственно). В результате в этих водоемах начали отмечать появление тритонов, а затем здесь было зарегистрировано их размножение.

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение III — «виды животных, подлежащие охране»).

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

Описание. Небольшие животные: длина тела с хвостом самцов около 74 мм, самок — 83 мм. Сошниковые зубы в передней части в виде двух параллельных линий, которые расходятся дистально. Окраска достаточно изменчива, но чаще всего в ней присутствуют коричневато-оливковые тона (самки светлее), вдоль спины проходит светлая полоса, на боках тела имеются темные пятна и точки, брюхо однотонно-оранжевое до красного, без пятен (рис. 46, 47). В брачный период у самцов окраска верхней части хвоста более темная, на нижней имеется светло-голубая полоса, задние лапы и клоакальные губы почти черные (у самок желтые). В отличие от многих других видов тритонов спинной гребень не развивается (рис. 20), однако у самцов на хвосте появляется хорошо заметный (5–8 мм) нитевидный отросток, длина которого при переходе к наземному образу жизни резко уменьшается (примерно до 1 мм).

Тело в поперечном сечении квадратно-округлое, поверхность кожи на водном этапе обитания гладкая, на суше — мелкозернистая.

Эндемик Карпат, встречается в горной и предгорной частях этого региона.



Рис. 46. Карпатский тритон — *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880) (внизу — самец, сверху — самка)

Карпатский тритон входит в состав видовой группы *vulgaris* (Litvinchuk *et al.*, 2005b). Вид монотипический. В Украине обитает только в Карпатах.

В Украине известен из раннеплейстоценовых отложений (Татаринцов, 1973).

Распространение и изменчивость. Распространение в Украине ограничено Карпатами: эти амфибии встречаются в Черновицкой, Ивано-Франковской, Львовской и Закарпатской областях. Западная граница в Украинских Карпатах проходит чуть западнее г. Ужгорода в Закарпатской области, на севере и северо-западе — по Старосамборскому, Хыровскому, Яворовскому районам Львовской области, на востоке — по Косовскому району Ивано-Франковской области, на юге по Хустскому, Тячевскому, Раховскому (Закарпатская обл.), Верховинскому (Ивано-Франковская обл.) и Вижицкому (Черновицкая обл.) районам (рис. 48).

Вертикальное распространение связано с высотами 400–500 до 900 м (Полушина и др., 1989), хотя по другим данным встречается и на более низких высотах в 150–250 м, но предпочтение отдается высотам 350–800 м (Щербак, Щербань, 1980).



Рис. 47. Биотоп карпатского тритона (Закарпатская обл., Переченский р-н)

Сравнение внешнеморфологических признаков карпатских тритонов из разных частей Украины (Прикарпатье и Закарпатье) не показало существенных различий, за исключением длины тела, между тритонами из выборок, взятых на разной высоте. Так, представители этого вида, обитающие на больших высотах, характеризуются более крупными размерами тела, по сравнению с обитателями низкогорий: самцы около 39,2 мм, самки 43,7 мм на полонине Петрос (1900 м), и самцы около 36,2 мм, самки 41,3 мм в окрестностях с. Лумшоры (150–250 м) (Шербак, Шербань, 1980).

Диплоидный набор представлен 24 двуплечими хромосомами, $2n = 24$, $NF = 48$ (Macgregor *et al.*, 1990).

Исследования генетической изменчивости карпатского тритона показало, что ему свойственен достаточно высокий уровень гетерозиготности по сравнению с другими тритонами из Карпат. Так, по материалам исследования, проведенного в Восточных Карпатах, для *L. montandoni* H_{exp} была в пределах 0,113–0,117, а у гребенчатого, обыкновенного и альпийского тритонов этот показатель колебался от 0,00 до 0,109. Хотя *L. montandoni* морфологически и в поведении близок к *L. helveticus*, однако, расчет генетических дистанций, полученных на основании изучения 24 биохимических локусов показал, что наибольшей близостью к карпатскому тритону

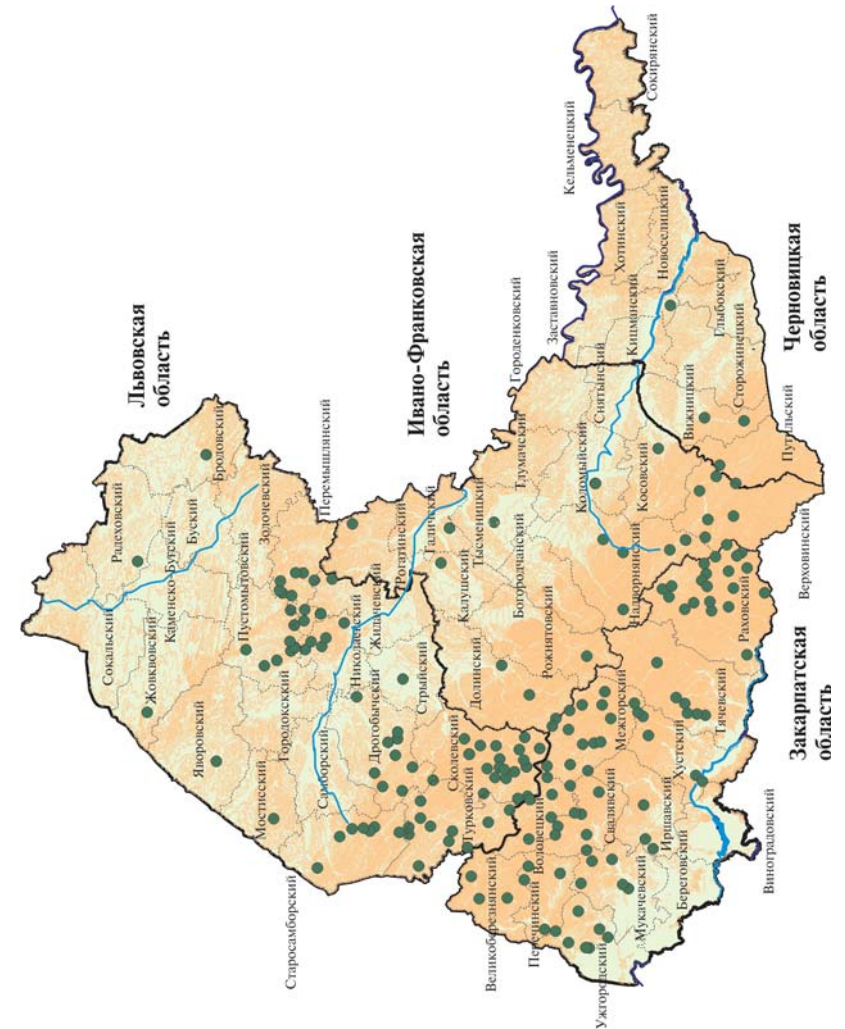


Рис. 48. Распространение карпатского тритона в Украине (по Писанец и др., 2005)

характеризуется *L. vulgaris* (Межжерін та ін., 1997). Об этом также свидетельствовал анализ хромосом типа ламповых щеток обоих видов (Ragghianti, 1978; цит. по Pесіо *et al.*, 1985).

Исследования последних лет в Украинских Карпатах, как уже отмечалось, позволили утверждать, что зона контакта *L. montandoni* и *L. vulgaris* достаточно узкая. Например, среди проанализированных 108 особей из Прикарпатья (внешняя морфология и анализ количества ядерной ДНК) только одна самка характеризовалась внешнеморфологическими признаками и количеством ядерной ДНК промежуточного характера между этими двумя видами (Litvinchuk *et al.*, 2003). Другие исследования в Закарпатье позволили также обнаружить гибридных особей в синтопических популяциях, однако диагностика таких животных по данным морфологии не всегда подтверждалась результатами аллозимного анализа (Poyarkov *et al.*, 2005).

Имеются данные о том, что в некоторых регионах Западной Европы, в местах, где оба вида занимают одни и те же места для размножения, гибридные особи могут составлять до 60% численности популяции (Ragghianti, 1978; цит. по Pесіо *et al.*, 1985).

Места обитания и численность. В своем распространении (рис. 47) карпатский тритон обычно связан с горными лесами, хотя нередко и в субальпийском поясе (на полонинах). На суше обычно держится во влажных местообитаниях, вблизи озер, ручьев, канав. Убежищами служат кучи листьев, упавшие деревья, подстилка мха, коряги. Зимовка происходит на суше, в норах, полостях под камнями, в трухлявых пнях. Есть указание на то, что отдельные особи могут зимовать в воде.

По данным учетов в Закарпатье численность довольно высока и колеблется в сезон размножения в типичных местообитаниях от 20 до 80 особей на 100 м береговой линии (Щербак, Щербань, 1980). Изучение карпатского тритона в Ивано-Франковской и Львовской областях показало, что численность взрослых особей в сезон размножения здесь достигает 18–20 ос./м² и 200 отложенных икринок (Полушина и др., 1989). Учет этих амфибий в окрестностях с. Поляна, Николаевского района Львовской области показал наличие около 143 ос./10 м² водоема (Шайтан, 1999). По данным других исследователей численные показатели для этого вида соответствуют 15–25 ос./м² (Мисюра, Марченковская, 2001а).

При проведении специальных исследований в Карпатском биосферном заповеднике карпатский тритон также отмечен как

вид, характеризующийся высокой численностью (Покиньючерда та ін., 1997). С переходом к наземному образу жизни тритоны рассредоточиваются по своим биотопам, и их встречаемость на маршрутных учетах снижается до 8–10 экземпляров.

Материалы учетов последних лет (Смірнов, Хлус, 2005) в Черновицкой и Ивано-Франковской областях свидетельствовали о несколько более низкой численности карпатского тритона в этом регионе: она колебалась от 4,6 ос./м² площади водоемов в районе массива Скибовские Горы в Карпатском национальном парке, до 19,6 ос./м² в низкогорьях Покутско-Буковинских Карпат национального парка «Вижнецкий». При этом отмечается снижение численности этих тритонов в юго-западном направлении, что скорее всего связано с уменьшением количества пригодных для нереста водоемов в связи с повышением лесистости территории.

Соотношение полов в Карпатах близко к 1:1 (47% самцов и 53% самок). Примерно такие же данные (58% самок) были получены в другом исследовании 50 участков в Львовской, Ивано-Франковской и Закарпатской областях (Щербак, Щербань, 1980; Мисюра, Марченковская, 2001а).

Особенности биологии. Начало весенней активности во многом зависит от высоты расположения мест обитания над уровнем моря и конкретных погодных условий и чаще всего в более низменных районах приходится на март — апрель, выше в горах — на май или даже начало июня. После пробуждения от зимней спячки тритоны перемещаются в водоемы. Остаются активными примерно до октября — ноября, после чего уходят на зимовку.

Тритоны этого вида достаточно устойчивы к воздействию низких температур, и их находили на местах нереста весной с температурой воды, близкой к 0–4° (Щербак, Щербань, 1980). В Прикарпатье минимальная температура воды, при которых отмечена активность тритонов, составляла 2°, воздуха 7° (Шайтан, 1999). При исследовании химических характеристик воды установлено, что ее pH колебалась в пределах 6,0–9,8, жесткость (мэкв/л) 0,3–5,7, щелочность (мэкв/л) 0,1–3,2 (Ткачева и др., 1989).

В сезон размножения карпатские тритоны занимают различные по площади водоемы со стоячей или полупроточной водой (как крупные постоянные, так и мелкие временные), хотя при этом чаще предпочитают последние. Неоднократно отмечались случаи, когда для размножения использовали водоемы, образующиеся в колеях автомобильных дорог.

Откладыванию икры предшествуют брачные игры (специфика поведения при этом, в общем, сходна с обыкновенным тритоном). Икра (всего 30–80, максимум до 250) размещается самкой по несколько штук (2–5) на листьях подводных растений (Juszczak, 1974; цит. по Щербак, Щербань, 1980). Длительность эмбрионального развития связана с температурой воды и обычно проходит за две недели, хотя в холодные периоды может задерживаться и до одного месяца.

Размеры личинок увеличиваются от 6–7 мм при выклеве, до 26–35 мм перед метаморфозом. Цвет тела личинки в начале светло-желтоватый, на спине видны четыре темные продольные полосы, затем начинают преобладать зеленовато-коричневые тона с мелкими темными пятнышками сверху. Личиночная стадия длится до 3 месяцев, хотя иногда личинки не успевают пройти метаморфоз в течении теплого сезона (Щербак, Щербань, 1980). Половозрелыми, скорее всего, становятся к третьему году жизни.

В водный период (сезон размножения) отмечалась дневная активность, в наземный (после окончания нереста) — сумеречно-ночная. В июле — начале августа карпатские тритоны покидают водоемы (Шайтан, 1999).

Сравнение специфики брачного поведения карпатского и обыкновенного тритонов показало, что несмотря на различия во внешнеморфологических признаках, в поведении самцов обоих видов имеется много общего, и отличия, в основном, касаются только относительной частоты и длительности движений хвоста (Michalak *et al.*, 1997). Вместе с тем, когда в подобные исследования вовлекались большее число видов тритонов (*M. alpestris*, *L. helveticus*, *L. vulgaris*, *T. boscai*), то оказалось, что несмотря на общее сходство, карпатский тритон имеет больше одинаковых элементов поведения не с обыкновенным, а с нитеносным (*L. helveticus*) тритоном. Такая поведенческая близость рассматривается как сохранение предкового состояния поведения у карпатского и нитеносного тритонов (Pescio *et al.*, 1985).

В лабораторных условиях было проведено исследование эффективности изолирующих механизмов на уровне действия хеморецепторов у *L. montandoni* и *L. vulgaris* (Румыния, все из аллопатрических популяций), а также у *L. helveticus* (Швейцария). Животных помещали в тоннель или V-образный лабиринт. Самцам *L. montandoni* предлагали выбирать самок (*L. montandoni*, *L. helveticus* или *L. vulgaris*), а самцам *L. helveticus* — самок *L. helveticus* или *L.*

montandoni. Эксперимент позволил сделать заключение, что несмотря на то, что химическая коммуникация в значительной степени включена в половое поведение, она не является достаточно эффективным средством в идентификации самцами потенциального партнера. Последнее, очевидно, также является одной из причин существования гибридов в природе (Cogalniceanu, 1992).

Во время водного периода жизни в составе кормов карпатских тритонов преобладают личинки насекомых разных видов и, особенно, звонцов (Chironomidae, могут превышать 80% встречаемости). Другие виды беспозвоночных представлены в гораздо меньших количествах (дафнии, личинки плавунцов, двукрылых, поленок). В пищевом рационе на суше все больший удельный вес начинают занимать взрослые формы разных видов, в первую очередь, муравьев (до 30%), двукрылых, жуков, дождевых червей, перепончатокрылых и др. (Щербак, Щербань, 1980; Шайтан, 1999).

Неоднократные случаи гибели карпатских тритонов отмечались во время резкого падения весенних температур (в высокогорье). Другие причины в основном связаны с действием антропогенных факторов — уничтожение лесных массивов, загрязнение водоемов, гибель от автотранспорта при использовании этими тритонами для нереста колеи на проселочных дорогах (Полушина, 1977). По мнению некоторых авторов вид находится в критическом состоянии (Татаринов, 1977).

Вид внесен в Красную книгу Украины (категория «уязвимые виды»), в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II «виды, подлежащие особой охране»), и в Красную книгу Международного Союза Охраны Природы (категория «незначительный уровень риска исчезновения»).

РОД СРЕДНИЙ ТРИТОН — *MESOTRITON* BOLKAY, 1927

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

Описание. Окраска самцов в брачный период очень яркая: на общем черно-буrom фоне развиваются интенсивно-голубые пятна, по бокам туловища проходит коричнево-серебристая полоса с мелкими черными пятнами, окруженными голубой каемкой. Брюхо



Рис. 49. Альпийский тритон — *Mesotriton alpestris* (Laurenti, 1768)
(вверху — самец, внизу — самка)

оранжевого цвета. Общий характер окраски самки в брачный период напоминает окраску самца, но она не столь яркая, и верхней стороне ее тела более присуща некоторая мраморность рисунка. По окончании сезона размножения окраска становится более тусклой, что выражается, в первую очередь, в исчезновении голубых тонов и яркой пятнистости. Половой диморфизм также выражен в наличии у самцов небольшого спинного гребня, который у самок отсутствует (рис. 49, 50). Кроме этого, клоакальные губы самцов, по сравнению с самками, развиты сильнее, они оранжевого цвета с темными пятнами по внешним краям (у самок эти пятна отсутствуют). Длина тела вместе с хвостом составляет в среднем около 80 мм у самцов и 90 мм у самок. Небные зубы в виде двух продольных линий, которые в передней части сближены, а в дистальной широко расходятся. Во время обитания в водоемах поверхность кожи гладкая, но при переходе на сушу становится заметно зернистой.

Встречается на большей части Центральной и Южной Европы, где представлен 7 подвидами: *Mesotriton alpestris alpestris* распро-

странен на большей части ареала, *M. a. veluchiensis* — в Центральной Греции, *M. a. apuanus* — в Северной Италии, *M. a. cyreni* — в Северной Испании, *M. a. inexpectatus* — в Южной Италии, *M. a. serdarus* и *M. a. montenegrus* — в Черногории (Macgregor *et al.*, 1990; Zuiderwijk, 1997). Таксономический статус трех последних нуждается в уточнении.

В Восточной Европе (Россия, Воронежская обл.) альпийские тритоны известны из плиоценовых отложений (Ратников, 2002).

В Украине обитают животные номинативного подвида.

Распространение и изменчивость. В пределах Украины обитает в Карпатах. Северная граница распространения проходит по Львовской области (Пустомытовский р-н), южная доходит до г. Черновцы. Границы западной и восточной частей ареала примерно совпадают с началом предгорий (рис. 51).

Исследования изменчивости внешнеморфологических признаков альпийских тритонов в пределах Карпат в Украине (Щербак, Щербань, 1980) показало тенденцию к увеличению размеров тела с высотой местности (тритоны в высокогорье крупнее). С другой стороны, сравнение представителей этого вида из Прикарпатья и



Рис. 50. Биотоп альпийского тритона (Закарпатская обл., оз. Комсомольское)

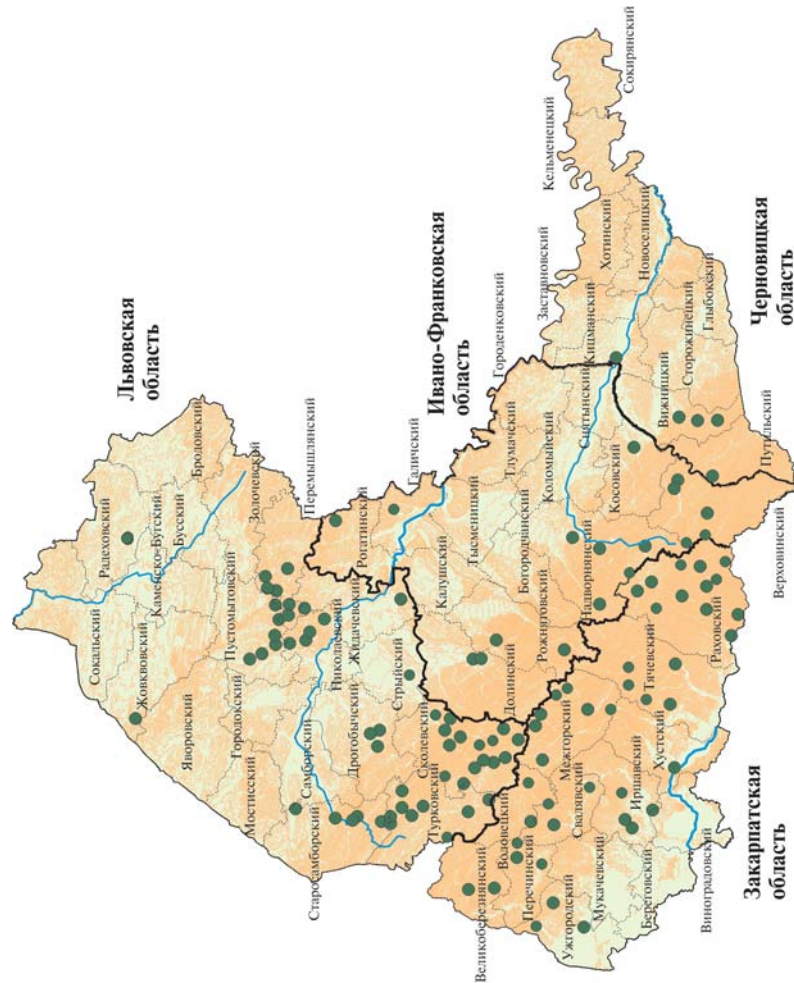


Рис. 51. Распространение альпийского тритона в Украине (по Писанец и др., 2005)

Закарпатье не дало каких-либо существенных различий в основных морфометрических характеристиках. Вместе с тем, карпатские *M. alpestris* характеризуются рядом показателей, которые отличают их от альпийских тритонов из более юго-западного региона (Трансильвания, Румыния) и, в частности, достоверными различиями в большей длине хвоста и размерах передних конечностей (Щербак, Щербань, 1980).

Исследования изменчивости внешнеморфологических признаков, в котором было сделано межпопуляционное сравнение альпийских тритонов из Чехии (Rehak, 1983) показало, что признаки L и DiE имеют незначительный аллометрический рост в отношении длины тела. Из других результатов следует указать на вывод о том, что в процессе роста животных индексы $P. a. / P. r.$ и $L. / Lt.$ с. остаются в основном постоянными, однако их использование затруднено высокой индивидуальной изменчивостью.

Диплоидный набор состоит из 24 двуплечих ($2n = 24$, $NF = 48$) хромосом (Arano *et al.*, 1991). Изучение поперечно-полосатой С-окраски хромосом показало, что для *M. alpestris* характерно развитие интерстициальных полос на 4-й, 6-й парах и дистальной полосы на 13-й паре хромосом. Другие отличия касаются половых хромосом и особенностей мейоза. Высказано предположение, что отличия в распределении С-полос при поперечно-полосатой окраске хромосом не могут быть причиной генетической изоляции и видообразования, а скорее всего, являются ее следствием (Arano *et al.*, 1991).

Сравнительное изучение генетической изменчивости альпийского тритона в Восточных Карпатах и в других участках ареала (Межжерін та ін., 1997) показало их низкую гетерозиготность — 0,023 (для двух выборок 0,027), хотя этот показатель для альпийского тритона из Польши был равен 0,183, Югославии — 0,154, Пиренеев — 0,063, Балкан — 0,153, Татр — 0,183 (Kyriakopoulou-Sklavounou *et al.*, 1997).

Интересно, что сравнение уровня гетерозиготности альпийских тритонов из популяций, обитающих на разных высотах на Иберийском п-ове (Arano *et al.*, 1991) не подтвердило предположение, что гетерозиготность с поднятием в горы будет снижаться вследствие усиления изоляции (хотя подобная тенденция ранее была установлена для обыкновенного тритона).

Места обитания и численность. Границы высотного распространения альпийского тритона указывают на его исключительную пластичность в этом отношении. Так, в Украинских Карпатах этот

вид обитает на высотах от 400 до 2000 м (Щербак, Щербань, 1980). В Нидерландах отмечен на высоте всего 3 м, а наивысшее место его обитания в Швейцарии расположено на высоте 2500 м. В Черногории *M. alpestris* достигает высот более 1200 м, в Греции высотные границы его обитания 1800–2000 м, в Южной Италии — около 1000 м, в центре Иберийского п-ова (горные массивы недалеко от Мадрида) его отмечали на высотах до 2120 м (Nagl, Hofe, 1997).

По данным исследования в Карпатах биотопы альпийских тритонов мало чем отличаются от мест обитания *L. montandoni*, они встречаются в горно-лесной зоне (рис. 50) чаще всего вблизи водоемов — озер, рек, ручьев (Щербак, Щербань, 1980). Вид нередок и в субальпийской зоне на полонинах. И хотя *M. alpestris* отмечали как в достаточно заиленных водоемах с мутной водой, так и в чистых, высказывалось предположение, что они все же предпочитают чистую воду. С другой стороны, специальными исследованиями установлено, что этот вид тритонов избегает мелких водоемов с прозрачной водой в высокогорьях. Данное обстоятельство связано как с высоким уровнем ультрафиолетового облучения в горах, оказывающего сублетальный эффект на личинок альпийского тритона (подтверждено лабораторными экспериментами), так и с более сильным падением в таких водоемах температуры при похолоданиях (Nagl, Hofe, 1997). При исследовании характеристик биотопов, в которых отмечалось размножение альпийских тритонов, было установлено, что химические характеристики воды здесь соответствовали следующим: рН 7,4–9,4 (по другим данным предпочитают водоемы с рН 5,6–5,8), жесткость (мэкв/л) 0,4–2,1, щелочность (мэкв/л) 0,2–1,9.

Учеты альпийских тритонов в сезон размножения в типичных для них биотопах (Карпатский регион) показали, что его численность колеблется от 1 до 80–100 особей на 100 м береговой линии. По результатам учетов в период после окончания брачного сезона выяснено, что этот показатель здесь уменьшается и колеблется от единичных особей до 10–15 (Щербак, Щербань, 1980).

Более поздние исследования (Мисюра, Марченковская, 2001а) в 50 разных биогеоценозах Львовской, Ивано-Франковской и Закарпатской областей показали, что альпийский тритон (наряду с карпатским) встречается в них почти в 70% случаев. Его средняя плотность здесь составляет обычно 3–7 ос. /м², численность самцов (70%) превышает численность самок.

Последние материалы учетов в Черновицкой и Ивано-Франковской областях (Смирнов, Хлус, 2005) говорят о более низкой численности альпийского тритона в этом регионе: от 1,2 ос. /м² площади водоемов в районе массива Скибовские Горганы в Карпатском национальном парке до 1,6 ос. /м² в низкогорьях Покутско-Буковинских Карпат национального парка «Вишнецкий». Его средняя численность по сравнению с карпатским тритоном в регионе исследования существенно ниже — примерно в 3,9–12,6 раз.

Тритоны этого вида характеризуются достаточно высокими способностями к освоению новых водоемов (Nachtel *et al.*, 2005). Так, в трех созданных по соседству с двумя существовавшими ранее водоемами (дистанция от 300 до 1800 м) численность *M. alpestris* от 14 особей в 1995 г. возросла до 3326 особей в 2001 г., однако в 2002 и 2003 гг. варьировала соответственно от 1866 до 1656 животных. Результаты исследования также позволили прийти к выводу об отсутствии корреляции между репродуктивным успехом и размерами популяции.

Особенности биологии. Выход из мест зимовки в Карпатах обычно приходится на конец марта на более низких высотах и на апрель в горах, после чего тритоны перемещаются в водоемы. Температурный оптимум воды для брачных игр и откладывания икры, по-видимому, находится в пределах 11–17°. По окончании сезона размножения (конец июня — начало июля) альпийские тритоны нередко встречаются на суше при температуре воздуха 15–28°, при этом отмечено, что самцы покидают водоемы на 1–2 недели раньше самок. Во время наземного периода жизни обычно скрываются в таких же убежищах, как и остальные виды тритонов: в листовой подстилке, щелях и полостях под камнями, упавшими деревьями, корягами. Многие из таких убежищ используют как места зимовки.

Откладыванию икры предшествуют брачные игры. Отмечалось, что общий ритуал ухаживания сходен с таковым у карпатского тритона и включает несколько типов поведения: преследование самки, преграждение ей пути, изгибание и вибрация хвоста. Вместе с тем, один из элементов, в частности, демонстрация отступления, которая имеет место у карпатского и некоторых других видов тритонов, в брачном поведении альпийского тритона отсутствует (Pecio *et al.*, 1985).

Период откладывания икры растянут и приходится на май — июль. Самка альпийского тритона также прикрепляет икру к подводным растениям (на глубине 10–50 см), но при их отсутствии

может использовать для кладки ветки или камни, находящиеся под водой. Вместе с тем, при исследовании специфики размножения этого вида в западных участках ареала было установлено, что у самок этого вида существует определенная избирательность в использовании растений для откладывания икры. Так, из пяти групп растений на местах нереста (*Nasturtium officinalae*, *Glyceria fluitans*, *Callitriche sp.*, *Potamogeton crispus* и *Ranunculus sp.*) альпийским тритоном предпочтение отдавалось первым двум (Miaud *et al.*, 1995). Данные лабораторных исследований по изучению оптимальных глубин, на которых откладывается икра, отличаются от данных, полученных в естественных местообитаниях в Карпатах (варьирует в пределах 10–20 см).

Время икрометания может составлять около 30 дней. Икра, отложенная поодиночке или в виде коротких шнуров (от 120 до 250 икринок) развивается в течение 16–26 дней, хотя в лабораторных условиях выход личинок из икры при комнатной температуре происходит на 8–10-й день (Щербак, Щербань, 1980). Длительность метаморфоза в значительной степени также обусловлена температурным фактором и в естественных местообитаниях составляет 3–4 месяца. Размеры вышедших из яйца личинок невелики, 6–8 мм, при достижении ими размеров 14–15 мм развиваются зачатки задних конечностей. Личинки коричневатого-черного цвета, на теле имеются более светлые, чем основной фон, пятнышки. Для них характерен мраморовидный рисунок хвоста. Перед метаморфозом личинки достигают длины 40–50 мм, хотя отмечали случаи (Juszczuk, 1974; цит. по Щербак, Щербань, 1980), когда метаморфоз происходил и при существенно меньших размерах (ок. 28 мм).

Экспериментальное исследование влияния температуры на личиночное развитие альпийских тритонов показало, что изменчивость самой температуры, вероятно, сказывается не на особенностях эмбриональных стадий, а просто удлиняет или укорачивает время развития (Bonassi *et al.*, 2005).

Половой зрелости тритоны достигают, вероятно, на 3–4-м году жизни. При исследовании тритонов из горной популяции северо-западной Богемии около г. Трутнова наибольший возраст последних был определен в 9–10 лет (Смирин, 1977). Вместе с тем, отмечено отсутствие корреляции возраста с размерами животных (самые крупные особи в выборке из 40 экземпляров не были самыми старшими по возрасту). При исследовании других популяций в

постоянных прудах в Западной Европе было установлено, что возраст самых молодых альпийских тритонов был около 3 лет.

В ряде регионов (Югославия, Греция, Италия) известны горные популяции, состоящие в значительной степени только из личинок (явление педоморфоза или неотении). При определении возраста таких неотенических особей выяснилось, что их возраст может достигать 7 лет.

Сравнение рационов альпийских тритонов во время их обитания в воде и на суше говорило о том, что они хотя и отличаются, но при этом показывают сходство с составом пищи карпатского тритона. Так, на водном этапе в рационе преобладали куколки и личинки двукрылых (звонцы, более 80% встречаемости), на наземном — перепончатокрылые, дождевые черви, жуки (19,8, 19,8, 16,5% соответственно). Отмечалась также икра других видов земноводных. В питании личинок присутствовали дафнии и личинки насекомых. Имеются сведения о том, что бентосные группы беспозвоночных (двухстворчатые моллюски, хирономиды и др.) в составе питания личинок этого вида присутствуют чаще, чем у личинок других видов тритонов.

В связи с тем, что для размножения тритоны нередко занимают заполненные водой автомобильные колеи на проселочных дорогах, они часто гибнут от автотранспорта (Тарашук, 1985). Среди других причин снижения численности указывают на загрязнение водоемов, занимаемых для размножения, а также сборы этих животных в коммерческих целях. Замечания о критическом состоянии популяций этих животных высказывались еще более 25 лет назад (Татаринов, 1977), что указывает на необходимость организации мониторинговых работ.

Данные о естественных врагах (кроме таких факторов, как гибель личинок при пересыхании водоемов и взрослых в суровые зимы), ограничиваются сведениями, что альпийских тритонов обнаруживали в желудках форели и обыкновенного ужа (Щербак, Щербань, 1980). Есть также указание о том, что интродукция чужеродных видов рыб является фактором, уменьшающим разнообразие *M. alpestris* вследствие исчезновения педоморф. Эта особенность была выяснена при ревизии всех известных педоморфных популяций альпийского тритона (а также *L. helveticus*) в водоемах Франции, Италии, Словении, Боснии, Черногории и Греции (Denoe *et al.*, 2005). Причиной утери разнообразия (в виде уменьшения частоты встречаемости гетерозигот по сравнению с ожидаемым в соответствии

с формулой Харди-Вайнберга), может быть также высокая степень близкородственного скрещивания, что отмечено для ряда популяций этого вида в Греции (Sotiropoulos *et al.*, 2005).

Вид внесен Красную книгу Украины (категория «уязвимые виды») и в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение III — «виды животных, подлежащие охране»).

РОД КРУПНЫЙ ТРИТОН — *TRITURUS RAFINESQUE*, 1815

Животные небольших, средних и крупных размеров, хвост с боков уплощен, общий фон темный (обычно черно-коричневых тонов), рисунок варьирует, в окраске часто имеются пятна и полосы ярко-оранжевых, желтых, красных и синих оттенков. Для самцов некоторых видов в сезон размножения характерно развитие спинного гребня.

Благодаря исследованиям последнего времени таксономический статус многих европейских амфибий был пересмотрен (Litvinchuk *et al.*, 2005a; Carranza, Amat, 2005), и сейчас можно утверждать, что на территории Украины обитают гребенчатый тритон, *Triturus cristatus*, дунайский тритон, *Triturus dobrogicus* и тритон Карелина, *Triturus karelinii*.

Следует подчеркнуть, что диагностика по внешнеморфологическим признакам тритонов рода *Triturus* вызывала определенные трудности. Как уже отмечалось, для их определения, среди прочих признаков, часто используют индекс Вольтерсторфа (IW). Вместе с тем, высказано мнение, что этот индекс является подходящим в таксономических заключениях только с учетом однородности размеров животных в сравниваемых выборках и данных об их возрасте (Rehak, 1983).

Проведенное позже сопоставление специфики изменчивости количества ядерной ДНК с данными по изменчивости внешнеморфологических признаков позволило сделать определенные заключения для решения этого вопроса. Так, было установлено, что IW варьирует следующим образом: *T. dobrogicus* < 54,0, *T. cristatus* 54,0–63,69, *T. karelinii* > 67,1 (самцы) и *T. dobrogicus* < 46,2, *T. cristatus* 46,2–53,89, *T. karelinii* > 59,2 (самки). Представители этих таксонов также отличаются по числу туловищных позвонков: *T. dobrogicus*

16,5±0,58, *T. cristatus* 15,0±0,41, *T. karelinii* 13,2±0,44 (Arntzen *et al.*, 1999).

Тритон гребенчатый — *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)

Описание. Тритоны средних и крупных размеров, длина тела с хвостом самцов и самок из карпатских популяций составляет 110–115 мм и 120–125 мм соответственно (Щербак, Щербань, 1980). Сошниковые зубы расположены в виде двух продольных изогнутых линий, сближающихся в передней части и расходящихся в задней.



Рис. 52. Тритон гребенчатый — *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)
(внизу — самец, сверху — самка)

Передняя часть морды слегка закругленная, глаза небольшие, голова отделена от туловища незначительным сужением. Хвост уплощен с боков. Плавательные перепонки на передних конечностях отсутствуют, на задних — слегка развиты у оснований пальцев. Кожа крупнозернистая (на брюхе гладкая), общий фон состоит из коричнево-черных тонов с темными пятнышками сверху и белыми по бокам туловища. Брюхо желто-оранжевое в темных пятнах. В брачный период у самцов на верхней стороне тела развивается зубчатый (фестончатый) гребень, тянущийся от головы до основания хвостовой части, где он прерывается и затем продолжается на обеих сторонах (сверху и снизу) хвоста. По окончании брачного сезона гребень резко уменьшается в размерах, но не исчезает совсем — наличием гребня, более выпуклой клоакой и общими размерами тела самец отличается от самки во внебрачный период (рис. 52). Туловищных позвонков обычно 16.

Ареал охватывает территорию от Англии и Франции (отсутствует в ее юго-западной части) и на восток почти до Урала и Зауралья (Курганская обл.).

До недавнего времени считалось, что гребенчатый тритон в пределах всего своего ареала представлен 4 подвидами (*Triturus cristatus cristatus*, *T. c. dobrogicus*, *T. c. karelinii* и *T. c. carnifex*). Однако, исследования последних лет (включая цитогенетические, молекулярные и данные гибридизации) позволили прийти к выводу о видовом уровне отличий этих таксонов (Bucci-Innocenti *et al.*, 1983; Wallis, Artzen, 1989; Macgregor *et al.*, 1990). Таким образом, все они рассматриваются в видовой группе «гребенчатые тритоны» (*Triturus cristatus* group), включающей надвид *Triturus superspecies cristatus*, в состав которого входят 4 вида: *Triturus cristatus*, *Triturus dobrogicus*, *Triturus karelinii*, *Triturus carnifex*. Кроме этих 4 видов надвида *Triturus cristatus*, в группу «гребенчатых тритонов» входят *Triturus marmoratus* и *T. pygmaeus*.

Канонический дискриминантный анализ внешнеморфологических признаков гребенчатого, дунайского тритонов и тритона Карелина позволил утверждать, что *Triturus cristatus* занимает промежуточное положение между двумя последними видами. По данным исследования митохондриальной ДНК, гребенчатый тритон образует общую ветвь с серым тритоном (*T. carnifex*), а тритон Карелина — с дунайским. Мраморный тритон (*T. marmoratus*) формирует отдельную ветвь.



Рис. 53. Распространение гребенчатого тритона в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

С другой стороны, результаты электрофоретического анализа белков и рассчитанная на его основе генетическая дистанция Нея показали, что гребенчатый тритон образует общий кластер с серым и дунайским тритонами (последние стоят друг к другу ближе, чем к *T. cristatus*), а тритон Карелина формирует отдельный от всех трех видов кластер. От всех перечисленных видов и в этом случае наиболее отличается мраморный тритон (Litvinchuk *et al.*, 1994).

В другом исследовании (Межжерин и др., 1998), также выполненном на основании использования данных электрофоретической подвижности белков, но уже с привлечением других видов (кроме *T. cristatus* также и *T. c. karelinii*, *T. c. dobrogicus*, *Mesotriton alpestris*, *Lissotriton montandoni*, *Lissotriton v. vulgaris*, *Lissotriton v. ampelensis*) установлено, что наибольшую близость гребенчатый тритон проявляет с дунайским тритоном, а вместе с тритоном Карелина все они образуют единую ветвь.

Гребенчатый тритон распространен на большей части территории Украины (подвиды не выделяют).

Остатки гребенчатых тритонов плиоценового возраста известны из Польши (Sanchiz *et al.*, 1979), а также из Воронежской и Белгородской областей России (Ратников, 2002).

Распространение и изменчивость. Распространение гребенчатого тритона в Украине связано с лесными и лесостепными участками (рис. 53). Он живет в предгорьях Закарпатья, Карпатах (здесь его отмечали на высотах до 1450 м, хотя в Западной Европе этого тритона находили и выше — до 3000 м), далее на восток — в северном, центрально-западном и центрально-восточном регионах Украины, на юг доходит до Одесской, Николаевской областей (отмечен в долине р. Чичиклия бассейна Южного Буга, примерно 47° с. ш.), найден в окрестностях г. Александрии, Кировоградской обл. (Гончаренко, 2002), далее граница идет по Харьковской и Луганской областям. Более ранние указания об его обитании в Голопристанском районе Херсонской области, как, впрочем, и сведения о находках в окрестностях Херсона, подлежат проверке, так как здесь может встречаться дунайский тритон *T. dobrogicus* (Litvinchuk, 2005).

Изменчивость *T. cristatus* в пределах Украины изучена слабо, за исключением популяций карпатского региона, что было отчасти связано с выяснением в конце 70-х годов таксономических взаимоотношений дунайского и гребенчатого тритонов (Осташко, 1977). Это исследование позволило утверждать, что в Закарпатье существует наряду с гибридными популяциями и «чистые» *Triturus*

cristatus dobrogicus (сейчас *T. dobrogicus*). При этом указано, что в Прикарпатье распространен номинативный подвид *T. cristatus cristatus* (сейчас *T. cristatus*). Вместе с тем, в отдельных местах (выборки из окр. с. Делятин и с. Трушевичи) гребенчатые тритоны номинативного подвида характеризовались некоторыми общими признаками с *T. c. dobrogicus* (сейчас *T. dobrogicus*), что могло говорить об их гибридизации (Щербак, Щербань, 1980). Однако, проведенные позже биохимические исследования и сравнение количества ядерной ДНК в клетках показали, что в Закарпатье гибридизация между обоими видами отсутствует и их ареалы не перекрываются: *T. dobrogicus* обитает в низменных районах, а *T. cristatus* — в предгорье и в горах (Litvinchuk *et al.*, 1997b). Интересно, что сходные исследования представителей обоих таксонов в Чехии также показали отсутствие здесь их гибридизации (Pialek *et al.*, 1997). Кроме этого, сравнение на этой же территории нескольких признаков (W1, Ltc/L, Lc/L) 223 животных из пяти выборок показало четкие отличия во внешней морфологии между *T. cristatus* и *T. dobrogicus* (Pialek *et al.*, 1997).

С другой стороны, естественное скрещивание между этими видами, вероятно, все же не исключено, о чем свидетельствовала находка гибридной особи в окрестностях Ужгорода (Морозов-Леонов и др., 2003).

Диплоидный набор состоит из 24 двуплечих хромосом, $2n = 24$, $NF = 48$ (Macgregor *et al.*, 1990), тритонам этого вида присущ мужской гетерогаметный пол (XX/XY). Развитие личинок (начиная от стадии недробящихся клеток и начала питания до метаморфоза) при температурах 18–24° давало соотношение полов 1: 1 (Wallace, Wallace, 2000). Более высокие температуры содержания личинок приводили к численному преобладанию самцов, более низкие — к существенному преобладанию самок.

Зарегистрирован случай спонтанной триплоидии. Так, в 1993 г. в Закарпатье была отловлена самка, отложившая вскоре в лаборатории 8 яиц, из которых в конечном счете прошла метаморфоз одна личинка (= самец). Было установлено, что количество ядерной ДНК этого самца составляла 7,80 ед. (в качестве стандарта для сравнения использовали эритроциты травяной лягушки), хотя аналогичный показатель родительской особи был 5,24 ед. (в среднем для тритонов этого вида из Закарпатья — 5,26). Таким образом, этот самец был естественным ауто триплоидом, который характеризовался стерильностью, о чем свидетельствовало отсутствие в семенниках сперматозоидов (Borkin *et al.*, 1996).

Средний размер генома гребенчатого тритона в разных выборках варьирует от 0,104 до 1,114 (в относительных единицах, стандарт *Pleurodeles waltl*), он несколько меньше, чем у *T. dobrogicus*. Следует также отметить имеющиеся сведения о тенденции у гребенчатых тритонов к уменьшению размера генома с увеличением высоты местности в Закарпатье (Litvinchuk *et al.*, 1997a).

Сравнение изменчивости гетерозиготности у гребенчатых тритонов из разных областей Украины показало небольшие отличия и, в общем, ее незначительный уровень в 0,03–0,032 (Киевская обл. и Карпаты соответственно). Генетическое расстояние между гребенчатым тритоном из Киевской области и дунайским тритоном из Карпат составляет 0,12, а из дельты Дуная — 0,07. Сравнение *T. cristatus* из Карпат с этими же выборками (*T. dobrogicus* из Карпат и дельты Дуная) дало величины 0,13 и 0,06 соответственно (Межжерін та ін., 1997).

Особый интерес вызывает изучение изменчивости гребенчатых тритонов во временном и пространственном аспектах. Так, при сравнении генетических отличий (генетическая дистанция *Fst*) между родителями и их потомством она оказалась незначительной и варьировала в двух выборках от 0,0005 до 0,0006. Вместе с тем, генетическая дистанция между тритонами, обитающими в прудах, удаленных друг от друга на расстояние в 10,5 км в один и тот же год составила 0,0455 (Jehle *et al.*, 2001).

Исследования митохондриальной ДНК гребенчатого тритона в южных районах его распространения в Западной Европе показало ее слабую изменчивость, что связывают с многочисленными явлениями основателя (термин популяционной генетики) и послеледниковыми реколонизациями этого региона.

Места обитания и численность. Выбор местообитаний гребенчатыми тритонами зависит от сезона. Так, почти сразу же после весеннего пробуждения животные держатся в водоемах до середины лета, хотя в некоторых местах возможна задержка отдельных особей в водоемах до октября. Предпочтение отдается таковым в лесной и лесостепной зонах со слабопроточной или со стоячей водой. Исследования некоторых химических показателей состава воды мест размножения гребенчатых тритонов показали, что для них характерно pH 7,4–9,8, жесткость (мэкв/л) 1,2–6,5, щелочность (мэкв/л) 0,4–4,93 (Ткачева и др., 1989). Позже, по завершении сезона размножения, тритонов уже можно встретить во многих увлажненных местах, где они скрываются под гнилыми пнями,

корягами, кучами камней и пр. Зимовку (ее начало приходится на октябрь — начало ноября) тритоны проводят в полостях почвы, трухлых деревьях, погребках и пр., где одновременно могут находиться несколько десятков особей. Известен случай зимовки гребенчатых тритонов в незамерзающей торфяной яме с проточной водой вместе с другими земноводными, в частности, с остромордой лягушкой (Кушнирук, 1964).

Учеты, проведенные в апреле — мае в водоемах Закарпатья показали, что численность этих животных обычно составляет 2–20 особей на 100 м береговой линии. Результаты абсолютного площадного учета в этом же регионе показали численность 0,2 ос./м² (Щербак, Щербань, 1980). Изучение численности популяции с использованием метода ловчих канавок (северо-западная Германия), позволили оценить ее в 640–800 особей (Jahn, 1997).

Данные по соотношению полов в разных исследованиях отличаются, что, вероятно, связано с особенностями поведения (активности) самцов и самок в сезон размножения. Так, в Закарпатье, в выборке из 130 экземпляров, 34% было представлено самцами и 66% самками (Щербак, Щербань, 1980). В другом регионе Карпат (Западные Бескиды), соотношение полов (абсолютные показатели) было 47 и 68 соответственно, хотя в других популяциях преобладали самцы (Juszczak, Swierad, 1984a).

Последние исследования популяций этих животных в Западной Европе с помощью метода мечения и повторного отлова показали, что изменения их численности, как и у саламандр, зависит от двух компонент: выживаемости взрослых и пополнения молодыми особями из новых генераций (Schmidt, 2005). Результаты работы позволили утверждать, что общая численность изученной популяции сокращалась в связи с недостаточным пополнением молодыми животными при относительно стабильности выживаемости взрослых.

В другой работе были получены такие результаты: из 69 самцов и 101 самок гребенчатого тритона, помеченных в пруду в Германии в 2001 г. (Nachtel *et al.*, 2005), на следующий год отловили только 17 самцов и 18 самок, а еще через год — 3 самца и 1 самку. Это свидетельствует о том, что большая часть популяции принимает участие в размножении всего несколько раз, и только немногие животные — в течение длительного времени. Таким образом, смертность более молодых животных выше, чем взрослых.

Особенности биологии. Появление животных после зимней спячки связано с погодными условиями года и обычно происходит с повышением температуры воздуха в марте (редко в конце февраля) — апреле до 4–6°. Размножение начинается несколько позже после выхода из зимовки и обычно связано с установлением температур до 5–10°. Первыми в водоемы перемещаются самцы, а примерно через полтора месяца туда приходит основная часть популяции самок, участвующих в размножении (наблюдение проводилось в Германии — Kneitz *et al.*, 1997). Откладыванию икры предшествуют брачные игры, при которых самец, приближаясь к самке, совершает своеобразные изгибания тела и хвоста, иногда касаясь самки. После откладывания сперматофора самка захватывает его краями клоаки. Каждое яйцо (или несколько яиц) самка заворачивает в листья водной растительности. Размер кладки может достигать 600 яиц, обычно 200–300.

При исследовании предпочтительности в выборе тех или иных видов растений для откладывания икры в Западной Европе, оказалось, что из нескольких видов (*Nasturtium officinale*, *Glyceria fluitans*, *Callitriche* sp., *Potamogeton crispus*, *Ranunculus* sp.) в 94–95% случаев гребенчатые тритоны предпочитают *Nasturtium officinale*. В условиях эксперимента гребенчатые тритоны чаще откладывали икру на субстрат средней толщины (около 50 мкм), имеющий линейную форму (Miaud, 1995).

Выклев личинок может происходить через 5 дней (при комнатной температуре в лабораторных условиях), обычно — через 12–20 дней (в естественных местообитаниях). Личиночная стадия продолжается около 90 дней (от 76 до 100), хотя в Закарпатье возможны и более короткие сроки — примерно 60 дней. Метаморфоз происходит при средних размерах личинки в 42 мм, а половозрелость наступает во втором (третьем?) году жизни при длине тела около 69 мм (Baker, 1998). Таким образом, увеличение размеров тела происходит на 64%.

В соответствии с некоторыми данными (Кушнирук, 1964), в субальпийской зоне Украинских Карпат гребенчатые тритоны не всегда успевают пройти метаморфоз и зимуют на личиночной стадии. В более западных регионах Европы (высокогорные районы) также отмечены случаи зимовки личинок. Имеются сведения, что ювенильная стадия у этих тритонов может продолжаться от 2 до 5 лет (Baker, 1998).

В лабораторных экспериментах было установлено, что в поисках добычи тритоны могут использовать как чисто химические

раздражители (в эксперименте использовали водные вытяжки из пищевых объектов в концентрации 10^{-1} – 10^{-10}), так и чисто зрительные стимулы (Марголис, 1985). На первых этапах личиночной стадии тритоны питаются чаще всего мелкими ракообразными (напр. *Daphnia*). Позже в составе питания могут встречаться личинки обыкновенного и карпатского тритонов. Взрослые животные во время пребывания в водоемах питаются моллюсками, ракообразными, насекомыми, личинками других амфибий, после перехода к наземному этапу — личинками (более 30% от всего состава пищи) и взрослыми насекомыми, слизнями, дождевыми червями.

Гребенчатые тритоны часто входят в рацион питания позвоночных животных, в той или иной степени связанных с водными биотопами. Среди таких можно отметить обыкновенную жабу, болотную черепаху, оба вида ужей (обыкновенный и водяной), крякву, несколько видов цапель и др.

Специальные мониторинговые наблюдения гребенчатого тритона в Украине не проводились, в связи с чем данные о современном состоянии популяций отсутствуют. Вместе с тем, судя по некоторым наблюдениям в Карпатах, одним из наиболее существенных факторов, влияющим на снижение численности этих животных является антропогенный. При этом отмечается негативное влияние вырубки лесов, создание гидросооружений, применение ядохимикатов, загрязнение водоемов промышленными и бытовыми стоками, отлов в природе. Исследования, проведенные в Англии свидетельствовали о том, что одним из негативных факторов, влияющим на распространение гребенчатого тритона, является также присутствие в водоемах рыб (Veebee, 1985). Это, вероятно, можно отнести и к украинским популяциям этого вида.

Данные расчета жизнеспособности популяций свидетельствовали о том, что одним из важнейших показателей является отношение эффективной численности размножающихся взрослых особей N_b и эффективного размера популяций N_e к общей численности популяции N , т. е. N_b/N и N_e/N , которые варьируют соответственно от 0,10 до 0,19 и от 0,09 до 0,16. В соответствии с эмпирическими расчетами для стабильного существования показатель N_e/N должен быть около 0,1 (Frankham 1995b, цит. по Jehle *et al.*, 2001).

Не исключено, что в некоторых регионах гребенчатые тритоны, по-видимому, характеризуются наличием достаточно устойчивых популяционных механизмов, определяющих их стабильную

численность. Во всяком случае, сравнение численности *T. cristatus* в Восточной Франции в одном и том же пруду почти с 10-летним перерывом (1989 и 1998 гг.) показало, что их количество здесь практически не изменилось: $76,5 \pm 25,6$ и $72,5 \pm 18,8$ соответственно (Jehle *et al.*, 2001).

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды, подлежащие особой охране»), и в Красную книгу Международного Союза Охраны Природы (категория — «низкий риск исчезновения / зависит от охраны»).

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

Описание. Животные средних размеров (длина тела с хвостом 115–120 мм), внешне похожи на гребенчатых тритонов, но отличаются более удлиненным туловищем и некоторыми другими размерными характеристиками. Общий фон тела коричнево-темных тонов, с нечетко выраженными небольшими округлыми черными пятнами, на нижней стороне туловища обычно имеются мелкие светлые пятна неправильной формы, которые переходят на нижнюю часть головы, по бокам средней части хвоста проходит бело-голубая полоса, брюхо красно-оранжевого цвета с темными пятнами. Половой диморфизм проявляется в более крупной клоаке самцов и в развитии у них в сезон размножения на верхней части фестончатого гребня, который прерывается в конце тела и далее вновь продолжается на хвосте. Половой диморфизм проявляется также во вздутости горла самцов, особенно хорошо видимым в сезон размножения (рис. 54, 55).

Распространение связано с Дунайской и Паннонской равнинами, ареал покрывает территорию от устья Дуная вверх по его течению до Австрии, Чехии и Хорватии.

В списках батрахофауны бывшего СССР (Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977) дунайский тритон (ранее рассматривался как подвид гребенчатого тритона *Triturus cristatus dobrogicus*) не приводился. Однако изучение внешнеморфологических признаков этих хвостатых амфибий из Одесской обл., Молдавии и Карпат (Осташко, 1977) послужило основанием для утверждения об обитании здесь переходных форм между номинативным подвидом гребенчатого тритона и *T. cristatus dobrogicus*. Еще позже (Щербак, Щербань, 1980), изучение батрахофауны Карпат позволило сделать заключение о распространении в Закарпатье наряду с тритонами номинативного подвида гребенчатого тритона и гибридных с



Рис. 54. Дунайский тритон — *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu, 1903)
(вверху — самец, внизу — самка)

T. cristatus dobrogicus популяций (но, как отмечалось выше, сейчас установлено, что это два разных вида: *T. cristatus* и *T. dobrogicus*).

Современные электрофоретические исследования белков и определение количества ядерной ДНК подтвердили вывод о видовой самостоятельности *Triturus dobrogicus* и *Triturus cristatus*, сделанный ранее при их изучении в других участках ареала (Litvinchuk *et al.*, 1994; Litvinchuk *et al.*, 1995). Сравнение этих двух видов в Чехии (материалы по аллозимам), также не показали интрогрессии генов вследствие естественной гибридизации (Pialek *et al.*, 1997).

Вместе с тем следует указать на доказательства того, что в генотипе дунайских тритонов могут встречаться «чужеродные» аллели, свойственные генным комплексам других видов. Так, биохимический анализ *T. dobrogicus* из окр. с. Балево (Закарпатье), показал наличие «чужеродного» аллеля эстеразы (ESTA-2), характерного для гребенчатого тритона. Такие «чужеродные» аллели, свойственны не только *Triturus cristatus*, но и тритону Карелина,



Рис. 55. Биотоп дунайского тритона (Одесская обл., г. Вилково)

были обнаружены у дунайского тритона из Сербии. Не исключено, что эти материалы могут свидетельствовать о существовании в прошлом генетических контактов *T. dobrogicus* с двумя другими видами тритонов (Litvinchuk *et al.*, 1999). Более того, недавние исследования в Закарпатье (Морозов-Леонов и др., 2003) позволили обнаружить гибридную особь между дунайским и гребенчатым тритонами, что подтверждает (отдельные случаи?) скрещивание тритонов обоих таксонов в природе.

По современным представлениям дунайский тритон в Украине представлен номинативным подвидом *Triturus d. dobrogicus* (Kiritzescu, 1903) в Одесской, Херсонской и, вероятно, в Николаевской областях (в двух последних регионах необходимы дополнительные исследования по уточнению таксономической принадлежности и границ распространения), а также паннонским подвидом *Triturus d. macrosomus* (Boulenger, 1908) в Закарпатье. Представители последнего подвида отличаются от номинативного оранжево-желтыми тонами окраски брюха против более ярко-красных оттенков у *Triturus d. dobrogicus* (Litvinchuk, Vorkin, 2000), меньшим значением индекса Lt.c./L. (на 13,8% у самцов, и на 13,3% у самок), меньшим значением индекса IW (у самцов этого подвида менее 54,0 у *T. d. dobrogicus* — более), числом туловищных позвонков, которое у них в среднем составляет 17, а у тритонов номинативного подвида 16 (по другим

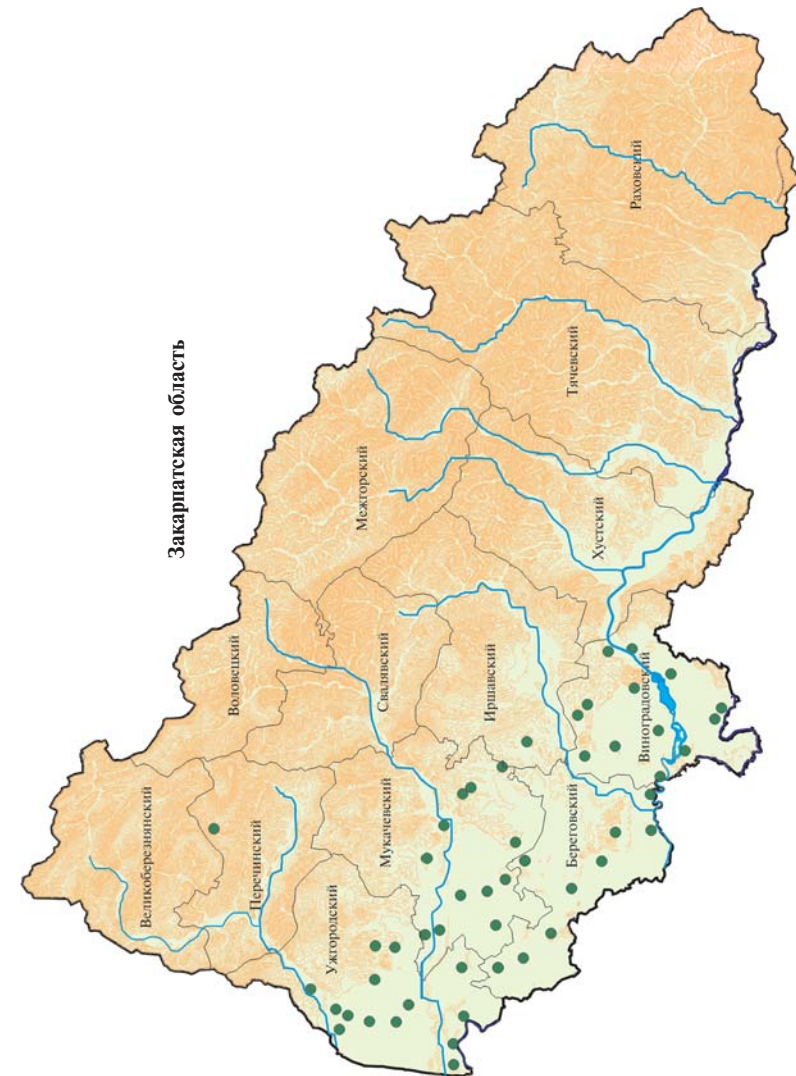


Рис. 56 А. Распространение дунайского тритона в Закарпатской обл. (по Писанец и др., 2005)



Рис. 56 Б. — Распространение дунайского и гребенчатого тритонов в Одесской, Херсонской и Николаевской областях (по Litvinchuk, 2005 с дополнениями; зеленые кружки — точки сбора дунайского тритона; зеленые квадраты - точки сбора гребенчатого тритона или же таксономическая идентификация животных в этом месте сбора требует уточнения)

данном это число у *T. dobrogicus* в общем несколько больше — в среднем 17,5; Arntzen, Wallis, 1999).

Распространение и изменчивость. В пределах Украины (рис. 56, А, Б) распространен в Одесской области (дельта Дуная) и в Закарпатье. Особый интерес вызывает находка одной неполовозрелой особи *T. dobrogicus* за пределами основного ареала в окрестностях Голой Пристанки (Херсонская обл.), выявленная при анализе коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ. Позже, в 2004 г., в окрестностях Херсона было добыто еще две личинки этого вида тритонов (Litvinchuk, 2005), что дало основание полагать, что дунайские тритоны дельты Днепра представляют собой изолированную популяцию как от остальной части ареала *T. dobrogicus*, так и от *T. cristatus*.

Результаты анализа изменчивости дунайских тритонов в Закарпатье показали, что IW у них составляет 46,0 и 38,5 (на первом месте указаны самцы, на втором — самки), индекс Lt. с. /L. 0,16 и 0,14, P. а. /P. p. 0,87 и 0,85; L. в среднем 63,8 и 65,4 мм, L. cd. 58,5 и 59,6 мм, P. а. 18,5 и 16,4 мм, P. p. 21,2 и 19,4 мм (Куртяк, Крочко, 2003). Вероятно, многим внешнеморфологическим признакам этого вида свойственна межпопуляционная (географическая) изменчивость. Во всяком случае, результаты другого исследования этих животных в Закарпатье (Litvinchuk, Borkin, 2000) показали, что IW у самцов равен 50,9, L. в среднем составляет 64,7 мм, P. а. 19,4 мм, P. p. 21,1 мм, Lt. с. 8,4 мм, DiE 38,2 мм (животных в этом регионе собирали более чем в 20 км от зоны обитания гребенчатого тритона). Внешнеморфологические показатели тритонов (также самцы) из низовий Дуная несколько отличались: IW 59,6, L. в среднем 61,1 мм, DiE 33,9 мм, P. а. 20,2 мм, P. p. 21,6, Lt. с. 8,9 мм.

Данные по кариотипам представителей украинских популяций отсутствуют, но, судя по материалам хромосомного изучения гребенчатого тритона в других участках ареала (Morescalchi, 1975), их диплоидный набор также представлен 24 двуплечими хромосомами ($2n = 24$, $NF = 48$).

Для дунайского тритона характерен больший размер генома (Litvinchuk *et al.*, 1997a) по сравнению с гребенчатым тритоном: в среднем 1,133 против 1,104 — 1,114 (в относительных единицах; стандарт — эритроциты *Pleurodoles waltl*).

Отдельно следует отметить, что изучение изменчивости количества ядерной ДНК у этих животных в разных участках ареала позволило обнаружить триплоидию у *T. dobrogicus* (Litvinchuk *et al.*,

2001). Так, среди 22 тритонов, собранных в окрестностях с. Батево Мукачевского района Закарпатской области была обнаружена самка, которая характеризовалась размером генома в 1,681 условных единиц (также в качестве стандарта эритроциты *Pleurodoles waltl*). Учитывая то обстоятельство, что в 3–5-километровой зоне не было обнаружено ни одной популяции другого вида (в частности *T. cristatus*), авторы склонны считать причиной увеличения числа наборов хромосом не гибридизацию, а автополиплоидию.

Исследования дунайского тритона показали, что эти животные из разных регионов Украины (Закарпатье и дельта Дуная) отличаются не только по внешним морфологическим признакам, но также и по совместимости своих геномов. Так, в скрещивании самца из Одесской области с самкой из Закарпатья жизнеспособными оказались только 1,9% личинок. Гибридизация двух самок из Одессы с самцами из Сербии также показала низкую выживаемость личинок (13,3%). Вместе с тем, аналогичные показатели контроля (скрещивали самку и самца из дельты Дуная) были существенно выше: 28,7–33,3% (Litvinchuk, Borkin, 2000). Генетическая дистанция Нея по данным исследования электрофоретической изменчивости белков была довольно низкой или отсутствовала (0–0,09).

Места обитания и численность. В своем распространении в дельте Дуная *T. dobrogicus* связан с интразональными биотопами в степных экосистемах. Здесь вид может встречаться в стоячих или слабопроточных водоемах пойменных лесов, на заливных лугах и болотистых участках, каналах и временных водоемах (рис. 55) в населенных пунктах (обычно на участках с высотами ок. 50 м — Litvinchuk *et al.*, 1997b). В Закарпатье оба вида (дунайский и гребенчатый тритон) изолированы биотопически. Так, дунайский тритон обитает здесь только на низменных участках, заселяя открытые биотопы в долинах рек бывших степных и лесостепных участков и ныне трансформированных в агроценозы. По материалам специальных исследований обитает на высотах, обычно не превышающих 125 м (Litvinchuk *et al.*, 1997b), хотя в более западных участках ареала его находили и выше — до 300 м.

Судя по данным изучения этих животных в Закарпатье, их численность здесь достигает 5–12 особей на 100 м береговой линии или 1 особь на 1–50 м² площади водоема. По материалам других исследований его плотность в этом регионе составляет в некоторых местах до 60 ос. /100 м береговой линии. В окрестностях Ужгорода в водоеме площадью около 30 м² численность дунайских тритонов

достигала 1,7 ос. /м² (Литвинчук, Боркин, 2002). По другим данным (Куртяк, Межжерин, 2005) на 100 м маршрута в Закарпатской обл. отмечали от 3,6 до 7,8 особей. Интересно, что во время учета этих же животных в мае 2005 г. в Ужгородском районе на маршруте длиной 5–7 км не обнаружено ни одной особи в тех местах, в которых этих амфибий отмечали ранее (учет проводили Ф. Куртяк и Е. Писанец).

В окрестностях Вилково плотность *T. dobrogicus* довольно-таки высокая и может достигать 1,5 ос. /м береговой линии (Тарашук, 1999), в окрестностях Измаила — 0,4 ос. /м² (Литвинчук, Боркин, 2002). В разных местах своего обитания в Дунайском биосферном заповеднике статус этих тритонов оценивался от малочисленного, до обычного или даже многочисленного (Котенко, 1999).

При долговременном исследовании в окрестностях Вены одной из популяций установлено падение численности взрослых животных от 210 особей (1987 г.) до 96 особей (1992 г.), а затем до 52 (1995 г.). Что же касается численности неполовозрелых тритонов, то здесь зарегистрирована негативная корреляция их количества со взрослым населением. Так, во время падения численности взрослых максимальное количество молоди в 1991 г. составило 818 животных (Jehle, 1994).

Особенности биологии. В условиях Закарпатья пробуждение после зимней спячки происходит в марте (иногда в конце февраля). Примерно до начала июля тритоны находятся в водоемах. После покидания водоемов животные остаются активными почти до октября, после чего уходят на зимовку. Зимними убежищами на суше обычно служат такие же места, как и у гребенчатого тритона — норы и полости в почве, трухлые деревья и пр. Есть указания, что они могут зимовать и в воде.

Не исключено, что дунайский тритон, скорее всего, характеризуется большой устойчивостью к воздействию высоких температур, что, с одной стороны, позволяет ему обитать в более южных (по сравнению с гребенчатым тритоном) регионах, а с другой, определяет его распространение в Закарпатье только на равнинных участках.

Данные о размножении фрагментарны и ограничиваются сроками начала сезона размножения, который отмечался в марте — апреле. Для размножения животные занимают слабопроточные и стоячие водоемы, каналы, канавы. Через 2–2,5 месяца после откладывания икры происходит метаморфоз (июль — начало сентября). Учитывая то, что в Закарпатье обнаруживали личинок,

вмерзших в лед, высказывалось предположение о возможности зимовки личинок в непромерзающих водоемах.

По наблюдениям в других участках ареала (Австрия) самцы дунайского тритона, в отличие от самок, участвуют в размножении ежегодно. Что же касается самок, то у них обнаружены пропуски сезонов размножения и этот коэффициент, вероятно, составляет 0,3 (Jehle, 1994).

Эмбриогенез и период личиночного развития изучены слабо. Согласно некоторым данным, самки заворачивают каждую икринку (всего до 200 штук, размеры каждой около 2,4 мм), в отмершие листья осоки, рогоза и в молодые листья стрелолиста (Литвинчук, Боркин, 2002).

Размеры выклюнувшихся личинок около 10 мм, они характеризуются светлой (с черными пятнами) или темной окраской. С возрастом (при размерах более 50 мм) личинки тритонов из дельты Дуная приобретают интенсивно-черную окраску за исключением кончиков жабр и срединной части брюха, хотя среди закарпатских личинок иногда на теле имеется отчасти светлый окрас. Перед метаморфозом личинки достигают общей длины около 80 мм.

Половой зрелости достигают в возрасте около 2 лет при максимальных размерах тела самцов около 75 мм и самок 83 мм (Литвинчук, Боркин, 2002).

Специальный анализ питания не проводился, однако обычно упоминается, что это беспозвоночные, в том числе ракообразные, насекомые, черви, моллюски (Литвинчук, Боркин, 2002). Учитывая близость этого вида с *T. cristatus*, можно также ожидать совпадения спектров питания обоих видов.

Следует отметить, что если для *T. cristatus* отмечали отрицательную связь в его распространении с водоемами, заселенными рыбами, то дунайский тритон нередко заселяет такие водоемы. На современное состояние популяций, очевидно, оказывает негативное воздействие и антропогенный пресс.

Сделано заключение о необходимости внесения этого вида в третье издание Красной книги Украины (категория «уязвимые виды»); вид включен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды, подлежащие особой охране»), а также включен в Красную книгу Международного Союза Охраны Природы (вид, которому угрожает опасность исчезновения, категория «недостаточно изученные»).

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

Описание. Тритон средних размеров, длина тела (с хвостом) около 130 мм, внешне похож на гребенчатого тритона. Два ряда небных зубов, начинающихся впереди хоан, изогнуты и расходятся в своей задней части. Хвост с боков уплощен. Спинной гребень самцов в брачный период не такой высокий, как у гребенчатого тритона и его перерыв при переходе на хвостовую часть обычно выражен не так четко. Окраска тела от темно-коричневого до светло-желтого фона с нечеткими темными пятнами, на оранжевом или оранжево-желтом брюхе — черные пятна. Цвет горловой части обычно ярко-желтый (иногда до красноватых оттенков) с темными пятнами. Кожа крупнозернистая (рис. 57, 58).

Половой диморфизм выражен в развитии спинного гребня у самцов в сезон размножения, более крупных, по сравнению с самками, размерах и темном цвете клоаки (у самок клоака светлая).

Обитает на востоке Балканского п-ова, в горной части Крыма, в Турции, далее на восток встречается в Предкавказье и на северном Кавказе, есть в северном Иране.

Ранее этот тритон рассматривался как подвид гребенчатого тритона — *Triturus cristatus karelinii* (Терентьев, Чернов, 1949; Щербак, 1966; Банников и др., 1977), однако использование кариологических и биохимических методов исследования этих животных из разных участков их ареала, а также сравнение с другими родственными таксонами, позволило прийти к выводу о существенных отличиях и придать им статус самостоятельного вида (Macgregor *et al.*, 1990; Litvinchuk *et al.*, 1994; Межжерін та ін., 1999). По последним сведениям вид представлен двумя подвидами — *Triturus karelinii karelinii* и *Triturus karelinii arntzeni* (Litvinchuk *et al.*, 1999). В Украине обитают тритоны номинативного подвида (*Triturus k. karelinii*).

Распространение и изменчивость. В пределах Украины встречается только в горно-лесной части Крымского п-ова, от Севастополя на западе до Алушты на востоке, на север — примерно до Симферополя (рис. 59).

По сравнению с другими тритонами этой группы, туловищных позвонков с ребрами у тритона Карелина обычно меньше — в среднем 14,2 (у *T. dobrogicus* и *T. cristatus* 17,5 и 16,0 соответственно — Arntzen *et al.*, 1999).

Для самцов характерны несколько более крупные по сравнению с самками размеры. Так, в выборке 2003 г. из окрестностей с. Терновки Севастопольского горсовета, АР Крым, для самок (n = 16)



Рис. 57. Тритон Карелина — *Triturus karelinii* (Strauch, 1870)
(вверху — самец, внизу — самка)

были характерны $L. 62,2 \pm 0,7$ мм и $L. cd. 50,2 \pm 1,13$ мм, а для самцов ($n = 15$) эти же показатели соответственно составляли $58,2 \pm 1,19$ мм и $47,2 \pm 1,09$ мм.

Интерес вызывают отличия в размерах между животными из этой точки сбора, и тритонами, которые были собраны в Крыму в 60-х годах прошлого века (Щербак, 1966). Так, средняя $L.$ последних составляла $63,33 \pm 7,04$ мм, а $L. cd.$ $58,73 \pm 7,97$ мм, $P. a.$ $24,62 \pm 4,01$ мм, $P. p.$ $25,98 \pm 5,27$ мм (не исключено, что этим показателям присуще «смещение» в сторону самцов, так они представляли более 70% всей выборки). Самцы и самки (оба пола вместе), собранные в 2003 г. характеризовались $L. 60,3 \pm 0,76$ мм, $L. cd.$ $48,7 \pm 0,82$, $Lt. c.$ $12,3 \pm 0,14$, $P. a.$ составляла $20,4 \pm 0,27$, $P. p.$ — $22,1 \pm 0,27$, DiE — $32,4 \pm 0,58$, IW $63,2 \pm 0,98$. Материалы исследования *T. karelinii* из Западной Европы показали изменчивость IW самцов в пределах 59,5–75,0%, самок 50,5–67,1% (Arntzen *et al.*, 1999).

Судя по результатам изучения этих тритонов в разных регионах Западного Кавказа, существуют отличия в проявлении полового диморфизма и размерных показателей тритонов Карелина из популяций северного и южного (по побережью Черного моря) склона главного Кавказского хребта. Так, в первом случае, половой диморфизм выражен только по $L.$, а во втором (кроме $L.$), в $P. p.$, а

также в индексах $L. c. / L.$ и $P. a. / P. p.$ (Tuniyev, 1994). В другом регионе (Восточный Кавказ, Дагестан), достоверные половые различия отмечены не только, как уже отмечалось выше, для размеров туловища, но и для других внешнеморфологических признаков (Orlova, Mazanaeva, 1998). Так, средние размеры почти всех показателей дагестанских самцов и самок ($n = 10$ и $n = 11$ соответственно) превышают таковые у животных из Крыма: $L. = 68,3$ и $74,1$ мм, $L. c. = 61,25$ и $67,3$ мм, $P. a. = 26,6$ и $25,64$ мм, $P. p. = 26,6$ и $23,8$ мм.

Данные по кариотипам крымских популяций отсутствуют, но судя по материалам изучения хромосом этих тритонов из других участков ареала (Macgregor *et al.*, 1990), в их диплоидный набор также входят 24 двуплечие хромосомы ($2n = 24$, $NF = 48$).

При определении количества ядерной ДНК тритона Карелина, оказалось, что эти животные характеризуются наивысшим ее содержанием по сравнению с представителями других родственных таксонов. Эта величина, по данным С. Н. Литвинчука с соавторами (Litvinchuk *et al.*, 1999, 2005), варьирует от 1,159 до 1,262 (в относительных единицах, стандарт — эритроциты *Pleurodeles waltl*) или от 58,8 до 64,0 пг. Существуют также и отличия в среднем уровне гетерозиготности (H), которая варьирует от 0,117 в югославских популяциях и 0,018 в крымских, до 0,042 в грузинских (Litvinchuk



Рис. 58. Биотоп тритона Карелина
(АР Крым, Алуштинский горсовет, окр. с. Лучистое)

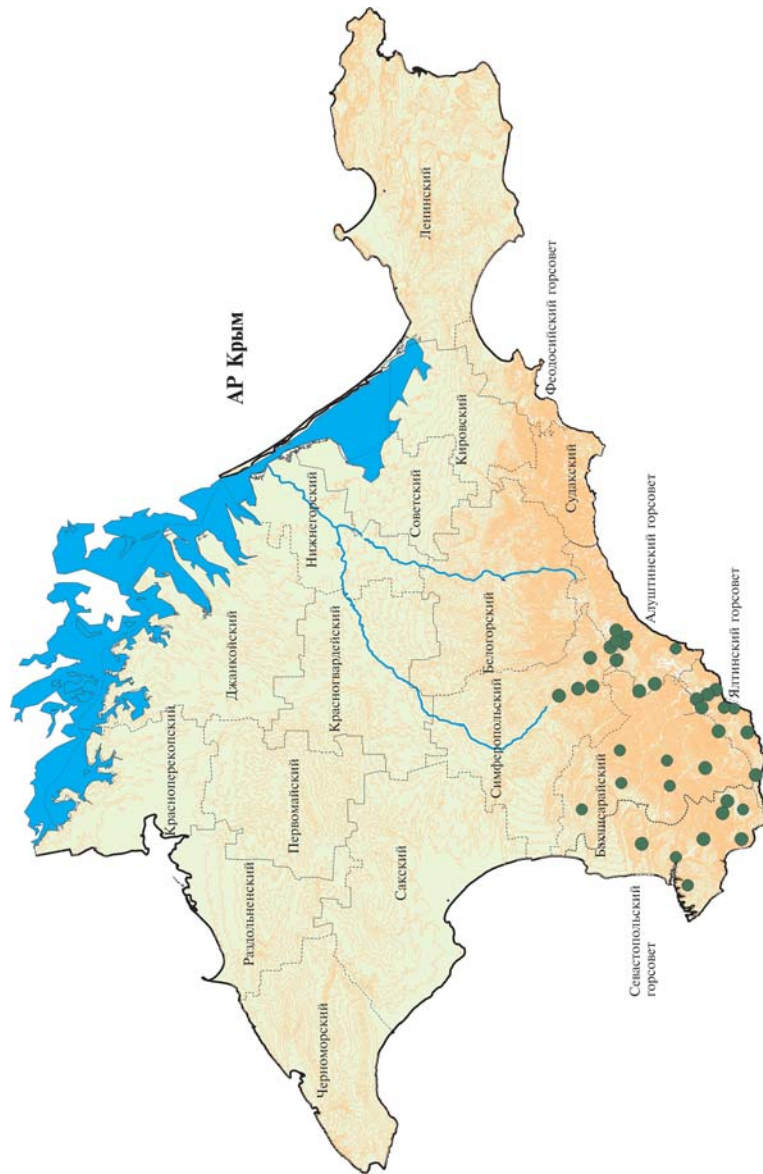


Рис. 59. Распространение тритона Карелина в Украине (по Писанец и др., 2005)

et al., 1994). По другим данным уровень гетерозиготности популяций Крыма составляет 0,033 (Межжерин и др., 1998).

Генетическая дистанция между тритоном Карелина и гребенчатым тритоном составляет $0,482 \pm 0,039$, что существенно меньше, чем между *T. karelinii* и *T. dobrogicus* — $0,949 \pm 0,020$ (Litvinchuk *et al.*, 1994).

Интересно, что у тритона Карелина (Сербия) обнаружено несколько диагностических аллелей, которые имеются и у других видов — гребенчатого и серого тритонов, однако гетерозиготность по этим аллелям отсутствует, что, вероятно, говорит об отсутствии гибридизации с другими видами тритонов (Litvinchuk *et al.*, 1994). С другой стороны, использование иных методов исследований и, в частности, сравнение митохондриальной ДНК тритона Карелина и дунайского тритона, позволило высказать предположение, что в некоторых районах Сербии возможность гибридизации между этими видами все же не может быть полностью исключена (Wallis *et al.*, 1989; цит. по Litvinchuk *et al.*, 1999).

Особый интерес вызывают результаты экспериментальной гибридизации разными авторами тритона Карелина с другими видами (см. обзор Macgregor *et al.*, 1990). Так, отмечали его спаривание с гребенчатым тритоном и оплодотворение икры в лабораторных условиях, а также ее нормальное дробление и выклев личинок, развитие до взрослой стадии, и даже получение фертильных гибридов, способных продуцировать гибриды второго поколения. Примерно такая же картина наблюдалась и в скрещиваниях с *T. carnifex* и с *T. marmoratus*, но не при гибридизации с *Ommatotriton ophryticus* (ранее *T. vittatus*) (здесь успешным было только искусственное оплодотворение икры, развитие которой позже прекращалось).

Места обитания и численность. Большую часть периода активности (от начала весеннего пробуждения и до конца сезона размножения — примерно до конца мая — июля) обычно предпочитают временные или постоянные стоячие и слабопроточные водоемы. Так, в окрестностях горы Демерджи в окрестностях Алушты (рис. 58) отмечалось несколько особей этого вида в одном небольшом искусственном водоеме диаметром 15–20 м и глубиной до 70–80 см, в другом — до 100 м в диаметре и до 1,5 м глубиной. В Севастопольском районе (окр. с. Терновка) отмечены в искусственном озере площадью 800–1000 м² на глубине 50–100 см.

По данным учета в этом месте весной 2003 г. численность этих животных на 50–70 метров береговой линии составляла 40–50 особей.

В мае 2005 г. в окрестностях с. Лучистое Алуштинского горсовета (окр. горы Демерджи) в двух соседних прудах было отловлено 8 особей тритонов на расстоянии 50–70 м береговой линии и 11 животных были обнаружены неподалеку в двух искусственных ямах размером примерно 30 × 30 см и глубиной около 30 см.

Особенности биологии. Появления после зимовки зависит от ряда факторов, в том числе от высоты над уровнем моря, специфики погодных условий и может происходить уже в конце февраля. В середине — второй половине марта самцы приобретают брачный наряд и их в это время можно встретить в водоемах. Как правило, такие водоемы приурочены к горно-лесной зоне, однако отмечены случаи, когда тритоны в сезон размножения занимали водоемы на участках с ксерофитной растительностью (Щербак, 1966). Примерно до августа тритоны ведут водный образ жизни, проявляя при этом дневную активность, затем покидают водоемы. Известны факты, когда тритоны в конце августа снова возвращались в водоемы после того, как они вновь наполнялись водой после летних дождей (Северный Кавказ, Дагестан — Orlova, Mazanaeva, 1998).

На суше убежищами служат щели под корой упавших деревьев и пней, полости под камнями и пр. Отмечены довольно дальние миграции, когда тритонов находили в 2 км от ближайших водоемов. Примерно в октябре тритоны уходят на зимовку, которая, скорее всего, происходит примерно в таких же убежищах. Не исключено, что тритоны Карелина могут зимовать в водоемах (Orlova, Mazanaeva, 1998). Существует предположение о том, что эти амфибии, по сравнению с другими представителями данной группы являются наиболее водным видом.

Брачные игры тритонов в Крыму отмечены в апреле — мае. Самцы прикрепляют капсулы со сперматозоидами к водным растениям и самка захватывает их краями клоаки. Самка откладывает на растения (на глубине 10–25 см) до 190 икринок, из которых через 10–12 дней выклеваются личинки. Имеются данные, что выход личинок во времени несколько растянут, что обусловлено длительностью икротетания.

Данные по личиночному развитию и эмбриогенезу фрагментарны. Известно, что на начальных стадиях развития в окраске личинок преобладают светло-оливковые тона, позже они темнеют. Хвостовой плавник заканчивается нитевидным отростком. Поперечных (костальных) борозд на теле, по сравнению с другими видами тритонов этой группы, меньше: обычно 9–10, у других видов 11–12 (Кузьмин, 1999). Личинки некоторое время ведут неподвижный

образ жизни, прикрепившись к подводным камням или растениям. Вначале развиваются только передние конечности, а затем, при длине тела около 2 см, и задние. Метаморфоз наступает во второй половине августа при длине тела с хвостом 50–80 мм, хотя имеется ряд доказательств, что часть животных не успевают его пройти и зимуют на стадии личинки. Половая зрелость наступает в возрасте 5–6 лет. Материалы учета в мае 2003 г. в западной части Крыма (Севастопольский горсовет), показали примерно одинаковое соотношение самцов и самок. Примерно такие же данные приведены для одной из популяций на Северном Кавказе (Дагестан), где соотношение полов в середине мая было близким к 1: 1, хотя в начале в апреле среди 47 особей насчитывалось только 4 самца (Orlova, Mazanaeva, 1998).

По данным специальных исследований, проведенных в Крыму (Щербак, 1966), в составе питания наибольшую роль играют беспозвоночные, в той или иной степени связанные с водоемами: водяные ослики (более 50%), брюхоногие моллюски (ок. 17%), личинки плавунцов (более 12%) и др. Остальные группы присутствовали в незначительном числе (дождевые черви, бокоплавы, ручейники, паукообразные и др.). Личинки чаще всего питаются мелкими водными ракообразными (циклопы, дафнии), личинками двукрылых, моллюсками.

Сделано заключение о необходимости внесения этого вида в третье издание Красной книги Украины (категория «уязвимые виды»). Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды, подлежащие особой охране»).

ОТРЯД БЕСХВОСТЫЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ — ANURA FISCHER VON WALDHEIM, 1813

Бесхвостые земноводные представляют собою наибольшую по численности группу амфибий, количество видов в ней скорее всего уже превышает 5000 (Stebbins, Cohen, 1995; Pough *et al.*, 2004). Научное название отряда образовано из двух греческих слов: *án* — без *óbra* — хвост (другие названия отряда: *Ecaudata* [лат.] — бесхвостые и *Salientia* [лат.] — прыгающие).

Животные характеризуются глубокими отличиями внешнего вида между личинкам и взрослыми. Личинкам свойственно удлинненное рыбообразное тело, задняя часть которого несет прозрачную плавниковую складку — хвост, взрослым — короткое тело и отсутствие хвоста. Единственное исключение представляют хвостатые лягушки рода *Ascaphus*, у которых имеется короткий «хвост», который в действительности представляет собой вырост клоаки у самцов. Длина тела животных — от 1 (кубинский свистун *Eleutherodactylus limbatus*) до 30 см (лягушка-голиаф *Conraua goliath*).

Бесхвостые амфибии характеризуются необычайным разнообразием особенностей биологии: среди них есть исключительно водные, наземные и древесные виды, а также виды, характеризующиеся самой разной степенью переходных состояний между этими способами существования.

В отличие от хвостатых, самцам многих видов этого отряда присуща способность к вокализации как способу привлечения самок (и обозначения индивидуальных участков) во время размножения. Почти для всех характерно внешнее оплодотворение, однако есть немало исключений (напр. представители родов *Ascaphus*, *Eleutherodactylus* др., которым присуще внутреннее оплодотворение). Яйца обычно откладываются в воду или во влажные места; некоторые специализированные виды могут быть яйцеживородящими или живородящими (прямое развитие, исключаящее стадию личинки).

Отряд объединяет 21 семейство, 301 род и около 5000 видов, распространенных по всем материкам и континентам, исключая приполярные области, Антарктиду, а также некоторые океанические острова.

В Украине обитают представители 5 семейств (объединяют 6 родов).

Семейство жерлянки — *Bombinatoridae* Gray, 1825

Всего 2 рода, распространены в Евразии (Европа, территория бывшего СССР, Китай, Вьетнам, Корея — р. *Bombina*) и на Филиппинах и о. Борнео (р. *Barbourula*). Виды семейства характеризуются рядом примитивных признаков, в том числе короткими ребрами, задневогнутыми позвонками, несросшимся с крестцовым отделом уростилем. Зубы имеются только в верхней челюсти. Язык прирастает всей нижней поверхностью в своей передней части ко дну ротовой полости.

Разнообразие внутри семейства проявляется в изменчивости размеров туловища, длина которого, например, у *Bombina* колеблется от 40 до 50 мм, а у *Barbourula* — в среднем составляет около 85 мм, изменчивости окраски икры, которая у первых характеризуется пигментацией (после нереста эти амфибии могут переходить к наземному образу жизни), а у вторых — отсутствием пигментации (это полностью водные земноводные) и пр.

Два рода семейства включают 10 видов (*Bombina* — 8, *Barbourula* — 2), из которых в фауне Украины представлен только один род — жерлянка (*Bombina*).

РОД ЖЕРЛЯНКА — *BOMBINA* OKEN, 1816

Представители рода *Bombina* (всего 8 видов, объединяемых в подроды *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.

Животные небольших размеров, длина их тела обычно не превышает 70–80 мм, кожа с хорошо выраженной бугорчатостью,

форма языка круглая, без вырезки, зубы имеются только в верхней челюсти, зрачок треугольный, окраска тела сверху коричневато-зеленоватых тонов, брюшная сторона — желтая, желто-оранжевая, красная, с темными пятнами. Кладка из одиночных или небольших групп икринок, жаберное отверстие у личинок расположено на средней линии брюха.

В связи с наличием у жерлянок целого ряда пedomорфных признаков, существует предположение (Smirnov, 1990), что их становление связано с явлением неотении (педогенеза).

Одно из первых исследований изменчивости белков двух европейских видов, — *B. (B.) bombina* и *B. (B.) variegata*, позволило предположить, что их дивергенция имела место около 1 млн. лет тому назад (Maxson *et al.*, 1979). Более позднее изучение митохондриальной ДНК показало, 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, было высказано предположение, 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). Особый интерес вызывает тот факт, что 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). Высказано также мнение, что формирование этих двух видов — результат плиоценового разделения одной исходной группы (Боркин, 1984; Uteshev, Borčin, 1985; и др.).

Ископаемые остатки жерлянок известны из плиоцена Польши (Sanchiz *et al.*, 1979).

В фауне Украины два вида: краснобрюхая жерлянка и желтобрюхая жерлянка.

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

Описание. Небольшие животные, размеры туловища чаще всего не превышают 50–60 мм, спинная поверхность обычно серо-коричневатых (иногда зеленых) тонов с нечетко выраженными более темными пятнами неправильной формы. Бугорки на спинной стороне округлые (Щербак, Щербань, 1980). У самцов краснобрюхих жерлянок имеется внутренний резонатор, и в сезон размножения на первом и втором пальцах передних конечностей развиваются брачные мозоли. Плавательные перепонки развиты незначительно.

Окраска брюшной стороны обычно представлена красными или красно-оранжевыми пятнами неправильной формы на темном фоне (рис. 60, 61).

Ареал охватывает 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 *B. bombina arifiyensi* Özeti & Yılmaz, 1987. Однако специфика рисунка

Рис. 60. Краснобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) bombina* (Linnaeus, 1761) (А) и изменчивость окраски ее брюшной части (Б, В)

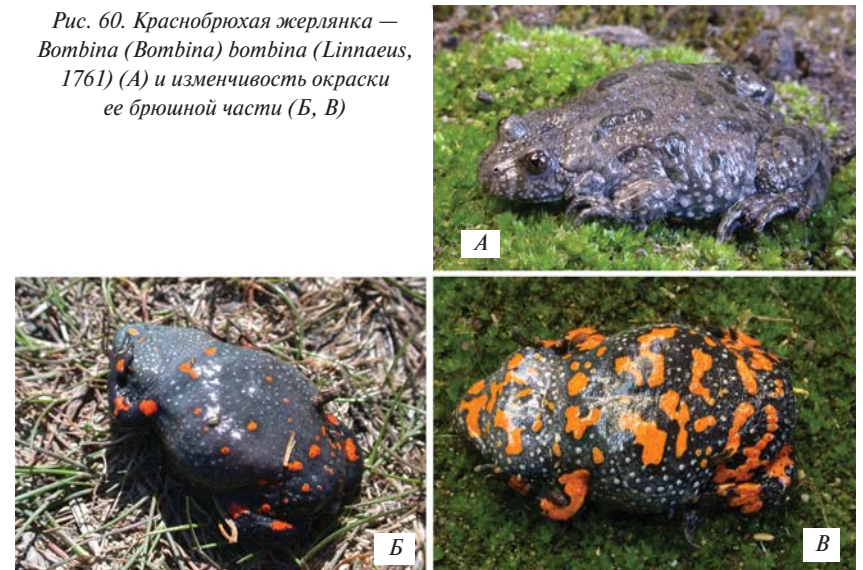




Рис. 61. Биотоп краснобрюхой жерлянки (Одесской обл., Фрунзенский р-н)

укладывается, скорее всего, в рамки изменчивости этого вида в европейской части, что дало основание для сомнения в валидности подвидового названия (Gollmann *et al.*, 1997).

В проявлении некоторых внешнеморфологических признаков краснобрюхой жерлянки существует определенная специфика. Заключается она в том, что, например, в окраске брюшной стороны иногда с низкой частотой могут встречаться элементы окраски другого вида — желтобрюхой жерлянки. Интересно, что проявление таких особенностей отмечено не только при соприкосновении их ареалов, но и в местах, где обитает только *B. (B.) bombina*. Для объяснения этого явления была высказана гипотеза, что его причиной являются обратные мутации (Stugren, 1980), хотя в справедливости данного предположения высказывались сомнения в связи с ограниченностью данных по характеру наследования и пластичности этих признаков (Gollmann *et al.*, 1993).

Монотипический вид. В Украине (Волинское Полесье) ископаемые остатки *B. (B.) bombina* датируются плейстоценовым и раннеголоценовым возрастом (Татаринов, 1973).

Распространение и изменчивость. Вид распространен почти на всей территории Украины (рис. 62), исключая Крым, где краснобрюхая жерлянка была обнаружена лишь однажды (Щербак, 1966) только в его северной части (Красноперекопский р-н, с. Новопавловка).



Рис. 62. Распространение краснобрюхой жерлянки в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

Места обитания краснобрюхих жерлянок на юге Украины чаще всего связаны с водоемами в долинах степных рек. В связи с расширением сети оросительных систем в этом регионе (особенно в связи с существованием Северо-Крымского канала, берущего свое начало на материке), можно предположить возможность дальнейшей экспансии этого вида в Крыму.

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

Изменчивость внешнеморфологических признаков в пределах Украины изучена слабо, имеющиеся данные в основном касаются карпатских популяций. Так, краснобрюхие жерлянки из Закарпатья характеризуются несколько большими размерами тела, чем особи 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 также не достоверны (Radojičić *et al.*, 2002).

Опубликованных данных по хромосомным наборам краснобрюхих жерлянок в Украине нет, 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 у этого вида в Украине в первую очередь связано с исследованием зоны гибридизации с желтобрюхой жерлянкой.

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 проходить 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. по-

томков 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 районе Львовской области (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 превышает 1–2 км. Кроме собственно гибридной зоны, в которой встречаются гибридные особи, имеются еще две расположенные по обе стороны от нее симметричные подзоны. В них наблюдается взаимная интрогрессия с преобладанием генотипа того или иного вида.

Сопоставление данных морфологической изменчивости с материалами биохимической идентификации позволило утверждать (Янчуков и др., 2002), что генные маркеры гибридов в наибольшей степени совпадают со спецификой изменчивости 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 двухвершинный характер (Янчуков, 2002). 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. г. 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 *B. (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 имеется в геноме *B. (B.) bombina*.

Использование данных электрофореза белков для исследований специфики зоны контактов обоих видов в более западных участках ареала (Польша, Словакия, Австрия, Югославия) также показало, что ширина гибридной зоны незначительна и колеблется в пределах 5–20 км. Оказалось, что она не всегда связана с каким-либо одним географическим барьером или экологическим параметром. И хотя она почти всегда обнаруживалась в местах при переходе от низменностей к горам, ее высотное расположение колебалось от 110 до 300–400 м над уровнем моря. При этом изменчивость электрофоретических данных в трансектах через такие зоны почти всегда совпадала с соответствующей изменчивостью внешнеморфологических признаков (Szymura *et al.*, 1991). Было высказано предположение, что относительная узость зоны гибридизации является следствием как нарушений в структуре генотипов гибридов и их пониженной конкурентоспособностью по сравнению с родительскими видами, так и постоянными миграциями жерлянок из соседних с гибридной зоной популяций (Szymura, 1976). Следует подчеркнуть, что существование и расположение таких зон гибридизации характеризуется значительной стабильностью. Так, сравнение материалов (образцы высушенных шкурок жерлянок, район Кракова, Польша), полученных еще в 1958 г. с современными данными, подтвердило существование здесь этой зоны и в настоящее время (Szymura, 1977). Имеется целый ряд доказательств плодовитости образующихся гибридов (Szymura, 1977; Gassel, 1991). При изучении специфики наследования отдельных локусов у естественных и полученных в лабораторных условиях гибридов было показано, что у гибридов первого поколения функционируют оба родительских аллеля (Szymura *et al.*, 1978). Лабораторные скрещивания обоих видов жерлянок также подтверждают плодовитость гибридов (Uteshev, Borkin, 1985).

Места обитания и численность. Животные встречаются в большинстве типов биотопов (рис. 61) на территории Украины, при этом характеризуются достаточно сильной привязанностью к стоячим или слабопроточным водоемам, в которых, как правило, предпочитают мелководье (глубина до 0,5 м или немного более). В Карпатах их отмечали в более чистых водоемах, чем те, в которых живет желтобрюхая жерлянка, хотя в южной части своего ареала

B. (B.) bombina может обитать в участках, загрязненных промышленными и бытовыми отходами. Не исключено, что краснобрюхая жерлянка отдает предпочтение водоемам с большим развитием водной растительности, избегая при этом водоемов с песчаными берегами.

В подходящих для обитания биотопах численность краснобрюхих жерлянок довольно высока и может достигать 20–200 ос./га. При исследовании в бассейне Южного Буга установлено, что весной численность этих животных на хорошо прогреваемых участках водоемов может достигать 8,1 ос./м², а в летний период — обычно 30–40 ос./га (Гончаренко и др., 1978). По данным маршрутных учетов численность жерлянок на 100 м береговой линии в Карпатах составляет 15–40 особей (Щербак, Щербань, 1980), на юго-западе Украины (Дунайский биосферный заповедник) — до 50 особей.

Несмотря на относительную пластичность вида, некоторые антропогенные факторы могут существенно влиять на его численность. Так, в деструктивных биогеоценозах (рудно-угольные карьерные ландшафты в степном Приднпровье) численность краснобрюхой жерлянки составляет 2–10,2 ос./га, а в местах, не подверженных техногенному прессу, — от 45,1 до 58,0 ос./га (Бобылев, 1985).

Вместе с тем следует отметить, что в некоторых случаях действие антропогенных факторов может приводить к повышению численности этих амфибий. Так, в отстойниках сахарных заводов в Белгородской области России, несмотря на то, что вода отличается здесь повышенной жесткостью и высоким содержанием нитритов, плотность жерлянок в благоприятные годы достигает 41 тыс. ос./га, а в засушливые годы эти водоемы являются убежищами, и численность жерлянок падает до 400–600 ос./га (Гоголева, 1987).

В более северо-восточных участках ареала (Окский заповедник, Россия), плотность краснобрюхих жерлянок выше и достигает 346–2360 ос./га, при этом половозрелая часть популяций представлена на 42,5% самками (Панченко, 1989).

Особенности биологии. Весеннее появление приходится на март — апрель и может смещаться в зависимости от погодных условий и широты местности. В среднем течении Южного Буга весеннее пробуждение отмечали в первой половине апреля при температуре воздуха 14,5° и воды 9° (Гончаренко и др., 1978). Примерно через две–три недели после пробуждения животные переходят в водоемы в связи началом сезона размножения. В этот период жерлянки могут

встречаться как в ночные, так и в дневные часы, хотя иногда отмечали некоторое повышение активности в промежутки от 10 до 12 и от 18 до 20 часов. Максимальная же вокализация самцов в период нереста приходится на сумеречно-ночное время.

Численность яиц в кладке невелика, и по данным, полученным в Карпатах, составляет примерно 250–300 икринок (Щербак, Щербань, 1980). Икра откладывается поодиночке или порционно в виде комков по 15–30 штук. Для популяций средней части Южного Буга отмечено наличие в каждом комке по 5–8 икринок, при общем количестве икры в кладке 300–350 штук (Гончаренко и др., 1978). По сведениям из других участков ареала (Россия, Окский заповедник), размеры кладок колеблются от 181 до 926 яиц (в среднем 455) (Панченко, 1989).

Длительность эмбриогенеза при оптимальных температурах воды (17–19°) составляет 4–12 суток, а весь период личиночного развития проходит за 60–70 дней (иногда до 90), пик завершения метаморфоза приходится на июль — август (Щербак, Щербань, 1980).

Специальными исследованиями в Дании показано, что выклев личинок происходит из 94% отложенных икринок (Briggs, 1994).

Для личинки характерны довольно большие плавниковые складки, что позволяет ей использовать в водоемах пелагические участки (толщу воды). Имеются данные о том, что эффективность размножения (количество сеголетков относительно численности отложенной икры), в популяциях Украины составляет 0,28% (Гончаренко и др., 1978). Изучение темпов роста молодых особей свидетельствуют о том, что на первом году жизни длина тела сеголеток составляет около 18 мм, на втором году жизни они могут достигать 40 мм. Половозрелость наступает в возрасте 2–4 лет, при этом размеры самок могут составлять всего около 30 мм, самцов — 26 мм.

Миграционная активность незначительна, краснобрюхие жерлянки обычно не отходят от водоемов далее, чем на 20–50 м. Так, при проведении специальных исследований в среднем Приднепровье (Днепропетровская обл.), было установлено, что численность жерлянок у водоемов составляет 10,1 ос. /10 цилиндро-суток, при удалении от водоемов на 10 м — 8,1, на 50 м — 1,0; на большем расстоянии эти животные в ловчие цилиндры вообще не попадались (Булахов и др., 1975). Тем не менее, ежегодные перемещения, в общем, могут составлять около 300 м.

Вместе с тем, отмечена способность этих животных колонизировать новые пруды на расстоянии 500–1000 м (Briggs, 1994). При

повышенной влажности отмечали их миграции до 700 м. Сравнением миграционной активности разновозрастных жерлянок установлено (Россия, Поволжье), что ее повышение более характерно для неполовозрелых особей, в то время как животные старших возрастных групп предпочитают держаться вблизи мест нереста и после окончания сезона размножения (Ушаков, 1972).

Продолжительность жизни в естественных условиях составляет около 12 лет, хотя для Западной Европы приведены несколько большие показатели: до 16 лет у самцов и до 14 у самок (Guarino *et al.*, 1985), однако для большей части популяций эти сроки все же короче (около 8 лет). При этом было выяснено, что возраст самцов (напр. в южно-итальянских популяциях) соответствует в среднем $8,0 \pm 0,24$ годам, а самок $8,3 \pm 1,8$ (Guarino *et al.*, 1995). Согласно некоторым исследованиям за 10 лет популяция обновляется на 85–88% (Панченко, 1989).

Считается, что краснобрюхие жерлянки относительно теплолюбивые животные и оптимальные температуры, при которых они наиболее активны, лежат в пределах 18–25°.

Сезонная активность продолжается до конца сентября — октября, после чего животные уходят на зимовку. Зимовать они могут как в водоемах (на дне в иле), так и на суше в полостях почвы, норах грызунов и пр. Есть указания о том, что в зимовочных скоплениях 26–33% могут составлять сеголетки и 67–74% взрослые (Гончаренко и др., 1978). Зимовочные укрытия на суше обычно расположены в районе водоемов, в радиусе 400–600 м. На зимовках отмечались скопления до 70 особей.

Личинки краснобрюхих жерлянок питаются в основном высшими растениями и водорослями, хотя при этом нередко поедают и беспозвоночных (Protozoa, Rotatoria, Microcrustacea и др.). В состав пищи взрослых животных входят различные виды наземных и водных беспозвоночных (Chironomidae, Chrysomelidae, Lepidoptera и др.), доля которых в составе питания может колебаться от 21 до 56%. При сравнении рациона жерлянок и обитающей в этих же биотопах озерной лягушки (*P. ridibundus*) в России (Поволжье) установлено, что оба вида являются в той или иной степени пищевыми конкурентами, и перекрытие их трофических ниш составляет от 34,1 до 63,8% (Шляхтин, 1985).

Достаточно сильное токсичное действие кожных секретов нередко отмечается в литературе как потенциальное защитное средство жерлянок. Специальные лабораторные исследования показали, что введение этого секрета в дозе 3000, 4000 и 5000 мг/кг

приводит к гибели мышей на 4, 5 и 7 сутки в 20, 50 и 70% случаев соответственно (Федярова, 1973). В качестве другого специфического защитного способа также указывается на своеобразное поведение жерлянок, когда они демонстрируют апосематическую окраску — ярко окрашенное пестрое брюхо (животные выгибают вверх переднюю и заднюю части тела и конечности).

Жерлянки и/или их личинки часто встречаются в пище многих околводных видов позвоночных: тритонов (*Triturus cristatus*), зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex), болотных черепах, змей (водяной и обыкновенный ужи), птиц (кряква, подорлик малый, цапля серая и др.) и млекопитающих (выдра, ласка и др.).

Среди антропогенных факторов, влияющих на снижение численности этого вида, в первую очередь указывают на уменьшение площади водоемов и их загрязнение промышленными и бытовыми отходами. При сравнении числа аномалий в строении конечностей краснобрюхих жерлянок в условно чистых и в загрязненных водоемах (Днепропетровская обл.) установлено, что в чистых водоемах они проявляются в 16,1–21,6% случаев, а в загрязненных в 39,1–44,2%. И хотя точных экспериментальных доказательств того, что причиной аномалий является загрязнение, нет, все же можно предположить, что их появление связано с действием антропогенных факторов (Flax, Borkin, 1997, 2004).

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды, подлежащие особой охране»), а также в Красную книгу Международного Союза Охраны Природы (категория «низкий риск исчезновения / зависит от охраны»).

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

Описание. Амфибии небольших размеров, длина туловища 27–50 мм, окраска спинной стороны тела обычно оливково-зеленоватых тонов с нечетко выраженными мелкими темными пятнами. Брюшная часть яркой расцветки, представлена желтым или оранжевым фоном с крупными темными пятнами, площадь желто-оранжевого фона обычно больше площади темных пятен. Желто-оранжевый фон брюшной части переходит на нижнюю часть задних конечностей. На спинной стороне хорошо развиты бугорки, которые заканчиваются острыми шипиками. У самцов резонаторы отсутствуют. У них же в брачный сезон на первых трех пальцах



Рис. 63. Желтобрюхая жерлянка — *Bombina (Bombina) variegata* (Linnaeus, 1758) (А) и изменчивость окраски ее брюшной части (Б, В)



передних конечностей и на нижней стороне предплечий развиваются брачные мозоли (рис. 63, 64).

Иногда встречаются морфы с зеленой окраской спины, при этом подчеркивается генетическая детерминированность этого признака и его адаптивный характер (Cogalniceanu *et al.*, 1993).

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

В настоящее время различают 2–4 подвида желтобрюхой жерлянки. При этом не исключено, что апеннинский подвид *B. (B.) variegata pachypus* (Bonaparte, 1838) и балканский подвид *B. (B.) variegata scabra* (Küster, 1843), скорее всего, являются отдельными видами (Gollmann *et al.*, 1997; Vukov *et al.*, 2006).

Украинские популяции относятся к номинативному подвиду.

Распространение и изменчивость. В Украине желтобрюхая жерлянка обитает в горных и предгорных районах Карпат, где поднимается до высоты почти 2000 м. (рис. 65) В Закарпатской



Рис. 64. Биотоп желтобрюхой жерлянки (Закарпатская обл., Межгорский р-н)

области встречается почти повсеместно, за исключением крайних юго-западных равнинных участков. Во Львовской области вид связан с горно-предгорной юго-западной частью, доходя на север до Перемышлянского и Старосамборского районов. В Ивано-Франковской области обитает почти на всей территории (хотя не обнаружен в ее северной части). Распространение в Черновицкой области приурочено к ее западным районам, на восток доходит до г. Черновцы. Известно несколько находок желтобрюхой жерлянки в западной части Тернопольской области (Бучакский и Гусятинский р-ны), что требует проверки.

Данные исследований морфологической изменчивости украинских популяций ограничены сравнением прикарпатских и закарпатских популяций (Щербак, Щербань, 1980). Их результаты показали, что статистически достоверные отличия свойственны 4 из 5 взятых для сравнения показателей: L. 43,04 и 35,29; F. 15,95 и 13,29; T. 15,85 и 13,52; F. / T. 1,005 и 0,91 (для Закарпатья и Прикарпатья соответственно; размеры в мм). Ряд достоверных различий отмечен также для *V. (V.) variegata*, обитающих в Закарпатье на больших высотах при сравнении с жерлянками из низко- и среднегорий.

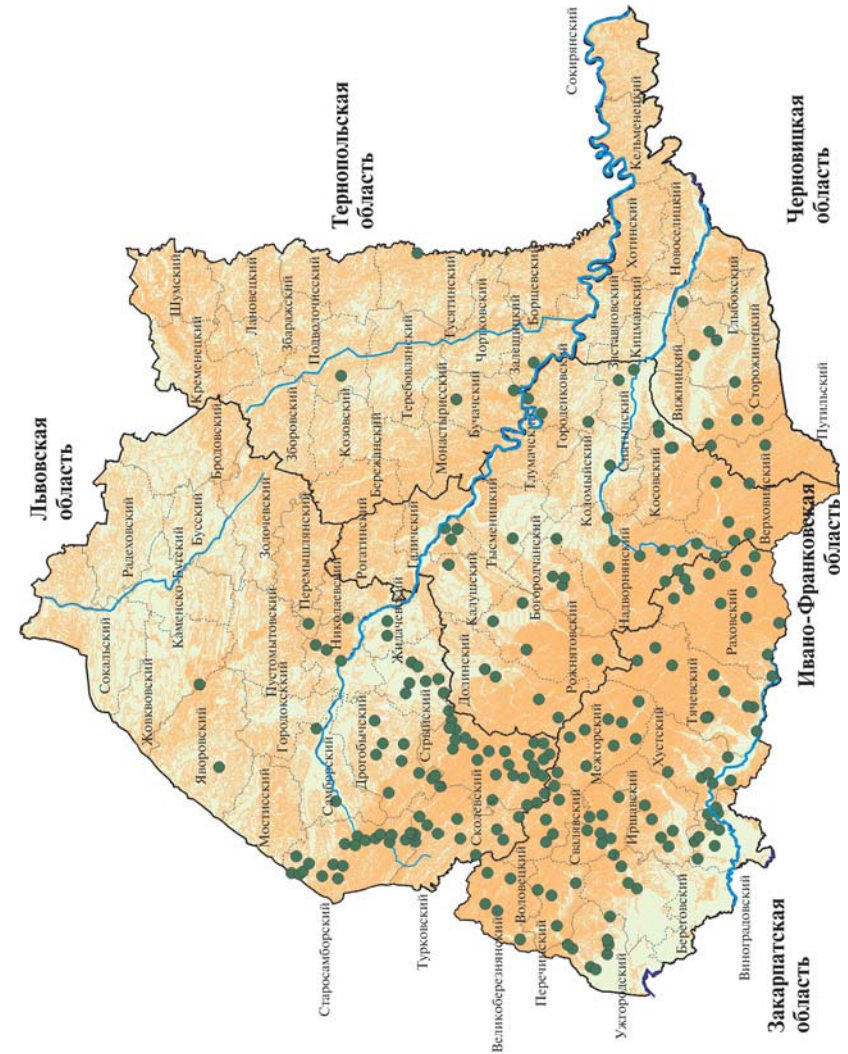


Рис. 65. Распространение желтобрюхой жерлянки в Украине (по Писанец и др., 2005)

Изучение желтобрюхой жерлянки в других участках ареала (Италия) показало, что средние размеры самцов составляют $46,1 \pm 3,0$ мм и $46,8 \pm 3,5$ мм самок (Guarino *et al.*, 1995). Сравнение внешней морфологии самцов и самок на Балканах выявило, что самки существенно крупнее самцов (Radojčić *et al.*, 2002). Вместе с тем отмечается сильное влияние географической изменчивости. Более того, оценивая межвидовые различия *B. (B.) variegata* и *B. (B.) scabra* по сравнению с *B. (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 другом исследовании особенностей рисунка и бугорчатости желтобрюхих жерлянок выяснено, что признаки, характерные для этого вида, могут с различной частотой проявляться в популяциях другого вида — краснобрюхой жерлянки из Московского региона России (Gollmann *et al.*, 1993); более того, у желтобрюхих жерлянок, обитающих даже в типичных для нее биотопах высокогорий, доля признаков, свойственных другому виду, может достигать 8,3–21,5%.

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

По данным изучения желтобрюхой жерлянки на Балканах, объем ДНК у них 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 также не перекрываются, в отличие от *B. (B.) variegata scabra* и *B. (B.) bombina* (Borkin *et al.*, 2005).

Исследования феномена гибридизации *B. (B.) variegata* и *B. (B.) bombina* в естественных условиях показали, что в Закарпатье зона гибридизации (шириной 1–10 км) между обоими видами жерлянок расположена на высоте 120–200 м (Khalturín *et al.*, 1996). Однако при удалении от этой зоны степень присутствия у желтобрюхой жерлянки «нетипичных» для нее аллелей *B. (B.) bombina*, разная. Так, в нескольких выборках желтобрюхой жерлянки, обитающих на высотах 500–600 м, 35–40% особей имели несколько

аллелей краснобрюхой жерлянки, однако такая доля аллелей этого вида падала до 2% в выборках *B. (B.) variegata*, взятых на высоте 250 м.

В других исследованиях в Европе выяснилось, что зона гибридизации всегда имеется в местах обитания двух видов при переходе от низменности к горам (Szymura *et al.*, 1991). Имеется ряд свидетельств, что образующиеся гибриды плодовиты (Szymura, 1977; Gassel, 1991). При изучении специфики наследования отдельных локусов у естественных и полученных в лабораторных условиях гибридов было показано, что у гибридов первого поколения функционируют оба родительских аллеля (Szymura *et al.*, 1978).

Высота расположения зоны гибридизации колеблется от 110 м в Югославии до 300–400 м в Нижней Австрии. Вместе с тем, исследования в восточной Словакии (Gollmann, 1986) показали, что здесь краснобрюхая жерлянка может встречаться на больших высотах (плато), а *B. (B.) variegata* — на меньших (речная долина). В этом же районе обнаружены гибриды. Подобная ситуация объясняется местными климатическими особенностями и более комфортными условиями на относительно больших высотах.

Другие исследования гибридизации проведены в лаборатории (Uteshev, Borkin, 1985). Выяснилось, что у 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 оогенезе, так и при сперматогенезе (Утешев и др., 1989).

Места обитания и численность. Желтобрюхая жерлянка характеризуется достаточно высокой экологической пластичностью в выборе биотопов, ее можно найти в разнообразных местообитаниях: в хвойных, лиственных и смешанных лесах, на полонинах, в кустарниках, на лугах и в полях (рис. 64). Здесь она встречается не только в стоячих или слабопроточных водоемах (озера, пруды, лужи, каналы, водохранилища), но иногда и в водоемах с относительно быстрым течением (по берегам ручьев и рек). Есть данные, что в Карпатах желтобрюхие жерлянки менее требовательны к уровню загрязненности воды, чем *B. (B.) bombina*, и могут занимать водоемы с довольно высоким насыщением органикой, с высокой соленостью или даже в минеральных источниках (Щербак, Щербань, 1980).

Численность *B. (B.) variegata* на большей части ее ареала в пределах Украины довольно высока (часто превышает 1 особь на $0,02–20$ м²).

По материалам маршрутных учетов их численность колебалась от 10 до 50 особей на 100 м береговой линии. Наибольшее их количество отмечено в небольших водоемах в предгорьях и низкогорьях на высотах от 350–600 до 900 м (Щербак, Щербань, 1980).

Исследования возрастной структуры отдельных популяций этого вида в Украине отсутствуют или крайне ограничены. Мечение желтобрюхих жерлянок в западных участках их ареала (Австрия) показало, что в 1985 г. 1090 особей представляли около 91% численности всей популяции (Seidell, 1992). Повторные отловы этих амфибий в 1991 г. позволили установить, что возраст меченых животных составлял 9–10 лет и на них приходилось более двух третей (78,1%) численности всей популяции. Изучение желтобрюхой жерлянки в Италии свидетельствует о том, что возраст самцов составляет $8,0 \pm 2,4$ лет, а самок $8,3 \pm 1,8$ (Guarino *et al.*, 1995). При этом также установлено, что самые старые самцы достигают 16-летнего, а самки — 14-летнего возраста.

Особенности биологии. Начало сезонной активности в Закарпатье обычно приходится на первую половину марта, а в Прикарпатье — на конец марта (Пашенко, 1973). Почти сразу же после пробуждения (примерно через 5–10 суток) при прогревании воды до 12° животные приступают к спариванию и икрометанию. Период икрометания растянут и может длиться до августа, при этом в одном и том же водоеме могут быть не только особи в амplexусе, но также и головастики с разной степенью развития конечностей, или проходящие метаморфоз (Пашенко, 1973).

Обычно самка откладывает около 100 или немногим более икринок в виде одной или порционных кладок (по 10–30), часто прикрепляя их к различным подводным предметам: растениям, веткам, камням (Barandun, 1992). Продолжительность эмбриогенеза в значительной степени зависит от температуры воды и составляет примерно 5–12 суток. При лабораторном исследовании фенотипической пластичности (личинок выращивали при разных температурах) было установлено, что данный фактор не оказывает существенного влияния на изменчивость размеров при метаморфозе (Mogand *et al.*, 1997). Размеры выклюнувшихся головастиков 5–7 мм (длина тела с хвостом). Строение ротового аппарата личинок отличается от такового у краснобрюхой жерлянки (Кузьмин, 1999). Начало метаморфоза отмечено при длине тела личинок 45–50 мм.

Метаморфоз завершается, в среднем, через два или более месяцев. Размеры тела сеголетков сразу после метаморфоза 16–20 мм. Половозрелость наступает на третьем году жизни (Щербак,

Щербань, 1980). Методом мечения желтобрюхих жерлянок в Австрии установлено, что репродуктивная активность этого вида длится примерно 2–14 лет, а наибольший возраст составляет около 15 лет (Seidell, 1992).

Желтобрюхие жерлянки менее привязаны к водоемам, чем *B. (B.) bombina*. Однако для них также характерно увеличение миграционной активности в периоды дождей и при сырой погоде.

При сравнении суточной активности желтобрюхой и краснобрюхой жерлянок особых отличий не отмечено, они примерно сходны (Щербак, Щербань, 1980). Уход на зимовку часто зависит от погодных условий и высоты обитания, но чаще всего приходится на конец сентября — начало ноября. Обычно зимовка проходит на суше в полостях под камнями, упавшими деревьями, норах грызунов и пр., хотя активных желтобрюхих жерлянок иногда отмечали в воде термальных источников и зимой. На зимовках отмечена вместе с другими видами не только амфибий (тритоны, жабы и лягушки), но и рептилий — живородящие ящерицы, обыкновенные ужи (Щербак, Щербань, 1980).

Состав пищи желтобрюхих жерлянок несколько отличается от питания *B. (B.) bombina* за счет большего числа беспозвоночных, живущих на суше (иногда до 81%). Так, в их рационе отмечены Formicidae (до 15–36,8%), наземные формы Diptera (13,2–16,8%); существенна доля различных видов моллюсков, жуков (иногда до 78,3%) и пр. (Кузьмин, 1999).

Среди естественных врагов *B. (B.) variegata*, также как и краснобрюхой жерлянки, указаны многие околотовидные позвоночные: их личинок поедают тритоны (*Triturus cristatus*), взрослых животных — ужи (водяной и обыкновенный), некоторые виды птиц (аист и др.) (Щербак, Щербань, 1980). Для желтобрюхих жерлянок также характерно своеобразное защитное поведение в виде демонстрации апосематической окраски — ярко окрашенного брюха и нижней стороны конечностей.

Сделано заключение о необходимости внесения этого вида в третье издание Красной книги Украины (категория «уязвимые виды»). Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды, подлежащие особой охране»).

Семейство чесночницы — Pelobatidae Bonaparte, 1850

Земноводные этого семейства распространены в Северо-Западной Африке, в Европе и в западной Азии.

Позвонки передневогнутые, у некоторых кости предплюсны могут сливаться. Ребра отсутствуют. Крестцовый позвонок срастается или сочленяется с уростилем. Чесночницы — роющие животные, и многие представители этого семейства имеют хорошо выраженный ороговевший пяточный бугор лопатообразной формы. Эти амфибии часто приурочены к незалесненным участкам и избегают переувлажненных мест. Некоторые виды связаны с засушливыми местообитаниями, их личинки характеризуются исключительно быстрым развитием, составляющим, например, у *Scaphiopus couchi*, всего 8 дней от откладки икры до завершения метаморфоза.

Голарктические чесночницы в своем большинстве характеризуются коротконогостью, слабым развитием бородавчатости кожи. Это хорошо роющие амфибии, наиболее крупные представители которых достигают размеров около 85 мм. Представители восточных регионов более разнообразны во внешнем виде, наземные или роющие, у некоторых развита кожистая складка на предплюсне, размеры наиболее крупных могут достигать 125 мм.

Семейство объединяет 3 рода и 11 видов мировой фауны.

РОД ЧЕСНОЧНИЦА — PELOBATES WAGLER, 1830

В фауне Украины встречаются представители только одного рода этого семейства. Род объединяет 3 европейских вида: иберийская чесночница *Pelobates cultripes*, обыкновенная чесночница *P. fuscus* и сирийская чесночница *P. syriacus*.

Для этих амфибий характерен вертикальный зрачок, отсутствие внешней барабанной перепонки и резонаторов у самцов.

В фауне Украины только один вид.

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

Описание. Животные средних размеров, длина тела взрослых 40–80 мм, межглазничное пространство сверху четко выпуклое, внутренний пяточный бугор большой и обычно светло-желтоватой

окраски, зрачок вертикальный, кожа гладкая. В окраске спинной стороны тела преобладают зеленоватые или зеленовато-коричневые тона с более темными симметричными участками-полосами вдоль светлой срединной части спины (рис. 66, 67). На спине часто имеются также отдельные мелкие красные точки, брюшная сторона светло-серая, чаще всего без рисунка или с отдельными мелкими пятнами. На задних конечностях довольно хорошо развиты плавательные перепонки. Половой диморфизм выражен в более коротких и утолщенных предплечьях самцов и в их более мелких размерах, по сравнению с самками.



Рис. 66. Обыкновенная чесночница — *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)

Животные обитают на территории от Центральной Европы до Западной Сибири и Казахстана (Nöllert, 1997). Вид представлен двумя подвидами: номинативным, *P. fuscus fuscus*, который распространен на большей части ареала, и *P. f. insubricus*, обитающим в Северной Италии (долина р. По). Обитающих в Украине обыкновенных чесночниц относят к номинативному подвиду.

В пределах Украины вид достаточно широко был представлен уже в плиоцен-плейстоцене: тогда эти животные отмечались во Львовской, Одесской, Запорожской областях и в Крыму (Чхиквадзе, 1984).

Распространение и изменчивость. Встречаются почти повсеместно (рис. 68), за исключением горных районов Карпат, где они обитают в долинах и предгорьях, чаще всего не выше 350 м.

В Крыму ее находки вначале были известны только в его горной южной части, в Карадагском заповеднике (Бескаравайный, 1991). Более поздние исследования позволили установить их обитание также в восточной части Крыма (гора Опук) и в ряде мест степной части, что дало основание высказать предположение 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, Щербань, 1980; Кукушкин, 2004).



Рис. 67. Биотоп обыкновенной чесночницы (Херсонская обл., о-в Джарылгач)

Судя по исследованиям в других участках распространения, для чесночниц может быть характерна изменчивость в размерах тела в зависимости от типа биотопов. Так, длина тела чесночниц, обитающих на открытых пространствах (луга, поля) в Московской, Калужской и Рязанской областях, колеблется в пределах 35–40 мм, а в лесных насаждениях (сосняки) 40–50 мм (Леонтьева, 1985).

С другой стороны, обнаружена положительная зависимость темпов роста от ежегодного среднемесячного количества осадков, что было выяснено при изучении чесночниц в Окском заповеднике (Россия) в течение 1972–1977 гг. на основании мечения 3217 животных и получения до 1980 г. 209 возвратов (Панченко, 1977, 1985).

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



Рис. 68. Распространение обыкновенной чесночницы в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

В результате предпринятых в последнее время молекулярно-генетических исследований установлено, что количество ядерной ДНК у чесночниц западных групп популяций составляет 8,65–9,06 пг (среднее 8,83; 1 пг = 10^{-12} г), а восточных 9,18–9,43 пг (среднее 9,32). Более того, электрофоретическое исследование 14 белков, кодируемых предположительно 20 локусами и рассчитанное на основании полученных данных между западными и восточными популяционными группами генетической дистанции по Нею показало, что она составляет в среднем 0,311 (Халтурин и др., 2003). При этом внутри восточной формы эта дистанция составляла в среднем 0,202, а западной — 0,119 (для сравнения: генетические различия между этими формами и сирийской чесночницей, *P. syriacus* составляют 0,943). Граница между этими формами, которые встречаются кроме Украины, также в Молдавии, Латвии и России, проходит в меридиональном направлении примерно по 35°–38° в. д. (в Украине выборки из Киевской, Сумской, Черниговской и Одесской областей относятся к западной форме, а из Харьковской — к восточной). Высказано предположение о возможных таксономических отличиях (от подвидового до видового ранга) между западными и восточными группами популяций (Боркин и др., 2001). Однако, 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» составляет около 3,6 млн. лет, что, в общем, соответствует эволюционному возрасту видов многих современных амфибий Европы.

Последнее исследование этих двух форм (использовали 31 признак, 19 индексов, изучено 178 экземпляров самцов и 141 самок; 218 экземпляров исследованы цитофотометрически) 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 эти формы должны признаваться криптическими. Такой морфологический стазис чесночницы может быть объяснен эффектом стабилизирующего отбора, который поддерживает оптимальный фенотип как результат адаптации к норному образу жизни этих амфибий.

Места обитания и численность. Считается, что этим животным свойственен довольно широкий спектр биотопов (рис. 67), прежде

всего связанных с различными типами древесных насаждений (включая хвойные, смешанные и лиственные леса, рощи, парки, сады, однако в них чаще предпочитает открытые участки), в том числе и в степной зоне. В своем распространении чесночница связана с мягкими и рыхлыми типами почв (пески, супеси, легкие суглинки и пр.) (Боркин, 1998; Булахов и др., 2004). Имеются указания, что в Северо-западном Причерноморье чесночницы являются одним из немногих видов земноводных (как и зеленая жаба), приспособившихся к жизни непосредственно в условиях пашни (Тарашук, 1985).

По данным учета во время нереста чесночниц в Закарпатье, в окрестностях Ужгорода их численность в водоеме площадью 270 м² составляла 17 особей, несколько южнее (окр. с. Свобода) в ирригационном канале на участке в 500 м зарегистрировано 26 животных (Щербак, Щербань, 1980). В этом же регионе (Закарпатье), вне сезона размножения в подходящих биотопах и особенно в тех, для которых характерны песчаные и/или распаханые почвы, численность на 1 км маршрута колебалась от 2 до 4–7 особей.

Данные исследования в среднем течении Днепра (Днепропетровская обл.), показали, что наиболее часто чесночницы встречаются в разных типах дубравных насаждений и их численность здесь (в ос./10 цилиндро-суток) колебалась от 37,1 до 60,4 (Булахов и др., 1975). По данным учетов последнего времени численность достигает в заплавных дубравах от 2,2–5,3 тыс./га, в субдубравах 1–4 тыс./га, в борах 0,8–1,8 тыс./га, байрачных дубравах 0,6–1,2 тыс./га, плакорных лесонасаждениях 0,5–0,9 тыс./га (Булахов и др., 2004).

Чесночницы связаны с водоемами обычно только в сезон размножения и после его окончания предпочитают держаться вблизи от них. Так, по результатам изучения в Днепропетровской области (Булахов и др., 1975), их численность у водоема составляла 60,2 (в числе пойманных экземпляров на 10 цилиндро-суток), на расстоянии 10 м от водоема — 58,2, 50 м — 40,3, 100 м — 21,2, 1000 м — 15,0. Данные других исследований (Россия, Поволжье), уточняя эту закономерность, указывают на то, что вблизи водоемов (места нереста) предпочитают держаться взрослые особи, а для неполовозрелых характерна повышенная миграционная способность, и они могут занимать более разнообразные биотопы, в том числе и находящиеся на значительном удалении от мест размножения (Ушаков, 1972).

В других участках ареала (Московская, Калужская и Рязанская обл.) также отмечалась довольно высокая плотность населения

этого вида: от 7–13 в сосновых лесах, до 40–55 ос. /га на лугах и полях (Леонтьева, 1985).

При изучении некоторых характеристик этого вида установлено, что численность половозрелых особей достигает 77,7% от всей популяции (Окский заповедник — Панченко, 1981).

Чесночницам свойственна определенная степень синантропности (Гаранин, 1989), что также подтверждается исследованиями и в более западных участках ареала. Так, при анализе населения амфибий 76 водоемов в городской черте Варшавы (Польша) в 95% из них отмечено обитание земноводных, и 6% от их общей численности составляли чесночницы (Mazgajska, 1996).

Особенности биологии. Пробуждение после зимней спячки начинается с установлением дневных температур 12–18°, и в южной и юго-западной частях Украины этих животных отмечали уже в начале марта — апреле. В сезон размножения чесночницы могут быть активны днем, но с его окончанием переходят на ночную активность. Среди основных факторов, влияющих на активность, отмечают влажность приземного слоя воздуха и его температуру. При температуре ниже 10° чесночницы часто остаются в убежищах. Обычно же в летний период активны с 22.00–23.00 и до 2.30–3.30 часов, после чего закапываются в песок на глубину 10–15 см (Леонтьева, 1985).

Для размножения чесночницы занимают разнообразные водоемы, в том числе иногда и сильно загрязненные, хотя предпочитают воду с низкой минерализацией, отсутствием нитратов и со слабощелочной реакцией. В Украинском Полесье спаривание и икрометание начинается с установлением температуры воды 9–14° (Заброда, Ильенко, 1981). По данным исследования этих амфибий в Карпатском регионе численное соотношение полов ($n = 34$) составляло 41% самцов и 59% самок. (Щербак, Щербань, 1980). В более северных участках ареала на территории России (Панченко, 1981) самки составляли 31,8% численности, хотя имеются данные о том, что животные этого пола могут существенно преобладать в популяциях — до 70–80% (Московская, Калужская и Рязанская обл. — Леонтьева, 1985).

Самцы издают брачные крики, находясь под водой. Самки откладывают икру в виде толстых шнуров чаще всего на водные растения, число икринок в кладке от 1 до 2 и более тысяч, при этом отмечается положительная корреляция между размерами самок и величиной кладки (Заброда, Ильенко, 1981). Вышедшие головастики

в первые дни держатся у дна, а позже — в толще воды или у поверхности.

У личинок количество рядов роговых зубов изменяется в процессе 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 полностью завершают 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).

Период личиночного развития в природных условиях может длиться 56–110 суток, метаморфоз происходит в середине лета или даже в сентябре. В Степном Приднепровье массовый выход сеголетков отмечали в середине июля (Константинова, 1977). Не успевшие завершить метаморфоз личинки могут зимовать на этой стадии и в этом случае окончание метаморфоза приходится на май или июнь следующего года (Кузьмин, 1999).

Характерной особенностью этих животных является большая разница между размерами личинок (рис. 69) (перед метаморфозом 170–220 мм) и сеголетков (сразу после метаморфоза примерно 10–30 мм; половозрелость наступает при достижении длины тела немногим более 40 мм на третьем году). По данным, полученным при исследовании чесночниц в других участках ареала (Западная Европа) половой зрелости они достигают в возрасте от 2 до 5 лет при продолжительности жизни в природе от 3 до 16 лет (средний возраст самок колеблется от 7,9 до 8,3 лет, самцов — от 5,9 до 10,2) (Rot-Nikčević *et. al.*, 2001).

Чесночницам свойственна определенная способность к терморегуляции (Кузьмин, 1999). Так, температура тела может быть на 1–5° выше температуры почвы (если последняя ниже 15°) или на 2–7° ниже (если последняя выше 20°).

Одной из интересных способностей этих животных является их умение быстро зарываться в почву (на глубину 1 м и более), используя при этом большие лопатообразные пяточные бугры на задних конечностях. Для укрытий они могут использовать норы грызунов, листовую подстилку, упавшие деревья и пр., хотя чаще предпочитают просто зарываться в песок. На поверхность выходят ежедневно, и расстояние от убежищ до мест охоты обычно не превышает 20–30 м (Шалдыбин, 1973; Леонтьева, 1985).



Рис. 69. Половозрелая обыкновенная чесночница и ее личинка

Уход на зимовку происходит в сентябре или даже в ноябре и зависит от температуры воздуха (ок. 9°). В восточных участках своего ареала (Россия, Волжско-Камский край) период активности составляет 128–170 дней (Гаранин, 1977).

Зимуют в почве, при этом могут находиться на глубине до 2 м.

Характерной особенностью питания на личиночной стадии является использование растительных кормов на начальных этапах развития (в основном диатомовые, зеленые, сине-зеленые водоросли), и животных (зоопланктон, микробентос) в конце водной стадии (Константинова, 1977). Имеются сведения, что личинки чесночниц питаются в основном в темное время суток (Моткова, 1977).

В питании взрослых преобладают жуки (Carabidae), полужесткокрылые (Hymenoptera), двукрылые (Diptera), муравьи (Formicoidea) и др. Для чесночниц характерен активный поиск добычи (Leontyeva, 1994; Кузьмин, 1999), во время которого они обследуют довольно большие участки — до 200 м² и более.

При сравнении питания чесночницы и отчасти экологически близкой к ней зеленой жабы (*Bufo viridis*), указывается на их сходство (Саратовская обл., Россия), но жабы при этом потребляют больше взрослых двукрылых, а чесночницы — их личинок и, кроме того, утверждается, что *P. fuscus*, вероятно, более специализированный вид (Носова и др., 1988). Последнее подтверждается и при сравнении

питания чесночницы с озерной (*Pelophylax ridibundus*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушками (Шляхтин, 1989).

Изучение питания чесночниц в низовьях Дуная показало, что им свойственна достаточно широкая трофическая ниша и при этом насекомые в ее рационе представляют около 58,8%. Отмечена также существенная корреляция между размерами добычи и размерами тела чесночниц. Исследования питания чесночниц, квакши *H. arborea* и зеленых лягушек комплекса *Pelophylax esculentus* еще в одном регионе (Северная Италия) показали, что для первых характерна наиболее специализированная диета и в ее питании присутствует до 72,3% Coleoptera (для сравнения: у квакш этот объект присутствовал в 14,8% случаев, у лягушек — в 16,5%). Перекрывание ниш питания у чесночницы с квакшей составляло 0,4088 (коэффициент изменялся от 0 при полном неперекрывании до 1 при полном перекрывании), у чесночницы и лягушек — 0,5155 (Chiminello, 1992). Аналогичная работа, проведенная в восточных участках ареала (Россия, Поволжье) показала, что перекрывание трофических ниш у чесночницы с другими амфибиями (зеленой жабой и остромордой лягушкой) существенно выше. Так, доля общих пищевых ресурсов чесночницы с зеленой жабой составляет 82,4%, а с остромордой лягушкой — 88,9% (Шляхтин, 1985).

Среди естественных врагов отмечены представители всех групп позвоночных. Так, чесночниц обнаруживали при анализе питания рыб (щука, окунь), других земноводных (озерная и прудовая лягушки), пресмыкающихся (водяной и обыкновенный ужи, степная гадюка), птиц (серая ворона, сорока, фазан, белая и серая цапли и др.) и млекопитающих (выдра, ласка, лисица и др.).

Из антропогенных факторов, оказывающих отрицательное влияние на состояние популяций этого вида в первую очередь указывают на загрязнение водоемов и почвы промышленными отходами и трансформацию биотопов, в которых обитают чесночницы (Кузьмин, 1999). В зонах, загрязненных сточными водами химических и металлургических предприятий в Днепропетровской области данный вид отсутствует полностью в пределах 500–600 м, при удалении от таких зон на 800–1000 м численность составляет 0,01 ос. /м², а в однотипных незагрязненных биотопах — 1,0 ос. /м² (Мисюра, Носкова, 1987). С другой стороны, по материалам исследования в Белгородской области (Россия) установлено, что чесночницы наряду с некоторыми другими бесхвостыми земноводными освоили отстойники сахарных заводов,

где вода отличается повышенной жесткостью и содержанием нитритов (Гоголева, 1987). Кроме этого, некоторые изменения (например, прокладка просек в лесонасаждениях, ирригационные работы и др.), могут способствовать проникновению этих животных в новые местообитания (Кузьмин, 1999).

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды, подлежащие особой охране»).

Семейство квакши — Hylidae Rafinesque, 1815

Большинство представителей семейства обитает на Африканском континенте, в Австралии, в Южной и Северной Америке; в Евразии число видов значительно меньше.

Позвонки передневогнутые, ребра отсутствуют, зубы имеются только в верхней челюсти, кончики пальцев расширены, образуя диски. Животные мелких и средних размеров, многие ведут древесный образ жизни. Некоторые квакши (напр., сумчатые квакши *Gastrotheca*) имеют на спинной стороне окостенелые участки кожи, которые могут уменьшаться при потерях влаги вследствие испарения.

Почти все квакши — прекрасные прыгуны, однако для некоторых характерен роющий образ жизни (напр. роющие квакши *Pternohyla*, лопатницы *Cyclorana*). Места обитания таких квакш часто связаны с засушливыми регионами, где для предохранения от высыхания они образуют своеобразный кокон, в котором переживают сухой период. Кокон образуется за счет жироподобных выделений кожных желез.

Способы размножения различны — от обычного откладывания яиц в воду до размещения икры на растениях над водоемами (личинки после выклева падают в воду, где и проходит метаморфоз); известны примеры вынашивания самками икры, личинок или молодых особей на спине или в специальной сумке-мешке, расположенной также на спинной стороне (заботливые квакши *Cryptobatrachus*, стефании *Stefania*, шелеспинки *Flectonotus* и др.). Такие сумки-мешки индуцируются эстрогенами при половом созревании самок и являются постоянными структурами. Яйца после оплодотворения перемещаются туда самкой с помощью задних лап. Сумки-мешочки пронизаны сетью кровеносных сосудов и

обеспечивают тесный контакт между эмбрионом и материнским организмом.

Такое внутреннее развитие продолжается несколько месяцев (некоторые сумчатые квакши *Gastrotheca*), но у других может быть существенно короче. При прямом развитии (напр. шелеспинки *Flectonotus*) появляются развитые личинки, которые заканчивают свой метаморфоз в воде.

Хотя большинство квакш не имеют хорошо выраженных кожных желез, некоторые имеют спинные железистые образования (двухцветная филломедуза *Phyllomedusa bicolor*), выделения которых обладают наркотическими свойствами и используются аборигенным населением в охотничьих ритуалах. Его применение приводит к сильнейшим физиологическим реакциям, выражающимся в эйфории, потере самоконтроля, сильном сердцебиении и пр. Это состояние, по мнению индейцев, улучшает их охотничьи способности.

Систематика группы становилась в последнее время предметом неоднократных ревизий, и сейчас считается, что семейство представлено 3 подсемействами (Pelodyadinae, Phyllomedusinae, Hylinae), которые объединяют 48 родов и около 865 видов.

ПОДСЕМЕЙСТВО NYLINAЕ РОД КВАКША — NYLA LAURENTI, 1768

Самый многочисленный род, который включает почти половину всех известных видов семейства (280–350 из ок. 700 известных видов). Для квакш характерен округло-горизонтальный зрачок, наличие у многих видов довольно яркой окраски, которая может меняться у одной и той же особи, наличие сошниковых зубов, окостенение переднегрудины и грудины (Кузьмин, 1999), хотя другие авторы утверждают, что эти части скелета хрящевые (Тарашук, 1959; Банников и др., 1977).

Мнения о числе европейских видов этого рода различаются. Так, одни авторы считают, что здесь обитают два вида: *Hyla arborea* и *H. meridionalis* (Stumpel, 1997; Garsia Paris, 1997). В другой работе (Dubois, 1998) утверждается, что в Европе этот род представляют 4 вида: *H. arborea*, *H. meridionalis*, *H. sarda* и *H. intermedia*. Ранее

сообщалось об установлении еще одного вида — *H. italica* Nascetti, Lanza, Bullini (1995), но специальное исследование показало синонимичность этого названия с уже предложенным *H. intermedia* Boulenger, 1882 (Dubois, 1998).

В фауне Украины один вид — *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758).

Квакша обыкновенная — *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758)

Описание. Животные небольших размеров, длина тела половозрелых особей обычно до 50–60 мм. Пальцы задних конечностей соединены перепонкой. Кожа на спине гладкая, на брюшной стороне крупнозернистая. В спинной окраске чаще всего преобладают однотонные ярко-зеленые цвета, хотя встречаются светло-серые, коричневатые или серо-голубоватые особи. Брюшная сторона белого цвета. Окраска верхней (спинной) и нижней (брюшной) сторон тела разделена двумя контрастными темными полосами с желто-белыми краями, каждая из которых тянется по обоим бокам тела от глаз до паховой области, образуя здесь петлю. Темные полосы есть также и на морде, где они соединяют ноздри и верхне-передние края глаз. Половой диморфизм выражен слабо: у самцов имеется непарный горловой резонатор и брачные мозоли на первом пальце передних конечностей (рис. 70, 71).



Рис. 70. Квакша обыкновенная — *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758)

Обитают на большей части Центральной и Западной Европы (отсутствуют в южной Испании и южной Франции), на север граница доходит до Англии (здесь интродуцирована), северо-западной части Нидерландов, Норвегии. На востоке граница идет приблизительно по южной Литве, Белоруссии, пограничным с восточной Украиной областям России (Белгородская обл.).

Внутривидовая систематика продолжает оставаться предметом дискуссий. Так, согласно одной точке зрения (Stumpel, 1997) *H. arborea* представлена 5 подвидами: *H. a. arborea*, *H. a. kretensis*, *H. a. molleri*, *H. a. sarda*, *H. a. schelkownikowi*. В



Рис. 71. Биотоп квакши обыкновенной (Одесская обл., Дунайский биосферный заповедник)

соответствии с другим мнением (Dubois, 1998) в состав *H. arborea* входят только первые 3 подвида.

В Украине обитают квакши, относящиеся к номинативному подвиду, хотя из ее восточной части была описана «*Hyla arborea* var. *orientalis*» Bedriaga, 1890 «1889».

Распространение и изменчивость. Квакши обитают на большей части Украины (рис. 72), поднимаясь в горы на высоту до 1250 м; в юго-восточном направлении доходят примерно до 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; здесь в Одесской области доходит до устья Дуная (в южных регионах степной зоны распространение связано с островными лесными и плавневыми участками). В Крыму встречается в горной части.

Материалы по морфологической изменчивости квакш Украины ограничены работой Н. Н. Щербака (1966), в которой указано на своеобразие квакш Крыма и их большую близость к квакшам Кавказа, чем к обитателям лесостепной Украины или Молдавии. Еще одно



Рис. 72. Распространение обыкновенной квакши в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

сравнение (Шербак, Шербань, 1980) изменчивости размеров тела квакш из разных участков их ареала (без дифференциации по полу) вновь подтвердило, что наиболее крупные животные (длина тела в среднем 43 и 39 мм) обитают в Крыму и в Закарпатье соответственно. Животные из других регионов Украины (лесостепь), существенно мельче, длина их тела составляет около 30 мм.

Материалы по хромосомному набору ограничиваются сведениями по кариотипу этих животных из участков ареала за пределами Украины ($2n = 24$, $NF = 48$) (Ullerich, 1970).

Электрофоретическое изучение белков квакш из разных точек Украины (окр. Киева, Крым, дельта Дуная) показало, что их уровень гетерозиготности составляет 0,06, 0,038 и 0,048 соответственно (Межжерин, Морозов-Леонов, 1999). При этом, если межпопуляционная генетическая дистанция между материковыми выборками составляла менее 0,009, то между крымскими и киевскими, 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).

Подобные исследования квакш (29 белковых локусов) из более западных участков ареала (Италия, Швейцария, Германия, Балканский п-ов) позволили указать на существование двух четко отличающихся по 9 локусам групп (Nascetti *et al.*, 1995). Одна распространена от Сицилии до севера Италии включительно, вторая — в ряде Балканских стран (до южной части этого полуострова). Средняя генетическая дистанция Нея составляет 0,47, что позволяет оценить время дивергенции этих двух видов в 2–3 млн. лет. Оба вида — *H. intermedia* (см. выше!) и *H. arborea* — морфологически очень сходны и отличаются только размерами барабанной перепонки, которая у первых больше ($Lt. c. / L. tum.$ 4,38 и 4,56 соответственно).

Места обитания и численность. Обыкновенная квакша населяет светлые лиственные леса и кустарниковые насаждения, встречается также в садах, парках, на виноградниках и в других типах антропогенных ландшафтов (рис. 71). При выборе мест для размножения квакши чаще всего предпочитают более или менее открытые участки (обычно недалеко от древесных насаждений) со стоячими водоемами.

В Закарпатье в подходящих для своего обитания местах численность квакш довольно высока и весной на 100 м береговой линии

нерестовых водоемов насчитывали до 20 особей (Щербак, Щербань, 1980). В бассейне реки Южный Буг плотность составляла около 21 ос. /га (Гончаренко, 1981), в юго-восточной части ареала (Днепровско-Орельский заповедник в Днепропетровской области) — 10–25 ос. /100 м² (Мисюра и др., 2001).

По окончании сезона размножения квакши продолжают держаться примерно таких же биотопов (долины рек, окрестности стоячих водоемов и пр.), и их плотность здесь может составлять 30–60 ос. /га (Кузьмин, 1999). В численном соотношении в этот период на местах нереста преобладают самцы (Боркин, 1998), так как самки, как уже отмечалось, покидают водоемы сразу же после спаривания. Имеются сведения, что смертность в течение года может достигать 34% при максимальной продолжительности жизни в природе не менее 12 лет (Боркин, 1998). По другим данным, полученным при исследовании квакш в Швейцарии (Tester, 1992), установлено, что смертность в среднем составляет 75% среди молоди и 70% среди взрослых, что позволяет говорить о полной замене популяции в течение 5 лет. Результаты подобного изучения этих животных в Молдавии и в Северной Италии указывают на 95–99%-ную смертность молодых особей, малую продолжительность жизни взрослых (максимум 4–5 лет) и на 95%-ное обновление численности взрослых каждый год (Giasoma *et al.*, 1993).

Особенности биологии. Появление после зимней спячки зависит от географической широты местности, специфики весеннего периода и обычно приходится на вторую половину марта — начало апреля. Имеются данные о том, что первые появления квакш на местах нереста приурочены к установлению температуры воды 4–6°, массовое занятие нерестилищ при 9–10°, а начало икрометания с достижением температуры воды 13° (Кузьмин, 1999).

Сезон размножения растянут, и поющих самцов квакш отмечают с марта — апреля до середины — конца июня. Для размножения квакши обычно занимают водоемы со стоячей водой и развитой водной растительностью. Исследование гидрохимических показателей нерестовых водоемов квакш показало, что они характеризуются рН 7,4–9,4, общей жесткостью 1,2–6,5 мэкв/л, щелочностью 0,8–4,9 мэкв/л (Ткачева и др., 1989).

Изучение этого вида в Германии позволило утверждать, что места нереста от мест зимовок могут быть удалены на расстояние от 100 м до 13,1 км (Grosse *et al.*, 1988).

Использование методов многомерной статистики показало, что из факторов, определяющих выбор мест размножения квакш (северная Италия), наиболее существенное значение имеют такие как развитие на поверхности водоемов растительности, возраст водоема, прибрежные местообитания, степень антропогенного воздействия и площадь водной поверхности (Pavignano *et al.*, 1990). Эти параметры среды вместе с тем не влияют на плотность животных.

Первыми на места нереста прибывают самцы. Как и некоторые другие виды бесхвостых земноводных, самки покидают водоемы сразу же после откладывания икры, самцы же остаются здесь еще на некоторое время. Соотношение самок и самцов по данным для западных популяций (Швейцария) составляет 1: 1,5 (Tester, 1992). Имеются сведения о том, что самцов квакш можно условно разделить на три группы: представители одной издают брачные трели в воде, второй — на кустарниках, деревьях и пр., третья группа — это молчащие («сателлитные») самцы (Кузьмин, 1999). Характер постоянства подобных групп требует подтверждения специальными исследованиями с применением мечения.

Спаривание и откладывание икры происходит обычно при температуре воды около 13° (Боркин, 1998), икра откладывается на дно или на подводные растения несколькими небольшими комками (до 200 яиц), всего в кладке может быть 1500–2000 икринок. Специальные исследования в долине Южного Буга позволило установить порционность откладывания икры (Гончаренко, 1981). При этом самки квакш в первый раз откладывают около 70% от всего количества яиц кладки, второй — около 20%, и третий — около 10%. На примере животных из этого региона показано, что размеры тела двухлетних самок в среднем составляют 40 мм, а число отложенных икринок около 450, трехлетних — 47 мм и 820, четырехлетних — 52,6 мм и 1123, пятилетних — 56,8 мм и 1383 соответственно (Гончаренко, 1981).

Изучение специфики нереста квакши в западных участках ареала (Италия) показало наличие двух пиков в откладывании икры (Giasoma *et al.*, 1993), которые отделены перерывом в 5–10 дней. Вместе с тем продолжает оставаться невыясненным вопрос — могут ли отдельные самки в этом регионе нереститься дважды в год или же миграция самок имеет два пика активности в одном сезоне.

Находясь на местах нереста, самцы квакш могут «регулировать» температуру своего тела. Так при падении температуры воздуха более чем на 1–2°, самцы перемешаются в воду (Moravec, 1993).

Температура воды в 8° и воздуха в 6° являются критическими для икрометания (Giacoma *et al.*, 1993). Последние авторы указывают, что повышение температуры воды на 5–6°, сокращает период личиночного развития примерно на 10 дней.

Выклев личинок при температуре воды 17–19° происходит примерно через 8–14 суток, а весь период водного развития заканчивается в течение 45–90 дней (Кузьмин, 1999).

Размеры только что вышедших из икры личинок 5–10 мм (длина тела с хвостом), жаберное отверстие расположено на левой стороне и направлено назад и вверх, анальное отверстие находится на правой стороне. Хвостовой плавник высокий, его конец заострен.

Есть указания о том, что поздние сроки личиночного развития в отдельных случаях могут приводить к зимовке на личиночной стадии, что отмечено для Карпат (Щербак, Щербань, 1980).

Сразу же после прохождения метаморфоза молодые особи какое-то время остаются вблизи водоемов, затем мигрируют к местам зимовки. Размеры тела ювенильных квакш при этом составляют всего 15–20 мм (Кузьмин, 1999).

Половой зрелости квакши достигают на 2–4-м году жизни при длине тела самцов 35 мм и самок 37 мм (Боркин, 1998). Результаты многолетнего мечения этих животных в более западных участках ареала (Швейцария) показали, что здесь большинство самок квакш достигает половой зрелости примерно в таком же возрасте (в два года) при средней длине тела 36,7 мм (Tester, 1992). Подобное исследование квакш в Северной Италии и Молдавии подтвердило наступление половозрелости самцов на втором году жизни, самок — на третьем (Giacoma *et al.*, 1993). Абсолютная плодовитость зависит от размеров самки и колеблется от 692 до 1872 яиц, относительная (число икринок на 1 г веса самки) — от 88 до 126 (Козарь, 1986).

В отличие от всех других видов земноводных Украины квакши хорошо лазают по вертикальным (в том числе и гладким) поверхностям и охотно населяют нижний и средний ярусы древесных насаждений, поднимаясь на высоту около 2 м. Им свойственна сумеречно-ночная активность: днем они обычно держатся на стволах, ветках, листьях деревьев, на высокой траве, а вечером и ночью спускаются на землю для пополнения запасов воды.

Квакши характеризуются выраженной привязанностью к своим местообитаниям. Так, исследованием, проведенным за четырехлетний период в Нидерландах (Stumpel *et al.*, 1986), показано, что из 1365 помеченных мигрирующих животных более 82% не

преодолевали расстояния 850 м (хотя наибольшая дистанция перемещений после зимовки зарегистрирована в 12,6 км).

Сезон активности продолжается до сентября — октября, после чего квакши уходят на зимовку, которая происходит на суше в полостях грунта, норах, кучах камней, имеется указание о зимовке в дуплах деревьев (Кузьмин, 1999). В более ранних работах (Тереньгев, Чернов, 1949) утверждалось о зимовке большинства животных в водоемах.

Исследования особенностей питания квакш в Карпатах показало, что они питаются главным образом насекомыми, среди которых жуки-листоеды и двукрылые составляют 81% и 70,5% пищевого рациона соответственно (Щербак, Щербань, 1980). Другие авторы также отмечают, что основная часть рациона представлена наземными насекомыми, при этом доля летающих форм составляет существенную часть, достигая почти 20–50% (Банников и др., 1977, Боркин, 1998). Квакши обычно питаются на суше, при этом могут охотиться и на высоких стеблях (Кузьмин, 1999).

Сравнение питания квакш с другими видами бесхвостых амфибий (Chiminello *et al.*, 1992), обитающих в этих же или в соседних биотопах (чесночница, *Pelobates fuscus* и зеленые лягушки, *Pelophilax esculentus* complex) позволило выяснить, что коэффициент перекрытия (0 — при полном неперекрывании, 1 — при полном перекрывании) ниш квакши и зеленых лягушек составляет 0,7899, тогда как квакш и чесночниц — лишь 0,4008.

Сеголеток квакш обнаруживали в составе питания гребенчатых тритонов, взрослых — озерных лягушек, болотных черепах, водяного и обыкновенного ужей и многих птиц: врановых, фазана, кряквы, серой цапли и др.

Несмотря на то, что квакша в пределах своего ареала нередко встречается в населенных пунктах, все же имеются данные о том, что ряд антропогенных факторов, таких как исчезновение лесонасаждений, загрязнение водоемов и пр. приводит к уменьшению численности популяций (Кузьмин, 1999). Другие причины исчезновения вида могут быть связаны со строительством гидросооружений, как, например, на Южном Буге в Николаевской области, в результате чего прогнозируется затопление пойменных участков и нижнего яруса каньона реки (Деркач и др., 1989). Многолетние исследования популяций этого вида в западных участках ареала (Германия) позволили сделать вывод о том, что отсутствие в настоящее время квакш в некоторых местах связано с

двумя основными причинами: исчезновением нерестовых водоемов и загрязнением среды (Henle, 1996).

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды, подлежащие особой охране»), а также в Красную книгу Международного Союза Охраны Природы (категория «низкий риск исчезновения / состояние близкое к угрожаемому»).

Семейство жабы — *Bufo* Gray, 1825

Жабы распространены на всех материках и континентах, исключая приполярные регионы и Антарктиду. Некоторые виды, например жаба-ага (*Bufo marinus*), интродуцирована из Америки в Австралию и Гвинею. Высказано мнение, что появление здесь нового вида имело отрицательные последствия для местной фауны, так как эти амфибии, характеризуясь очень крупными размерами, большой плодовитостью и высокой токсичностью, вытесняют аборигенные виды (Rough *et al.*, 2004).

Ребра отсутствуют, позвонки передневогнутые. Череп в значительной степени окостеневает, в это окостенение могут вовлекаться покрывающие участки кожи. Животные этого семейства характеризуются наличием уникального Биддера органа — рудиментарного яичника, который развивается на переднем крае личиночных семенников и может сохраняться у многих взрослых амфибий, что рассматривается как педоморфная черта.

Для многих видов характерны расположенные позади глаз выступающие округло-удлиненные железы — паротиды. Паротиды, как и локализованные на спинной стороне и на внешней части конечностей кожные железы, могут обильно секретировать, выделяя в основном пептиды и водорастворимые алкалоиды (напр. у видов *Atelopus*).

Размеры тела варьируют примерно от 20 мм (*Oreophrynella*) до 250 мм (*Bufo blombergi*).

Многие представители — наземные животные, однако имеются полуводные (напр. *Ansonia*) и древесные (*Pedostibes*; оба рода из юго-восточной Азии). Большинству видов присуще внешнее оплодотворение, однако у некоторых (*Nectophrynoides*, *Mertensophryne micranotis*) фертилизация яиц внутренняя. Способы размножения различны — от откладывания икры в воду и последующего выхода из нее свободноплавающей личинки, до яйцеживорождения и прямого наземного развития. Так, наряду с большинством амфибий

этого семейства, которые нерестятся в стоячих или проточных водоемах, филиппинские жабы р. *Pelophryne* откладывают икру в пазухи листьев на высоте в несколько метров. У личинок некоторых видов, обитающих в быстрых ручьях (*Ansonia*, *Atelopus*), развиваются брюшные присоски, с помощью которых они прикрепляются к подводным предметам.

Семейство объединяет 33 рода, включающих около 470 видов. В фауне Украины 1 род.

РОД ЖАБА — *BUFO* LAURENTI, 1768

Род включает более 258 видов, распространенных почти космополитично, за исключением Мадагаскара и Австралии (в последней интродуцированы). В фауне Украины представлены 3 вида, из которых один входит в комплекс серых жаб, два других — в комплекс зеленых жаб (существует и иная точка зрения на систематику этих животных; см.: Frost *et al.*, 2006). Систематический список жаб фауны Украины выглядит следующим образом:

Bufo bufo complex:

Серая или обыкновенная жаба — *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758).

Bufo viridis complex:

Зеленая жаба — *Bufo viridis* Laurenti, 1768.

Камышовая жаба — *Bufo calamita* Laurenti, 1768 (точки зрения о принадлежности этих жаб к данному видовому комплексу отличаются — Martin, 1972; Inger, 1972).

Амфибии средних и крупных размеров (длина тела некоторых может превышать 100–120 мм), спинная сторона тела и конечностей покрыта бугорками-бородавками, позади глаз расположены паротиды, барабанная перепонка может быть не выражена, зрачок горизонтальный, зубы отсутствуют.

Представители комплекса серых жаб (*Bufo bufo* complex) отличаются преобладанием в окраске тела коричнево-серых тонов, отсутствием у самцов звукового резонатора, складка на предплюсне не выражена, сочленовные бугорки с нижней стороны самого длинного пальца задней ноги двойные. В своем распространении

приурочены к лесной и частично лесостепной зонам, обитание в степи связано с интразональными формами ландшафта.

Жабы, относящиеся к *Bufo viridis* complex, характеризуются зелеными тонами в окраске спинной стороны тела, у самцов в области горла имеется непарный резонатор, барабанная перепонка развита, складка на предплюсне имеется, сочленовные бугорки одинарные или двойные. Приурочены обычно к степным экосистемам или же к биотопам открытых пространств в зонах Полесья, Лесостепи, Карпат и Крыма.

Серая или обыкновенная жаба — *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)

Описание. Животные средних и крупных размеров, длина тела половозрелых особей около 60–90 мм, хотя самки могут быть значительно крупнее (более 100 мм). Паротиды выражены хорошо. Размер барабанной перепонки от 2–4 мм и более, у представителей карпатских популяций она не была выражена у 53,1% животных (Щербак, Щербань, 1980). Внутренняя кожистая складка на предплюсне отсутствует, с нижней стороны самого длинного пальца задней ноги развиты парные сочленовные бугорки. На спинной стороне имеются многочисленные округлые бородавки, которые могут заканчиваться острыми шипиками (у самцов обычно выражены сильнее). Общий окрас тела коричнево-серых тонов, при этом на спинной стороне часто имеются нечетко выраженные округлые темные пятна. Брюшная сторона серо-белого цвета с размытыми мелкими пятнами неправильной формы. На нижней части паротид имеется черно-коричневая полоса, которая обычно не переходит на бока туловища. Внешне половой диморфизм выражен в более мелких размерах самцов, в наличии у них брачных мозолей и, кроме этого, их окраска может быть не столь контрастной, как у самок (рис. 73, 74). В окраске сеголеток могут преобладать кирпично-красноватые тона.

Обыкновенные жабы встречаются почти по всей Европе, за исключением Ирландии, севера Скандинавии и некоторых средиземноморских островов, на восток распространены до Забайкалья, имеются в Северо-западной Африке. В пределах вида насчитывают 3 подвида: номинативный *B. bufo bufo*, испанский *B. b. gredosicola*, средиземноморский *B. b. spinosus*; обитающих на Западном Кавказе и Предкавказье серых жаб сейчас рассматривают



Рис. 73. Серая или обыкновенная жаба — *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758).
(Слева самец, справа самка)

как отдельный вид *B. verrucosissimus* Pallas, 1813 (Орлова, Туниев, 1989). По данным лабораторных наблюдений, половозрелость гибридных особей от скрещивания карпатских серых жаб и серых жаб из Северного Предкавказья наступает на втором–третьем году жизни (Писанец, 2002).

Серых жаб Украины относят к номинативному подвиду.

В 1997 г. в низовьях Дуная (Одесская обл.) найдены серые жабы, которые несколько отличались от особей из других частей Украины наличием достаточно ярких кирпично-красных, рыжих или желтых спинных пятен (Котенко, 1999). Их генетический анализ, выполненный по 12 локусам (для сравнения также использовали серых жаб из Закарпатья и из окр. Киева), не показал существенных различий между выборками, что, впрочем, могло быть связано с незначительным объемом выборки (Межжерин та ін., 1999). Последующие неоднократные находки этих жаб в 2004–2005 гг. в украинской части дельты Дуная показали, что среди этой популяции могут также встречаться особи с сочетанием признаков, подобным *B. bufo* из других регионов Украины. Вместе с тем, анализ осцилло- и спектрограмм из Венгрии и Греции (Schneider, Sinsch, 2004) дал основание для заключения об их разном таксономическом статусе (*B. b. bufo* и *B. b. spinosus* соответственно; не исключено, что уровень



Рис. 74. Место нереста обыкновенной жабы (Киевская обл., окр. п. Лесники).

отличий достигает видового), что говорит о необходимости дальнейших исследований серых жаб украинской части дельты Дуная.

Распространение и изменчивость. В Украине эти животные распространены на большей части ее территории (рис. 75). 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 окрестностей Херсона и низовий Дуная (Котенко, 1999). На востоке ареал частично включает Харьковскую, Донецкую и Луганскую области. В Карпатах поднимается на высоту до 2000 м (Шербак, Шербань, 1980). Обычно населяет лесные ландшафты, в южной лесостепной и степной зонах 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 регионов Украины более крупными размерами барабанной перепонки, пятночного бугра и первого пальца задней ноги, у самцов же, кроме двух последних признаков, большее значение также имеет индекс $L. pt. / Lt. pt.$ (0,48 против 0,45 и 0,46 у жаб из Киевской и Черновицкой областей).

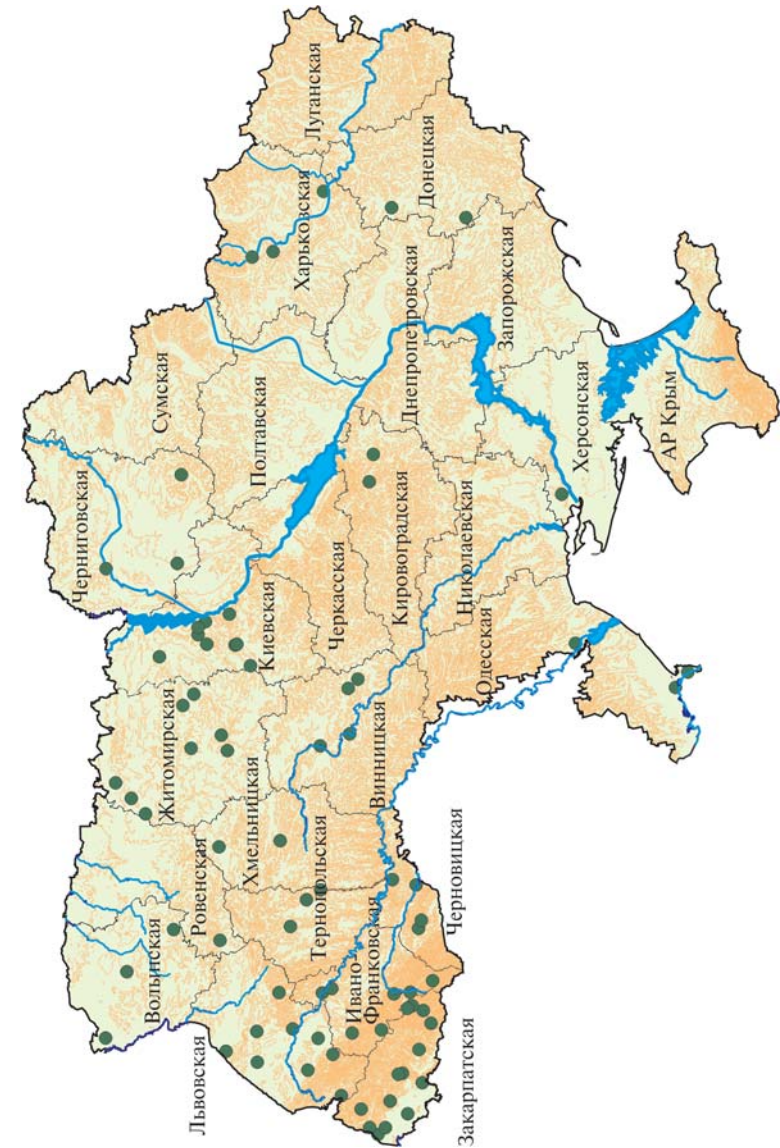


Рис. 75. Распространение обыкновенной жабы в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

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

Сравнение объема ДНК серых жаб с Балканского п-ова и жаб с территории бывшего СССР показало, что они практически не отличаются (среднее 13,2 пг) (Borkin *et al.*, 2005).

Места обитания и численность. В Украине серые жабы обитают в регионах с лесными ландшафтами, где их можно встретить в достаточно разнообразных биотопах, начиная от различных типов лесов (хвойные, широколиственные, смешанные) и заканчивая антропогенными насаждениями: рощи, парки, садовые участки, городские скверы, изредка — лесопосадки (рис. 74). Открытых участков избегает, хотя и отмечалась на пахотных землях и пастбищах (Bardsley *et al.*, 1997). С водоемами связана только в сезон размножения, в остальной период сезона активности обычно обитает вблизи их, предпочитает влажные биотопы. Эта же особенность отмечена и при изучении этих животных в более восточных участках ареала (Ануфриев и др., 1996).

Исследование серых жаб в Закарпатье показало их определенную привязанность к местам нереста. Так, из 62 помеченных в 1972 г. животных на следующий год на этом же месте (урочище Дубки, окр. Ужгорода) обнаружено 56% животных, еще через год — 35,2% (Щербак, Щербань, 1980). При имплантации датчиков и наблюдении с их помощью за миграциями этих животных в долине Рейна (Германия) установлено, что некоторые из них, хотя и мигрировали поздней осенью и зимой, но, в общем, в течение последнего сезона оставались в нижней части пойменной равнины (Bosman, 1993).

Изучение серых жаб в других участках ареала (Великобритания) с помощью ловчих цилиндров показало положительную корреляцию между числом ежедневно прибывающих на нерест животных с минимальной дневной температурой воздуха (Gittins, 1983); кроме того, было установлено появление сначала крупных особей, а затем более мелких. Хотя по другим данным (Чехия), первыми прибывают более мелкие самцы (Kovar, 1997).

Численность животных во время и после размножения существенно различается. Так, на местах нереста в Закарпатье отмечалось до 70 особей на 100 м береговой линии, а после окончания сезона размножения — примерно 1–2 особи на 1 км маршрута (Щербак, Щербань, 1980).

Исследование в Днепропетровской области показало, что на местах нереста в сезон размножения плотность животных составляет

2–4 ос. /га, в тех местах, где обитают как взрослые, так и молодь — от 15 до 20 ос. /га; в период выхода сеголеток на сушу — до 5–8 особей на 1 км маршрута (Мисюра и др., 2001). Сравнение характера распределения серых жаб в этом же регионе в зависимости от наличия водоемов показало, что такая зависимость скорее всего отсутствует или выражена слабо. Во всяком случае численность животных (в ос. /10 цил. — суток) у водоема составляла 3,2, а при удаленности от него на 10, 50, 100 и 1000 м — 3,8, 3,9, 2,7 и 3,1 соответственно (Булахов и др., 1975). По результатам исследования этого вида в других участках ареала (европейский северо-восток России), численность серых жаб составляла, в зависимости от типа биотопа, в среднем от 0,2 до 4 особей на 1 км маршрута (Ануфриев и др., 1996).

При расчете показателя жизнеспособности популяций, как отношение эффективной численности размножающихся взрослых особей N_b к общей численности популяции N (N_b/N), было установлено, что у серой жабы это отношение составляет 0,01 (Scribner *et al.*, 1997; цит. по Jehle *et al.*, 2001). Для сравнения, этот показатель для *Triturus cristatus* (Восточная Франция) на порядок выше и колеблется от 0,10 до 0,19.

Исследование с помощью методов многомерной статистики факторов, которые могут влиять на условия выбора мест нереста и участков обитания по завершению сезона размножения (величина покрытия водной растительностью, возраст пруда, условия наземного обитания возле пруда, степень антропогенного воздействия, максимальная глубина, химические характеристики воды, такие как pH, жесткость и т. д.), показали, что плотность серых жаб не связана явно с каким-либо из этих параметров и этот вид, вероятно, колонизирует подходящие участки в своих типичных биотопах почти случайно (Pavigano *et al.*, 1990).

Особенности биологии. Начало сезонной активности связано с установлением весенних температур воздуха 5–10° и приходится на первую половину — середину марта (зависит от погодных условий каждого года). Во время размножения животных можно встретить в водоемах в любое время суток, но после его окончания обычно характерна сумеречно-ночная активность. После окончания нереста предпочитают держаться в радиусе 500–1500 м от мест размножения, но уже в августе — ноябре начинают мигрировать к нерестовым местам, где весной следующего года будет происходить размножение.

Спаривание и откладка икры начинаются почти сразу после выхода из зимовок и обычно связаны с установлением температур

воды примерно в 5–8° и воздуха около 10°. Для нереста занимают неглубокие слабопроточные или стоячие водоемы, откладывая икру, как правило, на глубине 50–100 см (Hausser, 1970). Самцы приходят на места размножения немного раньше самок и находятся здесь во время всего периода нереста, который достаточно короток и длится 2–3 недели. Возраст самцов, впервые принимающих участие в размножении при средних размерах в 65,0 мм, составляет 3–4 года (Hausser, 1968–1972). Имеются данные, что в популяции на протяжении 4–5 лет заменяется ее взрослая часть, а через 8–10 лет — происходит полная замена состава популяции (Hausser, 1968–1972).

Самки после откладывания икры почти сразу же покидают водоемы, задерживаясь здесь не более одного дня, хотя самцы остаются здесь на неделю и более (Kiss *et al.*, 1997). Во время нереста самцы серых жаб очень активны и можно наблюдать их попытки обхватывания пар, уже находящиеся в амplexусе. Это приводит к образованию «шаров» из группы, часто до десятка особей. В половой структуре популяции серых жаб Карпат численно преобладают самцы — 61% (Щербак, Щербань, 1980).

Исследование этих животных в течение 1991–1995 гг. в Чехии показало, что в популяции имеются особи, принимающие участие в циклах размножения не ежегодно, что обычно свойственно самкам (Kovar, 1997). Шестилетние наблюдения размножающихся популяций серых жаб в Германии показали, что на трех искусственно сконструированных нерестовых водоемах численность самок колебалась от 75 до 654 особей (Hertlein *et al.*, 1997). По данным последних авторов общее количество отложенных ими яиц достигало от 270 тыс. до 2 млн. 616 тыс., при этом численность сеголетков на одну самку составляло от 0,9 до более 153 особей, а на одну икринку от 0,0003 до более 0,038.

Изучение этих животных в одном и том же пруду в другом участке ареала (Англия) позволило выяснить, что за год размножения здесь присутствовали 714 самцов и 141 самка (Gittins, 1983). Примерно такое же соотношение полов (самцов — 69,9%) отмечено и в восточной части ареала (Печоро-Ильчский заповедник), где средняя плодовитость самок составляла 3305 ± 309 икринок (Ануфриев и др., 1996).

Икру в виде двух длинных черных слизистых шнуров откладывают чаще всего недалеко от берега, одна кладка содержит 7–9 тыс. икринок, расположенных обычно в два–четыре ряда. Выклев личинок при температуре 10–20° происходит через 2–5 суток. Вышедшие головастики в начале прикрепляются к слизистым

остаткам шнура, почти не двигаются, и их размеры до начала активного питания незначительны, всего 3–5 мм. Через 10–14 дней после выклева они начинают передвигаться и часто на мелководьях образуют скопления в несколько десятков тысяч особей. Личиночный период длится чуть более двух месяцев, размеры тела жаб сразу после метаморфоза составляют 20–30 мм. В горных ручьях Карпат головастики серых жаб не успевают завершить метаморфоз в течение теплого периода года, и зимуют на этой стадии в воде (Кузьмин, 1999). Эти данные требуют уточнения.

Молодые особи в первое время могут быть активны на суше, в отличие от взрослых, не только в сумеречно-ночной период, но и в светлое время суток. В естественных условиях размножаться начинают, скорее всего, на третьем–четвертом году жизни, при достижении самцами и самками длины тела 50 и 60 мм соответственно.

В качестве объектов питания головастиков указывали зеленые и диатомовые водоросли (Моткова, 1977; Ануфриев и др., 1996). При анализе особенностей строения личинок этого вида, в том числе длины тела, высоты плавниковой складки, длины кишечника и пр., сделано заключение, что по своей морфологии эти головастики, скорее всего, приспособлены к обитанию в толще воды (Diaz-Paniagua, 1989).

Одной из характерных черт процесса добычи пищи взрослыми является слабоактивное «патрулирование» участка обитания и тактика подстерегающего хищника. Состав питания ограничен наземными беспозвоночными (Avia *et al.*, 1989), в которых существенная часть (13,3–73,3%) представлена муравьями (Кузьмин, 1999) или перепончатокрыльями, жуками и жужелицами (48,0, 51,9 и 29,7%, соответственно; Ануфриев и др., 1996). В рационе молодых особей существенно преобладают (37,7%) моллюски.

Дневными убежищами серых жаб служат полости под корнями и стволами поваленных деревьев, пни, камни, кучи хвороста, листовая подстилка.

На зимовку уходят в сентябре — ноябре. Зимуют поодиночке или небольшими группами в непромерзающих убежищах — норах грызунов, трухлых деревьях, полостях почвы, кучах камней, иногда в погребках. При исследовании особенностей биологии этого вида в Швеции сделано предположение, что в связи с тем, что в районе наблюдений грунт в течение зимнего периода промерзает на глубину 1–2 м, серые жабы зимуют здесь, скорее всего, в воде (Ericsson *et al.*,

1982). Эта особенность также подтверждается наблюдениями в Винницкой обл. (Реминный, 2001).

Личинок и сеголеток серых жаб обнаруживали в желудках желтобрюхой жерлянки и зеленых лягушек. Взрослые животные могут входить в рацион обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки, многих видов птиц (серая ворона, ворон, серая цапля, филин, мохноногий канюк и млекопитающих (серая крыса, барсук, ласка и др.).

К уменьшению численности популяций и сокращению ареала серых жаб приводят многие антропогенные факторы, такие как разрушение естественных лесных ландшафтов и загрязнение промышленными и бытовыми отходами водоемов, занимаемых для размножения.

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение III — «виды животных, подлежащие охране»).

Зеленая жаба — *Bufo viridis* Laurenti, 1768

Описание. Длина тела обычно 50–80 мм, окраска очень изменчива, но чаще всего верх тела оливково-зеленых тонов с округлыми темно-зелеными пятнами, выраженность и размеры которых часто варьируют в зависимости от пола (у самок пятна обычно крупнее и более контрастные) и географического распространения (самцы южных популяций в восточной части ареала характеризуются меньшей пятнистостью, вплоть до ее полного отсутствия). Характер расположения пятен и их конфигурация в течение всей жизни не изменяются (Вауер, 1988). Брюшная сторона однотонного беловато-серого цвета с более или менее выраженными мелкими пятнами часто неправильной формы. На спинной стороне имеются бородавки, степень выраженности и шиповатость которых увеличивается в популяциях в юго-восточном направлении, что более характерно для самцов. На боках туловища имеются иногда мелкие бородавки красноватых оттенков. На предплечье и голени обычно по 3 поперечных пятна-полосы. На внутренней стороне предплюсны развита кожистая складка, самый длинный палец задней конечности, как правило, имеет одинарные сочленовные бугорки, пальцы задних конечностей характеризуются развитием плавательных перепонки разной степени выраженности. Зрачок горизонтальный, барабанная перепонка имеется, позади глаз расположены округлые железы-паротиды. Половой диморфизм,



Рис. 76. Зеленая жаба — *Bufo viridis* Laurenti, 1768 (слева - самка, справа - самец)

кроме особенностей окраски и бородавчатости, выражен в более мелких размерах самцов, наличии у них внутреннего непарного горлового резонатора и развитии брачных мозолей на первых двух пальцах передних конечностей (рис. 76, 77).

Ареал зеленой жабы простирается от Западной Франции и далее на восток охватывает почти все европейские страны, включая юг Швеции, страны Балтии, Белоруссию, Украину; в России на севере доходит до Псковской, Вологодской, Вятской и Пермской областей, а на востоке — до Среднего Урала. В южном направлении распространены до Северной Африки, Малой и Передней Азии, Аравийского полуострова и далее на восток до Западного Китая и Монголии, где представлены тетраплоиды этой группы.

По разным сведениям, вид в пределах европейской и азиатской частях своего ареала представлен 8–10 подвидами, однако открытие полиплоидии и описание тетраплоидного вида (Мазик и др., 1976; Писанец, 1978) ставят под сомнение многие более ранние сведения об объеме этого таксона и границах его распространения.

Одно из последних открытий, что триплоидные центрально-азиатские зеленые жабы (*B. pseudoraddei*), представлены как самцами, так и самками (Stöck *et al.*, 2002), поставило под вопрос 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.



Рис. 77. Биотоп зеленой жабы (АР Крым, Керченский п-ов)

Европейских зеленых жаб относят к номинативному подвиду. Описанный с Балеарских островов в Средиземном море подвид *B. viridis balearicus* Hemmer, Kadel, Kadel, 1981, вызывает сомнения (Roth, 1997).

В фауне Украины обитает номинативный подвид.

Распространение и изменчивость. Зеленая жаба в Украине встречается почти повсеместно (рис. 78). В горных районах Карпат и Крыма поднимается до 1000 и более метров (Щербак, Щербань, 1980).

Результаты сравнения изменчивости размерных характеристик тела и конечностей зеленых жаб из разных участков ареала как в Украине, так и в прилежащих регионах показали целый ряд достоверных отличий (Щербак, 1966; Щербак, Щербань, 1980), связанных с индивидуальной, внутривидовой и межпопуляционной изменчивостью (Писанець, 1995).

Исследование нарушений в строении конечностей, таких как асимметричность, редукция разных сегментов в задних конечностях (фаланги, ступни, плюсны), полидактилия, опухолообразные повреждения и пр., проведенные в Днепропетровской обл. (Flax, Borkin, 1997, 2004), показало, что частота их встречаемости у зеленых



Рис. 78. Распространение зеленой жабы в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

жаб в загрязненных районах составляет 0,4–0,5, а в относительно чистых регионах аномалии не встречается вообще.

Диплоидный набор *B. viridis* из разных участков 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).

Несмотря на биотопическую разобщенность с двумя другими видами жаб (серая и камышовая жабы), в европейской части их ареалы географически перекрываются. По этой причине в некоторых случаях зеленая жаба на нересте может встречаться с представителями двух других видов, что приводит к образованию смешанных в амплексусе пар и к межвидовой гибридизации. И хотя это явление в Украине не отмечалось, судя по таким случаям из других участков ее ареала, полностью исключать его нет оснований.

Так, межвидовые гибриды зеленой и камышовой жаб зарегистрированы на двух островах у побережья южной и юго-восточной Швеции (Schlyter *et al.*, 1991). Такие гибридные пары в амплексусе здесь чаще всего состояли из самок зеленых жаб и самцов камышовых жаб. При проведении аналогичных исследований в Германии смешанные пары зеленых и камышовых жаб отмечены в 30% случаев (Flindt *et al.*, 1969). Данные этого исследования указывали на выживаемость потомства только пар, состоящих из самок зеленых и самцов камышовых жаб (в противном случае гибель личинок наступала через 30 суток).

Отмечено несколько случаев межвидового спаривания и гибридов между зеленой и серой жабами (Klekowski, 1958; Nemmer *et al.*, 1974).

Места обитания и численность. Зеленая жаба, будучи в своем распространении связанной со степными биотопами, в лесной и в лесостепной зонах также придерживается открытых участков (вырубок, просек, полей, лугов, пахотных земель). Другой особенностью *B. viridis* является значительная синантропность — вид обычен в разных типах населенных пунктов, начиная с крупных городов и заканчивая сельской местностью.

Данные учетов в сезон размножения и после его окончания существенно различны. Так, на юге Украины (Запорожская, Херсонская обл.) в весенний период плотность зеленых жаб на местах нереста может достигать до 80–100 и более особей на 100 м

береговых участков, а позже в типичных местах своего обитания — 10–20 особей на 100 м маршрута. В Днепропетровской области плотность *B. viridis* в открытых биотопах составляет 0,05–0,1 ос./га (Мисюра и др., 2001).

Привязанность зеленых жаб после окончания сезона размножения к водоемам несущественна и при сравнении их численности (ос./10 цил. — сут.) у водоемов, в которых они нерестились, и на различном от него расстоянии оказалось, что у водоема она составляла 16,1, а на удалении в 10, 20, 100 и 1000 м — 14,3, 13,8, 14,8 и 13,7 соответственно (Булахов и др., 1975).

При проведении учетов самцов и самок на местах нереста в Молдавии отмечалось от 134 до 140 самцов, против 52–117 самок, а еще западнее (в северной и центральной Италии) от 10–164 до 1–36 самцов и самок, соответственно (Zugolaro *et al.*, 1993).

Особенности биологии. Начало весенней активности в южных регионах обычно приходится на конец февраля — март при прогревании воздуха в среднем до 10° и воды до 5–8°. При возвращении весенних холодов активность часто не прекращается, в связи с тем, что зеленые жабы при этом держатся в воде, температура которой на несколько градусов превышает температуру воздуха. Так, в более восточных участках ареала жабы отмечались на нересте во время снегопада при падении температуры воздуха до 3–5°. На южном берегу Крыма *B. viridis* в теплые зимы отмечали в зимние месяцы (Щербак, 1966).

Во время сезона размножения зеленые жабы нередко активны круглосуточно, после его окончания для них характерен сумеречно-ночной образ жизни.

Местом откладывания икры являются разные типы водоемов, в том числе лужи, старицы рек, озера, пруды, дренажные и оросительные каналы, заполненные водой колеи грунтовых дорог, лужи у водонапорных башен, временные водоемы на орошаемых полях и пр. Вероятно, это в определенной степени также обусловлено и тем, что развитие икры и головастиков может происходить в водоемах с разными гидрохимическими характеристиками, включая повышенную соленость воды, насыщенность органикой (нерестящихся жаб, икру и личинки нередко отмечали в прибрежных солоноватых водоемах у моря и лиманов, в сточных канавах на животноводческих фермах и пр.).

Нерестовый период, как уже указывалось, по сравнению с серой жабой растянут и поющих самцов на местах размножения отмечали с марта по июнь — июль. После спаривания и откладывания икры

самцы, в отличие от самок, какое-то время еще остаются в водоемах (есть подтверждение охраны ими кладки — Козарь, 1986).

Число икринок, отложенных одной самкой, составляет 3–5 тыс., хотя у отдельных особей оно может достигать 15–30 тыс. (Аннакулиева, 1974; Банников и др., 1977; Щербак, Щербань, 1980). Икра расположена обычно в два ряда, диаметр икринок составляет 2,34–2,35 мм (Писанец, 1987). Длина икряных шнуров, обычно откладываемых у берега на глубине 10–20 см, составляет 7–10 метров.

По данным лабораторных наблюдений и полевых исследований выклев личинок при температуре воды 15–18° происходит через 3–5 дней. Первые 2–3 дня личинки остаются малоподвижными, затем начинают активно двигаться и питаться. Их размеры в это время незначительны и составляют 3–4 мм. Продолжительность личиночного развития при средней дневной температуре воздуха 15–20° составляет 30–50 дней. Длина тела головастиков в конце развития изменчива и обычно составляет 25–45 мм (с хвостом). По завершении метаморфоза молодые особи широко мигрируют от мест личиночного развития, и численность их на прилежащих к водоемам участкам в это время достигает более 100 особей на 100 м маршрутного учета.

Зеленые жабы в дневное время могут активно занимать самые разнообразные убежища и их нередко обнаруживали в норах грызунов, кучах камней, полостях почвы, в листовой подстилке и дерне, в подвалах, под пнями и корнями деревьев; в мягкой почве они способны вырывать неглубокие норы до 10–20 см.

При освоении «биотопов» населенных пунктов они успешно занимают освещенные участки под уличными фонарями для ночной охоты за насекомыми.

Половозрелыми становятся после второй-третьей (самцы) или третьей-четвертой (самки) зимовок. Соотношение полов изменчиво (самцов от 40 до 75% в выборке), что, видимо, в определенной степени связано как с местами учета на местах нереста или вне его, так и со спецификой популяционной структуры в разных регионах (Щербак, 1966; Щербак, Щербань, 1980).

Сезон активности длится до сентября — ноября в зависимости от географической широты местности и ее высоты над уровнем моря. В пасмурные и дождливые дни в сентябре — октябре нередко отмечались массовые миграции на места зимовок.

В питании личинок животные корма (простейшие, мелкие ракообразные) играют меньшую роль, чем детрит и водоросли. С началом появления передних и задних конечностей (часто при наличии остатков нерезорбированного хвоста) животные переходят на питание наземными беспозвоночными — двукрылыми, жесткокрылыми и др. В диете взрослых зеленых жаб, так же как и серой жабы, характерна значительная часть муравьев (Кузьмин, 1999). Исследования в Карпатах показали наряду с существенным присутствием бабочек и муравьев, преобладание в рационе зеленой жабы жуков (долгоносики до 37,5%, жужелицы до 32,5%, листоеды до 30,0%).

При сравнении особенностей питания зеленой жабы с другими наземными бесхвостыми амфибиями в более восточных участках ареала (Поволжье) установлено, что эти амфибии из общей кормовой базы с чесночницей изымали 72,2% общего числа видов беспозвоночных, что составляло по биомассе 60,1% (на долю чесночницы приходилось 18,8% видов и 27,4% их биомассы, остромордой лягушки — 9% видов и 12,5% биомассы — Шляхтин, 1985).

Сеголетки неоднократно отмечались в составе пищевых объектов озерной и прудовой лягушек. Взрослые входят в состав пищи многих позвоночных, в том числе обыкновенного (иногда до 60%) и водяного ужей (Кузьмин, 1999), серой цапли, грача, серой вороны, кобчика, барсука, выдры, норки и др.

Несмотря на высокую степень синантропности, многие антропогенные факторы, в первую очередь, загрязнение мест нереста промышленными и бытовыми отходами, ведет к массовой гибели личинок зеленых жаб. Исследования различных гидрохимических показателей на местах нереста показало, что одним из ведущих факторов, влияющим на гибель икры и личинок является уровень рН (Freda, 1986). При этом в нейтральной воде число выхода личинок обычно ниже нормы; при низком значении этого показателя причиной гибели является потеря организмом ионов Na^+ и K^+ . Токсичность различных неорганических и органических соединений зависит от комплексного влияния рН, температуры и концентрации. Например, токсичность алюминия возрастает с повышением кислотности.

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды, подлежащие особой охране»).

Камышовая жаба — *Bufo calamita* Laurenti, 1768

Описание. По внешнему виду отчасти напоминает зеленых жаб, но размеры тела существенно меньше и чаще всего составляют 50–70 мм. В окраске спинной стороны тела преобладают зелено-оливковые тона с более темными округлыми пятнами, при этом обычно присутствует светлая или желтая продольная спинная полоса. Брюшная сторона светло-серого или серо-белого цвета с мелкими темными пятнами, часто неправильной формы (рис. 79, 80). Одним из диагностических признаков камышовых жаб, является развитие у них пигментации также и на горле, в отличие от зеленой жабы (Schlyter *et al.*, 1991).

Зрачок горизонтальный, барабанная перепонка развита. Позади глаз расположены околоушные железы — паротиды, на всей спинной стороне беспорядочно разбросаны бородавки, которые у некоторых особей могут заканчиваться шипиками. На самом длинном пальце задних конечностей развиты парные сочленовные бугорки, внутренний край предплюсны несет кожистую складку.

Половой диморфизм проявляется в несколько более мелких размерах самцов и частично выраженной у них шиповатости кожи, в наличии непарного внутреннего резонатора, развитии брачных мозолей на первых двух-трех пальцах передних конечностей, часто меньшей контрастности рисунка.

В Европе камышовые жабы встречаются в ее западной и центральной частях к северу от Альп и Балкан, доходя до южной Швеции и Англии, на восток до стран Прибалтики и Калининградской области России, Белоруссии и Западной Украины, на юг — до северной Италии, Австрии, Чехии.



Рис. 79. Камышовая жаба — *Bufo calamita* Laurenti, 1768

Монотипический вид, во всяком случае сравнение морфологических и биохимических характеристик камышовых жаб из разных участков ареала (Испания, Центральная Европа) не показало между ними существенных различий (Flindt *et al.*, 1972). В настоящее время подвиды не выделяют (Beebee, 1997), однако исследования с использованием



Рис. 80. Биотоп камышовой жабы (Волынская обл., окр. оз. Свитязь)

маркерной ДНК камышовых жаб из разных регионов свидетельствовали о четких генетических различиях между западными и восточными британскими популяциями (Rowe *et al.*, 1997). Изучение размера генома у этого вида из Испании показало, что он составляет 8,2 пг (Lizana *et al.*, 1993). Не исключено, что Иберийский полуостров играл роль рефугиума в ледниковой период, и после окончания оледенения отсюда шло расселение камышовых жаб в другие участки суши (Flindt *et al.*, 1972).

Распространение и изменчивость. В Украине встречается в западных областях — Волынской и частично во Львовской и Ровенской (рис. 81). Самой южной точкой ее находки являются окрестности с. Голоско Львовской обл. (49° 51' с. ш., 23° 56' в. д.), самой восточной — с. Дубровица Ровенской обл. (51° 34' с. ш., 26° 34' в. д.). Судя по очертанию восточной границы ареала и его частичному совпадению с январской изотермой -8° , не исключено, что температурный фактор, как и длительность безморозного периода в 230 дней, могут быть определяющими распространение камышовых жаб на востоке их ареала. Встречаются *B. calamita* 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



Рис. 81. Распространение камышовой жабы в Украине (по Писанец и др., 2005)

по изменчивости внешнеморфологических признаков в пределах Украины ограничены (Писанец, 1979).

Имеются сведения о том, что камышовые жабы на балтийских островах крупнее, чем особи с материковой части (Schlyter *et al.*, 1991). Специальными исследованиями в Нидерландах показано, что размеры одно-, двух- и трехлетних особей варьируют в пределах 18–35, 26–46 и 50–60 мм соответственно (Boomsma *et al.*, 1985).

Хромосомный набор жаб этого вида представлен 22 хромосомами ($2n = 22$, $NF = 44$). Дальнейшее изучение особенностей строения кариотипа украинских популяций перспективно в плане изучения географической (межпопуляционной) изменчивости (напр. их сравнение с данными поперечно-полосатой окраски хромосом камышовых жаб из Чехии — Roth, Rab, 1987).

Места обитания и численность. В Украине камышовые жабы обитают в облесенных или открытых биотопах с легкими песчаными почвами (рис. 80). Обычно это дюнные участки, окраины и поляны сосновых лесов, парки, поля, огороды, песчаные карьеры. Несмотря на достаточно обширный ареал, для вида характерна определенная ограниченность экологической пластичности. Так, хотя в спектр выбора ее биотопов, как уже отмечалось входят, среди прочего, участки, связанные с деятельностью человека (населенные пункты, огороды, картофельные поля, сады и пр.), но при этом обязательными фактором является сочетание легких супесчаных почв, неглубоких водоемов и открытых участков лесной зоны или мест сведенных лесов.

В более западных участках ареала камышовые жабы также отмечены на открытых песчаных участках (Нидерланды, Германия) или вересковых пустошах (Англия), хотя на островах Южной Швеции их указывали и для скалистых побережий (Andren *et al.*, 1985a). Изучение этого вида на Иберийском полуострове показало, что камышовые жабы (по сравнению с серой жабой), предпочитают места с меньшей гетерогенностью биотопов (Romero *et al.*, 1993).

Результаты количественных учетов в сезон размножения и после его окончания существенно отличаются (Заброда, 1980). Так, по данным учетов на разных местах нереста в апреле — начале июня в Волынской, Ровенской и Львовской областях численность камышовых жаб составляла от 21 до 112 ос./1000 м², а в более поздние сроки после окончания сезона размножения (середина июля — начало августа) от 1 до 12 ос./1000 м². По материалам других исследований численность на местах нереста может составлять

около 20 ос./м², после окончания размножения — в десятки раз меньше. Однако, в период метаморфоза и выхода на сушу сеголеток, численность вновь возрастает и может составлять до 40 ос./м² (Кузьмин, 1999). В некоторых более северных участках ареала (остров Altarholmen у западного побережья Швеции площадью около 10 га) методом мечения и повторного отлова численность изолированной популяции оценивалась в 1500 особей (Andren *et al.*, 1985в).

Особенности биологии. Начало активности камышовых жаб в Украине приходится на конец марта — апрель и связано с особенностями погоды каждого года. Почти сразу же после пробуждения самцы занимают нерестовые водоемы — мелководья прудов, дренажные каналы, лужи у дорог и в сельскохозяйственных угодьях, водоемы в песчаных и гравийных карьерах. Период размножения длится около двух месяцев и приходится на апрель — май.

Имеются материалы, указывающие на некоторую требовательность камышовых жаб к качественному составу воды при выборе мест нереста. Так, отмечалось, что размножение камышовых жаб происходит в водоемах с прозрачной водой, низкой концентрацией железа, кальция и слабощелочной реакцией. Хотя, с другой стороны, нерестящиеся пары находили как в солоноватых, так и в насыщенных органикой водоемах у животноводческих ферм (Кузьмин, 1999).

В более северных регионах (Швеция), метаморфоз может продолжаться с середины мая до середины августа как вероятная адаптация к использованию временных водоемов в непредсказуемых погодных условиях (Andren *et al.*, 1985 а).

Специальное изучение (Andren *et al.*, 1985 в) особенностей размножения популяций краевых участков ареала показали, что при выборе мест нереста камышовые жабы предпочитают или мелкие пруды с относительно теплой водой, что стимулирует более быстрые сроки метаморфоза (но с риском гибели кладок при пересыхании), или более крупные пруды с меньшим риском их высыхания, но более длительными сроками метаморфоза.

Нерест обычно происходит в неглубоких, хорошо прогреваемых водоемах, при температуре воды 10–18°. Спаривание происходит ночью, общее количество откладываемой икры отрицательно коррелирует с максимальными температурами воды (Banks, Veebee, 1987). В кладке 3–4 тыс. икринок, расположенных в два ряда в парных, длиной около 3 м икранных шнурах. Шнуры обычно находятся на мелководье на глубине до 15–30 см и прикреплены к

листьям подводной растительности или к ветвям. Выклев личинок при отсутствии резких падений температур обычно происходит через 4–6 дней, хотя минимальный срок эмбрионального развития составляет всего 2 дня (Sacher, 1986).

Как указывалось, камышовых жаб нередко отмечали на нересте одновременно с зеленой жабой, что приводит к образованию смешанных в амплексусе пар и гибридизации. Имеются данные, что потомки таких смешанных пар характеризуются сочетанием признаков обоих видов (Микутавичюс и др., 1989). С другой стороны, есть сведения и о том, что гибридные особи по своим внешнеморфологическим признакам ближе к камышовым жабам, чем к зеленым (Schlyter *et al.*, 1991). Не исключено, что в некоторых участках ареала, где оба вида встречаются совместно, причиной гибридизации может быть ограниченность подходящих для размножения мест.

Недавно проведенные специальные четырехлетние исследования специфики размножения камышовых жаб в Южной Англии (Denton *et al.*, 1996) показали, что для некоторых самок этого вида свойственны повторные кладки в течение одного годового сезона активности. Так, количество самок, которые пытались или откладывали вторую порцию икры, составляло 10–17% от общего числа обитающих в районе места нереста и 14–31% от всей численности нерестящихся самок. Животные, нерестившиеся во второй раз, были несколько крупнее тех, которым было свойственно только однократное икрометание. Время между первой и повторной кладками составляло около двух месяцев. В численном соотношении объем вторых кладок колебался от 24 до 33% от общего количества икры, откладываемой одной и той же особью. Вместе с тем, за весь период наблюдения выживания потомства из второй кладки не отмечено.

В норме весь период метаморфоза занимает 1,5–2 месяца, так что массовый выход на сушу сеголетков приходится на конец июня — июль. Размеры жаб сразу после окончания метаморфоза составляют 15–20 мм. В связи с высоким уровнем смертности сеголетков, по сравнению с взрослыми животными, была высказана гипотеза, что сеголетки до достижения ими половозрелости требуют специальных условий в своих местообитаниях (Denton *et al.*, 1996). Однако при исследовании выбора мест обитания молодыми животными оказалось, что сеголетки во всех условиях эксперимента практически всегда занимали те же биотопы, что и взрослые животные (хотя и

была отмечена их склонность к заселению влажных участков на месте пересохших прудов).

По окончании нереста животные покидают водоемы и переходят к сумеречно-ночной активности. Днем укрываются в разнообразных убежищах: кучах камней, хвороста, в лиственной подстилке, норах, способны самостоятельно зарываться в почву.

Половозрелость наступает на 3–4-й год.

Основную часть рациона составляют наземные беспозвоночные, чаще всего (иногда до 80% и более) муравьи. Среди других групп нередки бабочки, жуки, хризомелиды (Кузьмин, 1999).

Среди естественных врагов указывают на некоторых пресмыкающихся (ужи), птиц (серебристая чайка, серая ворона, аист, серая цапля, канюк) и млекопитающих (Боркин, 1998).

Одной из причин снижения численности камышовых жаб может быть конкуренция со стороны серой жабы. Последняя в случае восстановления лесных насаждений, которые для нее являются более подходящими, увеличивает свою численность и в связи с несколько более широкой трофической нишей, может вытеснять *B. calamita*.

Специальное трехлетнее изучение влияния разных факторов на выживаемость личинок камышовой жабы в Южной Англии (Denton *et al.*, 1997) показало, что присутствие обыкновенного карпа и окуня увеличивало выживаемость головастиков, так как эти виды рыб избирательно уничтожали хищных беспозвоночных. С другой стороны, присутствие красноперки, наоборот, оказывало отрицательное влияние, так как этот вид поедает как личинок жаб, так и беспозвоночных. Хищничество более сильно влияет на успешное развитие личинок на ранних стадиях (по сравнению с абиотическими факторами и, особенно, значением pH менее 6), но уменьшается на более поздних, когда высыхание водоемов или падение содержания кислорода в воде становятся основными причинами гибели.

Наблюдения за выживаемостью 32 кладок камышовых жаб в другом участке ареала (Германия) показало, что из 116 тыс. икринок, 8% не развивалось, 2% прекратили развитие, 6% погибло от высыхания, почти 84% были уничтожены хищниками, а закончили метаморфоз только 0,3% личинок из всего количества отложенной икры (Kodel, 1975).

Среди антропогенных факторов, снижающих численность камышовых жаб, обычно указывают на связь с трансформацией и

загрязнением биотопов (Кузьмин, 1999), и особенно с выпадением кислотных дождей (Beebe, 1977). Некоторые попытки реализации программ по сохранению камышовых жаб — создание временных водоемов для размножения — оказались успешными и в ряде участков численность этих животных существенно увеличилась (Beebe, 1977).

Вид внесен Красную книгу Украины (категория «уязвимые виды») и в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды животных, подлежащие особой охране»).

Семейство лягушки — Ranidae Rafinesque, 1814

Обитают на всех материках, за исключением Антарктиды, крайнего юга Южной Америки, Австралии, Тасмании и Новой Зеландии, островов Океании, но есть на некоторых других островах этого региона.

Первые 7 позвонков передневогнутые, последний двояковогнутый, зубы имеются в верхней челюсти, а также на сошнике. Переднегрудина и грудина окостеневают. Барабанная перепонка имеется. Язык прикрепляется в передней части ротовой полости, его задний край с вырезкой, зрачок горизонтальный. Паротиды обычно не выражены. Задние конечности развиты сильнее, чем передние.

Амфибии средних (около 50 мм) и крупных размеров (*Conraua goliath* достигают длины тела до 300 мм).

Большинство откладывают икру прямо в воду, личинки серо-коричневатых или зеленоватых тонов, анальное отверстие обычно открывается на правой стороне тела. Головастики некоторых видов, обитающих в быстротекущих горных ручьях, имеют на брюшной стороне тела присоску. Целый ряд видов (*Ceratobatrachus*, *Platymantis* и др.), характеризуются прямым развитием, при котором исключается личиночная стадия и из яиц вылупляются сеголетки (Duellman, Trueb, 1994).

В Европе в ископаемом состоянии известны с эоцена (Рождественский и др., 1964).

Систематика семейства продолжает оставаться предметом дискуссий. Большинство исследователей признает существование 11 подсемейств; согласно разным точкам зрения число родов колеблется от 39 до 49 (ок. 700 видов).

Ранее европейских представителей рода *Rana* традиционно объединяли в 2 группы лягушек: «зеленые» (озерная, прудовая и съедобная) и «бурые» (остромордая, травяная и прыткая). 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. Один из последних списков европейских бесхвостых амфибий, включая обоснование новой эволюционно-таксономической единицы земноводных (клептон), был составлен А. Дюбуа (Dubois, 1998). В соответствии с его представлениями из 27 европейских таксонов видовой группы 24 представляют эволюционно-таксономическую единицу «вид» и 3 — «клептон» (более подробно о клептоне см. в разделе «Род зеленая (водная) лягушка»).

Последними данными (Frost *et al.*, 2006), в фауне Украины обосновано обитание лягушек 2 родов: рода бурая (травяная) лягушка — *Rana* Linnaeus, 1758 и рода зеленая (водная) лягушка — *Pelophylax* Fitzinger, 1843. Изучение последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК (Veith *et al.*, 2003) позволило утверждать, что дивергенция исходной группы лягушек, приведшая к формированию обеих групп, произошла около 9 млн. лет тому назад.

Предложение о разделении лягушек на два рода (р. *Rana* и р. *Pelophylax*), характеризующихся хорошо выраженными разными экологическими требованиями (бурые лягушки, в отличие от зеленых, в период годовой активности связаны с водоемами только во время нереста, водные, или зеленые, приурочены к водоемам постоянно) и отличиями протекающих в них популяционно-генетических процессов (напр. только среди водных лягушек известны гибридогенные таксоны), дает основание предлагаемый родовой уровень различий считать вполне оправданным.

РОД БУРАЯ (ТРАВЯНАЯ) ЛЯГУШКА — *RANA* LINNAEUS, 1758

В роде *Rana* насчитывается более десятка видов, ареал которых занимает значительную часть Евразии (от Иберийского п-ова на

западе и до Японии на востоке). Для всех представителей характерно преобладание в окраске коричневатых тонов, развитие темных височных пятен, начинающихся узкими полосками от кончика морды и проходящих с каждой стороны головы через область ноздрей, глаз и барабанные перепонки. Местобитания этих лягушек связаны с лесными участками. Спинная сторона может характеризоваться развитием нескольких типов рисунка, которые обычно классифицируют как наличие срединной полосы (морфа «striata» — S), пятнистость («maculata» — M), полупятнистость («hemimaculata» — hM), крапчатость («punctata» — P), полукрапчатость («hemipunctata» — hP) и отсутствие рисунка («чистая» — «unicolor», U).

В фауне Украины встречаются три вида этого рода: травяная лягушка *R. temporaria*, прыткая лягушка *R. dalmatina*, и остромордая лягушка *R. arvalis*. Два первых вида характеризуются 26-хромосомным кариотипом, последний — 24-хромосомным (Nishioka *et al.*, 1992). Лабораторные скрещивания евразийских видов, и в том числе видов фауны Украины (*R. temporaria*, *R. arvalis* и *R. dalmatina*) показали наличие между ними различных форм изоляции (Kawamura *et al.*, 1981).

Существенная изменчивость, обширный ареал, многовекторные эволюционные события, протекающие на протяжении миллионов лет, — все это сформировало крайне запутанную картину систематических отношений в группе. Немаловажной причиной этой запутанности стали как чисто технические трудности в сборе материала для таксономических сравнений на такой огромной территории, так и чисто субъективные факторы, связанные с использованием тех или иных методов и подходов. Исследования последних лет, в которых рассматривались бы таксономические взаимоотношения с одновременным привлечением всех трех видов, ограничены, а их результаты иногда противоречивы. Например, в одном из них (Green *et al.*, 1993), на основании материалов электрофореза указывается на большую близость между собою травяной и прыткой лягушек (по отношению к остромордой), а в другом (Межжерин *та ин.*, 1997) — травяной и остромордой (по сравнению с прыткой).

Начало видообразования западно-палеарктических 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

преобразований. 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. temporaria* и *R. arvalis*, а другая — включала *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).

Травяная лягушка — *Rana temporaria* Linnaeus, 1758

Описание. Лягушки средних размеров (максимальная длина тела 100–110 мм). Общий фон тела обычно характеризуется преобладанием светло-коричневых тонов с наличием пятнистости. Как и для других представителей этой группы, достаточно типичным является развитие в затылочной области темного Λ-образного (лямбдовидного) пятна и темных боковых «височных» полос, идущих от кончика морды часто почти до основания передних конечностей. На спинной стороне тела обычно выражены темные пятна неправильной формы, которые у многих особей могут совпадать с двумя спинно-боковыми складками кожи. У некоторых животных вдоль середины спины проходит светлая спинная полоса, которая чаще всего имеет нечеткие контуры. На задних конечностях развиты, как правило, поперечные полосы. Кожа гладкая с незначительным развитием мелких бугорков (рис. 82, 83).

Окрас брюха представлен небольшими, прикасающимися друг к другу темными пятнами неправильной формы на грязно-сером или желтоватом фоне. В брачный период горло самцов имеет голубоватый оттенок.

По сравнению с другими бурыми лягушками фауны Украины задние конечности относительно короче и, если их вытянуть кпереди вдоль средней оси тела (по направлению к голове), то голеностопный сустав доходит лишь до области глаз или незначительно заходит за них. Размеры (высота) внутреннего пяточного бугра невелики, во всяком случае, он отчетливо меньше, чем у остромордой лягушки.

На внутренней стороне первых пальцев передних лап самцов развиты брачные мозоли, разделенные бороздками на четыре более или менее выраженные доли. У них же имеются парные внутренние

горловые резонаторы, а окраска горла в брачный сезон часто приобретает голубоватый оттенок.

Вид распространен почти во всей Европе (исключая центральную и южную части Иберийского полуострова, южную Италию и южные Балканы), на восток встречается до Урала, интродуцирован в Ирландии. Из 4–6 европейских подвидов травяной лягушки в Украине обитает номинативный (Grossenbacher, 1997; Dubois, 1998).

В ископаемом состоянии травяная лягушка обнаружена в позднеплейстоценовых отложениях в Тернопольской области (Татаринов, 1973), и в среднем плиоцене — среднем неоплейстоцене Одесской и Полтавской областей (Ратников, 2002).

Распространение и изменчивость. В Украине травяная лягушка распространена в большей части северных, западных и восточных регионов страны, почти полностью отсутствует в степных районах (рис. 84). Здесь на юге граница распространения проходит по северу Одесской и Николаевской (с. Николаевка, долина р. Чичекля) областей, Кировоградской области (р. Громокля), северу Запорожской области, центральным районам Харьковской и Днепропетровской областей. В последней *R. temporaria* почти полностью исчезла и сейчас изредка встречается только в Днепро-Орельском заповеднике (Мисюра и др., 2001). Не исключено, что распространение этого вида может ограничиваться сильными весенними паводками, как, например, ее отсутствие в пойме реки Припять (Боркин, 1998).

Сравнение изменчивости внешнеморфологических характеристик травяных лягушек из разных участков Украины показало наличие достоверных отличий по ряду признаков. Так, закарпатские и прикарпатские выборки из 12 признаков, характеризующих параметры тела и конечностей (7 абсолютных и 5 индексов) по 8 имели отличия, при этом наиболее крупные особи отмечены в более высоких участках обитания (Никитенко, 1959; Щербак, Щербань, 1980).



Рис. 82. Травяная лягушка — *Rana temporaria* Linnaeus, 1758



Рис. 83. Биотоп травяной лягушки (Киевская обл., Иванковский р-н)

Материалы мечения травяных лягушек в бассейне Южного Буга показали, что сразу после метаморфоза размеры тела колеблются в пределах 12,0–16,0 мм, а при уходе на зимовку 17–29 мм (Гончаренко, 2002). Наблюдения за этими же животными в последующие годы свидетельствовали, что длина их тела на первом году жизни достигает 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.

Из других работ по изучению украинских популяций этого вида, 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.

Результаты изучения внешней морфологии *R. temporaria* за пределами Украины (Нижний Новгород), свидетельствовали о том, что повышение антропогенной нагрузки отражается в снижении размерных характеристик (L., F., T., D. p. и др.), а также в повышении уровня флуктуирующей асимметрии (Ушаков, 2001). При изучении разных аномалий у животных этого вида в Белоруссии в 1977, 1978 и 1979 гг. установлено, что частота полидактилии у них составляла 4,76, 3,14 и 2,92% соответственно (Borkin *et al.*, 1986с).

Современные данные по изменчивости окраски и рисунка украинских популяций отсутствуют. При сравнении частоты

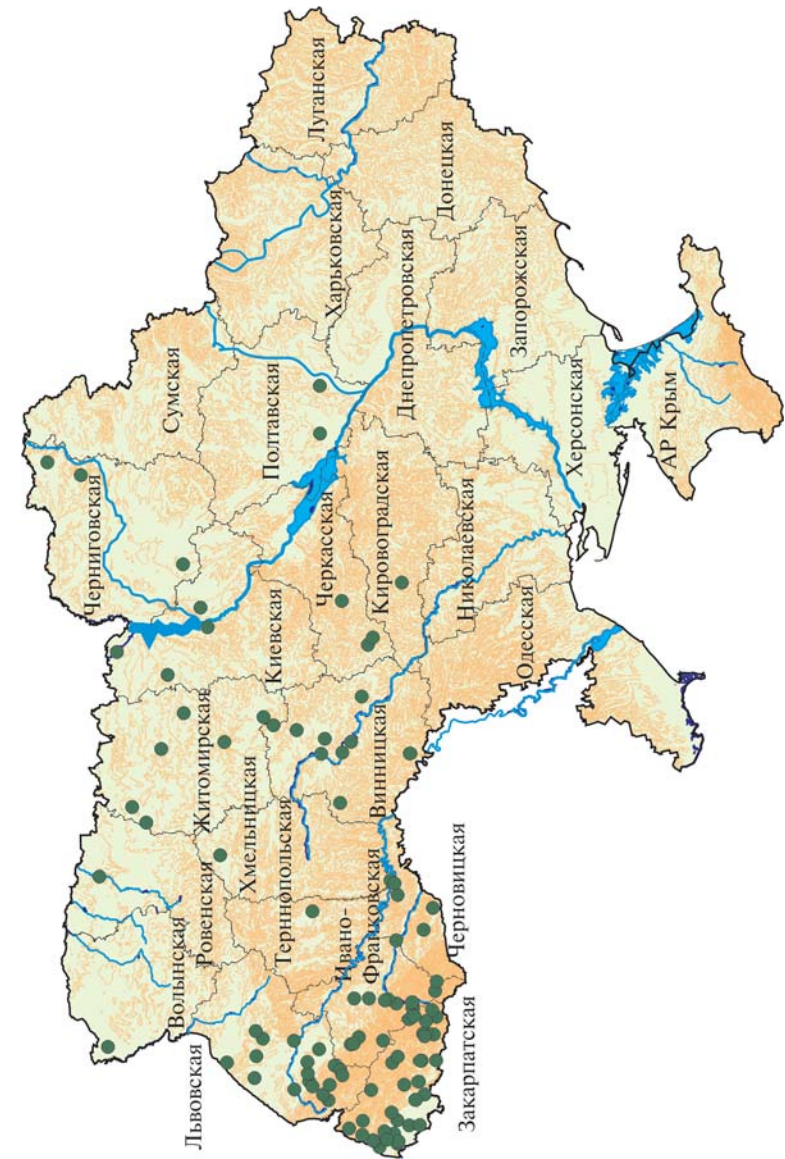


Рис. 84. Распространение травяной лягушки в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

встречаемости разных типов рисунка в других участках ареала на территориях с разным уровнем антропогенного пресса (Нижний Новгород, Россия) было выяснено, что с повышением степени урбанизации уменьшается количество пятнистых особей (морфа *maculata*), а численность крапчатых животных (морфа *punctata*) увеличивается (Лебединский, 1985). Изучение этого вопроса привело к выводу 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 коррелированность длины тела с числом черных пятен, что было более четко выражено у самцов (Riobo *et al.*, 1999).

Обращают на себя внимание данные, свидетельствующие о том, что плодовитость этого вида в крупных городах (Москва) больше, чем в пригородах: в среднем 2639 яиц в одной кладке против 1700 соответственно (Северцова, 2001). Такая же зависимость характеризует и размеры икринок: 35,8 мкм на 17 стадии развития (по Дабаган и др., 1975) против 34,99 мкм.

Изучение строения хромосомного набора травяной лягушки из 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, из Югославии (Spasić-Bosković *et al.*, 1997 и др.). Последними авторами методами дифференциальной окраски показано наличие ядрышковых организаторов (NORs, обычно связаны с вторичной перетяжкой) на 10-й паре хромосом.

Сравнительный электрофоретический анализ белков травяной, прыткой и греческой лягушек в Болгарии (Попов и др., 1996) дал основание для вывода о большей близости *R. temporaria* к *R. graeca* и ее существенных отличиях от *R. dalmatina* (см. также выше Green *et al.*, 1993; Межжерін та ін., 1997). В другом исследовании, выполненном также на основании сравнения электрофоретической подвижности белков травяной лягушки с семью 26-хромосомными видами этой группы (*R. japonica*, *R. tsushimensis*, *R. okinavana*, *R. longictus*, *R. asiatica*, *R. amurensis*, *R. latouchii*) установлено, что величина генетической дистанции между ними колеблется в пределах 0,294–2,913 (Nisihioka *et al.*, 1992).

Места обитания и численность. Вид приурочен к лесным и лесостепным участкам, и в отличие от зеленых лягушек с водоемами связан только в период размножения (рис. 83). Данные по численности в разные сезоны активности (и в разных биотопах), отличаются.

Так, по материалам исследования в Закарпатье численность лягушек в марте на нерестилище в одном водоеме площадью 2,5 м² достигала 37 особей, в другом — 100 особей на 100 м береговой линии (Щербак, Щербань, 1980). По результатам учета после окончания сезона размножения (июнь — сентябрь), встречаемость травяных лягушек на 100 м маршрута составляла 3–20 особей.

В бассейне реки Южный Буг в сезон размножения наивысшая численность травяных лягушек отмечена в прудах с прилегающими лесными биотопами: до 103–116 ос./га водоема. На нерестилищах, расположенных в антропогенных участках (поля) численность составляет 77–83 ос./га (Гончаренко, 2002).

Данные учетов в разных биотопах и в разные периоды годовой активности отличаются и косвенно указывают на существование миграций. Так, в указанном выше регионе (бассейн р. Южный Буг) летом в широколиственных лесах численность травяных лягушек составляла 32–40 ос./га, а осенью она здесь достигает величины в 109–122 ос./га, на увлажненных лугах с 84–94 ос./га численность падает до 7–9 ос./га (Гончаренко, 2002).

В других участках ареала (Карелия, Архангельская обл. России) численность травяных лягушек колеблется от 0,19 до 10,33 и от 0 до 8,80 ос./га соответственно (Божанский, 1977).

Особенности биологии. Появление травяных лягушек в весенний период зависит от погодных особенностей года, но все же оно приходится на один из самых ранних сроков по сравнению с другими земноводными. Так, в Закарпатье (окр. Ужгорода), их отмечали уже в начале — середине марта, когда в водоемах еще были остатки льда (Щербак, Щербань, 1980). С увеличением высоты местности над уровнем моря сроки весеннего появления сдвигаются на более поздние сроки.

Выбор подходящих водоемов для нереста часто обусловлен ландшафтными особенностями, но чаще всего это слабопроточные или стоячие водоемы в биотопах с древесной или древесно-кустарниковой растительностью. Имеются сведения о том, что *R. temporaria* для откладывания икры может использовать также

водоемы в трансформированных биотопах с примыкающими полями (Гончаренко, 2002).

Исследование гидрохимических показателей на нерестилищах в Львовской области показало, что им присуща нейтрально-щелочная реакция воды (рН до 7–7,6), содержание кислорода 2–6 мг/л, общая минерализация 320–480 мг/л (Кушнирук, 1968).

Спаривание начинается практически сразу же после весеннего пробуждения, в среднем через 2–6 суток (Боркин, 1998). В это время самцы могут пытаться обхватить любой предмет, который движется в пределах их видимости, из-за чего возникает амplexус с особями других видов бесхвостых амфибий. Длительность нереста достаточно кратковременна и составляет в среднем 3–7 дней, при этом самцы в водоемах пребывают на несколько дней дольше самок.

Травяные лягушки, как и многие другие виды бесхвостых амфибий Украины, характеризуются групповой кладкой, что проявляется в сосредоточении на местах размножения многих десятков пар особей. Обычно пик размножения травяных лягушек наступает на несколько дней раньше, чем у обитающих в этом же регионе *R. arvalis* (Кузьмин, 1999).

Установлена зависимость числа икринок от возраста (размеров) самки: трехлетние самки при длине тела около 62 мм откладывают примерно 930, а шестилетние при размерах туловища в 87 мм — более 3660 икринок (Гончаренко, 2002). Такая же зависимость установлена и для размеров икринок — икринки от самок трехлетнего возраста имеют средний диаметр около 1,5 мм, шестилетнего — около 2,5 мм.

Во время нереста лягушки прикрепляют икриную комок (в Закарпатье до 4000 икринок — Щербак, Щербань, 1980) обычно к листьям подводных растений. Объем кладки в других участках ареала (бассейн р. Кама, Россия) несколько ниже и составляет в среднем около 1750 (Хазиева и др., 1985). Еще далее к северу (Большой Соловецкий о-в, Белое море, Россия), среднее количество икринок в кладке снижается до 506 (Сурова, 1989). Икра достаточно холодоустойчива и сохраняет жизнеспособность даже при появлении льда при весенних заморозках (Боркин, 1998).

Икринки после набухания оболочек всплывают, обычно образуя большие скопления. Период эмбрионального развития во многом зависит от температуры среды, но чаще всего занимает 7–9 дней, а общее время метаморфоза, по материалам лабораторных наблюдений, при температуре воды в 17–19° занимает 49–55 дней (Щербак, Щербань, 1980). В условиях долины Южного Буга средняя длительность личиночного развития в 1973–2000 гг. составляла

примерно 58 дней, при этом также указывалось на зависимость длительности эмбрионального развития от освещенности (данные нуждаются в уточнении) (Гончаренко, 2002).

При сравнении длительности личиночного развития в разных частях России (Кузьмин, 1999) установлено, что в центральных и южных регионах метаморфоз занимает 85–90 дней, на севере 21–60 суток.

Исследования по выживаемости эмбрионов в разных частях икринных агломераций (скоплениях нескольких кладок в одном месте), показали, что, во-первых, температура внутри них на 1–4 градуса выше, чем в окружающем слое. Во-вторых, гибель икры до выклева личинок во внешних частях таких агломераций составляет 10%, а внутри — до 50%. Таким образом, спецификой таких кладок является как защита от резких падений температуры, так и одновременное повышение гибели в результате ухудшения аэрации и накопления продуктов жизнедеятельности (Сурова, 1985). При этом смещение показателя рН в сторону повышения кислотности приводят к большей гибели зародышей. Вместе с тем подтверждаются данные о том, что часть потомства гибнет независимо от характеристик водоема в силу своей ослабленности.

Для травяных лягушек, как и для многих других видов бесхвостых земноводных, характерен высокий уровень гибели на самых ранних этапах развития и обычно из всего количества отложенных икринок (по материалам исследования на территории бывшего СССР) выживает не более 4% сеголеток (Боркин, 1998). Более подробные исследования трех искусственно созданных прудов в Германии говорили о том, что число выживающей молодежи колеблется от 0,2 до 59,2 сеголетков на 1 самку, а в пересчете на икру от 0,00017 до 0,045 сеголетков на 1 самку (Hertein *et al.*, 1997).

Изучение выживаемости *R. temporaria* в европейской части России показало, что численность травяных лягушек, принимающих участие в размножении, составляет примерно 1% от начальной генерации (Северцов, 1985). При этом на эмбриональной стадии гибнет 30–50%, в период выклева, когда головастики находятся еще в икринных оболочках, происходит гибель еще 30% генерации и далее вплоть до метаморфоза численность снижается на 83–97% от общего числа отложенных икринок. Автор делает заключение, что основным фактором регуляции численности являются «внутрипопуляционные взаимодействия», а не хищники или пища.

По материалам изучения этого вида в соседних с Украиной регионах (Белоруссия) было установлено, что если личинки травяной

лягушки оказываются в водоемах физиологически более старшими в силу того, что икра этого вида была отложена раньше или же их темпы развития были более быстрыми, то они ингибируют рост и развитие личинок *R. arvalis* и *P. esculentus*. При повышенной плотности это может приводить к полному вымиранию головастиков двух последних видов (Пикулик, 1977).

Размеры личинок сразу после выхода из икринок 6–8 мм, перед метаморфозом — до 46 мм (с хвостом). Выклюнувшиеся личинки черного цвета, длина хвоста перед метаморфозом примерно в два раза превышает длину туловища. В условиях центральной Украины длина тела личинок перед метаморфозом немногим более 42 мм.

Изучение возрастной структуры украинских популяций показало, что сеголетки составляют 47,3%, а численность лягушек разных возрастных групп была равна: 1-й возрастной группы — 26,4%, 2-й — 11,1%, 3-й — 9,7%, 4-й — 2,8% и 5-й — около 2% (Гончаренко, 2002; в основу их выделения были положены данные только по мечению и изучению изменчивости длины тела). Травяные лягушки становятся половозрелыми в возрасте 2–3 года при длине тела около 50 мм. Вместе с тем, по материалам, полученным в Польше (окр. Кракова), среди 402 самок, отловленных на зимовке, были обнаружены две особи длиной 6 и 7 см, которые при таких размерах оказались неполовозрелыми (Juszczak *et al.*, 1984a). По данным этих же авторов длина тела половозрелых самок колеблется в пределах 5,5–10,5 см (у 72,8% от 7 до 8,5 см), самцов 5,4–9,7 см (у 84,2% от 6,4 до 8,4 см).

В соседнем регионе (Белоруссия, Минская обл.) среди 144 особей минимальный возраст половозрелых особей как самцов, так и самок был 3 года, максимальный — 7 лет (Ищенко, 1999).

При продвижении на север (окр. С. — Петербурга) максимальная длительность жизни уменьшается до 6 лет, а численность трехлеток в популяции составляет 47% половозрелых. В восточной части ареала (Средний Урал) численность в популяции трехлетних особей падает до 18%, но максимальная длительность жизни увеличивается до 8 лет. Эти же показатели на Полярном Урале равны 70% и 17 годам соответственно.

Анализ действия разных факторов в северных частях России позволил утверждать, что на особенности биологии этого вида (начало икрометания, сроки выклева головастиков, метаморфоз и пр.) существенное влияние оказывает не только температура, но, что особенно важно, предшествующие фенологические явления, такие

как температура февраля и марта, сроки таяния снега, июньские колебания температуры и др. (Окулова, Сивков, 2001).

Материалы по мечению (237 особей) и повторным отловам травяных лягушек в окрестностях Львова свидетельствуют о существовании длительных миграций от мест размножения на места постоянного обитания в летний период (Котляревская, 1964).

Более детальные подобные исследования *R. temporaria* в Болгарии (помечено всего 763 особей) также показали существование нерестовых миграций вниз по реке («катадромные»), а после откладывания икры — вверх по течению («анадромные») (Бешков и др., 1981). Катадромные миграции происходят весной вместе с паводковыми водами на расстояние 8–10,5 км за 3–5 дней. Анадромные миграции длятся намного больше и на исходные места лягушки возвращаются только к середине лета (начало нереста в середине января — конце февраля). Авторы предполагают, что причина данных миграций связана с привязанностью *R. temporaria* к исходному водоему. Так, вюрмское потепление оттеснило их в горы, а отсутствие здесь подходящих для нереста мест стало причиной ежегодных нерестовых миграций.

Вместе с тем, изучение *R. temporaria* в других участках ареала (северо-восточная Чехия) показало, что большинству этих животных в летний период свойственны незначительные перемещения. Так, большая часть (61%) повторно отловленных меченых лягушек (всего 215) были пойманы в пределах 20 метров от того места, где их выпускали (Heran, 1983).

Для травяных лягушек характерна сумеречно-ночная активность. Днем скрываются в полостях под камнями, пнями, в лиственной подстилке. При активной охоте и температуре приземного слоя воздуха 11–21°, температура тела животного на 1–2,5 градуса выше (Леонтьева и др., 1977).

Сезон активности заканчивается в октябре — ноябре на равнинах и в октябре в горах. Зимовка неполовозрелых особей чаще может проходить на суше в норах грызунов, старых пнях, кучах листьев и пр. Взрослые особи зимуют обычно в незамерзающих водоемах при рН 5,6–5,8 (Щербак, Щербань, 1980).

Материалы исследования четырех зимних агрегаций в Винницкой области позволили установить, что *R. temporaria* может образовывать три разных типа скопления (Реминный, 2001). Первый («плотный») характеризует скопления (до 5500 особей) неполовозрелых лягушек с длиной тела 21,8–48,8 мм в незамерзающем ручье

с температурой воды 2,4–5,2°. Второй тип («рассеянный») свойственен половозрелым особям в периодически замерзающем ручье (температура 0,3–1,7°), где их численность достигает 500, а лягушки рассредоточены по участку ручья длиной около 20 м. Третий тип («промежуточный») является комбинированным и характеризуется зимовкой в периодически замерзающих ямах с родниками с температурой воды 2,2–4,2° и присутствием как половозрелых, так и неполовозрелых особей. Имеются данные о том, что скопления травяных лягушек в водоемах на зимовках (температуры воды здесь около 4°) могут достигать нескольких тысяч особей, а сами такие скопления иногда мигрируют до 100–120 м (Боркин, 1998).

Среди прямых врагов на стадии икры и личинки следует указать на обыкновенного и гребенчатого тритонов, краснобрюхую жерлянку, озерных и прудовых лягушек (Кузьмин, 1999). Исследования в Подмоскowie показали, что одним из факторов, который с начала 90-х годов начал снижать здесь численность травяных лягушек, является золотой карась, которым были заселены местные водоемы. Так, в условиях лабораторного эксперимента менее десяти особей этого вида средних размеров полностью выедали личинок *R. temporaria* в течение 2–3 суток после выклева (Ляпков, 2001). После прохождения метаморфоза их поедают также и другие рыбы (ротан, окунь, щука, сом и др.), обыкновенная гадюка и, особенно часто, обыкновенный уж (Щербак, Щербань, 1980), многие виды птиц (ворон, серая ворона, сорока, сорокопуть и др.) и млекопитающих (ласка, норка, лиса, волк и др.). Имеются данные о том, что основными врагами сеголеток являются землеройки (Боркин, 1998).

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение III — «виды животных, подлежащие охране»).

Остромордая лягушка — *Rana arvalis* Nilsson, 1842

Описание. Животные средних размеров, длина тела половозрелых особей 40–64 мм. Материалы исследования внешнеморфологических признаков животных из Закарпатья показали, что длина тела самцов составляет около 52 мм, самок — 53 мм (Щербак, Щербань, 1980). Внутренний пяточный бугор высокий. Голова заострена, на спине имеются две продольные спинно-боковые складки, в окраске преобладают коричневатые или оливково-бурые тона, позади

головы хорошо выражено темное Λ-образное пятно, брюшная сторона без пятен. По бокам головы расположены темные полосы, которые доходят до основания передних конечностей (рис. 85, 86).

Существуют экспериментальные доказательства (которые нуждаются, скорее всего, в проверке и подтверждении), что признаки крапчатости и пятнистости являются рецессивными по отношению к полукрапчатости и полупятнистости (Лебединский и др., 2001).

Задние конечности развиты хорошо и, если их вытянуть вдоль тела (по направлению к голове), то голеностопное сочленение может только доходить до глаз (представители номинативного подвида), а у других — слегка заходить за конец морды (лягушки длинноногого подвида *wolterstorffi*). На задних лапах часто имеется рисунок из нескольких поперечных пятен-полос, пальцы здесь соединяются плавательной перепонкой. Позади глаз расположена хорошо выраженная барабанная перепонка. У самцов есть внутренние резонаторы и развиты брачные мозоли на первых пальцах передних конечностей. Половой диморфизм в окраске особенно хорошо выражен в сезон нереста и проявляется в том, что для самцов характерно появление общего голубоватого фона. Сведения о половом диморфизме в размерных показателях противоречивы. Так, они не обнаружены у остромордых лягушек из Закарпатья (Щербак, Щербань, 1980), но выявлены при анализе морфологи-



Рис. 85. Остромордая лягушка — *Rana arvalis* Nilsson, 1842
(Слева — самец; справа — самка)



Рис. 86. Биотоп остромордой лягушки (Киевская обл., Сквирский р-н).

ческой изменчивости представителей этого вида в других регионах Украины (Тарашук, 1984).

Ареал занимает пространство от северо-западной Франции, Бельгии, Нидерландов, Германии, Швеции и прилегающих 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 тремя подвидами: *R. arvalis arvalis*, *R. a. wolterstorffi* и *R. a. altaicia* (Боркин, 1998). В последней сводке по распространению европейских земноводных и пресмыкающихся (Ishchenko, 1997), из двух подвигов приводится только один — *R. a. wolterstorffi* — и указано, что он встречается в юго-восточной Польше, Австрии, Венгрии, Румынии, Словении, Хорватии и в Западной Украине (таксономический статус остромордых лягушек в других частях Европы не указан).

В Украине обитают номинативный подвид и *R. a. wolterstorffi* (длинноногая или венгерская лягушка).

Вопрос о реальности и границах распространения подвида *wolterstorffi* носит дискуссионный характер (Банников и др., 1977; Ищенко, 1987; Vabik *et al.*, 2004). Так, детальное исследование характера изменчивости внешнеморфологических признаков остромордых лягушек в пределах значительной части их ареала, а также анализ

изменчивости основных диагностических (для обоих подвигов) признаков в одном и том же месте, но в разные сезоны активности, позволил утверждать инфраподвидовой статус *R. a. wolterstorffi* (Stugren, 1966).

Ситуация осложняется еще тем, что в отдельных регионах не исключена гибридизация между этим и номинативным подвидом (Василенко, 2000) или даже с другим видом — прыткой лягушкой *R. dalmatina* (Щербак, Щербань, 1980). Кроме этого, также существует мнение о возможности скрещиваний (Кузьмин, 1999) в естественных условиях остромордой и травяной лягушек. Однако все эти утверждения нуждаются в строгой проверке, в том числе и в связи с существенными отличиями в строении кариотипов этих животных (в первую очередь из-за разного числа хромосом — $2n = 26$ у *R. temporaria* и *R. dalmatina* против $2n = 24$ у *R. arvalis*).

Более того, в экспериментальной гибридизации, в которую, кроме этих трех видов, были также вовлечены еще 14 видов бурых лягушек Евразии (Kawamura *et al.*, 1981), показано, что все виды характеризуются генетической изоляцией, гибридной несовместимостью, гибридной стерильностью или взаимодействием репродуктивных изолирующих механизмов.

В связи с изложенным следует указать на исследование изменчивости внешнеморфологических характеристик трех видов бурых лягушек, которое позволило выявить несколько четких диагностических признаков, различающих все три вида (Hermann, 1986). Так, для остромордой лягушки свойственны заостренные и хорошо выраженные верхушки зубов, а для прыткой — притупленные и слабо выраженные. У первых в микроструктуре брачных мозолей характерны заостренные конусы черного цвета, у вторых — притупленные и их цвет серый, а у травяной — также заостренные и черного цвета, но с наличием многочисленных борозд. У *R. dalmatina* в отличие от двух других отсутствуют внутренние скрытые резонаторы, а барабанная перепонка превышает или равна размеру глаза.

Среди других работ по изучению морфологической дифференциации внутри группы бурых лягушек Украины вызывают интерес результаты сравнения остромордой лягушки с травяной и прыткой лягушками (Песков и др., 2004). Показано, что первые наиболее отличаются от вторых размерами тела, а от *R. dalmatina* — пропорциями.

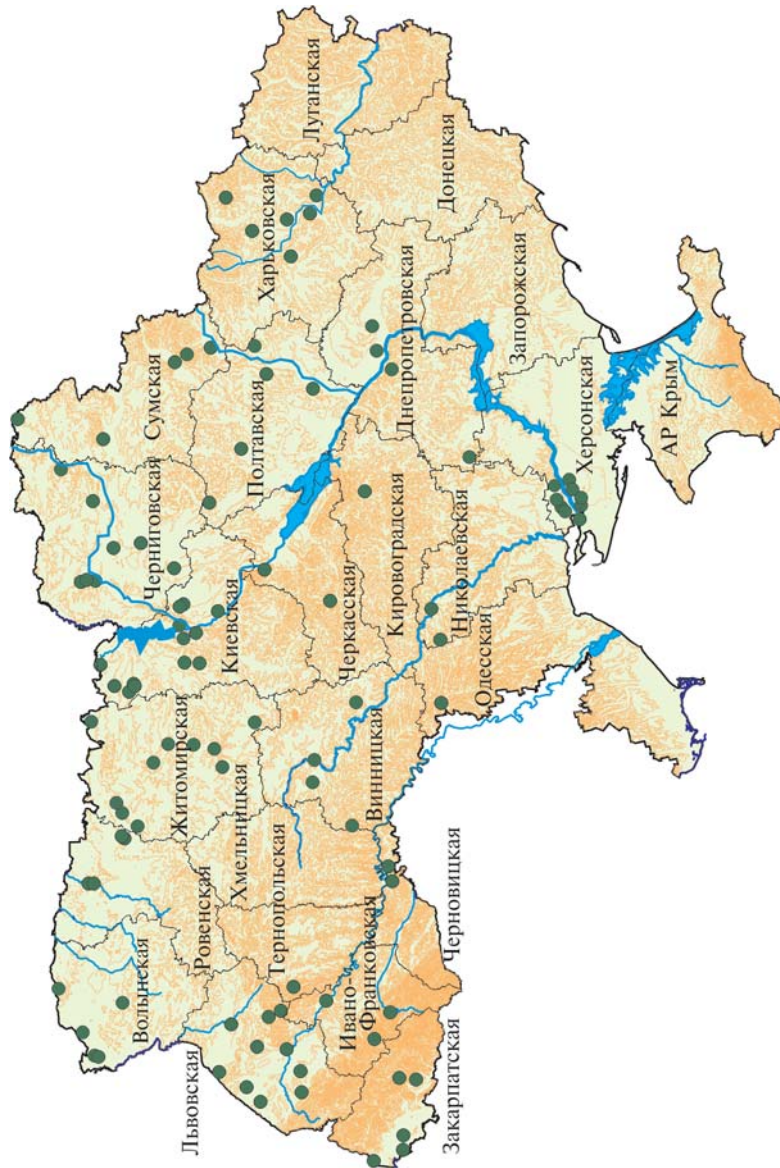


Рис. 87. Распространение остромордой лягушки в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

Как отмечалось ранее, видовое обособление *R. arvalis* от общего ствола, сформированного вместе с другим родственным видом (*R. temporaria*), произошло на границе раннего и позднего плиоцена около 3 млн. лет назад (Veith *et al.*, 2003), а последующее формирование двух подвидов (*R. a. arvalis* и *R. a. wolterstorffi*) осуществилось уже около 1 млн. лет назад в плейстоцене.

В Украине амфибии этого вида обнаружены в раннеголоценовых отложениях из Тернопольской области (Татаринев, 1973). Более поздние исследования (Ратников, 2002) указывают на обитание этих животных в плиоцен-голоцене на территории нынешних Черкасской и Херсонской областей.

Распространение и изменчивость. Современные исследования подтверждают более ранние данные о том, что в Украине остромордая лягушка обитает на ее большей части (рис. 87) и приурочена к лесной и отчасти лесостепной зонам; в степной регион заходит только по долинам крупных рек — до низовий Днепра (окр. Голый Пристань), Южного Буга (среднее течение р. Чичикля), имеется в дельте Дуная (Семенов, 1980; Тарашук, 1999; Котенко, 1999; Гончаренко, 2002). В Крыму отсутствует. В Карпатах встречается только на равнинах и в предгорьях, в горы же может проникать по речным долинам, но обычно не выше 1000 м (Щербак, Щербань, 1980; Полушина и др., 1989).

В сводке по батрахофауне Карпат *R. a. wolterstorffi* указана для Закарпатья (Щербак, Щербань, 1980). Однако сравнение в 12 выборках с территории Украины двух диагностических показателей этого подвида, предложенных автором его описания (соотношение $L. / T.$ и $T. / L. t. ci.$) показало распространение «длинноногих» лягушек не только в Закарпатье, но и в ряде других регионов Украины, как, впрочем, и популяций, характеризующихся промежуточными (по сравнению с «коротконогими») значениями (Тарашук, 1984). Такая специфика пространственной изменчивости этих признаков (отсутствие четких географических границ в распространении каждого морфологического типа), не позволила прийти к окончательному таксономическому заключению. Не исключено, что эта же причина стала основанием для утверждения об обитании в одном и том же месте в Закарпатье (Долина нарциссов) разных «морфологических типов»: «*arvalis*», «*dalmatina*» и «гибридов». Вызывает удивление, что после идентификации методами электрофореза белков была показана их принадлежность к *R. dalmatina* (Межжерин *in. al.*, 1997).

Следует сказать, что примерно такая же картина, когда животные (популяции?) с признаками номинативного подвида обнаруживали в районах распространения подвида *wolterstorffi* отмечалась в Австрии другими исследователями и ранее (Tiedelmann, 1979).

По последним данным, в северо-восточной Украине встречаются *R. a. wolterstorffi* и *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) листовым лесам. В исследуемом регионе обе формы симпатричны (Kotserzhynska, 2005). Автор указывает, что пока неизвестно, есть ли между ними генетические отличия, или же это экологические расы, своеобразие которых базируется на эпигенетическом феномене.

Географическая (межпопуляционная) изменчивость внешнеморфологических признаков в пределах Украины изучена слабо. При исследовании остромордых лягушек из Закарпатья указаны некоторые отличия в размерных показателях самцов и самок (например индекс L. / T. у самцов 1,80–2,12 и 1,82–2,14 у самок), однако эти отличия не достоверны (Шербак, Шербань, 1980). Вместе с тем имеются сведения, что популяциям этого вида из других частей Украины свойственны достоверные отличия по этому признаку и самцы характеризуются относительно более длинными задними конечностями (Тарашук, 1984). Так, по данным этого автора, у самцов этот индекс колеблется в пределах 1,72–1,88, а у самок 1,82–2,0. Самцам также присущи несколько большие размеры тела (45,18–53,99 мм самцы и 45,18–52,62 мм самки).

По результатам другого исследования (119 лягушек из Украины и 30 из Литвы) этот индекс у представителей обоих полов варьировал в пределах 1,71–2,21 (Песков и др., 2004).

Предпринятые попытки выяснить зависимость биометрических показателей от факторов внешней среды позволили утверждать, что индекс (уровень) роста голени больше в условиях теплого климата (Stugren, 1966).

Сравнение изменчивости размеров тела самцов и самок остромордых 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 другого близкого вида (травяной лягушки) тем, что эти различия наблюдаются во всех возрастных группах *R. arvalis*, а у *R. temporaria* размеры самок начинают превышать размеры самцов только после 3-летнего возраста.

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

При проведении других, более масштабных исследований географической изменчивости внешнеморфологических признаков (около 4000 особей, регион между 50°–60° с. ш. и 57,5° и 67,5° в. д.) было выяснено, что последовательная географическая изменчивость индекса F. / T. скорее всего отсутствует (Топоркова, 1964). Вместе с тем, среди половозрелых самцов обнаружено возрастание в северном направлении индекса длинноноготности при большом числе локальных отклонений. Судя по результатам сравнения краниометрических показателей лягушек центральной и северной части ареала (Россия, Ивановская обл. и Архангельская обл. соответственно), на севере *R. arvalis* крупнее (Окулова, Комкова, 2001).

Следует заметить, что специфика личиночного развития может оказывать заметное влияние на фенооблик отдельных генераций. Так, при экспериментальном исследовании роста и развития личинок в разных условиях (были также привлечены личинки травяной и прудовой лягушки) было установлено, что повышенная плотность содержания головастиков приводит не только к более мелким размерам сеголеток, но и к существенным отличиям (в сравнении с контролем) по таким признакам, как L. / T. и F. / T. (Пикулик, 1977).

Современные исследования изменчивости 11 внешнеморфологических признаков более 300 особей *R. arvalis* в центральной Европе свидетельствуют о том, что животные из Венгрии отличаются от обитателей Польши и Румынии более длинными задними конечностями, хотя данные дискриминантного анализа показали низкий процент правильной классификации выборок (Babik, Rafinski, 2000). И хотя все выборки из Польши и Румынии авторы отнесли к номинативному подвиду, а выборки из Венгрии — к *R. a. wolterstorffi*, они же отмечают, что использование индексов L./T. и T. / L. t. ci. ненадежны для идентификации этих подвигов.

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

Изучение в Белоруссии географической изменчивости спинного рисунка показало, что зона распространения фена «*striata*» ограничена приграничным с Украиной бассейном реки Припять (Косова, 2001).

Вместе с тем следует подчеркнуть, что в другом исследовании изменчивости этого показателя в 60-е годы на больших территориях (Топоркова, 1964) показано, что в северном направлении снижается частота встречаемости морфы «*striata*»: 85% (51° с. ш.) — 36% (57° с. ш.) — 22% (67° с. ш.). Об этом же говорится и в более поздней работе (Ищенко, 1999), правда большую частоту этой морфы связывают с открытыми биотопами. Среди проанализированных в пределах всего ареала более чем 7000 экземпляров остромордых лягушек для 42,4% был характерен фенотип М, hM — 19,4%, В — 13,2%, Р — 1,25%, S — 37% (Ищенко, 1999). Достоверные отличия в особенностях окраски между самцами и самками обнаружены только в 3 из 21 исследованных популяций.

Изучение изменчивости этих животных на урбанизированных участках в России (Vershinin, 2005) позволило выяснить, что процент особей с депигментированной радужиной у сеголеток был очень высоким (5,7%), что, вероятно, было следствием инбридной депрессии с высоким мутагенезом. При этом автором отмечены отличия между ювенильными самками и самцами (среди самцов значимость выше). Также показано, что частота отклонений в строении скелета среди самцов также значимо больше, чем среди самок. Предполагается, что этот феномен связан с общей низкой изменчивостью самок и их большей онтогенетической стабильностью. Кроме этого, в городском районе выявлено увеличение частоты морфы «*striata*». Интересно, что сравнительный анализ возбудимости нервной ткани показал, 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. arvalis* ($2n = 24$, $NF = 48$). На некоторых пластинках на коротких плечах второй пары хромосом отмечались вторичные перетяжки (Песков и др., 2004).

Сопоставление материалов по локализации ядрышковых организаторов и специфике расположения С-полос позволило сделать заключение о том, что преобразование 26-хромосомного диплоидного набора в 24-хромосомный происходило дважды, при этом только первая редукция сопровождала формирование *R. arvalis*, а вторая — остальные 24-хромосомные таксоны. Высказана точка зрения, что при этом наблюдалось слияние 11-й пары хромосом с 12-й или с 13-й (Green, Borkin, 1993).

Другой анализ строения 26- и 24-хромосомных кариотипов 6 видов палеарктических бурых лягушек (включая *R. temporaria*) с помощью разных методов окрашивания дал основание для примерно такого же вывода: 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 хромосом у бурых лягушек с диплоидным набором $2n = 24$ (Miura *et al.*, 1995).

Генетические исследования остромордой лягушки из Киевской области позволили установить, что уровень ее гетерозиготности (H_{exp}) составляет 0,034, а генетические дистанции между *R. arvalis* и *R. temporaria* достигают 0,260–0,294, между *R. arvalis* и *R. dalmatina* — 0,699–0,703, между *R. dalmatina* и *R. temporaria* — 0,613–0,651 (Межжерін та інш., 1997). Вместе с тем сравнение генетической дистанции остромордой лягушки из Люксембурга и травяной лягушки из окрестностей С.-Петербурга (Nishioka *et al.*, 1992) показало существенно большую величину — 0,742. При этом отмечено, что среди восьми 26-хромосомных видов (*R. japonica*, *R. tsushimensis*, *R. okinavana*, *R. longictus*, *R. temporaria*, *R. asiatica*, *R. amurensis*, *R. latouchii*) генетическая дистанция колебалась в пределах 0,294–2,913, а среди четырех 24-хромосомных (*R. ornativensis*, *R. chensinensis*, *R. dybowskii*, *R. arvalis*) 0,260–1,018. Генетическая же дистанция между 26- и 24-хромосомными представителями была в пределах 0,410–2,266.

При изучении европейско-средиземноморской ветви бурых лягушек, которое базировалось не только на материалах по электрофорезу, но и на морфометрическом анализе и остеологии

таких видов, как *R. temporaria*, *R. dalmatina*, *R. iberica*, *R. camerani*, *R. macrocnemis*, *R. holtzi*, *R. graeca*, *R. latastei*, показано, что травяная лягушка (вместе с *R. iberica*) является одним из самых ранних сформировавшихся видов, которые отделились от предкового ствола в позднем плиоцене (около 2,6 млн. лет назад) (Mensi *et al.*, 1992). Пряткая лягушка (вместе с *R. graeca*) сформировались намного позже во время миндельского оледенения четвертичного периода (около 700 тыс. лет назад).

Материалы по генетической дифференциации южной и северной популяционных групп остромордой лягушки (первые обитают на низменности Паннония, вторые занимают остальную часть ареала), свидетельствовали о том, что дистанция Нея между ними составляет 0,062 и позволили утверждать, что северная группа колонизовала свой участок ареала относительно недавно (Rafinski, Babik, 2000). Вместе с тем результаты дискриминантного анализа 11 внешнеморфологических признаков дали существенное перекрытие анализируемых признаков, а изолированная популяция из Речи (Reci, Румыния), генетически принадлежащая к южной группе, заняла промежуточное положение.

Последнее исследование (Babik *et al.*, 2004) изменчивости митохондриальной ДНК более 230 особей *R. arvalis* в пределах большей части ареала вида (72 точки) выявило существование двух групп (клады А и В). Оказалось, что клад А является группой неоднородной и, в свою очередь, также подразделяется на два подклада (А1 и А2). Все три эволюционные линии («lineages») имеются на Дунайской низменности, а остальная часть ареала, включая евразийские равнины, населена остромордыми лягушками, представленными исключительно лягушками подклада 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).

Места обитания и численность. Остромордая лягушка почти везде приурочена к участкам, прилегающими к древесно-кустарниковым ассоциациям: болотам, лугам, полянам, лесным вырубкам, полям и пр. (рис 86). По сравнению с травяной лягушкой *R. arvalis* характеризуется большей синантропностью, она нередко встречается на дачных участках, в поселках, в пригородной зоне, в парках, садах. Вместе с тем, характеризуясь такой особенностью, данный вид при выборе мест размножения предпочитает естественные водоемы антропогенным. Так, при исследовании разных типов водоемов на

северо-востоке России (в окрестностях Сыктывкара) установлено, что в лужах, образованных в местах работы бульдозера, кладки *R. arvalis* отсутствовали; в подобных водоемах, но более раннего происхождения и с зарастающим дном (старые карьеры) обнаружено 4 кладки, а в естественном — 18 кладок (Ануфриев и др., 1996).

Данные по численности остромордых лягушек в разных регионах Украины фрагментарны. По материалам исследования в Закарпатье, остромордые лягушки предпочитают светлые и избегают хвойные леса. В марте — мае 1979 г. численность *R. arvalis* здесь составляла от 7–11 ос./1000 м (Полушина и др., 1989) до 5–20 ос./100 м маршрута (Щербак, Щербань, 1980). Следует подчеркнуть, что численность этих животных существенно зависит как от типа биотопа, так и от сезона активности. Например, весенний учет в долине Южного Буга показал плотность остромордых лягушек в 85–97 ос./га в водоемах, прилегающих к полям, 67–76 ос./га в прилегающих к лесу, 53–60 ос./га в кустарниковых участках, 21–24 ос./га на лесных вырубках и 11–14 ос./га в лесах (Гончаренко, 2002).

По данным осенних учетов в этом же регионе численность этого вида в кустарниках достигала 18–22 ос./га, на лесных вырубках до 40–45 ос./га, а в лесах 26–30 ос./га.

Учет остромордых лягушек на днепровских островах в районе Херсона в начале октября показал, что их численность на 100 м маршрута составляет 15–20 особей (Семенов, 1980).

В долине реки Орель (Днепропетровская обл.) численность *R. arvalis* в сезон активности колебалась в разных типах биотопов от 0,3 до 6,1 ос./10 цилиндро-суток (Булахов и др., 1975). По данным других исследований в степном Приднпровье численность остромордых лягушек составляет 19,0–53,0 ос./га, хотя в деструктивных биотопах (рудно-угольные отвальные техногенные ландшафты) плотность снижена до критического уровня 0,6–3,1 ос./га (Бобылев, 1985). Данные учета в Днепровско-Орельском заповеднике в 1999 г. (после окончания сезона размножения) свидетельствовали о наличии остромордых лягушек как в пойменных лесных участках, так и на открытом припойменном лугу и их численность составляла здесь 5–10 ос./100 м маршрута.

Изучение численности амфибий этого вида за пределами украинской части ареала (Карелия, Архангельская обл.) показало, что плотность остромордых лягушек здесь колеблется от 4 ос./га, в пойме р. Северная Двина до 0,19–0,20 ос./га в сосняках или темнохвойных лесах (Божанский, 1977). Подобные исследования во

вторичных сосново-березовых лесах Печоро-Илычского заповедника (северная тайга европейского северо-востока России) свидетельствовали о том, что *R. arvalis* встречается здесь на 1 км маршрута численностью от 0,4 до 1 ос. (Ануфриев и др., 1996). Этими работами также подтверждено, что данные учетов зависят от сезона активности: при учете 17 мая на маршруте в 8 км зарегистрированы 92 особи, а 1 июня — только одна. На другом участке этого региона плотность в июне была 6 ос./100 м², в августе, после выхода сеголеток — 15 ос./100 м².

По данным подобных работ в более восточных популяциях (Приенисейская тайга), численность остромордых лягушек в лесах первой надпойменной террасы составляла 9, а на второй 2–3 ос./100 цилиндро-суток, хотя в более южных таежных участках она может быть в 3–3,5 раза больше (Бурский и др., 1977). На юго-востоке Западной Сибири ее численность в низинных болотах достигает 597,5 ос./га, а на лугах центральной поймы р. Обь — 454,4 ос./га (Куранова, 2001).

Особенности биологии. Весеннее появление во многом зависит от особенностей погоды конкретного года, но обычно приходится на начало — середину марта. Самые ранние встречи в Закарпатье отмечались уже при температуре воздуха 5° (Щербак, Щербань, 1980). В бассейне реки Южный Буг первые появившиеся лягушки отмечены при температуре воздуха 11,7°, воды 11,6° в самом начале апреля (Гончаренко, 2002).

Спаривание начинается сразу после весеннего пробуждения и появления на местах размножения. Для нереста остромордая лягушка обычно выбирает лесные пруды и лужи (Северцов и др., 2001). По наблюдениям в бассейне Южного Буга свежееотложенная икра вначале плавает в толще воды на глубине 15–20 см, а затем всплывает на поверхность (Гончаренко, 2002). Кладка икры в этом регионе у самок с длиной тела около 52 мм составляет примерно 730 штук, при длине тела около 73 мм — более 2600.

Численность яиц в кладке остромордых лягушек в Закарпатье примерно такая же, и составляет от 800 до 2500 икринок (Щербак, Щербань, 1980), в среднем Приднепровье — 220–1480 (Бобылев, 1981). Для животных этого вида характерно групповое икрометание: обычно в одном водоеме откладывают икру десятки пар. Общая длительность нереста в одном водоеме составляет от 3 до 28 суток (Кузьмин, 1999).

Этот показатель на урбанизированных и неурбанизированных территориях в разных участках ареала отличается. Так, согласно исследованиям на юго-востоке Западной Сибири в кладках на урбанизированных территориях было около 900 икринок, на неурбанизированных около 1000 (Куранова, 2001), а в Подмоскovie (! — П. Е.) наоборот — соответственно 1682 и 1100 (Северцова и др., 2001). По данным исследований в восточной части ареала (Камское Предуралье), здесь плодовитость ниже и составляет от 400 до 933 икринок (Хазиева и др., 1985). В средней тайге европейского Северо-востока России плодовитость остромордых лягушек при длине тела в 45–53 мм составляла 654 ± 39 шт., а при длине 54–62 мм 906 ± 80 шт. (Ануфриев и др., 1996).

Скорость эмбрионального развития в Закарпатье зависит от температурного режима, но чаще всего составляет около двух недель, метаморфоз завершается примерно через 3 месяца. В условиях центрально-южных областей Украины длительность личиночного развития составляет около 60 дней (Гончаренко, 2002).

Развитие личинок остромордых лягушек в более северных участках ареала в Тамбовской области продолжается примерно 90 дней (Лада, 1989).

Общие размеры личинок после выклева 5–8 мм, перед прохождением метаморфоза — 15–48 мм. До появления передних конечностей личинки остромордой лягушки хорошо отличаются от *R. temporaria* заостренным кончиком хвоста, который у травяной лягушки закругленный (Ануфриев и др., 1996).

Размеры сеголетков сразу после метаморфоза по данным изучения этого вида в бассейне Южного Буга 7,7–15,7 мм (Гончаренко, 2002), по материалам других авторов — в пределах 7,5–31 мм (Кузьмин, 1999).

Особо следует отметить, что разные морфы (разные генотипы), например «*striata*» и «*maculata*», хотя и растут в одинаковом темпе, характеризуются отличиями в скорости метаморфоза. Так, в разные годы в период с 1966 по 1971 гг. численность «*maculata*» в окрестностях Челябинска составляла от 55,3 до 72,2% среди всех вышедших на сушу сеголеток, достигая своего максимума в засушливый год (Ищенко, Щупак, 1974). Вместе с тем отмечается, что такие отличия в численности могут быть следствием не только неодинаковой скорости роста личинок с разным генотипом, но и более ранним началом размножения соответствующих родительских пар (генотип «*maculata*»).

Предприняты попытки связать изменчивость частоты встречаемости разных морф с действием антропогенного фактора. Показано, что его действие приводит к резкому увеличению численности полосатых особей (Пястолова и др., 1989).

Выживаемость в антропогенных участках зависит от степени их урбанизированности. Так, по данным специального исследования в Екатеринбурге (Россия), на начальных и средних этапах личиночного развития в зоне многоэтажной застройки сохраняется около 0,92% от всего числа отложенных икринок, в районе малоэтажной застройки — 11,9%, а в лесопарке — 24,2% (Вершинин, 1985).

Следует отметить, что материалы и других исследований на южном Урале указывают на связь между степенью загрязненности водоема и выживаемостью (Гатиятуллина, 1989), хотя специфика такой зависимости нуждается в специальном изучении. Так, подсчет отложенных икринок и числа личинок в конце водной стадии в загрязненном водоеме в окрестностях медеплавильного завода и в двух водоемах на расстоянии 6 и 15 км от источника загрязнения показал, что в первом водоеме сохранилось 11,4% личинок, во втором 1,6% и в третьем 10%. Масса сеголеток при метаморфозе составляла около 400, 329 и 562 мг соответственно.

Анализ действия разных факторов позволил утверждать, что на особенности биологии этого вида (начало икрометания, сроки выклева головастиков, метаморфоз и пр.) существенное влияние оказывает не только температура, но, что особенно важно, предшествующие фенологические явления, такие как температура февраля и марта, сроки таяния снега, июньские колебания температуры и др. (Окулова, Сивков, 2001).

Остромордые лягушки связаны с водоемами только в период нереста. После его окончания в качестве укрытий на суше обычно занимают полости в старых пнях, почве, листовой подстилке.

Данные по суточной активности ограничены. Так, указывается на высокую активность остромордых лягушек в дневные и сумеречные часы в Закарпатье (Щербак, Щербань, 1980). По исследованиям в центральной Украине, амфибии этого вида в сезон нереста активны круглосуточно, а после его окончания, при условии жаркой погоды в вечерние часы; в пасмурную погоду или же осенью активны утром и вечером (Гончаренко, 2002). Это же подтверждается сведениями об этих животных в пойме Днепра (Киевская обл., Днепропетровская обл.).

Изучение этого вопроса в средней тайге европейской части России (бассейн р. Вычегда) показало их наибольшую активность с 20.00–22.00 до 2.00–4.00 часов (Ануфриев и др., 1996).

Остромордым лягушкам свойственны сезонные миграции. Так, мечение *R. arvalis* в окрестностях Львова позволило установить существование обратных миграций, при которых эти земноводные после окончания размножения покидают места нереста и перемещаются на места постоянного обитания летом (Котляревская, 1964). Эти же данные подтверждаются и подобными наблюдения в других участках ареала. Так, результаты наблюдения за мечеными *R. arvalis* в западной части Германии свидетельствовали о том, что взрослые животные начинают мигрировать на места нереста еще осенью и продолжают такие перемещения и ранней весной. После нереста они покидали пруд и совершали обратную миграцию на летние места обитания (Hels, 1997). При этом неполовозрелым особям (двухлеткам), также свойственна весенняя миграция на нерестовые места весной, и обратная — на летние места обитания.

Другие материалы по изучению активности в местах постоянного летнего пребывания на севере европейской части России свидетельствуют о достаточно широкой изменчивости в подвижности: часть животных регистрировали в течение 20 дней на участке всего в 6 м², хотя другие за день перемещались до 150 м (Леонтьева, 1977).

В Предкарпатье (Львовская обл.) около 60 особей *R. arvalis* обнаружены зимой в иле незамерзающей торфяной ямы на глубине 1,2 м (Кушнирук, 1964). Исследование в северной части распространения этого вида (европейская часть России), показало, что зимовки здесь животных проходят на суше, а на самой северной оконечности ареала — в воде (Ануфриев и др., 1996). Результаты других наблюдений также указывают на то, что они могут зимовать как на суше (Кузьмин, 1999), так и в водоемах (Северцов и др., 2001).

Многолетние исследования специфики размножения в разных частях ареала показали, что размеры впервые размножающихся животных составляют 38–55 мм. Сроки достижения половой зрелости в разных участках ареала отличаются, но в среднем соответствуют 2–5 годам, а продолжительность жизни колеблется от 6 до 11 лет. Уже отмечалось, что продолжительность жизни *R. arvalis* в Украине существенно ниже, чем в популяциях этого вида в других частях его ареала, а относительная численность лягушек старше 5 лет невелика (Ищенко, 1999).

Изучение продолжительности жизни остромордых лягушек (частоты встречаемости особей старших возрастных групп) в разных регионах показало, что наиболее старые особи чаще встречаются в высоких широтах (тундра) или в горах (Алтай), где животные 8- или 9-летнего возраста в популяциях обычны (Ищенко, 1999). В этом отношении среди популяций Белоруссии, Южного Урала, Московского региона *R. arvalis* особи старше 5 лет представляют редкость.

В состав пищи личинок входят водоросли, высшие растения, детрит и существенно меньше водных беспозвоночных. Взрослые остромордые лягушки относятся к числу видов, в составе питания которых преобладают наземные формы. По данным анализа особенностей питания этого вида в Закарпатье в рационе преобладают жуки (до 66%), перепончатокрылые и двукрылые (до 16%), бабочки (до 14%), прямокрылые (до 10%) и дождевые черви (до 18%) (Щербак, Щербань, 1980). В общем можно сказать, что специализация в питании отсутствует, и их рацион, скорее всего, отражает относительную численность и доступность разных групп беспозвоночных в биотопах, населенных амфибиями этого вида.

Сравнение особенностей питания *R. arvalis* с другим типично наземным видом бесхвостых амфибий в Поволжье (чесночница), показал, что доля общих пищевых ресурсов составляет 88% (Шляхтин, 1985).

Личинок остромордых лягушек обнаруживали в питании старших по возрасту головастиков травяных лягушек. После метаморфоза *R. arvalis* становится добычей многих видов рыб (окунь, щука и др.), птиц (кряква, серая цапля, речная чайка, серая ворона, грач, сорока и др.), млекопитающих (крот, выдра, норки, серая крыса, кабан и др.). Отмечены неоднократные нападения на них (в Швеции) медицинских пиявок (*Hirudo medicinalis*), которые могут приводить к летальному исходу (Merila *et al.*, 2002).

Среди основных факторов, оказывающих заметное влияние на сокращение численности и площади ареала остромордой лягушки в первую очередь следует указать на разрушение естественных биотопов этого вида под действием антропогенного фактора.

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды, подлежащие особой охране»).

Прыткая лягушка — *Rana dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839.

Описание. Окраска тела сходна с другими видами бурых лягушек и характеризуется преобладанием светло-коричневых или буро-оливковых тонов, на границе головы и туловища развито темное Λ-образное пятно, имеются спинно-боковые складки. Начиная от ноздрей и далее с обеих сторон через область глаз и барабанных перепонок тянутся коричневые височные полосы. На задних конечностях обычно развиты поперечные темные полосы. Брюхо однотонно-светлое. Барабанная перепонка крупная, по величине примерно соответствует размерам глаза (рис. 88, 89). Резонаторы у самцов отсутствуют; в сезон нереста у них на первых пальцах передних конечностей развиваются брачные мозоли серо-желтого цвета (Щербак, Щербань, 1980). Задние конечности длинные и заходят голенистопопным сочленением за конец морды.

Ареал этого европейского вида охватывает пространство от северной Франции и юга Швеции на запад до северо-восточной Испании, на юге захватывает практически весь Балканский и большую часть Апеннинского полуостровов (исключая Сардинию и Сицилию), на востоке ареал ограничен Карпатами. Встречается на крайнем северо-западе Турции. Монотипический вид.

Сравнение изменчивости *R. dalmatina* с привлечением данных остеологии, внешних морфологических признаков и результатов электрофоретического анализа по другим родственным видам показало, что они образуют общую группу так называемых «мелких» бурых лягушек (вместе с греческой *R. graeca* и итальянской *R. latastei* лягушками) (Mensi *et al.*, 1992). Представители этих трех таксонов отделились от общего средиземноморского предкового ствола уже после формиро-



Рис. 88. Прыткая лягушка —
Rana dalmatina Fitzinger in Bonaparte, 1838



Рис. 89. Биотоп прыткой лягушки (Закарпатская обл., Ужгородский р-н)

вания предков *R. temporaria* и *R. iberica*. Судя по результатам исследования, в первое такое отделение была вовлечена *R. graeca*, а уже затем — *R. latastei* и *R. dalmatina*.

Последние исследования последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК подтвердили заключение о том что прыткая лягушка — самый первый сформировавшийся вид из группы бурых лягушек (речь идет о видах фауны Украины), выделение которого произошло в раннем плиоцене около 3 млн. лет назад (Veith *et al.*, 2003).

Распространение и изменчивость. Считалось, что в Украине *R. dalmatina* распространена только в Закарпатье (Щербак, Щербань, 1980). Позже, при изучении соседних регионов (Молдавия) было отмечено, что амфибии этого вида здесь отсутствуют (Borkin *et al.*, 1997). Однако последние исследования этот факт не подтвердили и показали, что прыткие лягушки все же обитают в этом регионе (Реминный, Песков, 2005; фондовые коллекции Зоологического музея ННПМ НАНУ: Молдавия, Суворовский р-н, окр. с. Олонешты, 15 августа 1947 г., Е. Решетник, инв. № 3238). Более того, полевые наблюдения в 2006 г. В. Реминного в соседней с Молдавией Винницкой областью Украины (Ямпольский р-н, окр. с. Михайловка, сентябрь 2006 г.), показали обитание здесь *R. dalmatina* (рис. 90, 91). Последующий цитологический анализ показал наличие присущий этому виду 26 хромосом в диплоидном наборе.

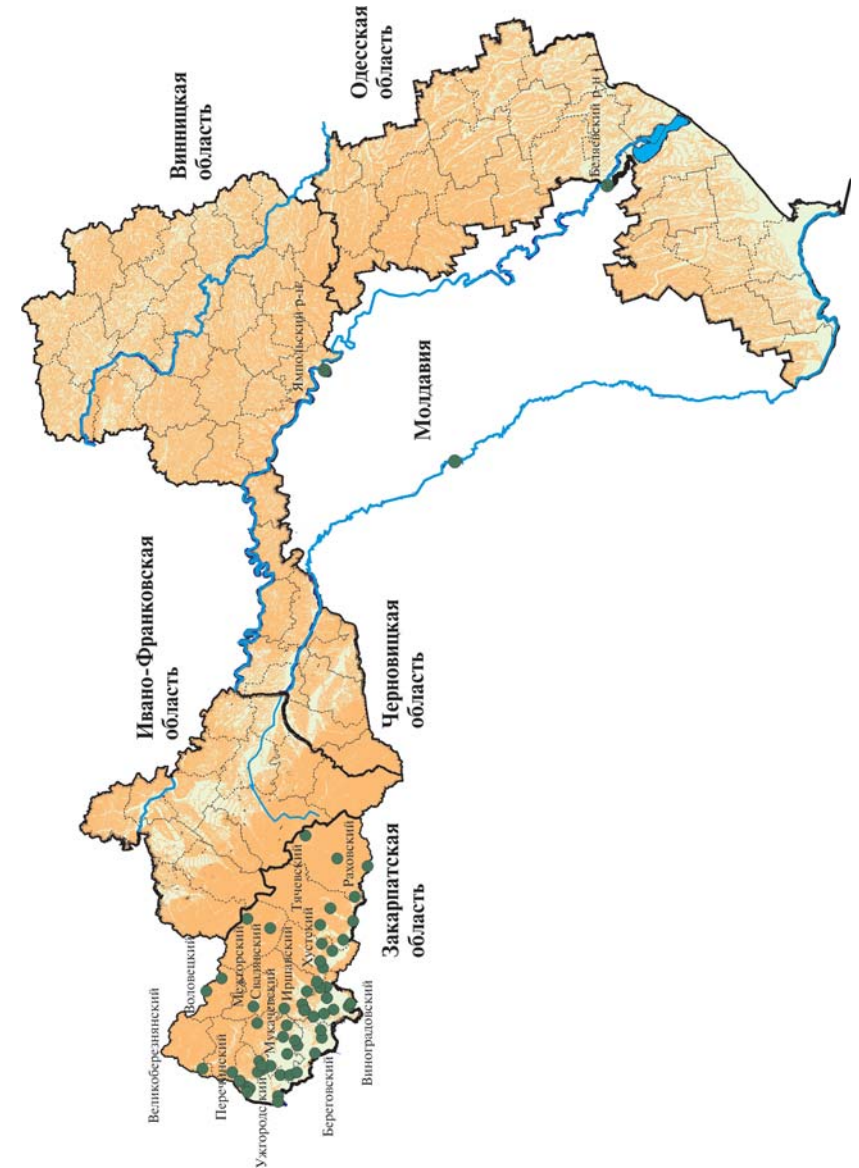


Рис. 90. Распространение прыткой лягушки в Украине (по Писанец и др., 2005, с дополнениями)

Современные исследования внешней морфологии ограничиваются данными по популяциям из окрестностей 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 и 44,4 мм соответственно, четвертой — 52,7 и 46,5 мм.

Изучение изменчивости размеров половозрелых животных из северной Греции показали, что длина тела самцов составляет 45–65 мм, самок 50–75 мм (Schneider *et al.*, 1988).

Прыткие лягушки закарпатской популяции характеризуются преобладанием полупятнистого фенотипа (hM, 55,6%), численность пятнистой (M) морфы составляет 40,4%, около 4% не имеют пятен совсем (U). 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 из 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. 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 *R. arvalis* (Green, Borkin, 1993). Авторы подчеркивают, что при разном количестве хромосом в диплоидном наборе по сравнению с остромордой лягушкой (у *R. arvalis* $2n = 24$), вторичная перетяжка у обоих видов локализована на 2-й паре хромосом. Несмотря на различия в центромерных индексах *R. dalmatina* и *R. temporaria* (материал для анализа был взят из Югославии), относительная длина хромосом обоих видов не отличается (Spasić-Bosković *et al.*, 1997).

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



Рис. 91. Остромордая лягушка *R. arvalis* (самец, Киевская обл., Сквирский р-н, с. Таборив, слева) и прыткая лягушка *R. dalmatina* (Винницкая обл., Ямпольский р-н, с. Михайловка, справа), добытые в сентябре 2006 г.

Места обитания и численность. В выборе биотопов прыткая лягушка предпочитает разреженные широколиственные леса, включая заливные островные дубовые массивы, поляны, вырубки. Хвойных лесонасаждений и окультуренных ландшафтов (пастбища, поля и пр.) обычно избегает (рис. 89).

Прыткая лягушка — относительно немногочисленный вид и в период нереста его численность в водоемах (Щербак, Щербань, 1980) составляет 3–8 ос. на 100 м береговой линии (Закарпатье, ур. Дубки, 1970–1973 гг.). После окончания сезона размножения (июнь — июль) их численность в Ужгородском районе Закарпатья на суше на 100 м маршрута составляла 0,3–2 ос. (1978 г.).

Особенности биологии. Весеннее появление *R. dalmatina* в Закарпатье обычно приходится на начало — середину марта (Щербак, Щербань, 1980) и зависит от особенностей весенних температур и высоты местности (в предгорьях — в конце марта). В этот период их отмечали на нерестилищах в окрестностях Ужгорода при температуре воды 10°.

Нижний предел температуры воды, при которых регистрировали брачные крики *R. dalmatina* в северной Греции составляет 4°, верхний — около 13° (Schneider *et al.*, 1988). Кричат лягушки как под водой, так и на поверхности. Авторы отмечают два типа криков: для первого характерно в среднем 32,24 пульсов на крик, для второго — только 11,25. При повышении температуры продолжительность

криков обоих типов уменьшается, что достигается уменьшением длительности пульсов, интервалов между ними и, следовательно, всего периода. Но с другой стороны, число пульсов на крик не связано с температурой.

Спаривание и откладывание икры после выхода из зимовок приходится на конец марта — начало апреля. Больших скоплений на нерестилищах в отличие от других видов бурых лягушек *R. dalmatina* не образует и в водоемах пребывает недолго. Численность икры в кладке, очевидно, невелика, во всяком случае при вскрытии двух самок (L. 47,5 мм и 48,0 мм), в их яичниках соответственно обнаружено 847 и 921 икринок (Щербак, Щербань, 1980). По другим материалам число откладываемых приткой лягушкой яиц достигает 1400 (Банников и др., 1977).

В более южных регионах (северная Греция), самцы притких лягушек покидают свои зимние убежища в конце января — первой половине февраля и мигрируют на места нереста (Schneider *et al.*, 1988). Через день-два там же появляются самки, спаривание и откладывание икры обычно происходит в тот же день, как только самка появляется на нерестилище; репродуктивный период длится 35–55 дней.

Диаметр икринок достигает 3 мм, а вместе с оболочками около 10 мм. Икру откладывают отдельными комками на подводные растения; икра, в отличие от икры травяных лягушек, не всплывает на поверхность.

По данным лабораторных исследований выход личинок при температуре воды 16° происходит на 10-й день (длина тела 12–15 мм); общий период до начала метаморфоза составляет 55 дней, а длина головастика варьирует в пределах 52–57 мм (Щербак, Щербань, 1980).

В отличие от всех других видов лягушек фауны Украины у личинок *R. dalmatina* посередине верхней челюсти расположен округлый черный бугор (Щербак, Щербань, 1980). В их окраске сверху преобладают светло-коричневые тона, красновато-сетчатый рисунок с золотистыми краплениями на боках и снизу. Размеры головастика перед метаморфозом до 60 мм, при этом хвост превышает размеры туловища в 2–2,5 раза.

Уход на зимовку обычно происходит с падением температуры до 10–15° и чаще всего приходится на октябрь, а в предгорных районах, вероятно, несколько ранее. Зимуют как в водоемах, так и на суше.

Максимальная продолжительность жизни животных обоих полов не менее 7 лет (продолжительность активного периода составляет 36–40 месяцев), а отличия в возрастной структуре между самцами и самками отсутствуют.

Характер суточной активности зависит от сезона года. Так, во время нереста эти амфибии активны круглосуточно, а после его окончания — в первую половину дня (при повышенной до 75% и более влажности — целый день) и в сумерки. Наибольшая подвижность отмечена при температурах воздуха 21–24°.

Взрослые амфибии питаются, в основном, наземными формами беспозвоночных, среди которых ведущее место занимают жуки (жужелицы, долгоносики и листоеды) и в меньшем числе двукрылые, перепончатокрылые и ухвертки.

Вид внесен Красную книгу Украины (категория «исчезающие виды») и в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение II — «виды, подлежащие особой охране»).

РОД ЗЕЛЕНАЯ (ВОДНАЯ) ЛЯГУШКА — *PELOPHYLAX FITZINGER, 1843*

Зеленые (водные) лягушки распространены в Западной Европе, Северной Африке, Передней Азии, Среднем Востоке, на большей части Средней, Центральной и восточной Азии (до северо-западного Китая), включая север Ирана, Афганистана и частично Аравийский полуостров (Leviton *et al.*, 1992; Боркин, 1998 и др.).

Для многих представителей этого комплекса характерно преобладание в окраске тела зеленых тонов и существенная (выраженная в большей степени по сравнению с бурыми лягушками) приуроченность в обитании к водоемам.

Учитывая то обстоятельство, что лягушкам этой группы присущи черты, которые не во всем вписываются в рамки понятий классической биологии и не всегда могут быть известны широкому кругу зоологов, ее характеристика требует некоторой детализации.

Одни из первых подробных сведений о зеленых лягушках Украины связаны с работой С. А. Каменского (1895), который на основании анализа литературы и коллекций Харьковского

университета составил определительные таблицы позвоночных, и из зеленых лягушек указал на присутствие в этом регионе «*Rana esculenta* L. Лягушка зеленая» (Каменский, 1895: табл. V)*.

Позже, характеризуя в 1907 г. батрахофауну Бессарабии, А. А. Браунер отметил для этого региона *R. esculenta*, найденную в северо-западной части Хотинского уезда (Клишковцы) и «*R. esculenta*, L. var. *ridibunda* Pall.», которая, по его словам, многочисленна по всем речкам и водоемам Бессарабии, а также по Пруту (Кагул), Дунаю (Рени) и Днестру. При этом, сравнивая фауны Румынии, Бессарабии и Херсонской губернии, *R. esculenta* он приводит только для Бессарабии, а *R. esculenta*, L. var. *ridibunda* Pall. — для всех трех регионов.

В вышедшем в этом же году определителе пресмыкающихся и земноводных Российской империи А. М. Никольского для европейской части России также указываются эти два таксона: *R. esculenta* с «типичной» формой и «Var. *ridibunda* Pall.» (Никольский, 1907: 153).

Через несколько лет появляется работа К. Платонова (Платонов младший, 1926), в которой указывается на повсеместное распространение в Украине двух таксонов: лягушки съедобной или зеленой, *R. esculenta* L., и лягушки озерной *R. esculenta* var. *ridibunda* Pall.

Еще позже С. А. Чернов (Чернов, 1935) просмотрел более 1000 экземпляров зеленых лягушек из окрестностей Харькова и из них 22 особи по наличию белых резонаторов самцов и высокому пяточному бугру отнес к «*R. esculenta lessonae*». Следует подчеркнуть, что среди этих особей был 21 самец и только одна самка.

Начиная с середины 40-х годов XX века многие работы по изучению бесхвостых амфибий СССР посвящены проблеме диагностики таксонов и изменчивости их представителей. При этом, учитывая то обстоятельство, что наибольшая часть информации по этой группе хранилась в научных учреждениях в виде фиксированных экземпляров (музеи, институты), батракологи часто обращались к использованию данных по морфометрическим показателям. Возникающие при этом вопросы обычно были связаны с тем, какие из внешнеморфологических признаков могут быть

* В этой части очерка используется номенклатура в соответствии с оригинальными исследованиями, в которых эти таксоны относили к р. *Rana*; в настоящее время водные (зеленые) лягушки, и в том числе съедобную лягушку относят к роду *Pelophylax*.

взяты как для диагностики, так и для решения проблем систематики бесхвостых амфибий.

Это направление разрабатывалось П. В. Терентьевым (1943, 1960, 1961, 1966 и др.), которым указано, что практическая систематика этой группы должна оперировать отношением L. c. / L., Sp. ip. / Lt. p., T. / F. (при этом отмечается, что допустимо заменять признаки голеностопных сочленений) и L. t. ci. / D. h. (Терентьев, 1943; здесь и далее используются современные обозначения признаков и их аббревиатуры — см. табл. 3).

В общем можно отметить, что батракологи до 50–60-х годов XX века придерживались мнения о распространении в европейской части Украины *Rana ridibunda*, *R. esculenta esculenta* и *R. e. lessonae* (Терентьев, Чернов, 1949; Тарашук, 1959 и др.).

В начале 1970-х годов на основании анализа изменчивости внешнеморфологических признаков зеленых лягушек (и в первую очередь изучения распределения-частоты двух пар индексов (D. p. / L. t. ci., L. t. ci. / A. t. ci.), а также результатов гибридизации обосновано, что *R. e. esculenta* и *R. e. lessonae* являются отдельными видами. Более того, несколько позже сделан вывод о гибридном (сейчас — гибридогенетическом, гибридогенном) происхождении съедобной лягушки (Berger, 1964, 1967, 1968, 1970).

Вместе с тем, при изучении батрахофауны украинской части Карпат, выполненном уже после открытия специфического происхождения этого последнего таксона, сделано заключение, что в этом регионе обитают *R. ridibunda* и *R. lessonae*; что же касается съедобной лягушки, то было указано, что она в силу своей гибридности не может «считаться самостоятельным видом» (Щербак, Щербань, 1980: 153).

Однако точка зрения о видовой самостоятельности съедобной лягушки начинает преобладать с середины — конца 1990-х годов в специальных фаунистических и систематических сводках (Borkin *et al.*, 1986b; Plötner *et al.*, 1994; Günter, 1997; Боркин, 1998; Кузьмин, 1999; Pagano *et al.*, 2001) и утверждается мнение о том, что в Центральной и в Восточной Европе этот комплекс зеленых лягушек состоит из двух «обычных» видов и одного гибридогенетического таксона. Последний не является только результатом простого скрещивания двух видов, так как поддерживает свое существование за счет гибридизации с одним из родительских видов и необычного типа наследования. Для него характерен специфический процесс образования половых клеток, в результате которого в гаметах обычно

Табл. 16. Принципиальные генетические и репродуктивные отличия эволюционно-таксономической категории «вид» и «клептон» (по Dubois, 1998 с изменениями)

	Вид (species)	Клептон (klepton,)
	<i>Rana temporaria</i>	<i>Pelophylax klepton esculentus</i>
Пол	Оба	Только самки, только самцы или оба пола
Свободное скрещивание	Есть	Обычно нет
Размножение Гаметогенез	Половое Нормальный мейоз (обычно с рекомбинацией)	Половое «Гибридогенез», модифицированный мейоз или амейоз
Оплодотворение	Есть	Есть
Необходимость спермы	Есть	Есть
Половой паразитизм	Нет	Есть
Независимость размножения	Есть	Обычно нет
Способ наследования	Неклональный (рекомбинация между родительскими геномами)	Полуклональный (наследование одного из родительских геномов)

сохраняется набор генов (геном) только одного из родительских видов, а геном второго — избирательно элиминируется. Вначале предполагалось, что эти амфибии могут обитать только в присутствии одного из родительских видов, однако были обнаружены регионы, где встречаются популяции из одних гибридогенетических земноводных.

Анализ этой ситуации дал основание считать, что подобные группировки не соответствуют традиционной эволюционно-таксономической категорией «вид», и для них было предложено (Dubois, 1991, 1998) новое обозначение — «клептон».

Следует подчеркнуть, что эта категория отражает только форму существования естественных группировок амфибий и к зоологической номенклатуре отношения не имеет, и их названия не регулируются Международным кодексом зоологической номенклатуры (см., напр., Vogart, 2003).

Считается, что западно-палеарктические водные лягушки, к которым относят представителей рода *Pelophylax*, объединяют группу не менее чем из 14 (16 ?) видов (Plötner, Obst, 2001).

Группа, скорее всего, возникла и дивергировала на основные таксоны в нижнем олигоцен-голоцене (Berger, 1969; Ратников, 2002), при этом таксоны *lessonae* и *ridibundus* сформировались в плейстоцене, достигнув в этот период экологической изоляции (Berger, 1970). В голоцене, во время инвазии на север, они заняли отдельные местообитания, а основой для феномена гибридизации стало отсутствие генетической изоляции в первом поколении (F₁) и исключительная активность самцов прудовой лягушки во время сезона размножения.

В фауне Украины род *Pelophylax* представлен следующими видами: озерная лягушка — *Pelophylax ridibundus*, прудовая лягушка — *Pelophylax lessonae*, съедобная лягушка — *Pelophylax esculentus*.

Озерная лягушка — *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771

Описание. Животные средних и крупных размеров, длина тела которых может достигать более 100 мм, в окраске спинной части туловища преобладают разные оттенки зеленого цвета (иногда до коричневого), брюшная сторона тела обычно светлая с нечетко выраженными небольшими серыми пятнами, часто создающими мозаично-мраморный фон (в Крыму обнаружены популяции озерных лягушек с белой окраской брюшной стороны и отсутствием пятен) (рис. 92, 93).

Характерной особенностью рисунка верхней стороны тела является развитие светлой продольной полосы (которая со спинной стороны может заходить на голову) и наличие округлых темных пятен, размеры которых варьируют от крупных (достигающих примерно размеров глаза), до средних и мелких. На



Рис. 92. Озерная лягушка — *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771



Рис. 93. Биотоп озерной лягушки (Херсонская обл., окр. г. Голая Пристань)

боках морды в области глаз может быть расположена темная полоска, которая иногда может переходить на туловище (в низовьях Днепра обнаружены популяции с развитием серо-коричневой полосы в области барабанной перепонки, напоминающую таковую у бурых лягушек). На верхней части передних (предплечье) и задних (голень и предплюсно-плюсневая часть) конечностей, как правило, развиты темные поперечные полосы. Имеются спинно-боковые складки.

Позади глаз находятся хорошо выраженные барабанные перепонки.

Если бедра расположить перпендикулярно срединной оси тела, то голеностопные сочленения заходят друг за друга. Пальцы на задних конечностях соединены плавательными перепонками, внутренний пяточный бугор невысокий.

Самцы обычно отличаются от самок развитием на первом пальце передних конечностей темно-серых брачных мозолей и наличием в углах рта темно-серых звуковых резонаторов.

Распространение и изменчивость. Озерная лягушка обитает на огромной территории, простирающейся в широтном направлении от Восточной Франции до Казахстана. Установление точных границ видового ареала достаточно сложно в связи с изменениями мнений о таксономическом статусе отдельных популяций и популяционных групп и, кроме того, в связи с современной интродукцией этих амфибий в ряде регионов. Тем не менее, можно утверждать, что в Западной Европе в пределах своего участка ареала этот вид на севере

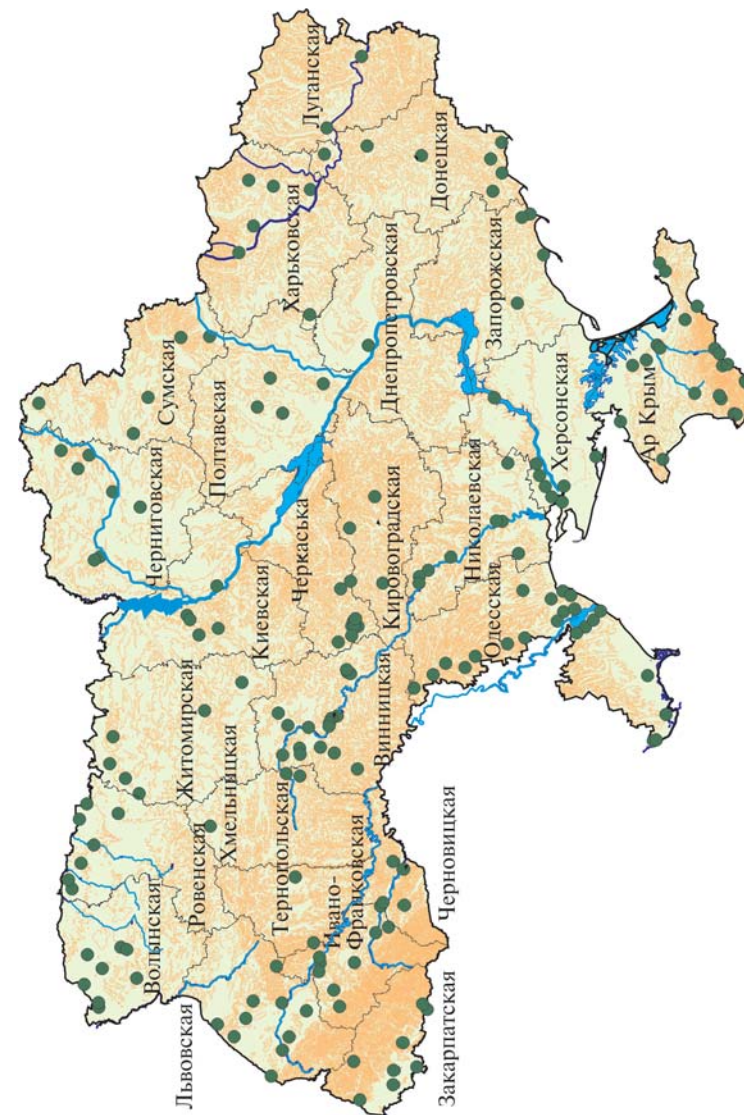


Рис. 94. Распространение озерной лягушки в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

доходит до Балтийского побережья, в Восточной — до северной Латвии (окр. Риги, интродуценты), северо-запада России (окр. С.-Петербурга) и крайнего юга Финляндии, Удмуртии, Башкирии (Уфа), и далее в Азии — до северо-восточного Казахстана. На юге — до северного Ирана, Афганистана, Пакистана, северо-западного Китая (Боркин, 1998). Изолированные популяции известны на западе Саудовской Аравии (Азир), Бахрейне, Аль Хазе и в некоторых других регионах Аравийского полуострова (Leviton *et al.*, 1992). На крайнем западе за пределами своего ареала интродуцированные популяции обнаружены в Испании (Arago *et al.*, 1991), на юго-западе Франции (Pagano *et al.*, 1991), на крайнем востоке — в окрестностях Якутска (Кузьмин, 1999).

В отдельных случаях дата первого выпуска в природу и основные этапы расселения известны. Так, в Восточном Казахстане в 1961 и в 1974–75 гг. *P. ridibundus* выпущены в Усть-Каменогорске (Березовиков и др., 2001), позже обнаружены в Алакольской котловине у поселка Уч-Арал (1967 г.), затем в окрестностях Семипалатинска и Павлодара (80-е годы), еще позже — в северо-западной части Зайсанской котловины (1998 г.). На Среднем Урале (Екатеринбургская обл.) озерная лягушка интродуцирована в 1969 г. в Верхнетагильском водохранилище из Краснодарского края (Топоркова, 1985), а в 1980 году — в Рефтинское водохранилище из Одесской области (Иванова и др., 2001). В центре Горно-Алтайска обнаружены в 1970 г. (озерных лягушек поставляли в местный пединститут из Ошской обл., Киргизия), а через 14 лет эти амфибии заселили большинство водоемов в окрестностях города.

Вид, как указывалось ранее, известен тем, что участвует в образовании гибридогенных комплексов (на территории Украины такой комплекс образован озерной, прудовой и съедобной лягушками). В этой группе озерная лягушка, скрещиваясь с *P. lessonae*, формирует отдельный таксон *P. esculentus*, существование которого, как правило, поддерживается путем гибридизации с одним из родительских видов, хотя известны популяции, представленные одним гибридогенным таксоном. При этом образование половых клеток у особей 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).

В ископаемом виде обнаружена в нижнем плейстоцене—голоцене среднего течения Днепра (Ратников, 2002).

На территории Украины озерная лягушка встречается практически по всей территории в местах, где имеются пресные водоемы (рис. 94). В выборе водоемов предпочитает биотопы, приуроченные к открытым пространствам. Учитывая то обстоятельство, что степень антропогенных изменений (включая исчезновение лесов) затрагивает практически большую часть территории страны, можно считать, что *P. ridibundus* обитает во всех природных зонах Украины. Вместе с тем, в своем распространении в горных районах Закарпатья она обычно не поднимается выше 600 м (Щербак, Щербань, 1980) и 1150 м в Крыму (Щербак, 1966).

В изучении изменчивости внешней морфологии этого вида особое значение имеет работа П. В. Терентьева (1943). Им показано (196 экз. из окр. Казани, Россия), что в развитии конечностей и некоторых параметров глаз существует связь с полом. При этом относительная длина задних конечностей, отношение $L. o. / L. s.$, $Sp. ip. / Lt. p.$, $T. / F.$ и $L. t. ci. / D. h.$ мало зависят от возраста.

Первые 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).

Так, некоторые размерные показатели, без уточнения точек сбора приведены В. И. Тарашуком (Тарашук, 1959), который отмечает, что $L.$ озерных лягушек с территории Украины обычно не превышает 10–11 см, $Lt. p.$ больше в 1,5 и более раза $Sp. ip.$, $L. tum.$ укладывается в $L. o.$ 1,23–1,60 раза, $F. / T.$ 0,87–1,01, $L. t. ci. / D. h.$ соответствует 2,0–4,5 (к $T.$ как 9–14).

Н. Н. Щербак указывает, что по 13 стандартным размерным показателям озерные лягушки Крыма существенно отличаются от животных этого вида с территории Молдавии (11 статистически достоверных отличий). Кроме этого, приведены также результаты сравнения крымских *P. ridibundus* с особями из более отдаленных участков ареала — Кавказа и Киргизии. И хотя сделан формальный вывод о распространении во всех трех регионах номинативной формы, учитывая результаты последних исследований (Боркин, 1998; Plötner *et al.*, 2001 и др.), следует допустить, что его обоснованность осложнена тем, что лягушки в восточных участках ареала могли относиться к

разным таксонам. С другой стороны, для озерных лягушек Крыма свойственна, скорее всего, географическая изменчивость. Во всяком случае, судя по последним сравнениям предгорно-горных и степных популяций, между ними имеются достоверные отличия по L. o., D. n.-o., D. g.-n. и Sp. in. (Сурядная, 2002).

Изучение внешнеморфологических показателей лягушек из украинской части Карпат, показало (Щербак, Щербань, 1980), что из 7 признаков (L., L. c., L. o., L. tum., F., T., L. t. ci. и D. h.) статистически достоверные различия между *P. ridibundus* Прикарпатья и Закарпатья существуют только по длине бедра ($F = 37,46 \pm 1,64$ и $F = 29,61 \pm 1,57$ соответственно).

Из других региональных работ по изучению украинских популяций этих амфибий 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./L. t. ci., T./L. t. ci. и Ix (Ix — мультипликативный индекс, рассчитываемый как $T^2 * D. h. / L. t. ci. ^2 * L. c. s.$; Тарашук, 1985). Интересно, что параметр Ix по данным О. Д. Некрасовой и др. у *P. ridibundus* составляет не менее 32, что существенно отличается от этого показателя, указанного его автором для этого вида ранее — не менее 45 (Тарашук, 1985). Предлагаемое объяснение (Некрасова и др., 2001) данной разницы в размерах этого показателя географической изменчивостью нельзя считать обоснованным в связи с отсутствием сведений о точном происхождении материала в работе С. В. Тарашука (1985).

Последнее исследование озерных лягушек из окрестностей Киева выявило отличия в изменчивости длины тела и в его пропорциях (Песков, Коцержинская, 2004) и позволило утверждать о различии 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 $83,50 \pm 0,919$). Более того, в работе также показано, что с увеличением возраста выраженность полового диморфизма усиливается, а некоторые из признаков, которые традиционно используются в таксономии зеленых лягушек, у представителей этих трех возрастных групп могут достоверно отличаться.

Исследование 23 экземпляров *P. ridibundus* на северо-восточном пределе их распространения (Удмуртская республика, Россия)

показали, что индекс L. / L. c. соответствует $3,07 \pm 0,039$, L. / Lt. p. — $15,63 \pm 0,343$, L. / Sp. ip. — $21,59 \pm 1,052$, L. / F. — $2,07 \pm 0,022$, D. p. / L. t. ci. — $2,67 \pm 0,062$ (Борисовский и др., 2000).

Здесь особо следует подчеркнуть то обстоятельство, что авторы анализируют полученные данные без учета полового диморфизма (соотношение самцов и самок в их выборке 10: 13). Вместе с тем, согласно аналогичным материалам с территории Украины (Некрасова и др., 2001) на изменчивость параметра I_n (Ix) влияет пол (у самок озерных лягушек он равен $40,0 \pm 0,98$, у самцов $45,2 \pm 1,35$). Эти материалы, таким образом, могут свидетельствовать или о сомнительной ценности данного параметра, или о необходимости специального изучения-обоснования его применения для диагностики трех таксонов (точнее клептона *esculentus*) зеленых лягушек.

Изучение изменчивости озерных лягушек на территории Татарстана (Россия) показало (Ганеев, 1981), что длина их тела в среднем равна $87,3 \pm 0,9$ мм ($90,61 \pm 1,1$ у самок и $82,1 \pm 0,9$ мм у самцов).

В соседнем с Украиной Центрально-Черноземном районе России (Белгородская, Курская, Воронежская, Липецкая и Тамбовская обл.) изучение внешней морфологии 57 особей озерной лягушки показало (Lada *et al.*, 1995), что средние показатели 5 индексов характеризуются величинами $1,96 \pm 0,012$ (L. / T.), $19,99 \pm 0,237$ (L. / L. t. ci.), $0,96 \pm 0,004$ (F. / T.), $10,19 \pm 0,123$ (T. / L. t. ci.), $2,88 \pm 0,037$ (D. p. / L. t. ci.). Этими же авторами приведены показатели размеров туловища в 7 амплексусных парах самцов и самок (в среднем $88,1 \pm 3,0$ и $97,9 \pm 3,2$ соответственно).

В западных участках ареала (Нидерланды, Польша и Румыния) пороговые значения индекса T./C. int. *P. ridibundus* достигают 8,5–9,5 (Pagano *et al.*, 1995).

Из работ по изучению изменчивости внешнеморфологических признаков *P. ridibundus* в связи с высотной зональностью стоит отметить исследования в Армении и Киргизии. Так, сравнение длины тела озерных лягушек в Армении на высотах 850 м (41 самка, 82 самца), 1900 м (78 самок, 64 самца) и 2500 м (44 самок, 32 самца) показали, что размеры самок и самцов соответственно равны $79,39 \pm 1,62$ и $73,24 \pm 1,65$, $92,2 \pm 0,98$ и $86,85 \pm 0,66$, $109,37 \pm 1,61$ и $95,17$ мм (Мелкумян, Писанец, 1987). Примерно такие же результаты показало сравнение изменчивости длины тела этих животных в аналогичном исследовании в Киргизии (Токтосунов, 1984).

Изучение специфики наследования спинной полосы у *P. ridibundus* (Berger *et al.*, 1982) дало основание для вывода о том, что наличие полосы контролируется доминантным аллелем, а отсутствие — рецессивным состоянием гена.

Исследование 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 брюшной стороны тела отсутствовала более чем у 96% особей, а из степной зоны — у 64–65% (Сурядная, 2002), хотя известно, что для большинства озерных лягушек характерен мраморно-пятнистый рисунок брюха (Боркин, 1998; Кузьмин, 1999).

По данным другого исследования (Малих, 2004), в Одесской области 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 четырех 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 брюшной стороне тела (20,5% против 14,7%). В пятнистости спинной стороны половой диморфизм не выражен: этот признак присущ 94% самцов и 99% самок (Коцержинская, 2001).

Анализ 113 лягушек из окрестностей Киева (Некрасова, 2002), свидетельствовал о том, что для большинства *P. ridibundus* (86,4%) характерна зеленая или зелено-коричневая фоновая окраска спинной стороны 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% соответствен-

но). В этой же работе показано, что из проанализированных *P. ridibundus* более 95% характеризовались пигментацией горла и брюха и наличием на передних конечностях 3 и примерно 10 полос на задних конечностях.

Обращает на себя внимание исследование озерных лягушек на территории Краснодарского края России и в Абхазии (Песков, 1981). Так, здесь обнаружено специфическое проявление корреляции окраски брюшной стороны тела с возрастом. Среди взрослых животных (длина тела более 61 мм) краснодарской популяции численность темноокрашенных (наличие разных вариантов пигментации горла, брюха и бедер) составляла 40,6%, а среди молодых (длина тела менее 60 мм) — только 5,3%, т. е. коэффициент корреляции r достигал 0,75 ($p < 0,001$). Вместе с тем, в другой выборке (ст. Иркилевская) связь окраски брюшной стороны тела с возрастом отсутствовала. Особо следует подчеркнуть сезонную изменчивость частоты встречаемости этого признака, что проявлялось в обеих выборках. Так, в выборке из окр. Краснодара весной частота светлоокрашенных составляла 44,1%, темноокрашенных 19,3% (в окр. ст. Иркилевская 44,4 и 9,5% соответственно), осенью в первой выборке светлоокрашенных отмечено 9,6% против 38,1% темноокрашенных (в окр. ст. Иркилевская 13,9 против 23,4 % соответственно). Более того, отмечена большая частота встречаемости полосатых лягушек весной (49,0%), по сравнению с осенью (26,0%).

В более северных частях ареала на территории России (Липецкая обл.) во время учета на берегу р. Дон среди примерно 170 особей *P. ridibundus* не обнаружены озерные лягушки с пятнистостью спинной стороны (Статкевич, 2001).

Еще далее на северо-восток (г. Свердловск, ныне г. Екатеринбург) результаты подобной работы показали, что среди сеголеток частота встречаемости лягушек без медиальной полосы составляла 56,6%, а среди взрослых отсутствовала полностью (Вершинин, 1981).

По материалам исследований на территории Татарстана частота встречаемости полосатых особей не зависит от пола и варьирует в пределах 65–70% (Ганеев, 1981). Интересно, что здесь частота встречаемости полосатых особей с увеличением размеров уменьшается с 80 до 50%.

В интродуцированной в 1969 г. на Среднем Урале (Свердловская обл.) популяции озерной лягушки в 1976 г. морфа *striata* (развитие медиальной полосы) составляла 66%, а в 1981 г. — 35,1% (Топоркова, 1985). Особый интерес вызывает указание автора на то,

что в условиях эксперимента у сеголетков, выращенных при повышенных температурах, частота встречаемости этого признака возрастает с 15,9% до 29,8%.

Сравнение специфики рисунка самцов и самок озерных лягушек двух изолированных поволжских популяций (Волгоградская обл.) показало преобладание численности особей с развитой спинной полосой (Городничева и др., 1990). Так, частота встречаемости в одной популяции полосатых самцов и самок составляла соответственно 74,9–71,1 %, в другой 68,2–71,4 %% (различия по полу не достоверны в обеих выборках). Сравнение численности животных с окрашенным горлом и брюхом показало, что в первой популяции частота самцов и самок с этими признаками практически не отличались (57,4 и 57,0 соответственно), во второй различия составляли около 12% (самцы 75,9 %, самки—64,3 %).

Изучение аномалий в строении конечностей у озерных лягушек в индустриальных районах Днепропетровской области позволило установить (Flax, Borikin, 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 асимметрического 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 *P. ridibundus* в зонах с разной степенью антропогенной нагрузки (в городской черте Казани и за ее пределами) средняя частота асимметрического 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 области (Чубинишвили, 1998б), 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 в Казахстане (Семипалатинская обл.), размеры тела особей из загрязненных прудов превышают таковые у лягушек из незагрязненных водоемов на 5%, а масса — на 12%, индекс L. с. / L. — 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).

Анализ кариотида *P. ridibundus* на территории Украины подтвердил более ранние данные о том, что их диплоидный набор включает 26 хромосом ($2n = 26$, $NF = 58$) и отличается от других видов этой группы некоторыми особенностями морфологии хромосом (значения центромерного индекса); на обоих хромосомах 9-й пары локализованы вторичные перетяжки (Сурядная, 2003).

Изучение кариотида озерной лягушки с территории восточной части Германии (Günter, 1970), также показало наличие 26 хромосом ($2n = 26$, $NF = 58$). Автор отмечает наличие вторичных перетяжек на 10-й паре хромосом. Отличия в локализации вторичных перетяжек по сравнению с данными других авторов (Сурядная, 2003) обусловлены, вероятно, сходством в размерах и морфологии хромосом 6–11 пар.

Изучение хромосомных наборов озерных лягушек с территории Кабардино-Балкарии (Нальчик), Грузии (Поти) и Украины (Львов) соответствовали данным из других частей ареала о диплоидном наборе и числе плеч: $2n = 26$, $NF = 52$. Отмечены вторичные перетяжки на 11-й паре и, кроме того, указано на тенденцию других хромосом образовывать вторичные перетяжки (Иванов и др., 1973).

Проведенное позже изучение этого вида с территории Московской области России не показало принципиальных отличий от вышеупомянутых данных (Александровская, 1976).

Еще одно кариологическое исследование *P. ridibundus* с территории восточной Германии показало наличие диплоидного набора в 26 двуплечих хромосом с вторичными перетяжками на 10-й паре (Koref-Santibanez, 1979).

Особый интерес вызывает исследование метафазных хромосом и хромосом типа ламповых щеток с помощью С-окрашивания (Вусси

et al., 1990). Озерные лягушки отличаются от других членов группы четко различимыми темными гранулами и флуоресцентным эффектом в районе центромер. Специфичность также проявляется в особенностях центромер, количестве и локализации гигантских петель, а также в частоте хиазм.

Интерес вызывает обнаружение у одних и тех же особей отличий в числе 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 числом хромосом (материалы исследования требуют уточнения и их интерпретации).

Количество ядерной ДНК *P. ridibundus* из Одесской области 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 количество ядерной ДНК у озерных лягушек варьировала в пределах $1,51 - 1,55$ условных единиц (сравнивали с *Rana temporaria*). По материалам электронной базы данных (Animal genome size database <http://www.genomesize.com/amphibians.htm>) гаплоидный размер генома *P. ridibundus* составляет от 5,51 до 8,10 пг (измеряли красные кровяные тельца крови, в качестве стандарта использовали клетки *Rana pipiens*, *R. temporaria*, *Xenopus laevis* или *Homo sapiens* — MacCulloch *et al.*, 1996; Rasch, Hennen, 1979; Vinogradov, 1998a).

Исследование биохимической изменчивости популяций озерной лягушки право- и левобережной 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 $H_o = 0,05 - 0,087$.

Биоакустический анализ брачных криков зеленых лягушек с территории бывшей Югославии (Schneider *et al.*, 1988), позволил авторам установить видоспецифичность этого показателя у

представителей всех таксонов этой группы (*P. ridibundus*, *P. lessonae*, *P. esculentus*). При сравнении брачных криков (длительность, частота, число импульсов) озерной лягушки с представителями других таксонов этого комплекса (Франция) оказалось, что *P. ridibundus* отличается от двух последних представителей, которые на дендрограмме показывают большую близость между собою, чем с озерной лягушкой (Lode, 2001).

Изучение изменчивости данного показателя у этих животных на территории Израиля (Nevo *et al.*, 1983), показало его зависимость от температуры окружающей среды. Другим фактором влияющим на специфику этого показателя являются размеры животного.

Согласно другого исследования, выполненного на территории бывшей Югославии (Schneider *et al.*, 1988), для большинства параметров брачных криков *P. ridibundus* также свойственна зависимость от температуры, за исключением влияния последней на групповые импульсы (они в среднем составляют 3,55).

Места обитания и численность. Спектр биотопов, которые занимает озерная лягушка, достаточно обширен и включает места, которые обязательно характеризуются наличием постоянных пресных водоемов: берега рек, озер, прудов, стариц, дренажные каналы, водоемы-отстойники и пр. (рис.93). На юге Украины (Присивашье, северо-восточная часть степного Крыма и Керченского полуострова) озерные лягушки могут занимать водоемы с повышенной жесткостью и соленостью.

Озерная лягушка — вид, который в местах своего обитания характеризуется достаточно высокой и стабильной численностью. Так, по материалам маршрутных учетов в Закарпатье их численность здесь составляла 15–45 экз. на 100 м маршрута (Щербак, Щербань, 1980). При расчете числа особей на показатели площади этими же авторами отмечаются 1 экз. на $0,3 - 2$ м² площади водоема и подчеркивается, что в Прикарпатье численность этого вида несколько меньше и колеблется в пределах 1 экз. на $7,5 - 40,0$ м².

На территории Крыма численность *P. ridibundus* в разных участках колеблется существенно от единичных экземпляров на 1 км маршрута до нескольких десятков или даже сотен (Щербак, 1966).

При учете численности *P. ridibundus* в Кривом Роге и его окрестностях (р. Ингул и р. Саксагань) было установлено, что количество озерных лягушек здесь на 10 м² берега достигает 30–50 экз., на канале Днепр—Кривой Рог до 50 экз., а в городских водоемах до 10–16 (Боченко, 1981).

Примерно такая же картина изменчивости численности взрослых животных этого вида наблюдается во многих других регионах Украины.

Материалы по учету числа отложенной икры и количественным показателям выживаемости в юго-восточных районах Украины (канал Днепр — Донбасс) показали, что на протяжении 1 км канала в начале 90-х годов инкубировалось свыше 82 млн. икринок (Аврамова, 1981). При этом, численность успешно закончивших метаморфоз головастиков составляет около 0,3 млн.

В общем можно отметить, что детальные исследования динамики численности озерных лягушек и факторов, обуславливающих ее изменчивость в разных биотопах как на территории Украины, так и за ее пределами, крайне ограничены. Однако, при этом данные свидетельствуют о существенной изменчивости численности этих животных в разных участках ареала и в разных биотопах.

Так, в устье Камы (до создания Куйбышевского водохранилища) отмечалось по 5–6 озерных лягушек (из них 1–2 самки) на 2–4 м² берега, в Ушинском рыбхозе Пестречинского р-на Татарстана—до 30 особей на 200 м² нерестового водоема (Гаранин, 1983). Этим же автором отмечается, что в общем на территории Волжско-Камского края России численность этих амфибий варьирует в пределах 0,1–28,0 экз., хотя непосредственно на реках и прудах она существенно больше и достигает 50,6–97,5 экз. на 100 м береговой полосы.

Судя по обзорным материалам С. Кузьмина (1999), численность *P. ridibundus* в южных регионах России около 170–1410 экз./км береговой линии, а в долине Амударьи в Туркменистане примерно 180–860 экз./км (Кузьмин, 1999).

Достаточно высока численность амфибий этого вида и в интродуцированных популяциях. Так, на Среднем Урале (Свердловская обл.) по берегам Верхнетагильского водохранилища насчитывали 1500 и 1380–1500 экз./км озерных лягушек в 1975 и 1982 гг. соответственно (интродуцированы из Краснодарского края; Топоркова, 1985).

Особенности биологии. Амфибии этого вида выходят с мест зимовок в зависимости от погодных условий весны каждого года, но чаще всего в марте — апреле. Более того, в теплые зимы на юге Украины (южный берег Крыма) озерные лягушки могут быть активны круглогодично (Щербак, 1966). Это же справедливо и для тех водоемов в более северных участках ареала, которые приурочены

к теплым водам накопителей электростанций, сбросным участкам очистных сооружений, артезианским скважинам, функционирующим круглогодично и пр.

Спаривание начинается вскоре после выхода с мест зимовки и обычно приходится на апрель (конец марта в теплые годы) и сезон нереста продолжается почти до конца июня-июля.

Особый интерес вызывают данные по двум интродуцированным популяциям на Среднем Урале (Свердловская обл.), в которых отмечалась разная продолжительность сроков икрометания. Так, в интродуцированной популяции Рефтинского водохранилища (из Одесской обл., Украина) икрометание начиналось в мае и длительность нереста составляла всего три недели. Озерные лягушки в Верхнетагильском водохранилище, взятые из краснодарских популяций юга России характеризовались продолжительностью нереста с конца апреля до середины июля (Иванова и др., 2001). При этом часть личинок не успевала закончить метаморфоз и зимовала на личиночной стадии, что приводило к изменчивости размеров сеголеток одной и той же генерации от 16,7 до 50,0 мм (n = 40). Некоторые авторы (Кузьмин, 1999) указывают на то, что икра откладывается на глубине не менее 0,4–1,5 м (утверждение нуждается в проверке).

При изучении крымских популяций этого вида установлено, что число икринок в одной кладке колеблется в пределах 5–10 тыс. (Щербак, 1966).

Изучение особенностей размножения *P. ridibundus* в Приднепровье (Днепропетровская обл.) позволило установить, что средняя абсолютная плодовитость этого вида составляет около 5400 (850–12400) икринок, а относительная 106 (40–280) икринок на 1 грамм веса тела самки (Бобылев, 1981).

Исследованиями озерной лягушки в южных участках ее ареала на территории России (Краснодарский край) показано, что число икринок в одной кладке зависит от размеров самки (Кубанцев и др., 1979). Так, самки с размерами тела в пределах 50,1–60 мм характеризовались величиной кладки в 1,1–4,2 тыс. икринок; 60,1–70,0 мм — от 3,0 до 5,3 тыс.; 70,1–80,0 мм—от 3,0 до 5,8 тыс.; 80,1–90 мм—от 4,1 до 8,8 тыс.; 90,1–100,0 мм—от 7,1 до 16,4 тыс. и свыше 100 мм—от 4,9 до 9,6 тыс. икринок. Численность вышедших из икринок личинок по данным этих авторов составляла 40,0–68,8%, а число прошедших метаморфоз 0,4–2,2% (по отношению к числу отложенной икры).

Подобное исследование, проведенное на этой же территории позже (Жукова и др., 1984) показало, что одна самка обычно откладывает около $4240 \pm 1072,5$ икринок (проанализировано 16 кладок). При этом выход личинок составляет около 31,8%. Что же касается численности личинок, прошедших метаморфоз, то она составляла около 20,8% (или 6,6% по отношению к количеству отложенной икры).

Результаты изучения этих амфибий на территории Украинских Карпат (Щербак, Щербань, 1980), свидетельствовали о том, что общие размеры личинок составляют 6–8 мм при выходе из яйца, а перед метаморфозом (наступает через 70–90 дней), около 65 мм. Головастики озерной лягушки из этого региона характеризуются величиной промежутка между глазами примерно в 2 раза большими, чем дистанция между ноздрями. Анальное отверстие расположено с правой стороны, жаберное — слева и направлено назад-вверх.

Длительность личиночного развития составляет около 80–90 дней, но существенно зависит от специфики условий водоема, в котором происходит развитие и, в первую очередь, от его температурного режима. Имеются упоминания о зимовке личинок этого вида на территории Крыма, основанные на встречах в природе головастиков в конце лета — осенью (Щербак, 1966). Этим же автором указывается наличие в коллекциях (Зоологический музей ННПМ Национальной академии наук Украины) серии личинок с весенними датами сборов (31 марта 1961 г., с. Зеленогорье). В связи с этим стоит упомянуть о том, что в 2004 году в коллекциях обнаружен еще один головастик из этого же района Крыма (окрестности Алушты), добытый 4 ноября 1961 г. на высоте около 800 м в окр. с. Лучистого.

В восточных частях ареала (Караганда, Казахстан) отмечен случай массового гигантизма личинок, которые достигали общих размеров около 150 мм (Aitbaeva *et al.*, 1991). Материалы исследования подобных случаев в западных частях ареала (Латвия) показали, что такие личинки могут характеризоваться развитием органов, присущим наземной стадии — легких и половой системы (Лусис, Цауне, 1984).

Материалы по сравнению соотношения полов среди взрослых озерных лягушек в крымских популяциях (Щербак, 1966) показали незначительное преобладание числа самок (59 против 41%).

Согласно результатам определения возраста *P. ridibundus* с территории Армении (Александровская, 1985) среди размно-

жающихся самок 6–9 (10)-летнего возраста около 20% достигают половой зрелости уже в 3 года, а 80% начинают размножение после 3-й (4-й) зимовки (самцы становятся половозрелыми в возрасте 2–4 лет).

Есть утверждение о том, что соотношение самцов и самок озерных лягушек на территории Волжско-Камского края (Россия) сразу после метаморфоза равно 1: 2 (Гаранин, 1983). По другим материалам исследований в этом же регионе (Татарстан), доля самок увеличивается в старших возрастных группах (т. е. с увеличением размеров особей) от 40 до 100% (Ганеев, 1981).

Судя по исследованиям в более северных частях ареала (Россия, Ивановская обл.), максимальный возраст *P. ridibundus* составляет 7–11 (12) лет, половой зрелости лягушки достигают в среднем в 4–5 лет, при этом средний возраст самок примерно на 0,7–1,4 года превышает возраст самцов (Lazareva *et al.*, 2003).

Среди интродуцированных на Среднем Урале (Свердловская обл.) озерных лягушек почти не встречались животные старше 6 лет, большую часть популяции (до 70%) составляли 3–4-летние особи (Топоркова, 1985).

Материалы по суточной активности в Украине ограничены утверждениями о круглосуточной активности *P. ridibundus* в Карпатах на протяжении весны — начала лета (Никитенко, 1959), а по другим наблюдениям — преобладанием активности днем с 12 до 15 час и в сумерках с 20 до 21 час (Щербак, Щербань, 1980). Согласно наблюдениям на территории Крыма озерные лягушки ранней весной и осенью активны здесь на протяжении дня, а летом — круглые сутки (Щербак, 1966).

Амфибии этого вида достаточно хорошо переносят высокие температуры и их неоднократно отмечали при температурах воздуха и воды около 30–35° и 25–28° соответственно. Пределы нижних температур воздуха около 2,5–10°, воды — примерно 8° (данные для крымских популяций Щербак, 1966).

В других источниках (Кузьмин, 1999) приведены иные показатели без указания конкретного региона (Средняя Азия?): верхние пределы температуры воздуха до 35–40° и воды около 30°, нижние — 10–18° воздуха и 5–17° воды.

На зимовку уходят обычно в октябре — ноябре, и эти сроки зависят от особенностей осени каждого года. По данным исследования во Львовской области (с. Комарно Городецкого р-на)

отмечена зимовка около 1500 озерных лягушек в пруду (на дне, в иле) площадью около 500 га (Кушнирук, 1964).

Изучение питания личинок озерных лягушек показало что, они питаются детритом, водорослями, высшими растениями и животными объектами, при этом разнообразии объектов с возрастом головастика возрастает, но бентосные объекты все равно продолжают составлять основу питания (Кузьмин, 1999).

В большинстве случаев *P. ridibundus* охотятся на берегах водоемов в пределах 1 метра или чуть более того от уреза воды. В спектре питания неоднократно отмечались и позвоночные (мальки рыб, ящерицы, птенцы околводных птиц и др.).

Анализ питания взрослых лягушек на Крымском полуострове (Щербак, 1966) показал, что чаще всего в их рационе встречаются насекомые: личинки двукрылых, пауки, жукелицы, муравьи, долгоносики, полужесткокрылые и др. (соответственно 22,3, 21,4, 18,1, 13,6, 11,7%). Спектр питания амфибий этого вида с территории Закарпатья (Щербак, Щербань, 1980) примерно сходен и здесь отмечены муравьи (49,3%), личинки двукрылых и листоедов (по 29%), жукелиц (20,3%), мертвоедов (17,4%).

Изучение питания в дельте Волги (Стрелков, 1964) показало, что озерные лягушки с середины июня перестают покидать водоемы и основой их питания в этот период становятся головастики своего вида, а позже — сеголетки (обнаружены в 80% желудков при анализе спектра питания 500 особей). Из других кормов обнаружены личинки и имаго стрекоз и крупных водяных жуков (23%), 11% моллюсков, 8% медведок и 5% мальков рыб. В некоторых местах (в узкой зоне у шлюза Ильмена), доля рыбы достигала 50% частоты встречаемости от других объектов питания, но после открытия шлюза и ухода мальков, последние исчезают и из пищевого спектра. Кроме этого, по материалам исследований в этом же регионе качественный состав объектов питания зависит от обилия отдельных видов (Маркузе, 1964). Так, в местах с высокой численностью медведок частота их встречаемости составляла 93%; в желудках лягушек, отловленных возле ульев, пчелы зарегистрированы почти со 100%-й частотой; в местах концентрации молоди сазана они также отмечены у 100% *P. ridibundus*. Вместе с тем важно подчеркнуть, что по материалам этого исследования относительная численность изъятых мальков рыб этими амфибиями (от их общего числа, выпущенных рыбхозом), составляла всего около 0,06–0,08% (по данным анализа желудков 1400 особей).

Среди прямых врагов взрослых озерных лягушек отмечены многие виды околводных рептилий, птиц и млекопитающих (Щербак, 1966). Более того, эти земноводные могут составлять основную часть питания отдельных видов позвоночных — ужей (*Natrix natrix*, *N. tessellata*), голенастых птиц (Ciconiiformes), норки (*Mustela*) и некоторых других.

Несмотря на то, что *P. ridibundus*, пожалуй, наиболее лабильный вид из амфибий отечественной фауны, среди основных факторов, оказывающих влияние на численность популяций, следует указать все же на антропогенный пресс. Одним из примеров может служить случай прорыва дамбы, ограждающей сброс вод Рыжовского сахарного завода в р. Синюху (приток р. Южный Буг) в 1985 г. (Гончаренко, 1989). Объем сбросных вод составил около 7000 куб. м и при этом температура воды повысилась до 42°, а показатель рН достиг уровня 7. Численность озерных лягушек после этого снизилась до 1–2 ос./100 м береговой линии (против 69–128 до сброса вод).

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение III — «виды животных, подлежащие охране»).

Прудовая лягушка — *Pelophylax lessonae* Camerano, 1882 [1881]

Описание. Лягушка небольших и средних размеров (по сравнению с другими видами зеленых лягушек Украины), длина ее туловища редко превышает 80 мм. Спинная сторона тела обычно ярко-зеленого, зеленого или коричневого цвета, часто развита продольная спинная полоса и пятнистость, брюшная сторона однотонно белой окраски. Встречаются особи без спинного рисунка и с мелкими пятнами в области горла или передней части брюха. Барабанные перепонки развиты хорошо, на нижней части ступни есть высокий пяточный бугор, имеются плавательные перепонки. Задние конечности относительно короткие и, если бедренные части расположить перпендикулярно продольной оси тела, то голеностопные сочленения обычно не заходят друг за друга. По бокам головы часто имеются полосы, которые начинаются от кончика морды и проходят через область ноздрей, глаз, а иногда и барабанных перепон (рис. 95, 96).

У самцов на первых двух-трех внутренних пальцах передних конечностей развиты темно-коричневые брачные мозоли, а на обеих боковых сторонах головы есть пара внешних звуковых резонаторов белого цвета. У них же в сезон размножения туловище может



Рис. 95. Прудовая лягушка — *Pelophylax lessonae* Camerano, 1882.

ae является не интродуцированным, а аборигенным видом Англии (Buckley *et al.*, 2003). Интродуцирована в южной Норвегии (Orizaola, Lauria, 2005). На юге граница частично совпадает с лесной (и лесостепной) зоной и ограничена севером Италии, северными предгорьями Альп и Балканами, севером Румынии, центрально-южными регионами Украины.

Ранее считалось, что прудовая лягушка является подвидом съедобной лягушки *P. esculentus* (*P. esculentus lessonae*) и последняя встречается в пределах большей части Украины, а *P. esculentus esculentus* обитает в низовьях Дуная (Пашенко, 1955) и в Закарпатье (Тарашук, 1959). Предполагалось, что морфологически оба подвида различаются отношением $L. t. ci. / D. h.$ (у первых 0,8–2,3, у вторых 1,7–2,8) и некоторыми другими показателями. Последующие исследования, включая экспериментальные данные, как уже говорилось, подтвердили видовую самостоятельность прудовой лягушки, которая вместе с озерной лягушкой является одним из родительских видов таксона гибридогенного происхождения *P. esculentus*, и все они входят в род *Pelophylax*.

В связи с этим многие материалы по морфологии и биологии зеленых лягушек, опубликованные ранее, требуют учета этих обстоятельств, так как изложенные в них сведения могут касаться этого комплекса в целом, т. е. *P. ridibundus*, *P. lessonae* и *P. esculentus*.

быть с желтоватым оттенком.

Распространена от западной части Франции до Поволжья на востоке (переходит на левый берег Волги). Северная граница в Западной Европе проходит через Голландию, южную Швецию, далее через северо-запад России (Ленинградская, Новгородская обл.), Башкирию и Татарстан (Боркин, 1998). Базируясь на исторических записях, музейных экспонатах и современных зоогеографических исследованиях предполагается, что *P. lessonae*

По современным представлениям *P. lessonae* считается монотипическим видом. Ее отделение от общего предка с озерной лягушкой судя по данным иммунологического исследования произошло около 12×10^6 лет тому назад (Uzzel, 1982).

В Украине известна из нижнего плейстоцена-голоцена среднего течения р. Днепр (Ратников, 2002).

Распространение и изменчивость. Прудовая лягушка встречается на большей части Украины (рис. 97), распространение на юге связано с границей лесостепной зоны. Обитание этих амфибий в степной части Украины, обусловлено наличием, скорее всего, интразональных форм ландшафта (дельта Дуная, устье Днепра). В пределах Украины высотное распространение (Карпаты) ограничено уровнем до 600 м (Шербак, Шербань, 1980), но в других участках ареала прудовую лягушку иногда находили на высоте до 1550 м (Günther, 1997).

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков *P. lessonae* в пределах Украины ограничены. При этом следует подчеркнуть, что с учетом новых сведений по диагностике,



Рис. 96. Биотоп прудовой лягушки (Киевская обл., окр. Чернобыля)

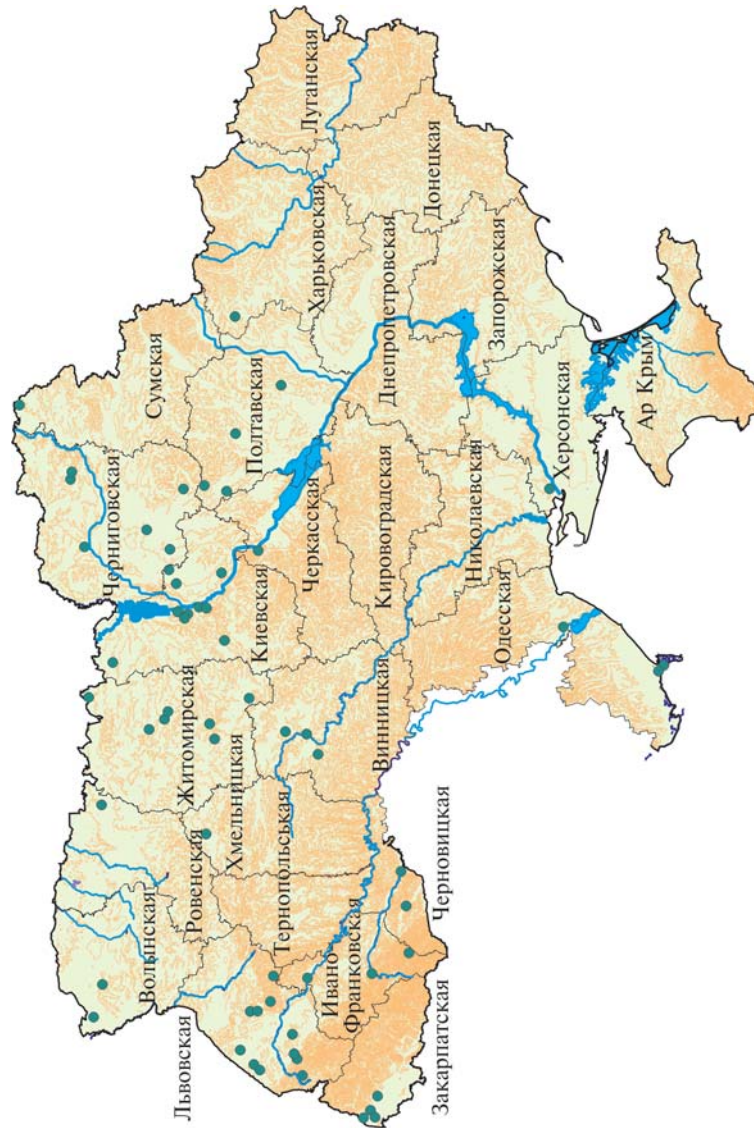


Рис. 97. Распространение прудовой лягушки в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ НАНУ)

распространению, популяционным структурам в комплексе зеленых лягушек и пр., результаты более ранних исследований в этой группе нуждаются в перепроверке и уточнении, так как в действительности они могут характеризовать другие таксоны этой группы.

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 работ по изучению изменчивости *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 (F. / T. 1,06 и 1,05, L. / T. 2,31 и 2,3, D. p. / L. t. ci. 1,86 и 1,84, T. / L. t. ci. 6,13 и 6,09, L. / L. t. ci. 14,15 и 14,03 у самок и самцов соответственно). На востоке ареала (Удмуртия, Россия) некоторые из этих показателей составляли: D. p. / L. t. ci. — 1,59, L. / T. — 2,18, T. / L. t. ci. — 5,81 и L. / L. t. ci. — 12,70 (Борисовский и др., 2000).

Последние исследования изменчивости зеленых лягушек западных популяций показали, что индекс T. / L. t. ci. варьирует в зависимости от географического региона (Pagano, Joly, 1999) и его величина у прудовых лягушек из Нидерландов менее 6, у *R. lessonae* из Румынии, Польши и Германии — менее 7, из 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 *P. lessonae* отсутствовала) обнаружено удвоение первого пальца на задних конечностях (0–7,6%), в 3-й зоне — кроме этой 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, хотя отмечено также и развитие 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). Большинство признаков (общий фон тела, дорсальные пятна, спинная полоса, пятна-полосы на конечностях, пигментация брюшной стороны) свидетельствовали об определенных различиях между *P. lessonae*, *P. ridibundus* и *P. esculentus*. 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 *P. lessonae* и *P. ridibundus*.

Более раннее изучение изменчивости светлой спинной полосы у прудовых лягушек в России (Ленинградская обл., Луга) показало, что этот признак развит у более половины особей (Боркин, Тихенко, 1979). Однако его частота в разных возрастных группах имеет тенденцию к уменьшению от 71% у животных, только что прошедших метаморфоз, до 55% у пятилетних. Это же отмечается и в изменчивости частоты встречаемости животных со спинными пятнами. У только что прошедших метаморфоз доля особей без полосы и пятен составляет 29%, после первой зимовки она падает до 4%, а затем увеличивается (14%, 32%, 24%, 45% на 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 из 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 (Koref-Santibanez, 1979). Исследователем также отмечается наличие вторичных перетяжек, но на гомологах 10-й пары. Изучение прудовых лягушек из Швеции (Ebendal, 1979) не показало особой специфики в общей морфологии хромосом и в их количестве.

Измерение количества ядерной ДНК *P. lessonae* из окрестностей Киева и из Мукачево (Mazin, Borkin, 1979), показало, что она у них составляет $14,1 \pm 0,4$ пг. Величина генома (условные единицы, сравнивали с *R. temporaria*) у прудовых лягушек на северной границе своего ареала в Восточной Европе составила 1,27–1,31 (Borisovskiy *et al.*, 2003).

Изучение изменчивости (CV%) этого показателя у *P. lessonae* из черновыльской зоны Украины и Белоруссии не выявило статистически значимого увеличения коэффициента вариации у них по сравнению с контролем из Ленинградской области (Розанов и др., 1990).

Отдельную проблему составляют сложности в выяснении относительной численности каждого из представителей среди смешанных популяций *P. lessonae*, *P. ridibundus* и *P. esculentus*. 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).

Изучение брачных криков прудовых лягушек в западной Германии (окр. Бонна) показали, что на их активность влияют температура, осадки, освещенность и сезон размножения (Radwan, Schneider, 1988). Одним из лимитирующих факторов является температура воды, нижний предел которой составляет 14°. Утверждается, что самцы прудовой лягушки характеризуются четырьмя типами криков — брачного, двух видов территориального и крика освобождения (и двух вариантов промежуточного). Увеличение температуры воды уменьшает длительность крика, интервал между ними и длительность групповых импульсов. Одним из других ведущих факторов изменения этих параметров являются размеры самцов — большие размеры связаны положительной зависимостью с уменьшением числа пульсов в группе и с разницей в частоте крика.

Сравнение основных параметров брачных криков лягушек этого таксона из более южных регионов (Югославия) показало, что они практически не отличаются при температуре в 20° и их структура представлена 29 групповыми импульсами, повторяющимися на уровне 24 герц (Schneider *et al.*, 1988).

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 *P. lessonae* предпочитают брачные крики самцов своего вида крикам самцов съедобной лягушки. Если самкам прудовой и съедобной лягушек предлагали выбор из брачных криков самцов *P. lessonae* и *P. esculentus*, 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.

Места обитания и численность. В выборе биотопов прудовая лягушка предпочитает слабопроточные или стоячие мелководные водоемы лесной и лесостепной зон на высотах до 600–1550 м (рис. 96). Есть указания на то, что кислотность таких водоемов колеблется в пределах рН = 5,8–7,4.

Специальные исследования численности этих амфибий в разных биотопах и в разных регионах Украины крайне ограничены, за исключением, пожалуй, карпатского региона. Так, по материалам 1980-х годов численность прудовых лягушек на 100 м береговой линии ирригационных каналов или рыбоводных прудах в Закарпатской области составляли 25–98 особей (Щербак, Щербань, 1980). В Прикарпатье этими же авторами отмечена 1 особь на 5,6–100 м² в зависимости от специфики биотопа.

Некоторые обзорные работы содержат сведения о том, что численность взрослых лягушек этого вида в восточных участках их ареала может составлять 1 особь на 3–8 м², а сеголеток в первые дни после метаморфоза — до 5–10 ос. на 1 м² (Кузьмин, 1999).

Особенности биологии. Весной появляется в апреле в зависимости от весенних температур (региона обитания). Имеются сведения о том, что температура воды при этом должна быть не ниже 8°, а почвы 1° (Гаранин, 1983; Кузьмин, 1999). По материалам исследования этого вида в Австрии (Tunper, 1994), обнаружен уникальный случай, когда послезимовочные миграции этого вида на места нереста могут достигать расстояния в 15 км.

Нерест начинается примерно через 2–3 недели после выхода из мест зимовок и начало размножения в Закарпатье приходится на вторую половину апреля — май; сезон нереста здесь продолжается примерно до середины июня. Во время нереста самцы способны охранять свои индивидуальные участки (Кузьмин, 1999).

Средняя численность икринок у *P. lessonae* в Закарпатье составляет около 2470 штук, а их диаметр 1,4–1,8 мм.

Выход личинок из икры происходит через 4–12 дней (Боркин, 1998), что в определенной степени обусловлено температурой воды. Это также определяет длительность срока до метаморфоза, который начинается примерно через 60 дней. Размеры сеголеток сразу после метаморфоза около или немногим более 20 мм. Половое созревание наступает в возрасте 2–3 года.

Специальные исследования по выяснению специфики суточной активности прудовых лягушек Украины ограничиваются информацией по Карпатам. Так, наблюдения, проведенные в окрестностях Ужгорода в мае 1975 г., показали, что активность животных этого вида усиливается от утренних часов до послеобеденного периода, затем снижается к 18 часам и вновь возрастает к 20–22 часам (Щербак, Щербань, 1980). Другие авторы (Кузьмин, 1999) также подтверждают, что для прудовых лягушек в сезон нереста характерна двухфазовая активность: с 12 до 16 часов днем и с 20 до 22 часов вечером (но см. Боркин, Тихенко, 1979).

Материалы по численному соотношению полов в популяциях Украины свидетельствуют о преобладании самцов (65% в выборке из 75 особей из Закарпатья — Щербак, Щербань, 1980).

Изучение возрастного состава популяций прудовой лягушки (Боркин, Тихенко, 1979) за пределами Украины показало, что в северных участках распространения максимальный возраст этих животных составлял около 6 лет (в более восточных участках ареала в Волжско-Камском заповеднике 12 лет). Здесь же (Россия, Ленинградская обл., г. Луга) возрастная структура характеризовалась преобладанием лягушек в возрасте 1 года (37,8%); численность *P. lessonae* в возрасте 2 лет составляла 13,4%, 3 лет — 23,9%, 4 лет — 18,2%, 5 лет — 5,7% и 6 лет — только 1%. Таким образом, большая часть популяции представлена животными в возрасте 1–4 года.

Судя по материалам исследования этой популяции, самцы становятся половозрелыми уже после первой зимовки с достижением размеров тела в 43,3–49,7 мм, но все же большая часть генерации начинает участвовать в размножении после 2-й зимовки. Численность самцов вначале превышает количество самок в 2,5 раза (после первой зимовки), а затем постепенно падает и к 5–6-летнему возрасту соотношение полов примерно выравнивается.

В Волжско-Камском крае (Поволжье, Россия) численность сеголеток составляла более 83% от общей численности популяции (Гаранин, 1983), но эти отличия, по сравнению с ранее приве-

денными данными, могут быть обусловлены разными методами учета.

Исследования более 160 экземпляров прудовых лягушек из Ивановской области России показало (Lazageva, 2003), что средний возраст половозрелых самок на 0,7–1 год превышает возраст самцов, а максимальный возраст составляет 7 лет, при средних сроках наступления половой зрелости в 3–4 года.

Личинки питаются в основном водорослями (Кузьмин, 1999), а в составе питания взрослых преобладают насекомые, которым чаще всего присуща дневная активность. Судя по анализу состава желудков 25 особей из Закарпатья предпочтение отдается двукрылым (около 20% встречаемости), муравьям и долгоносикам (по 16%), жукелицам и наездникам (по 12%), а также другим насекомым: водомеркам, листоедам, колорадским жукам и пр. (Щербак, Щербань, 1980).

По материалам из других участков ареала в составе пищи также присутствуют моллюски, дождевые черви, ракообразные (Боркин, 1998). По сравнению с озерной лягушкой, доля позвоночных (и в первую очередь рыб), существенно ниже.

Гибель на водной стадии (личинок) часто связана с пересыханием водоемов.

Прудовыми лягушками питаются практически все околородные виды рептилий, птиц и млекопитающих, а у отдельных видов позвоночных — ужей (*Natrix natrix*, *N. tessellata*), голенастых птиц (*Ciconiiformes*), норки (*Mustela*) и некоторых других, они могут составлять основную часть питания.

По сравнению с другим близким видом водных лягушек (*P. ridibundus*), прудовые лягушки не такой лабильный вид и среди основных факторов, оказывающих влияние на численность популяций следует отметить все же антропогенный пресс. Имеются сведения, что прудовые лягушки составляют около 65% среди земноводных, заготавливаемых с медицинской и учебно-методической целью (Щербак, Щербань, 1980).

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение III — «виды животных, подлежащие охране»).

Съедобная лягушка — *Pelophylax esculentus* Linnaeus, 1758

Описание. Лягушки гибридогенного таксона, по своему внешнему виду сходны с родительскими видами: *P. ridibundus* и *P. lessonae*. Это амфибии средних размеров, длина их туловища может достигать примерно 90 мм. В окраске спинной стороны тела обычны зеленые тона, хотя у части особей в популяции могут преобладать коричневые оттенки. Рисунок обычно представлен разными сочетаниями спинной полосы и пятен. Брюшная сторона, как правило, имеет незначительную мелкопятнистость, которая образует «мраморную» раскраску брюха и горла. От переднего края морды часто тянется узкая темная полоска, проходящая через ноздри, глаза и далее (часто в нечетко выраженном виде) через барабанную перепонку. На передних и задних конечностях могут присутствовать темные поперечные пятна-полосы (рис. 98, 99).

Задние конечности умеренной длины (короче, чем у озерной лягушки, но длиннее, чем у прудовой) и если их расположить перпендикулярно продольной оси, то голеностопные сочленения обычно слегка заходят друг за друга. Пяточный бугор несколько крупнее (выше) чем у *P. ridibundus*, но мельче (ниже), чем у *P. lessonae*.

Для самцов съедобной лягушки, так же как и для большинства бесхвостых земноводных, характерно развитие на первых пальцах передних конечностей темно-коричневых брачных мозолей. Кроме этого, у них имеются парные резонаторы серого (грязно-белого) цвета.

Происхождение третьего таксона комплекса зеленых, или водных лягушек, как уже отмечалось, связано с гибридизационными процессами между двумя родительскими видами: озерной и прудовой лягушками. Очевидно, это обуславливает частичное совпадение контуров ареала этого вида с ареалом прудовой лягушки в европейской части ее распространения, хотя на западе представители этой группы достигают Испании, на севере захватывают почти всю северную часть побережья Европы (интродуцирована в Ан-



Рис. 98. Съедобная лягушка — *Pelophylax esculentus* Linnaeus, 1758



Рис. 99. Биотоп съедобной лягушки (Киевская обл., Бориспольский р-н)

глии), на востоке доходят до среднего и верхнего течения Волги, на юге — до Австрии, северной Болгарии, в Украине — до низовий Днепра и дельты Дуная.

Выяснение таксономического статуса съедобных лягушек связано с работами польского зоолога Л. Бергера (Berger, 1964), которым были рассмотрены данные по гибридизации и изменчивости внешнеморфологических признаков. Исследовались лягушки, традиционно относимые на то время к разным подвидам одного и того же вида: *R. esculentus esculentus* и *R. esculentus 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.). Как уже отмечалось, дальнейшее развитие таксономических исследований амфибий сформировало мнение о том, что озерная, прудовая и съедобная лягушки входят в род *Pelophylax* (Frost *et al.*, 2006).

Несмотря на то, что гибридогенный таксон обычно поддерживает свое существование путем скрещивания с одним из родительских видов, популяции, состоящие только из представителей *P. esculentus* (без озерной и прудовой лягушек) известны в Дании, Швеции, Германии, Польше, Нидерландах, Франции, Чехии, Словакии, России (см. Christiansen *et al.*, 2005).

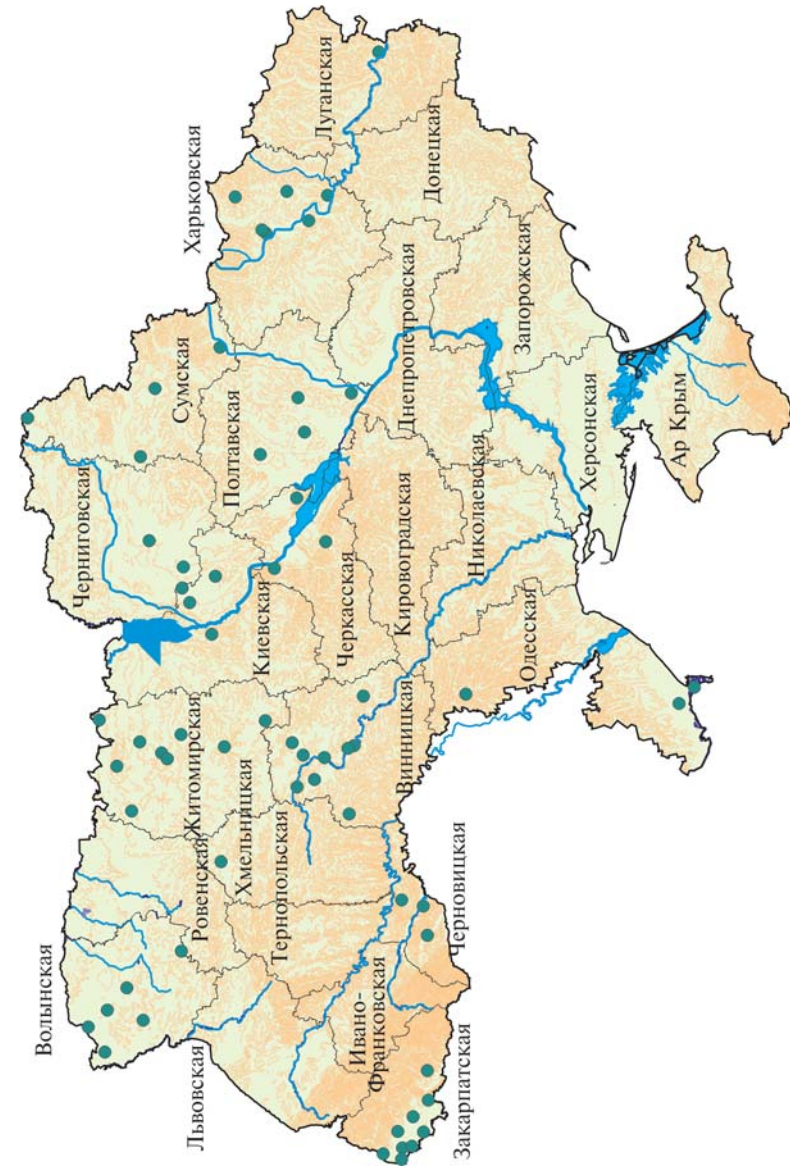


Рис. 100. Распространение съедобной лягушки в Украине (по материалам фондовых коллекций Зоологического музея ННПМ)

Возникновение гибридного таксона связывают, скорее всего, с последним (вюрмским) оледенением, что дает возможность оценить возраст этих амфибий в около 10 тыс. лет (Vorburger, 2001c).

Распространение и изменчивость. В Украине съедобная лягушка *P. esculentus* обитает на большей части территории, проникая на юг в степную зону по долинам крупных рек (рис. 100).

Материалы по изменчивости внешнеморфологических признаков *P. esculentus* в Украине 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 половозрелых животных ($L = 49,03 - 86,98$) варьируют в следующих пределах: $F / T = 1,02 - 1,13$, $L. c. / Lt. c. = 1,12 - 1,25$, $L. c. / L. o. = 3,91 - 5,25$, $L. o. / L. tym. = 1,28 - 1,43$, $L. c. / D. r. - o. = 2,78 - 3,16$, $Sp. ip. / D. r. - o. = 0,72 - 0,89$, $D. p. / D. r. - o. = 2,08 - 2,36$, $T. / D. r. - o. = 7,33 - 8,50$, $L. / T. = 2,06 - 2,32$, $L. / F. + T. = 25,92 - 39,58$.

Примерно такие же показатели свойственны и некоторым признакам (во всяком случае тем, которые использованы в обоих исследованиях) *P. esculentus* из Киевской и Черкасской областей: $F / T = 1,0$, $D. p. / L. t. ci. = 2,07$, $T. / L. t. ci. = 7,33$ (Некрасова, Морозов-Леонов, 2001).

Сравнение внешней морфологии и расположения семенников самцов *P. esculentus* с родительскими видами показало, что частота аномалий (всего 10 вариантов) их встречаемости достоверно выше у представителей гибридного 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 *P. esculentus* частично отличались от особей из Закарпатья: $F / T = 1,01$; $L. / T. = 2,07$; $T. / L. t. ci. = 7,10$; $D. p. / L. t. ci. = 1,98$ (Борисовский и др., 2000). Средние величины этих же 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).

Индексы $D. p. / L. t. ci.$ у *P. lessonae*, *P. esculentus* и *P. ridibundus* 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 (*P. lessonae*, *P. esculentus* и *P. ridibundus* соответственно). Примерно такая же картина отмечена (Ручин и др., 2005) и для лягушек этих таксонов мордовских популяций: самцы — средние значения $D. p. / L. t. ci.$ 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).

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 (*P. ridibundus* и *P. lessonae*). Например, последними авторами отмечалось, что изменчивость диагностического индекса $T. / L. t. ci.$ у *P. esculentus* во 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 гибридных 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 *P. esculentus*. Результаты работы позволили сделать заключение, что четкой корреляции между морфометрией лягушек *P. esculentus* и популяционными системами не существует. Однако *P. esculentus* 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 *P. esculentus*, то между ними имеется высокое разнообразие.

Изучение особенностей окраски съедобных лягушек украинских популяций реже привлекало внимание батрахологов. Исследование 60 особей *P. esculentus* 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 гибридного происхождения к *P. ridibundus* или *P. lessonae* часто обусловлена тем признаком, который рассматривается.

В описании кариотипа съедобной лягушки из 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 *P. esculentus* за пределами Украины неоднократно становился предметом внимания батрахологов. Особый интерес представляют результаты анализа лягушек из Германии (Günther, 1970) — здесь было обнаружено 7 (из 24) особей с триплоидным набором хромосом ($3n = 36$). Еще одна особенность заключалась в меньшей частоте у *P. esculentus* вторичных перетяжек на 11-й (как и на некоторых других) паре гомологов по сравнению с *P. ridibundus* (Иванов и др., 1973).

Триплоидия была также подтверждена прямым изучением кариотипов и в другом исследовании лягушек в Центральной Европе (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 *P. ridibundus* и триплоидного самца *P. esculentus* (синтопические особи), а также диплоидной самки и триплоидного самца *P. esculentus* (аллтопические особи). В обоих случаях были получены триплоидные самцы *P. esculentus*. 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 гаметях *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 *P. esculentus*. Это стало возможным при использовании сравнительной морфометрии хромосом земноводных всех трех таксонов, который показал метацентрический характер гомологов 12-й пары *P. ridibundus*, субметацентрический *P. lessonae* и наличие в этой паре одного метацентрика и одного субметацентрика у *P. esculentus*.

Интерес вызывает работа по изучению хромосомной изменчивости этих животных из Латвии (Vorikin *et al.*, 1979), где в

окрестностях Риги отмечена находка тетраплоидного самца *P. esculentus* ($4n = 52$). 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 *P. esculentus* 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 *P. ridibundus*. Хромосомному набору съедобной лягушки было свойственно гетерозиготное состояние — такая полоса имела только на одном гомологе этой пары.

Другие работы, в которых использованы методы дифференциальной окраски (Vucci *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 *P. lessonae*. Еще одно исследование зеленых лягушек из экосистем долины Дуная к востоку и к югу от Братиславы позволило обнаружить триплоидных *P. esculentus* ($2n = 39$, NF = 78). Эти животные характеризовались наличием 13 хромосом озерной лягушки (четко определялись по флуоресцентным пятнам) и 26 гомологов *P. lessonae* (Tunner, Heppich-Tunner, 1992).

Выполненное в 1997 г. исследование 104 особей из Чехии (Šulová, 1997) также подтвердило наличие диагностического хромосомного маркера на 11-й паре: наличие у *P. lessonae*, отсутствие у *P. ridibundus* и гетерозиготное состояние у *P. esculentus*. 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 *P. ridibundus*, который затем воплотился в геноме гибридогенетической *P. esculentus*, что, таким образом, документирует интрогрессию на хромосомном уровне.

Изучение специфики мейоза представителей обычных таксонов и таксона гибридогенного происхождения показало существенные их отличия (Ogielska, 1991). Так, половая дифференциация гонад у

P. ridibundus и *P. lessonae* начинается уже на личиночной стадии (стадия 27–28 по Геснеру). Вместе с тем у личинок *P. esculentus*, 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 ядерной ДНК в эритроцитах представителей трех таксонов зеленых лягушек из России и Латвии показало, что по размеру генома *P. ridibundus* на 16% превосходит *P. lessonae* и на 8% — *P. esculentus* (Боркин и др., 1987). Более того, сравнение содержания ДНК в соматических (эритроциты) и половых (спермии) клетках позволило предположить премейотическую элиминацию у гибридогенной *P. esculentus* родительского генома *P. lessonae* и последующую дупликацию оставшегося генома *P. ridibundus*, что приводит к образованию гамет, содержащих гены только озерной лягушки (Виноградов и др., 1988). Детальное изучение методом проточной ДНК-цитометрии гибридов из восточной Германии и южной Белоруссии показало, что механизмы полуклонального наследования у триплоидов осуществляются проще, чем у диплоидов. Было также найдено, что у гибридов может происходить как «недо-», так и «переэлиминация» геномов. С учетом этого и передачи лишь одного генома от триплоидных родителей (гаплоидная сперма гибридных самцов), авторами было предложено именовать менделевский тип наследования у гибридов «мероклональным» (от греч. μέρος — часть), а не геми- или полуклональным (от греч. ήμι — половина), поскольку один геном от триплоидного набора меньше половины (Vinogradov *et al.*, 1990).

Позже тем же цитофотометрическим методом была выявлена спорадическая встречаемость самцов гибридогенного таксона, которые могут альтернативно передавать следующему поколению или геном *P. ridibundus*, или геном *P. lessonae* (Vinogradov *et al.*, 1991).

В связи с этим особый интерес вызывают одни из последних результатов изучения этой группы в Швейцарии (Vorburger, 2001a), которыми были подтверждены предыдущие данные (Berger, Günter, 1988) о том, что скрещивание гибридогенных *P. esculentus* все же может давать в своем потомстве жизнеспособных *P. ridibundus*. Ранее

считалось, что нежизнеспособность потомства в скрещивании родительских особей *P. esculentus* обусловлено накоплением вредных мутаций в клонально передаваемой части генома, однако это справедливо для гибридогенных лягушек одной популяции (Vorburger, 2001a). Если же в скрещивании будут участвовать родительские *P. esculentus* 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 *P. ridibundus*. Утверждалось, что выдвинутое теоретическое обоснование подтверждено практическими результатами (Vorburger, 2001b), хотя позже достаточно высокая жизнеспособность потомства обнаружена и при скрещиваниях *P. esculentus* из одной выборки (Vorburger, Reyer, 2003).

Одним из последних исследований обнаружено, что количество ядерной ДНК *P. esculentus* 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 тетраплоидная особи этого таксона: геном первых варьировал в среднем пределах 21,77–22,93 пг, а второй составлял 29,58 пг. В численном отношении полиплоиды составляли 24% (из 467 особей 111 были триплоидами и 2 — тетраплоидами (Боркин и др., 2005). При этом одни триплоиды имели генотип из двух геномов прудовой лягушки и одного озерной (54,8%), другие — из двух геномов озерной и одного прудовой (41,5%). В распространении полиплоиды связаны со средним течением р. Северский Донец.

Интересно, что этот показатель (количество ядерной ДНК) у лягушек гибридогенного таксона в радиоактивно загрязненных после Чернобыльской катастрофы регионах (Vinogradov, Chubinishvili, 1999) на 4% меньше, чем у особей из незагрязненных районов. Этими же авторами установлено, что в отличие от *P. esculentus*, у животных родительского вида, *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 в Украине широко используются данные электрофореза белков. Проведенный анализ животных из дельты Дуная (Морозов-Леонов, Межжерин, 1995) показал, что обитающая здесь *P. esculentus* представлена только гибридами F₁. Хотя при образовании гамет у

представителей гибридогенного таксона обычно происходит элиминация генома одного из родителей, изучение трех популяций зеленых лягушек из окрестностей Киева позволило обнаружить гибриды F₂ (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993).

Особенности организации генома *P. esculentus* 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 — *P. ridibundus*, L — *P. lessonae* и E — *P. esculentus*.

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

На присутствие в биотопах румынской части дельты Дуная комплекса зеленых лягушек только из *P. ridibundus* и *P. esculentus* 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 *P. ridibundus* и *P. esculentus*, при этом было установлено, что последний таксон был представлен гибридами F₁.

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

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

Популяциям большей части Правобережной Лесостепи свойственны обоеполые *P. esculentus* со строгой элиминацией генома *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 — *P. esculentus* (Морозов-Леонов

и др., 2003). Интересно, что электрофоретический анализ показал, что ее генотип в связи со своим гибридным происхождением хотя и характеризовался наличием генов *P. ridibundus*, но эти гены не были присущи нынешним проанализированным озерным лягушкам из этого региона. Авторами выдвинуто предположение, что наиболее вероятный способ размножения *P. esculentus* может быть связан с партеногенезом, что позже не подтвердилось (Межжерин и др., 2005). Последние исследования этих авторов позволили сделать заключение о существовании в Украине 4 региональных групп в гибридогенном комплексе: 1) низовья Дуная, 2) равнинное Закарпатье, 3) большая часть Правобережной Лесостепи, Прикарпатье, Подолье и 4) Среднее Приднепровье. Для каждого из этих регионов характерны своя специфика генетической структуры зеленых лягушек и направленность генных потоков, а также плоидность *P. esculentus* (Межжерин и др., 2005).

Подобные исследования широко проводятся при изучении этой группы в других участках ареала за пределами Украины. Так, ее изучение на северо-востоке Польши (Schroer, 1996) показало обитание здесь «чистой» *P. lessonae*, «чистой» *P. esculentus* и «смешанной» *P. esculentus* — *P. lessonae*. Особый интерес вызывает сравнение нескольких способов диагностики таксонов этой группы. Автором показано, что наилучшие результаты дает использование на диаграммах двух пар индексов: T / L. t. ci. и D. h. / L. t. ci. Тем не менее, почти треть особей, которые были диагностированы как *P. lessonae*, фактически оказались триплоидными *P. esculentus*, как оказалось при определении объема содержания ядерной ДНК. Сравнение размеров эритроцитов дало следующие результаты: их средняя площадь у *P. lessonae* оказалась 322 ± 36,97, у диплоидных *P. esculentus* 353 ± 32,48 и у триплоидов 328 ± 33,37 усл. ед. (окраска по Фельгену).

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 (*P. ridibundus*, *P. lessonae*, *P. esculentus*), то такие различия в размерах эритроцитов были несущественными (Gubanyi, Korsos, 1992). В этом же регионе (пойменные участки Дуная) было показано распространение 2 или 3 типов популяционных систем. Первая: L—E—R и L—E (при этом авторы отмечают очень низкую численность самцов *P. esculentus*; Gubanyi, Creemers, 1993). Вторая: L—E в трех вариантах (обитание только

самок *P. esculentus* и *P. lessonae*; *P. lessonae* сосуществует с *P. esculentus* в одинаковом соотношении; представлены в основном *P. esculentus*, которые живут с несколькими особями *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 (Plötner *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 *P. esculentus* содержат геном *P. ridibundus*.

Последние исследования лягушек этого комплекса на Балканах (Borkin *et al.*, 2005) показали наличие здесь двух популяций *P. esculentus*, которые были представлены только самками.

Было также предпринято исследование *P. esculentus* 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 *P. esculentus*, 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 районах их распространения (Borkin *et al.*, 2002) показало существование 4–7 разных типов популяционных систем, при этом не обнаружены три редкие системы с однополюми гибридами: L + E самки, L + E самцы, R + E самки (Lada *et al.*, 1995).

Вызывает интерес одно из последних исследований, в котором протестирована гипотеза о том, что в размножающихся популяциях, состоящих только из *P. esculentus*, наряду с гибридными взрослыми особями, ежегодно возникают и не-гибриды, но они гибнут в течение личиночного развития (Christiansen *et al.*, 2005). Установлено, что генотипы гибридных особей были представлены тремя вариантами: первый — двумя геномами прудовой и одной озерной, второй — одним геномом прудовой и одной 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, что интродукция *P. ridibundus* в регионы с аборигенной *P. lessonae* впоследствии приводит к ее вытеснению с помощью генетического механизма (Vorburger, Reyer, 2003). Этот механизм представляет собою вытеснение аборигенных прудовых лягушек в результате первичной гибридизации озерной и прудовой лягушек (потомство представлено съедобной лягушкой), гибридогенеза, т. е. скрещивания *P. esculentus* с *P. ridibundus* (потомство представлено озерной лягушкой) и продуцирования жизнеспособного потомства в скрещиваниях *P. esculentus* (Vorburger, Reyer, 2003).

Регрессионный анализ сонограмм зеленых лягушек трех таксонов из бывшей Югославии (с учетом температуры сравнивали несколько

параметров: интервал между криками, его длительность, число пульсов в секунду и пр.) показал, что съедобные лягушки характеризуются промежуточным состоянием этих параметров по сравнению с родительскими видами *P. ridibundus* и *P. lessonae* (Schneider, Joermann, 1988).

Материалы другого экспериментального исследования свидетельствовали о том, что самки прудовой и съедобной лягушек предпочитают брачные крики самцов *P. lessonae* (Roesli *et al.*, 2000). Что же касается эволюционной интерпретации этих данных, то есть доказательства того, что основная часть параметров брачных криков *P. esculentus* демонстрирует в них наличие существенной части модификаций брачных криков *P. ridibundus* (Lode, 2001).

Места обитания и численность. В выборе мест обитания тяготеет к биотопам, более типичным для прудовой лягушки — прудам, старицам рек, мелководным каналам, небольшим озерам и пр. Водоемов в сплошных лесонасаждениях или крупных рек обычно избегает (рис. 99).

Материалы по численности *P. esculentus* до выяснения специфики таксономических взаимоотношений в группе характеризовали чаще всего озерную или прудовую лягушку, или же весь комплекс в целом. Однако даже после детального выяснения вопросов, связанных со спецификой этой группы, современная идентификация съедобной лягушки при полевых исследованиях, без их отлова и лабораторного изучения, представляет определенную трудность, и достоверность результатов часто зависит от квалификации исследователя и его опыта работы. В связи с этим далее приводятся сведения о численности в основном по частоте встречаемости *P. esculentus* в общей выборке зеленых лягушек после ее изъятия из природы.

Так, при изучении этой группы в Киевской области (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993) было установлено, что из 95 особей в одной популяции этого комплекса съедобные лягушки составляют 8,4 и 10,5%, из 77 животных другой — 14,3 и 18,2%, из 46 амфибий третьей — 45,7 и 15,2% (соответственно F₁ и F₂).

Анализ трех выборок этого комплекса (132 особи) из окрестностей Ужгорода (Закарпатская обл.) показал, что первые две были представлены исключительно гибридным таксоном, а в третьей из 7 животных 1 также относилось к *P. esculentus*, а 6 — к *P. ridibundus* (Морозов-Леонов и др., 2003).

На основании изучения электрофоретической подвижности белков 46 зеленых лягушек из окрестностей Луцка (Волинская обл.), установлено наличие в этой выборке около 24% *P. esculentus*

(остальные были представлены озерной лягушкой; Межжерин, Морозов-Леонов, 1996).

Изучение этого вопроса в украинской части дельты Дуная показало, что из 57 особей этого комплекса, взятых весной 1992 г. для анализа около 45% составляли съедобные лягушки, осенью 1994 г. из 33 лягушек — 15% (Межжерин *in.*, 1999). Судя по данным исследования по большей части территории Дунайского биосферного заповедника (диагностика по внешнеморфологическим материалам), наиболее многочисленными здесь являются съедобная и озерная лягушки (Котенко, 1999).

Данные исследования зеленых лягушек в разных регионах России показали (Vorikin *et al.*, 2002), что популяции с *P. esculentus* встречаются в них с частотой 5% (Ивановская обл.), 7% (Нижегородская обл.), 8% (Удмурдская республика) или же 21% (Центрально-Черноземный регион).

Изучение зеленых лягушек в Казани (Татарстан, Россия) свидетельствовало о том, что из 1287 особей 389 были представлены съедобными лягушками, остальные 618 и 280 — соответственно озерной и прудовой лягушками (Замалетдинов, 2003).

Анализ разнообразия зеленых лягушек в Венгрии показал, что в R—E популяционной системе (R + 3n E — самцы) из 111 особей 52 лягушек принадлежали к *P. esculentus* (50 триплоидных самцов, одна диплоидная самка и один диплоидный самец; остальные 32 самца и 27 самок — *P. ridibundus*).

Особенности биологии. Точные указания о начале сезона активности съедобных лягушек отсутствуют, однако они вряд ли сильно отличаются от этих сроков у родительских видов. Вероятнее всего, выход их с мест зимовок также обусловлен погодными условиями весны каждого года и приходится на конец марта — апрель. Немного позже начинается нерест, который обусловлен спецификой взаимоотношений с родительскими видами в этой группе и ее популяционной структурой. Нерест продолжается почти до конца июня — июля.

При двухлетнем изучении смешанной популяции из всех трех таксонов зеленых лягушек в Швейцарии (Abt, Reyer, 1997), было установлено, что формирование брачных пар (и откладывание икры) сопровождалось существенным отклонением от случайного. Так, спаривание внутри родительского вида *P. lessonae* было более частым или таким же, как и в комбинациях с участием лягушек других таксонов, чем можно было бы ожидать исходя из их численных соотношений.

В образовании брачных пар часто отмечались пары самцов съедобных лягушек с крупными самками *P. lessonae*, пары же между самками и самцами *P. esculentus* если и отмечались, то крайне редко. Таким образом, существует предположение о том, что частично репродуктивная изоляция в группе зеленых лягушек может обеспечиваться за счет межвидовых отличий в размерах тела (Кузьмин, 1999).

Сведения о характеристиках икры и личинок *P. esculentus* в большинстве работ, предшествующих описанию гибридогенного комплекса зеленых лягушек, также ограничены сложностями в идентификации этого таксона и, скорее все, могут также касаться головастиков озерной и/или прудовой лягушек. Наибольшего доверия заслуживают работы экспериментального характера, в которых родители личинок известны точно. Так, при изучении потомства от двух самок съедобной лягушки из Польши (Berger *et al.*, 1986) выяснилось, что отложенная икра формирует три размерных класса: мелкие икринки (диаметр 1,09–1,28 мм), средние (1,31–1,56 мм) и крупные (1,59–1,89 мм), которые в численном отношении составляли 1,1 и 2,1%, 97,3 и 97,7%, 0,6 и 1,2% соответственно. После хромосомного анализа личинок, которые вывелись из этой икры оказалось, что из мелких икринок 8 дали головастиков с диплоидным набором хромосом $2n = 26$, а две — триплоидов с $3n = 39$; все проанализированное потомство из 16 среднеразмерных икринок были диплоидами с $2n = 26$, а личинки из крупных икринок — триплоидами с $3n = 39$.

Изучение особенностей миграции взрослых животных группы (*P. esculentus*, *P. lessonae*, *P. ridibundus*) показало, что часть лягушек обычно мигрирует между соседними прудами, которые они занимают для нереста (Holenweg, Reyer, 1997). Так, из 2735 помеченных лягушек 3–10% мигрировали из одного водоема в другой в течение сезона активности и примерно такое же количество (2–12%) — между сезонами.

Данные по изучению особенностей зимовок свидетельствуют о том, что съедобные лягушки могут зимовать как в воде (при их совместном обитании с *P. ridibundus*), так и на суше (в случае сосуществования с *P. lessonae*). Особый интерес вызывает исследование специфики зимовки съедобных лягушек на озере Neusiedl в Австрии (Tunner, 1991, 1994). Так, здесь было помечено 742 взрослых особи этого таксона и установлено, что *P. esculentus* в выборе мест зимовки предпочитает озеро или окружающие его

канавы. Автором также указаны необычные находки вместе с *P. lessonae* на зимовке нескольких особей *P. esculentus* в 15 км от мест мечения.

Специальное исследование питания этого вида не проводилось, однако можно предположить, что по составу добычи *P. esculentus* вряд ли отличается от представителей других таксонов этого комплекса.

Сведения о специфике реакции на действие антропогенного фактора *P. esculentus* по сравнению с другими представителями этого комплекса крайне ограничены. Среди подобных исследований следует указать на работу по изучению влияния двух факторов (конкуренции и пересыхания водоемов) на головастиков прудовой и съедобной лягушек (Semlitsch, 1991). Показано, что личинки первых быстрее проходят метаморфоз в условиях постоянного уровня водоемов. Если же последние характеризуются тенденцией к пересыханию, то личинки *P. esculentus* имеют в таком случае преимущество. Преимущество головастиков съедобных лягушек также проявлялось в условиях их развития при повышенной плотности.

Вид внесен в списки конвенции об охране дикой фауны и флоры и естественной среды обитания в Европе (Берн, 1979; приложение III — «виды животных, подлежащие охране»).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Айала Ф., 1984. Введение в популяционную и эволюционную генетику. Пер. с англ. — Москва: Мир. — 232 с.
- Александровская Т. О., 1976. К систематике зеленых лягушек Московской области. — Зоол. журн. — 55(9): 1362–1367.
- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л., 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. — Москва: АБФ. — 576 с.
- Аннакулиева А., 1974. К вопросу размножения зеленой жабы в Туркмении. — Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол. наук. — 2: 82–84.
- Ануфриев В. М., Бобрецов Ф. В., 1966. Амфибии и рептилии. — С.-Петербург: Наука. — 130 с. (Фауна европейского Северо-Востока России. Амфибии и рептилии. Т. 4).
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. — Москва: Просвещение. — 415 с.
- Бескаравайный М. М., 1991. О новой находке обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768) в Крыму. — Вестн. зоологии. — 4: 77.
- Бешков В., Ангелова Б. А., 1981. Една необыкновенна размножителна миграция на планинска жаба (*Rana temporaria* L.). — Българска академия на науките. Bulgarian Academy of Sciences. — сер. Экология, Ecology. — 8: 34–42 (отдельный оттиск).
- Бобылев Ю. П., 1981. Система репродуктивных адаптаций бесхвостых амфибий Приднепровья. — Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 5-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ашхабад, 22–24 сентября 1981 г.). — Ленинград: Наука. — С. 18–19.
- Бобылев Ю. П., 1985. Репродуктивные особенности бесхвостых амфибий техногенных ландшафтов степного Приднепровья. — Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ташкент, 18–20 сентября 1985 г.). — Ленинград: Наука. — С. 30–31.

- Божанский А. Т., 1977. Распределение амфибий и рептилий в среднетаежных лесах Архангельской области и Карельской АССР. — Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 38–39.
- Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., 2000. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии. — Вестн. Удмурт. ун-та. — 5: 70–75.
- Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Р. и Розанов Ю. М., 2001. Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии. — Вестн. Удмурт. ун-та. — 5: 51–63.
- Боркин Л. Я., 1979. О некоторых находках обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Laurenti) на юго-востоке ареала. — В кн.: Экология и систематика амфибий и рептилий. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР — 89: 118–120.
- Боркин Л. Я., 1984. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 124: 55–88.
- Боркин Л. Я. 1984а. О гигантских головастиках озерной лягушки, *Rana ridibundus*, и находке обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus*, в Киргизии. — В кн.: Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 124: 140–141.
- Боркин Л. Я., 1998. Класс Амфибии, или Земноводные. — В кн. Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия России. — Москва: АБФ. — С. 19–174.
- Боркин Л. Я., 2001. Видообразование, гибридизация и полиплоидия у земноводных Палеарктики. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.). — Пушино; Москва. — С. 46–48.
- Боркин Л. Я., Даревский И. С., 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных. — Ж. общ. биологии — 41(4): 485–506.
- Боркин Л. Я., Тихенко Н. Д. б 1979. Некоторые аспекты морфологической изменчивости полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала. — В кн.: Экология и систематика амфибий и рептилий. — Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. — С. 18–54.

Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А., 1987. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии. — Докл. АН СССР. — 295(5): 1261–1264.

Боркин Л. Я., Кузьмин С. Л., 1988. Земноводные Монголии: видовые очерки. — В кн.: Земноводные и пресмыкающиеся МНР. Общие вопросы. Земноводные. — Москва: Наука. — С. 30–197.

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов Ю. М., Халтурин М. Д., 2001. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства. — Докл. Российск. акад. наук. — 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., 2005. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины. — В кн.: Матеріали Першої конференції Українського герпетологічного товариства (Київ, 10–12 жовтня 2005 р.) — Київ: Зоол. музей ННПМ НАН України. — С. 23–26.

Браунер А. А., 1906. Третье предварительное сообщение о пресмыкающихся и земноводных губерний Сувалковской, Минской, Подольской, Черниговской, Бессарабской, Херсонской, Екатеринославской и Днепроовского уезда Таврической. — Зап. Новорос. о-ва естествоисп. — 28: 202–217.

Браунер А. А., 1907 (1906). Гады Бессарабии (A. Brauner — Amphibien und Reptilien Bessarabiens). — Тр. Бессараб. о-ва естествоисп. и любит. естествозн. — 1(2): 149–167.

Булахов В. Л., 2001. Общие закономерности формирования и распределения населения земноводных в степных лесах Украины. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.). — Пушино; Москва. — С. 48–50.

Булахов В. Л., Константинова Н. Ф., 1975. О закономерностях распределения амфибий и рептилий лесов Приорелья. — В сб.: Вопросы степного лесоведения и охраны природы. Вып. 5. — С. 211–216.

Булахов В. Л., Губанова Н. Л., 2004. Закономірності біогеоценотичного розподілу риючої форми земноводних — часникової жаби (*Pelobates fuscus* L.) в лісових біогеоценозах Присамар'я. — В кн.: Сучасні проблеми зоологічної науки. Матеріали Всеукраїнської наукової конференції «Наукові читання, присвячені 170-річчю заснування кафедри зоології та 100-річчю з дня народження О. Б. Кістяківського». — Київ: «Київський університет». — С. 22–24.

Бурский О. В., Бурская Н. Ю., Вахрушев А. А., Цыбулин С. М., 1977. Численность и распределение амфибий в Приенисейской тайге. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 50–51.

Василенко О. И., 2000. Анализ изменчивости морфометрических признаков остромордой лягушки (*Rana arvalis*), обитающей на равнинной территории Закарпатской области. — Вестн. зоологии. — 14: 169–172.

Вершинин В. Л., 1985. Динамика численности личинок и сеголеток остромордой лягушки в условиях промышленного города. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ташкент, 18–20 сентября 1985 г.). — Ленинград: Наука. — С. 46–47.

Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А., Боркин Л. Я., 1988. Элиминация генома одного из родителей до премейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculenta*. — Цитология. — 30(6): 691–698.

Гаранин В. И., 1977. О месте амфибий и рептилий в биогеоценозах антропогенного ландшафта. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 63–64.

Гаранин В. И., 1989. Динамика герпетофауны Приказанья. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Київ, 26–29 сентября, 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 58–59.

Гершензон С. М., 1979. Основы современной генетики. — Киев: Наукова думка. — 508 с.

Глазов М. В., 1989. Вопросы экологии пятнистой саламандры. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-ой Всесоюзной герпетологической конференции (Київ, 26–29 сентября, 1989 г.). — С. 59–60.

Гоголева Н. П., 1987. Влияние антропогенных факторов на размещение и численность амфибий в условиях юга лесостепной зоны (Белгородская область). — В кн.: Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. Тезисы Всесоюзного совещания. Часть вторая. — Москва. — С. 182–184.

Гончаренко А. Е., 1979. Зависимость размеров некоторых земноводных от их возраста. — Вест. зоологии. — 4: 79–82.

- Гончаренко А. Е., 1981. Основные параметры размножения обыкновенной квакши (*Hyla arborea*) в бассейне реки Южный Буг. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 5-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ашхабад, 22–24 сентября 1981 г.). — Ленинград: Наука. — С. 41.
- Гончаренко Г. Є., 2002. Земноводні Побужжя. Монографія. — Київ: Наук. світ. — 219 с.
- Гончаренко А. Е., Коваль Н. Ф., Ткаченко А. К., 1978. Материалы по экологии жерлянки краснобрюхой (*Bombina bombina* L.) в условиях средней части бассейна р. Южный Буг. — Вестн. зоологии. — 2: 46–50.
- Дабаган Н. В., Слепцова Л. А., 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. В кн.: Объекты биологии развития. — Москва: Наука. — С. 442–462.
- Даревский И. С., 1986. Видообразование путем гибридизации у животных. — В кн.: Методы исследований в экологии и этологии. — Пушино. — С. 34–76.
- Деркач О. М., Тарашук С. В., Мирошниченко В. И., 1989. Прогноз изменения герпетофауны долины реки Южный Буг в районе строительства водохранилищ Южно-Украинского энергетического комплекса (ЮУЭК). — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 78–79.
- Заброда С. Н., 1980. К распространению и численности камышовый жабы (*Bufo calamita* Laurenti) на Украине. — Вестн. зоологии. — 6: 88–91.
- Заброда С. Н., 1981. Современное состояние изучения батрахои герпетофауны Полесья. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 5-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ашхабад, 22–24 сентября 1981 г.). — Ленинград: Наука. — С. 55.
- Заброда С. Н., Ильенко Е. П., 1981. Особенности размножения и личиночного развития обыкновенной чесночницы — *Pelobates fuscus* (Laur.) из Украинского Полесья. — Вестн. зоологии. — 4: 66–71.
- Завадский К. М., 1967. Вид и видообразование. — Ленинград: Наука. — 396 с.
- Загороднюк І. В. (ред.), 1999. Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції — Київ. — 108 с.
- Замалетдинов Р. И., 2003. Морфологические аномалии в городских популяциях бесхвостых амфибий (на примере г. Казани). — В

- кн.: Современная герпетология. Сб. науч. тр. — Том. 2 — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. — С. 148–153.
- Иванов В. Г., Мадянов Н. М., 1973. Сравнительная кариология лягушек рода *Rana*. — Цитология. — 15(7): 920–927.
- Иванова Н. Л., 1973. Экспериментальное изучение развития обыкновенной чесночницы. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 3-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1973 г.) — Ленинград: Наука, — С. 88–89.
- Ищенко В. Г., 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий — Дис. в виде науч. докл. ... докт. биол. наук. — С. — Петербург. — 65 с.
- Ищенко В. Г., Щупак Е. Л., 1974. Об экологических отличиях отдельных генотипов в популяциях остромордой лягушки. — Экология. — 4: 93–95.
- Каменский С. А., 1895. Таблицы для определения позвоночных животных Европейской России (для студентов и начинающих натуралистов). Вып. 1. Пресноводные рыбы, земноводные и пресмыкающиеся. — Харьков. — 6 с., VII табл., 1 рис.
- Кесслер К., 1850. Естественная история губерний Киевского учебного округа. Зоология. Животные земноводные. Изд. 2 — Киев: Универ. типогр. — 94 с.
- Козарь Ф. В., 1986. Половое поведение, механизм икротетания и оплодотворения у зеленой жабы (*Bufo viridis*) и их адаптивное значение. — Зоол. ж. — 65(10): 1535–1542.
- Константинова Н. Ф., 1977. О роли чесночницы обыкновенной в лесных биогеоценозах степного Приднепровья — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 113–114.
- Косова Л. В., 2001. Ландшафтно-географическая изменчивость фенетической структуры популяций остромордой (*Rana arvalis*) и травяной (*Rana temporaria*) лягушек в Беларуси. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.). — Пушино; Москва. — С. 132–133.
- Косова Л. В., Пикулик М. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К., 1992. Внутривидовая изменчивость морфометрических признаков остромордой лягушки *Rana arvalis* (Anura, Ranidae) Беларуси. — Зоол. журн. — 74(4): 43–44.
- Котенко Т. И., 1977. Герпетофауна Черноморского заповедника и прилежащих территорий — Вестн. зоологии. — 2: 55–65.

Котенко Т. И., 1981. Разноцветная ящурка — *Eremias arguta deserti* (Reptilia, Sauria) на Украине. Сообщение I. — Вестн. зоологии. — 4: 15–22.

Котенко Т. И., 1999. Земноводні та плазуни. — В кн.: Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. — Київ: Наук. думка. — С. 139–146.

Котенко Т. И., 2001. Новые находки обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) в Крыму. — Вестн. зоологии. — 35(2): 89.

Котенко Т. И., 2005. О распространении обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) (Amphibia, Pelobatidae), на Керченском полуострове (Украина, Крым) — В кн.: Матеріали Першої конференції Українського герпетологічного товариства (Київ, 10–12 жовтня 2005 р.). — Київ: Зоологічний музей ННПМ НАН України. — С. 67–71.

Котенко Т. И., Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., 1999. Генетична різноманітність земноводних та плазунів. — В кн.: Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління — Київ: Наук. думка. — С. 217–227.

Котляревская В. А., 1964. Местные миграции некоторых земноводных. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы Герпетологической конференции (Ленинград, 12–14 октября 1964 г.). — Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та. — С. 34–35.

Крюков В. И., Ржепаковский В. Т., Астапов В. П., 1985. Кариотипическая характеристика жаб семи выборок из Таджикистана. — Докл. АН Тадж. ССР. — 28(10): 593–595.

Кузьмин С. Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. — Москва: Т-во. науч. изд. КМК. — 298 с.

Кукушкін О. В., 2004. Нові дані про морфологію часничниц звичайної у Криму. — В кн.: Сучасні проблеми зоологічної науки. Матеріали Всеукраїнської наукової конференції «Наукові читання, присвячені 170-річчю заснування кафедри зоології та 100-річчю з дня народження О. Б. Кістяківського». — Київ: «Київський університет». — С. 95–96.

Куранова В. Н., 2001. Динамика популяций бесхвостых земноводных на юго-востоке Западной Сибири. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.). — Пушино; Москва. — С. 147–148.

Куриленко В. Е., Вервес Ю. Г., 1998. Земноводные и пресмыкающиеся фауны Украины. Справочник-определитель. — Киев: Генеза. — 228 с.

Куртяк Ф. Ф., 2004. Зміни відношень морфологічних показників в онтогенезі *Rana klepton esculenta* (Amphibia). — Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 14: 184–187.

Куртяк Ф. Ф., Крочко Ю. І., 2003. Морфологічна характеристика тритона дунайського (Amphibia, Salamandridae, *Triturus*) з території Притисянської низовини. — Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 12: 102–107.

Куртяк Ф. Ф., Межжерин С. В., 2005. Изменчивость, распространение, численность гребенчатого, *Triturus cristatus*, и дунайского *Triturus dobrogicus*, тритонов (Amphibia, Salamandridae) в Закарпатье. — Вестн. зоологии. — 39(5): 49–57.

Кушнирук В. А., 1964. О зимовках некоторых земноводных в условиях западных областей Украины. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы герпетологической конференции, 12–14 октября 1964 г. — Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та. — С. 37–38.

Лада Г. А., 1989. О размножении и развитии серой жабы и остромордой лягушки под Тамбовом. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-ой Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наук. думка. — С. 136–137.

Лебединский А. А., 1985. Полиморфизм популяций травяной лягушки на территории г. Горького — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ташкент, 18–20 сентября 1985 г.). — Ленинград: Наука. — С. 123.

Лебединский А. А., Пигеева Ю. А., 2001. О генетической обусловленности полиморфизма земноводных. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 164–165.

Леонтьева О. А., 1985. Об экологии обыкновенной чесночницы в бассейне р. Оки. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ташкент, 18–20 сентября 1985 г.). — Ленинград: Наука. — С. 126.

Леонтьева О. А., Глазов М. В., 1977. Об экологии бурых лягушек на верховых болотах Новгородской области. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 132–133.

Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., 2002. Распространение, экология и охранный статус Дунайского тритона, *Triturus dobrogicus* (Amphibia,

Salamandridae) на территории Украины и Молдавии. — Вестн. зоологии. — 36(3): 35–44.

Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Халтурин М. Д., Тимофеев Б. И., Джукич Г., Калежич М. Л., 2001. Размер генома и проблемы систематики хвостатых земноводных (на примере Salamandridae и Hynobiidae). — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 168–170.

Ляпков С. М., 2001. Многолетняя динамика численности популяций бурых лягушек Подмосковья: естественные флуктуации или результат усиления антропогенных воздействий? — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 171–173.

Ляпков С. М., 2005. Половой диморфизм по размерам и темпам роста у остромордой лягушки (*Rana arvalis*, Amphibia, Anura, Ranidae). — В кн.: Матеріали Першої конференції Українського герпетологічного товариства (Київ, 10–12 жовтня 2005 р.). — Київ: Зоологічний музей ННПМ НАН України. — С. 94–98.

Мазик Е. Ю., Кадырова Б. К., Токтосунов А. Т., 1976. Особенности кариотипа зеленой жабы (*Bufo viridis*) в Киргизии. — Зоол. журн. — 55(11): 1740–1742.

Манило В. В., Радченко В. И., 2004. Сравнительно-кариологическое исследование «западной» формы обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae), из Киевской, Черниговской и Закарпатской областей Украины. — Вестн. зоологии. — 38(5): 91–94.

Марголис С. Э., 1985. Сравнительный анализ пищедобывательного поведения тритонов и сибирского углозуба. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. доклад. 6-ой Герпетологической конференции (Ташкент, 18–20 сентября 1985). — Ленинград: Наука. — С. 134–135.

Международная анатомическая номенклатура. Изд. 2-е. — Москва: Медицина, 1964. — 80 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. — Санкт-Петербург, 2000. — 221 с.

Межжерин С. В., 1992. Новый вид зеленых лягушек *Rana terentievi* sp. nova (Amphibia, Ranidae) из Южного Таджикистана. — Докл. акад. наук Украины (математика, природоведение и техн. науки). — 5: 154–157.

Межжерин С. В., Котенко Т. И., Морозов-Леонов С. Ю., 1999. Генетична різноманітність земноводних та плазунів. — В кн.: Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. — Київ: Наук. думка. — С. 217–226.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., 1993. Популяционно-генетический анализ структуры гибридных популяций *Rana esculenta* L. complex (Amphibia, Ranidae). — Цитология и генетика. — 27(2): 63–67.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., 1996. Генетический анализ структуры гибридных популяций зеленых лягушек *Rana esculenta* L. complex (Amphibia, Ranidae) Волини. — Цитология и генетика. — 30(1): 48–53.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., 1999. Аллозимная изменчивость и генетические связи обыкновенной квакши *Hyla arborea* (L., 1758) (Amphibia: Hylidae) Горного Крыма. — Цитология и генетика. — 33(1): 44–48.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Котенко Т. И., Пиотковская Е. А., 1998. Биохимическая генная дифференциация тритонов (Amphibia, Salamandridae, Triturus) фауны Украины. — Доп. Нац. акад. наук України. — 1: 193–197.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Некрасова О. Д., Куртяк Ф. Ф., Жалай Е. И., 2005. Пространственная структура гибридного комплекса зеленых лягушек *Rana esculenta* (Anura, Ranidae) на территории Украины. — В кн.: Матеріали Першої конференції Українського герпетологічного товариства (Київ, 10–12 жовтня 2005 р.). — Київ: Зоологічний музей ННПМ НАН України. — С. 110–114.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Пиотковська О. А. 1997. Аллозимна мінливість ендемічних видів амфібій Східних Карпат. — В кн.: Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. — Київ. — С. 352–367.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Янчуков А. В., 2001. Характер генных интрогрессий в гибридной зоне *Bombina bombina* (L., 1761) и *Bombina variegata* (L., 1758) (Amphibia, Discoglossidae) в Прикарпатье. — Доп. Нац. акад. наук України. — 5: 161–164.

Межжерин С. В., Писанец Е. М., 1990. Генетическая структура и происхождение азиатских полиплоидных жаб. — Докл. АН УССР. Сер. Б. — 8: 71–73.

Межжерин С. В., Писанец Е. М., 1995. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatetsis* Pisanetz, 1978 (Amph., Bufonidae) Средней Азии. Биохимический полиморфизм и

сравнение уровней гетерозиготности диплоидных видов с тетраплоидным. — Генетика. — 31(1): 43-53.

Мисюра А. Н., Гассо В. Я., Гринчишин Т. Ю., 2001. Современное состояние популяций карпатского *Triturus montandoni* и альпийского тритона *Triturus alpestris* в Карпатском регионе. — В кн.: Структурная и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах. Тезисы 1-й международной конференции (Днепропетровск, 17–20 сентября 2001 г.). — Днепропетровск: ДНУ. — С. 176–177.

Мисюра А. Н., Марченковская А. А., 2001. Состояние популяций земноводных в условиях техногенного влияния — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 197–200.

Мисюра А. Н., Носкова С. В., 1987. Динамика некоторых эколого-биохимических показателей обыкновенной чесночницы в техногенных экосистемах. — В кн.: Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. Тезисы Всесоюзн. совещания. Ч. 2. — Москва. — С. 184–185.

Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В., 1995. Анализ генетической структуры гибридной популяции зеленых лягушек *Rana esculenta* complex из плавней Дуная. — Цитология и генетика. — 29(2): 71-76.

Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В., Куртяк Ф. Ф., 2003а. Генетическая структура однополых гибридных популяций зеленых лягушек *Rana esculenta* complex в равнинном Закарпатье. — Цитология и генетика. — 37(1): 43–47.

Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В., Куртяк Ф. Ф., 2003б. О гибридизации гребенчатого и дунайского тритонов в Закарпатье. — Вестн. зоологии. — 37(2): 88-91.

Моткова М. Ю., 1977. О питании и экологии личинок бесхвостых амфибий. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 5-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 148–149.

Некрасова О. Д., 2002. Структура популяцій та гібридизація зелених жаб *Rana esculenta* complex урбанізованих територій Середнього Придніпров'я. — Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Київ. — 19 с.

Некрасова О. Д., Морозов-Леонов С. Ю., 2001. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций Приднепровья. — Вестн. зоологии. — 35(5): 47–52.

Никитенко М. Ф., 1959. Земноводные Советской Буковины. Животный мир Советской Буковины. — Черновцы: Изд-во Черновицк. ун-та. — С. 160–205.

Никольский А. М., 1891. Позвоночные животные Крыма. — Зап. имп. акад. наук. — 68(4). Приложение: — 484 с.

Никольский А. М., 1899. Пресмыкающиеся и амфибии Туркестанского генерал-губернаторства (Herpetologia Turanica). В кн.: А. П. Федченко. Путешествие в Туркестан. Вып. 23. Т. 2: Зоогеографические исследования. Ч. 7. — Москва. — 84 с.

Никольский А. М., 1905. Пресмыкающиеся и земноводные Российской Империи (Herpetologia Rossica). — Зап. имп. акад. наук по физ. — мат. отд. Сер. 7. — 17(1). — 518 с.

Никольский А. М., 1907. Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской империи. — Харьков: Русская типография и литография. — 182 с.

Никольский А. М., 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа (Herpetologia caucasica). — Тифлис: Тип. Канцелярии наместника Е. И. В. на Кавказе. — 272 с.

Никольский А. М., 1915. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 1. Chelonia и Sauria. Фауна России и сопредельных стран. — Петроград: Имп. академия наук. — 518 с.

Никольский А. М., 1916. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 2. Ophidia. Фауна России и сопредельных стран. — Петроград: Имп. академия наук. — 534 с.

Носова О. Н., Шляхтин Г. В., Павловцева Т. В., 1988. Питание экологически близких видов амфибий — *Pelobates fuscus* (Laug., 1768) и *Bufo viridis* (Laug. 1768). — В кн.: Вопросы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье: Структура и организация популяций и экосистем. — Саратов. — С. 86–91.

Нуриев Э. Р. 1989. К размножению обыкновенного тритона *Triturus vulgaris lantzi* Wolt, 1914 в неволе. — В кн.: Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 177.

Окулова Н. М., Комкова А. А., 2001. Краниометрические особенности бурых лягушек на севере и в центре ареалов. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 207–210.

Окулова Н. М., Сивков А. В., 2001. Фенология травяной лягушки (*Rana temporaria*) на севере ареала. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества

- им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 210–212.
- Орлова В. Ф., Бахарев В. А., Боркин Л. Я., 1977. Кариотипы некоторых бурых лягушек Евразии и таксономический анализ кариотипов всей группы. — В кн.: Герпетологический сборник: Тр. Зоол. ин-та — 74: 81–103.
- Орлова В. Ф., Туниев Б. С., 1989. К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae). — Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. — 94(3): 13–24.
- Орлова В. Ф., Утешев В. К., 1986. Тетраплоидная жаба группы *Bufo viridis* из Джунгарского Гоби. В кн.: Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике. — Москва: Научный центр биологических исследований АН СССР в Пушино. — С. 85–94.
- Осташко Н. Г., 1977. О географической изменчивости гребенчатого тритона. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 165.
- Панченко И. М., 1977. Результаты мечения земноводных в Окском заповеднике. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 165–166.
- Панченко И. М., 1981. Структура популяций земноводных поймы реки Оки. В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 5-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ашхабад, 22–24 сентября 1981 г.). — Ленинград: Наука. — С. 100–101.
- Панченко И. М., 1985. Зависимость роста амфибий от погодных условий. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ташкент, 18–20 сентября 1985 г.). — Ленинград: Наука. — С. 158–159.
- Панченко И. М. 1989. К характеристике красnobрюхой жерлянки Окской поймы. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 187–188.
- Пашенко Ю. Й., 1955. Визначник земноводних та плазунів УРСР. — Київ: Рад. школа. — 148 с.
- Пашенко Ю. И., 1973. Распространение, экология и хозяйственное значение желтобрюхой жерлянки в условиях Украинской ССР — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 3-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1973 г.). — Ленинград: Наука. — С. 140–141.

- Песков В. Н., Коцержинская И. М., 2004. Внутрипопуляционная дифференциация озерных лягушек *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) по длине и пропорциям тела. — Вестн. зоологии. — 38(5): 47–55.
- Песков В. Н., Коцержинская И. М., Манило В. В., Писанец Е. М., 2004. Морфологическая дифференциация и диагностика бурых лягушек *Rana arvalis*, *R. temporaria* и *R. dalmatina* (Amphibia, Ranidae) с территории Украины. — Вестн. зоологии. — 38(6): 29–40.
- Песков В. Н., Реминный В. Ю., 2005. Находка *Rana dalmatina* (Ranidae, Amphibia) на территории Молдовы. — Вестн. зоологии. — 39(5): 66.
- Петроченко В. И., 1990. Герпетофауна острова Хортица (Днепр). — Вестн. зоологии. — 6: 78–80.
- Пикулик М. М., 1977. Экспериментальное изучение роста и развития личинок амфибий в природе. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 169–170.
- Писанец Е. М., 1978. О новом полиплоидном виде жаб *Bufo danatensis* Pisanetz sp. n. из Туркмении. — Докл. АН УССР. Сер. Б. — 3: 280–284.
- Писанец Е. М., 1987. Различия в кладке икры зеленой и данатинской жаб. — Вестн. зоологии. — 6: 80–81.
- Писанец Е. М., 1990. Новые материалы по изучению личинок жаб фауны СССР. — В кн.: Фенетика природных популяций. Материалы 4-го Всесоюзного совещания (Борок, ноябрь 1990 г.). — Москва: Ин-т биологии развития АН СССР. — С. 218–220.
- Писанец Е. М., 1991. Новые данные по кариологии *Bufo viridis*-complex (Amphibia, Bufonidae) и вопросы происхождения азиатских тетраплоидных жаб. — Герпетологические исследования. — 1: 41–50.
- Писанець Є. М. 1995. Ропухи Палеарктики (мінливість, систематика та значення поліплоїдії в еволюції роду *Bufo*). — Автореф. дис. ... докт. біол. наук. — Київ. — 48 с.
- Писанец Е. М., 2002. Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые практические вопросы систематики. Сообщ. 2. — Вестн. зоологии. — 36(1): 61–68.
- Писанец Е. М., Межжерин С. В., Щербак Н. Н., 1996. Исследования по гибридизации и внешней морфологии азиатских жаб (Amphibia: Bufonidae) и описание нового вида *Bufo shaartusien-sis* sp. nov. — Доп. Нац. акад. наук України. — 6: 147–151.
- Писанец Е. М., Щербак Н. Н., 1979. Систематика зеленых жаб (Amphibia, Anura) фауны СССР. — Вестн. зоологии. — 4: 11–16.

Писанец Е. М., 2005. Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 1. Хвостатые амфибии (Caudata). — Збірник праць Зоологічного музею. — 37: 85 — 99.

Писанец Е. М., 2006. Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 2. Бесхвостатые амфибии (Anura). — Збірник праць Зоологічного музею. — 38: 44 — 79.

Платонов К. (младший), 1926. Короткий визначник амфібій та рептилій України. — [Київ; Харків]: Держ. вид-во України. — 37 с. + 5 табл.

Покинъчереда В. Ф., 1989. Находки амфибий в пещерах и штольнях Карпат. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 198–199.

Покинъчереда В. Ф., Чумак В. Ю., 1997. Клас земноводні (Amphibia). — В кн.: Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. — Київ. — С. 264–265.

Полушина Н. А., 1977. Изменение численности и распространения земноводных и пресмыкающихся Украинских Карпат в 1950–1975 гг. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 177–178.

Полушина Н. А., Боднар Б. Н., Маткивская Л. И. Новые данные о распространении и численности земноводных Красной книги на западе Украины — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 199.

Полушина Н. А., Кушнирук В. А., 1964. О распространении некоторых видов земноводных Карпат. — В кн.: Материалы Герпетологической конференции (Ленинград, 12–14 октября 1964 г.). — Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та — С. 37–55.

Пузанов И. И., 1927. Фауна Крыма. — В кн.: Рабочая книга по краеведению. — Симферополь. — С. 159–196.

Пястолова О. А., Вершини В. Л., 1989. Практика экологического мониторинга на основе индикационных показателей амфибий. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 205–206.

Ратников В. Ю., 2002. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-европейской равнины. — Тр. Научно-иссл. Ин-та геологии Воронеж. гос. ун-та. — 10. — С. 1–138.

Реминный В. Ю., 2001. О зимовках травяных лягушек (*Rana temporaria*) в лесопарке города Винница. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 245–247.

Реминный В. Ю., 2005. Аномалии развития гонад у самцов зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) с территории Украины. — Вестн. зоологии. — 39(4): 59–65.

Рождественский А. К., Татаринов Л. П., 1964. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. — Москва: Наука. — 722 с.

Розанов Ю. М., Виноградов А. Е., Боркин Л. Я., 1990. Проточная ДНК-цитометрия клеток крови лягушек из Чернобыльской зоны. — В кн.: I Международная конференция «Биологические и радиоэкологические аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции». «Зеленый мыс», 10–18 сентября 1990 г. Тезисы докладов. — Москва. — С. 139.

Ромер А., Парсонс Т., 1992. Анатомия позвоночных. В 2-х томах. — Москва: Мир. — Т. 1. — 358 с.; Т. 2. — 406 с.

Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К., 2005. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии. — Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. — 110 (2): 3–10.

Самош В. М., 1956. До біології водяного ужа. — Збірн. праць Зоол. музею. Ін-т зоології АН УРСР. — 27: 171–172.

Северцов А. С., 1985. Регуляция численности бесхвостых амфибий (на примере травяной лягушки). — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ташкент, 18–20 сентября 1985 г.). — Ленинград: Наука. — С. 188.

Северцов А. С., Сурова Г. С., Корнилова М. Б., 2001. Реализованные экологические ниши травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек: сравнительный анализ. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 255–257.

Северцова Е. А., 2001. Плодовитость отромордой (*Rana temporaria*) и травяной (*R. arvalis*) лягушек в Москве и Подмосковье. — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 257–259.

- Семенов С. М., 1980. Остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilsson) в низовьях Днепра. — Вестн. зоологии. — 1: 75-76.
- Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., 2001. Географическая изменчивость морфологических признаков у обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris*). — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 263–264.
- Смирна Э. М., 1977. Определение возраста хвостатых амфибий по слоям в кости — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 192–193.
- Смірнов Н. А., Хлус Л. М., 2005. Сучасний стан популяцій раритетних видів хвостатих земноводних (Caudata; Amphibia) на території об'єктів природно-заповідного фонду. — В кн.: Матеріали Першої конференції Українського герпетологічного товариства (Київ, 10–12 жовтня 2005 р.) — Київ. — С. 154–158.
- Страутман Ф. И., Татаринов К. А., 1957. Зоогеографическое районирование западных областей Украины на основании распространения наземных позвоночных животных. — В кн.: Материалы к совещанию по вопросам зоогеографии суши (Львов, 1–9 июня 1957 г.). Тезисы докладов. — Львов: Изд-во Львов. ун-та. — С. 134–137.
- Сокур І. Т., 1956. Замітки про плямисту саламандру в Карпатах. — Зб. праць Зоол. музею. Ін-т зоології АН УРСР. — 27: 198–170.
- Сурова Г. С., 1989. Особенности структуры популяций травяной лягушки (*Rana temporaria*) на северной границе ареала. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 245–246.
- Сурядная Н. Н., 2003. Материалы по кариологии зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana esculenta*) с территории Украины. — Вестн. зоологии. — 37(1): 33–40.
- Тарашук В. І., 1959. Земноводні та плазуни. — Київ: Вид-во АН УРСР. — 246 с. — (Фауна України; Т. 7).
- Тарашук С. В. Разноцветная ящурка в правобережной части степной зоны Украины // Вид и его продуктивность в пределах ареала. Вопросы герпетологии. Материалы 4-го Всесоюзного совещания. — 1984. — С. 42.
- Тарашук С. В., 1984б. Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины. — Вестн. зоологии. — 5: 80–82.

- Тарашук С. В., 1985а. Степная гадюка в правобережной Украине. — Вестн. зоологии. — 5: 80-79.
- Тарашук С. В., 1985б. К методике определения европейских зеленых лягушек группы *Rana esculenta* (Amphibia, Anura). — Вестн. зоологии. — 3: 83–85.
- Тарашук С. В., 1999. Жаба гостроморда — *Rana arvalis*. В кн.: Загороднюк І. В. (ред.). Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. — Київ. — С. 41–42.
- Татаринов А. К., 1950. К распространению и экологии саламандры (*Salamandra salamandra* L.) в северо-восточных Карпатах. — Наук. зап. Київ. ун-ту. — 9(6): 165–166.
- Татаринов К. А., 1973. Плиоцен-антропогеновая и рецентная фауна земноводных и пресмыкающихся Украинского Полесья, Подолии и Восточного Прикарпатья. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 3-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1973 г.). — Ленинград: Наука. — С. 176–177.
- Татаринов К. А., 1977. Исчезающие виды амфибий и рептилий Карпат и меры по их сбережению. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). — Ленинград: Наука. — С. 200–201.
- Терентьев П. В., 1943. Корреляция индексов озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. — Зоол. журн. — 22(5): 267–273.
- Терентьев П. В., 1950. Лягушка. — Москва: Советская наука. — 345 с.
- Терентьев П. В., 1960. Опыт биометрического изучения квакши Шелковникова. — Вестн. Ленинград. ун-та. — 4(21): 119–123.
- Терентьев П. В., 1961а. Систематика рода жаба с биометрической точки зрения. — Вестн. Ленинград. ун-та. — 15(3): 85-91.
- Терентьев П. В., 1961б. Герпетология. Учение о земноводных и пресмыкающихся. — Москва: Высшая школа. — 365 с.
- Терентьев П. В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных. Тезисы Всесоюзного совещания. — 1966. — С. 3–13.
- Терентьев П. В., Чернов С. А., 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. — Москва: Советская наука. — 340 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В., 1977. Краткий очерк теории эволюции. — Москва: Наука. — 297 с.

Ткачева Е., Сербинова И., 1989. Некоторые гидрохимические параметры нерестовых водоемов амфибий на территории Карпатского заповедника. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 255–256.

Топоркова Л. Я., 1964. Изучение закономерностей географической изменчивости остромордых лягушек. — В кн.: Материалы Герпетологической конференции (Ленинград, 12–14 октября 1964 г.). — Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та — С. 69–70.

Утешев В. К., Попов В. И., Парфенов В. Н., 1989. Светомикроскопический и ультраструктурный анализ клеточной организации семенников и яичников у межвидовых гибридов жерлянок рода *Bombina* с различной фертильностью. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 261.

Ушаков В. А., 1972. Возрастная структура популяций амфибий на берегах водохранилищ. — *Biologia (Bratislava)*. — 27(11): 891–895.

Ушаков В. А., 2001. О влиянии рекреации на популяцию травяной лягушки (*Rana temporaria*). — В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4–7 декабря 2000 г.) — Пушино; Москва. — С. 301–302.

Федярова Н. А., 1973. К токсикологии секрета кожных желез краснобрюхой жерлянки. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 3-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1973 г.). — Ленинград: Наука. — С. 187–188.

Халтурин М. Д., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., 2000. Сопоставление методов идентификации гибридных геномов в зонах межвидовых контактов. — *Цитология*. — 42(3): 314–315.

Халтурин М. Д., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Мильто К. Д., 2003. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia) различающихся по размеру генома. — *Цитология*. — 45(3): 308–323.

Хозацкий Л. И., 1950. К фауне земноводных и пресмыкающихся Восточных Карпат. — *Изв. Всесоюз. геогр. о-ва*. — 82(1): 128–130.

Чауне И. А., Боркин Л. Я., 1993. Новый вариант однополубисексуальных популяционных систем у европейских зеленых

лягушек (*Rana esculenta* complex). — В кн.: Гибридизация и проблема вида у позвоночных. — Москва: Изд-во МГУ. — С. 34–52.

Чернов С. А., 1935. До питання про поширення *Rana esculenta* L. на Україні. — *Зб. праць Зоол. музею*. — 14: 131–135.

Чубинишвили А. Т., 1998. Оценка состояния природных популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в районе Нижней Волги по гомеостазу развития: цитогенетический и морфогенетический подходы. — *Зоол. ж.* — 77(8): 942–946.

Чубинишвили А. Т., 1998. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе Средней Волги. — *Экология. s1*: 71–74.

Чхиквадзе В. М., 1984. Обзор ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных СССР. — *Изв. АН Груз. ССР. Сер. биол.* — 10(1): 5–13.

Шайтан С. В., 1999. Особенности распространения и экологии земноводных и пресмыкающихся (Amphibia, Reptilia) Западной лесостепи Украины. — *Вестн. зоологии*. — 33(4–5): 95–98.

Шалдыбин С. Л., 1973. Перемещение амфибий. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 3-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ленинград, 1–3 февраля 1973 г.). — Ленинград: Наука. — С. 202–203.

Шарлемань М. 1932. Як збирати плазунів і земноводних. — В кн.: Вивчаймо природу краю. — Київ: Вид-во ВУАН. — 29–33.

Шарлемань М. В., 1937. Зоогеографія УРСР. Матеріали до вивчення географічного поширення наземних хребетних УРСР. 2-е видання. — Київ: Вид-во АН УРСР. — 253 с.

Шляхтин Г. В., 1985. Трофические ниши совместно обитающих видов бесхвостых амфибий — *Экология*. — 6: 24–32.

Шляхтин Г. В., 1989. Трофические ниши бесхвостых земноводных. — В кн.: Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка. — С. 294–295.

Щербак Н. Н., 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. — Киев: Наук. думка. — 239 с.

Щербак Н. Н., Щербань М. И., 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев: Наук. думка. — 268 с.

Янчуков О. В. 2002. Структура зони гібридизації червоночеревої (*Bombina bombina*) і жовточеревої (*Bombina variegata*) кумок в Прикарпатті України. — Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Київ. — 20 с.

Янчуков А. В., Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., 2002. Анализ трансекты гибридной зоны краснобрюхой (*Bombina bombi-*

- na) и желтобрюхой (*Bombina variegata*) жерлянок в Прикарпатье. — Вестн. зоологии. — **36**(4): 41–46.
- Abt G., Reyer H.-U., 1997. Mating frequencies in a mixed population of *Rana lessonae*, *Rana esculenta* and *Rana ridibunda*. — Herpetology '97. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 August 1997): 1.
- Adler K., 1989. Contributions to the history of herpetology. — Society for the study of amphibians and reptiles. — 6: 206 p.
- Andren C., Nilson G., 1985a. Breeding pool characteristics and reproduction in an island population of natterjack toads, *Bufo calamita* Laur., at the Swedish west coast. — Amphibia-Reptilia. — **6**(2): 137–142.
- Andren C., Nilson G., 1985b. Habitat and other environmental characteristics of the natterjack toad (*Bufo calamita* Laur.) in Sweden. — Br. J. Herpetol. — 6: 419–424.
- Arano B., Lorente G. A., Garcia N., 1991a. Variability in *Rana perezii*: the R-RP hybridogenetic system in the Iberian Peninsula. — Abstr. 6th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 9–23 August 1991): 10.
- Arano B., Artzen J. W., Herrero P., Garsia-Paris M., 1991b. Genetic differentiation among Iberian populations of the Alpine newt, *Triturus alpestris*. — Amphibia-Reptilia. — **12**(4): 409–421.
- Arano B., Arntzen J. W., Borkin L. J., Cetano M. H., Dankova R., Faber H., Herrero P., Jehle R., Joly P., Litvinchuk S. N., Montori A., Pialek J., Rocek Z., Sparreboom, Zavadil V., Zuderwijk A., 2003. Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 4/IIA, Schwanzlurche (Urodela) IIA, Salamandridae. — Wiebelsheim: AULA-Verlag. — 758 S.
- Arntzen J. W., Wallis G. P., 1999. Geographic variation and taxonomy of crested newts (*Triturus cristatus* superspecies): morphological and mitochondrial DNA data. — Contribution to Zoology, SPB Academic Publishing bv. The Hague. — **68** (3): 181–203.
- Avia M. L., Ciudad Pizarro M. J., Mellado V. P., 1986. Uso del recurso truficos en una comunidad iberica de anfibios. — Rev. esp. herpetol. — 1: 207–271.
- Babik W., Rafinski J., 2000. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nills.) in central Europe. — J. zool. Syst. Evol. Res. — **38**: 239–247.
- Babik W., Branicki W., Sandera M., Litvinchuk S., Borkin L. J., Irwin T., Rafinski J., 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog *Rana arvalis*. — Molecular Ecology. — **13**: 1469–1480.
- Baker J., 1990. Body size and spermatophore production in the smooth newt (*Triturus vulgaris*). — Amphibia-Reptilia. — **11**(2): 173–184.
- Baker J. 1998. Growth of juvenile newts *Triturus cristatus* and *T. vulgaris* in captivity. — Amphibia-Reptilia. — **19**(3): 335–340.

- Banks B., Beebee T., 1987. Diurnal spawning behaviour in the natterjack toad *Bufo calamita*. — Herpetol. J. — **1**(4): 154–155.
- Barandun J., 1992. Reproductive flexibility in *Bombina variegata* (Anura: Discoglossidae) — Proc. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 19–23 August 1991): 65–71.
- Beebee T. J. C., 1985. Discriminant analysis of Amphibian habitat determinants in South-East England. — Amphibia-Reptilia. — **6**(1): 35–43.
- Beebee T. J., 1997. *Bufo calamita* Laurenti, 1768. — In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Soc. Eur. Herp. & Mus. Nat. d'Hist. Nat. (IEGB/SPN). — P. 120–121.
- Becak M. L., Denaro L., Becak W., 1970. Polyploidy and mechanisms of karyotypic diversification in Amphibia. — Cytogenetics. — 9: 225–238.
- Bedriaga, J., 1897 [1896]. Die Lurchfauna Europas. Urodela, Schwanzlurche. — Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Н. с. 10: 187–322.
- Berger, L., 1964. Is *Rana esculenta* Camerano a distinct species? — Annales zoologici. — **22**(13): 245–261.
- Berger, L., 1967. Embryonal and larval development of F1 generation of green frogs different combinations. — Acta zool. cracov. — **12**(7): 123–160.
- Berger L., 1968. Morphology of the F1 generation of various crosses within *Rana esculenta*-complex. — Acta zool. cracov. — **13**(13): 301–324.
- Berger L., 1969. Systematyka zab zielonych. — Przegl. zool. — **13**(3): 219–238.
- Berger L., 1970. Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development. — Ann. zool. — **27**(17): 373–416.
- Berger L., 1988. Principles of studies of European water frogs. — Acta zool. cracov. — **31**(21): 563–580.
- Berger L., Hotz H., Roguski H., 1986. Diploid eggs of *Rana esculenta* with two *Rana ridibunda* genomes. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia — **138**(1): 1–13.
- Berger L., Günter R., 1988. Genetic composition and reproduction of water frog populations (*Rana esculenta* Synklepton) near reserve Serrahn, GDR. — Arch. Nat. — Schutz. Landsch. — Forsch. Berlin. — **28**(4): 265–280.
- Blair W. F. (ed.), 1972. Evolution in the genus *Bufo*. — Austin and London: Univ. Texas Press, — 459 p.
- Bogart J. P., 2003. Genetics and systematics of hybrid species. — In: D. M. Sever (editor), Reproductive biology and phylogeny of Urodela (Amphibia). — Enfield, New Hampshire, Science Publishers: 104–134.
- Bonacci A., Rizzuti M. T., Tripepi S., 2005. *Triturus alpestris inexpectatus*: Normal developmental stages morphology and temperature influence. — Herpetologia Petropolitana. — Proc. 12th Ord. Gen. Meeting Soc.

- Eur. Herpetol. (St. — Petersburg, August 12–16, 2003). — Russ. J. Herpetol. — **12** (Suppl.): 120–123.
- Boomsma J. J., Arntzen J. W., 1985. Abundance, growth and feeding of natterjack toads (*Bufo calamita*) in a 4-year old artificial habitat. — J. Appl. Ecol. — **22**(2): 395–405.
- Boring A., 1945. Chinese Amphibians: living and fossil forms. A complete bibliography analysed, tabulated and indexed. — Publ. Inst. Geobiol. Pekin — 13. — 151 p.
- Boring A., Liu Ch.-Ch., Chou Sh.-Ch., 1932. Handbook of North China Amphibians and Reptiles (Herpetology of North China). — Peking Nat. Hist. Bull., Peiping, Handbook 3(1). — 64 p.
- Borkin L. J., Caune I. A., Pisanetz E. M., Rozanov Y. M., 1986a. Karyotype and genome size in the *Bufo viridis* Group. — Studies in Herpetology. — Proc. Europ. Herpetol. Meet. (3rd Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp., Prague, 19–23 August): 137–142.
- Borkin L. J., Caune I. A., Pikulik M. M., Sokolova T. M., 1986b. Distribution and structure of the green frog complex in the USSR. Studies in Herpetology. — Proc. Europ. Herpetol. Meet. (3rd Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp., Prague, 19–23 August 1985): 675–678.
- Borkin L. J., Garanin W. I., Tichenko N. T., Zaune I. A., 1979. Some results in the green frogs survey in the USSR. — Mitt. zool. Mus. Berlin. — **55**(1): 153–170.
- Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I., 2004. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine. — Russ. J. Herpetol. — **11**(3): 194–213.
- Borkin L. J., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Melnikov D. A., Rosanov J. M., 2006. The first record of mass polyploidy in hybridogenetic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov Oblast'). — Russ. J. Herpetol. — **13**(1): 77–82.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Mannapova E. I., Pestov M. V., Rosanov J. M., 2002. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod province, Central European Russia. — Russ. J. Herpetol. — **9**(3): 195–208.
- Borkin L., Litvinchuk S., Rosanov J., 1996. Spontaneous triploidy in the crested newt, *Triturus cristatus* (Salamandridae). — Russ. J. Herpetol. — **3**(2): 152–156.
- Borkin L., Litvinchuk S., Rosanov J., 1997. Amphibians and reptiles of Moldova: additions and corrections, with a list of species. — Russ. J. Herpetol. — **4**(1): 50–62.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Džukić G., Kalezić M. L., 2005. Genome size variation in the Balkan Anurans. — Herpetologia Petropolitana. — Proc. 12th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol.

- (St.-Petersburg, August 12–16, 2003). — Russ. J. Herpetol. — **12** (Suppl.): 16–19.
- Borkin L. J., Pikulik M. M., 1986c. The occurrence of polymely and polydactyly in the natural population of Anurans of the USSR. — Amphibia-Reptilia. — **7**(3): 205–216.
- Bosman W. W., 1993. The effect of winter inundation on *Bufo bufo*, *Bufo calamita* and *Rana temporaria* in a floodplain along the river Rhine. — Abstr. 7th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Barcelona, 15–19 September 1993): 47.
- Boulenger, G. A., 1882. Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the collection of the British Museum. 2nd ed. — London: British Mus. — 503 p.
- Boulenger, G. A., 1890. Reptilia and Batrachia. — In: The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. — London: Taylor & Francis. — 541 p.
- Boulenger G. A., 1920. A monograph of the South Asian, Papuan, Melanesian and Australian frogs of the genus *Rana*. — Rec. Indian Mus. — **20**: 1–226.
- Brauer K., 1988. Zum Zeichnungsmuster juveniler und adulter *Bufo viridis* Laurenti, 1768 (Anura: Bufonidae). — Salamandra. — **24**(4): 314–315.
- Briggs L. 1994. Comparable demography among populations of the fire-bellied toad (*Bombina orientalis* L.) in Denmark. — Abstr. 2nd World Congr. Herpetol. (Adelaide, 29 December 1993 — 6 January 1994): 40.
- Bucci-Innocenti S., Ragghianti M., and Mankino G., 1983. Investigations of karyology and hybrids in *Triturus boscai* and *T. vittatus*, with a reinterpretation of the species group within *Triturus* (Caudata: Salamandridae). — Copeia. — **3**: 662–672.
- Bucci S., Ragghianti M., Mancino G., Berger L., Hotz H., Uzzell T., 1990. Lampbrush and mitotic chromosomes of the hemiclonally reproducing hybrid *Rana esculenta* and its parental species. — J. experim. Zool. — **255**: 37–56.
- Buckey J., 2003. The pool frogs in the UK — reintroduction plans for this extinct native species. — Abstr. 12th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St.-Petersburg, 12–16 August 2003): 45.
- Carranza S., Amat F., 2005. 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. — **145**: 555–582.
- Catenazzi A., 1997. Activity of *Salamandra salamandra* in the Southern Swiss Alps. — Herpetology '97. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 August 1997): 38.

- Chiminello A., Generani M., 1992. *Hyla arborea* L., *Pelobates fuscus insubricus* C. and *Rana esculenta* "complex" feeding habits during the breeding period in some rice-fields of the Po Plane (Piemont, North Italy). — Proc. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 12–13 August 1991): 115–120.
- Christiansen D., Fog K., Pedersen B. V., Boomsma J., 2005. Reproduction and hybrid load in all-hybrid populations of *Rana esculenta* water frogs in Denmark. — Evolution. — **59**(6): 1348–1361.
- Cochran D. M., 1955. Frogs of Southeastern Brazil. — U. S. Nat. Mus. Bull. — 206: 1–422 p.
- Cogalniceanu D., 1992. Experimental hybridization among members of the *Triturus vulgaris* species-group: evolutionary implications. — Proc. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 12–13 August 1991): 121–123.
- Cogalniceanu D., Thommen G. H., 1993. On the presence of green morphs of *Bombina variegata*. — Program & Abstr. 7th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Barcelona, 15–19 September 1993): 56.
- Denoel M., Džukić G., Kalezić M., 2005. Consequence of fish introductions paedomorphic newts (*Triturus alpestris* and *T. helveticus*). — Progr. Abstr. 13th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Bonn, 27 September — 2 October, 2005): 45.
- Denton J. S., Beebee T. J. C., 1996a. Double-clutching by natterjack toads *Bufo calamita* at a site in Southern England. — Amphibia-Reptilia. — **17**(2): 159–167.
- Denton J. S., Beebee T. J. C., 1996b. Habitat occurrence by juvenile natterjack toads (*Bufo calamita*) on grazed and ungrazed heathland. — Herpetol. J. — **6**: 49–52.
- Denton S. J., Beebee T. J. C., 1997. Effects of predator interactions, prey palatability and habitat structure on survival of natterjack toad *Bufo calamita* larvae in replicated semi-natural ponds. — Ecography — **20**: 166–174.
- Diaz-Paniagua C., 1985. Larval diets related to morphological characters of five Anuran species in the biological reserve of Donana (Huelva, Spain). — Amphibia-Reptilia — **6**(4): 307–322.
- Dolmen D., 2005. The Amphibian decline in Norway — reasons and remedy (case: acidic precipitation). — Herpetologia Petropolitana. — Proc. 12th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St. — Petersburg, 12–16 August 2003) — Russ. J. Herpetol. — **12** (Suppl.): 134–137.
- Dubois A., 1991. Nomenclature of parthenogenetic, gynogenetic and "hybridogenetic" vertebrate taxons: new proposals. — Alytes. — **8**: 61–74.

- Dubois A., 1998. List of European species of Amphibians and Reptiles: will we soon be reaching "stability"? — Amphibia-Reptilia. — **19**(1): 1–28.
- Duellman W. E., Trueb Z., 1986. Biology of Amphibians. — New York; Sant Louis; San Francisco: McGraw Hill. — 670 p.
- Duellman W. E., Trueb L., 1994. Biology of Amphibians. — Baltimore and London: The Johns Hopkins Univ. Press. — 670 p.
- Duméril A. M. C., Bibron G., Duméril A. H. A., 1834–1854. Erpétologie Générale, ou, Histoire Naturelle Complète des Reptiles. Vols. 1–10. — Paris: Roret.
- Ebdal T., 1979. Distribution, morphology and taxonomy of the Swedish Green Frogs (*Rana esculenta* Complex). — Mitt. zool. Mus. Berlin. — **55**(1): 43–152.
- Ericsson S., Elmberg J., 1982. Om paddans *Bufo bufo* L. utbredning och ekologi i norra Sverige. — Fauna och flora. — **77**(1): 27–32.
- Flax N., Borkin L. J., 1997. High incidence of abnormalities in anurans in contaminated industrial areas (eastern Ukraine) — Herpetologia Bonnensis, Bonn: 119–123.
- Flax N. L., Borkin L. J., 2004. Morphological abnormalities and heavy metal concentrations in anurans of contaminated areas, eastern Ukraine. — Applied Herpetology, Leiden — **1**: 229–264.
- Flindt R., Hemmer H., 1969. Circadiane Aktivität von *Bufo viridis* Laur. und *Bufo calamita* Laur. während der Laichzeit. — Aus Inst. Physiolog. Zool. Johannes-Gutenberg Univers. Main. — **22**: 290–283.
- Flindt R., Hemmer H., 1972. Studien über die Kreuzkröte (*Bufo calamita*) der Iberischen Halbinsel. — Salamandra. — **8**(3/4): 137–151.
- Frost D. R., Grant T., Faivovich J. N., Bain R. H., Haas A., Haddad C. L. F. B., De Sá R. O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S. C., Raxworthy C. J., Campbell J. A., Blotto B. L., Moler P., Drewes R. C., Nussbaum R. A., Lynch J. D., Green D. M., Wheeler W. C., 2006. The Amphibian tree of life. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 297: 370 p.
- Fuhn E., 1960. Verbreitung und Verwandtschaftsbeziehungen von *Triturus vulgaris ampelensis*. — Zool. Anz. — **165** (1/2): 54–58.
- Fuhn E., 1960. Fauna Republicii Populare Romîne 14(1). Amphibia. — București: Acad. Rep. Popul. Romone. — 228 p.
- Garcia-Paris M. 1997. *Hyla meridionalis* Boettger, 1874. — In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Soc. Eur. Herp. & Mus. Nat. d'Hist. Nat. (IEGB/SPN). - P. 126–127.
- Gasc J.-P., Cabela A., Crnobrnja-Isailovic J., Dolmen D., Grossenbacher K., Haffner P., Lescure J., Martens H., Martinez Rica J., Maurin H., Olivera M. E., Sofianidou T. S., Veith M., Zuiderwijk A., 1997. — Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Societas europaea Her-

- petologia & Museum National d'Histoire Naturelle (IEGB/SPN). — 496 p.
- Gassel R., 1991. Inkenhybriden aus morphologischer Sicht — eine Studie an Terrarientieren. — Amphibienforschung und Vivarium. — S. I.: 104–106.
- Georgi J. F., 1800. Erste Ordnung. Wandernde Amphibien. Reptilia Pedata L. — In: Geographisch-physikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russischen Reichs zur Uebersicht bisheriger Kenntnisse von demselben. — Th. 3., Bd. 6. — Königsberg: Friedrich Nicolovius. — S. 1867–1886.
- Gesner C., 1554. Historia animalium. Liber II. De Quadripedia ovipara [Conradi Gesneri medici Tigurini Historiae Animalium Liber II. de Quadrupedibus ouiparis: Adiectae sunt etiam nouae aliquot Quadrupedum figurae, in primo libro de Quadrupedibus uiuiparis desideratae; cum descriptionibus plerorumque breuissimis; item Ouiparorum quorundam Appendix] — Tiguri [Zürich]: Excudebat C. Froshoverus. — 110+27 p., ill.
- Giacoma C., Kozar T., Pavignano I., 1993. Ethological aspects of the biology of *Hyla arborea*. — In: A. H. P. Stuoipel & U. Tester (eds.). — Ecology and Conservation of the European Tree frog. — P. 1–9 (отдельный оттиск).
- Gittins S. P., 1983. The breeding migration of the Common toad (*Bufo bufo*) to a pond in mid-Wales — J. Zool. — **199**(4): 555–562.
- Goin C., Goin O. B., 1962. Introduction to Herpetology. — San Francisco and London: W. H. Freeman & Co. — 263 p.
- Gollmann G., 1985. Genetic analysis of *Bombina* hybrids from Eastern Slovakia. — Studies in Herpetology. — Proc. Europ. Herpetol. Meet. (3rd Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp., Prague, 19–23 August 1985): 121–125.
- Gollmann G., Borkin L. J., Roth P., 1993. Genetic and morphological variation in the fire-bellied toad, *Bombina bombina* (Anura, Discoglossidae). — Zool. Jb. Syst. — **120**: 129–136.
- Gollmann G., Pialek J., Szymura J. M., Arntzen J. W., 1997. *Bombina bombina*. — In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Soc. Eur. Herp. & Mus. Nat. d'Hist. Nat. (IEGB/SPN). — P. 96–97.
- Gray J. E., 1850. Catalogue of the specimens of Amphibia in the collection of the British Museum, part II. Batrachia Gradientia, etc. — London: British Mus. — 72 p.
- Green D. M., Borkin L. J., 1993. Evolutionary relationships of Eastern Palearctic Brown Frogs, genus *Rana*: paraphyly of the 24-chromosome species group and the significance of chromosome number change. — Zool. J. Linn. Soc. — **109**: 1–25.

- Grosse W.-R., Bauch S., 1988. Zum Wachstum der Kaulquappen und zur Langenentwicklung des Laubfrosches (*Hyla a. arborea* L.) (Amphibia, Anura, Hylidae). — Mus. Tierk. Dresden. — **44**(1): 11–18.
- Grossenbacher K., 1997a. *Rana temporaria*. In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Soc. Eur. Herp. & Mus. Nat. d'Hist. Nat. (IEGB/SPN). — P. 158–159.
- Grossenbacher K., 1997b. *Salamandra atra* Laurenti, 1768. In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Soc. Eur. Herp. & Mus. Nat. d'Hist. Nat. (IEGB/SPN). — P. 64–65.
- Grossenbacher K., 1997c. *Salamandra lanzai* Nascetti, Andreone, Capula, Bullini, 1988. — In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Soc. Eur. Herp. & Mus. Nat. d'Hist. Nat. (IEGB/SPN). — P. 66–67.
- Guarino F. M., Angelini F., Cammarota M., 1995. A skeletochronological analysis of three syntopic Amphibian species from southern Italy. — Amphibia-Reptilia. — **16**(3): 297–302.
- Gubányi A., 1991. Distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex, Anura: Ranidae) in Hungary. — Abstr. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 9–23 August 1991): 38.
- Gubányi A., Korsós Z., 1992a. Morphological analysis of two Hungarian water frog (*Rana lessonae - esculenta*) populations. — Amphibia-Reptilia. — **13**(3): 235–242.
- Gubányi A., Korsós Z., 1992b. Ploidy of *Rana esculenta* specimens of an L-E population in the Kis-Balaton Nature Reserve. — Proc. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 9–23 August 1991): 214.
- Gubányi A., Creemers R. C. M., 1993. Reproduction sites of Amphibians in a floodplain of the river Danube (Szigetköz) in Hungary. — Program & Abstr. 7th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Barcelona, 15–19 September 1993): 75.
- Guenther E., 1996. *Salamandra salamandra bernardezi* Wolterstorff, 1928 in Oviedo, Spain: A tailed Amphibian species inhabiting urban areas. — Z. Feldherpetologie. — **3**(1–2): 1–18.
- Günther A. C. L. G., 1858(1859). Catalogue of the Batrachia Salientia in the collection of British Museum. — London: British Mus. — 160 p.
- Günter R., 1970. Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia). — Biol. Zentbl. — **89**: 327–342.
- Günther R., 1997. *Rana ridibunda*. — In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Soc. Eur. Herp. & Mus. Nat. d'Hist. Nat. (IEGB/SPN). — P. 154–155.
- Hachtel M., Ortmann D., Kupfer A., Sander U., Schmidt P., Weddeling K., 2005a. Return rates and long-term capture history of Amphibians in

an agricultural landscape near Bonn (Germany). — *Herpetologia Petropolitana*. — Proc. 12th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St.-Petersburg, 12–16 August 2003). — *Russ. J. Herpetol.* — 12 (Suppl.): 146–149.

Hachtel M., Schmidt P., Sander U., Tarkhnishvili D., Weddeling K., Bohme W., 2005b. Eleven years of monitoring: Amphibians population in an agricultural landscape near Bonn (Germany). — *Herpetologia Petropolitana*. — Proc. 12th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St.-Petersburg, 12–16 August 2003). — *Russ. J. Herpetol.* — 12 (Suppl.): 150–152.

Hausser H., 1970. Laich-Fressen durch Kaulquappen als modliche zeiten bei europäischen Froschlurchen (Amphibia, Anura). — *Oecologia*. — 4(1): 28–32.

Hels T., 1997. The influence of road killings in a Danish population of spadefoot toads (*Pelobates fuscus* Laur.), common frogs (*Rana temporaria* L.) and moor frogs (*Rana arvalis* Nilsson). — *Herpetology '97*. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 August 1997): 95.

Hemmer H., Böhme W., 1974. Nachweis natürlicher Bastarddierung der Erdkröte (*Bufo b. bufo*) mit der Wechselkröte (*Bufo v. viridis*) in Rheinlad (Salientia, Bufonidae). — *Salamandra*. — 10(3–4): 126–130.

Hemmer H., Kadel B., Kadel K., 1981. The Balearic toad (*Bufo viridis balearicus* [Boettger, 1881]), human bronze age culture, and Mediterranean biogeography. — *Amphibia-Reptilia*. — 2(3): 217–230.

Henle K., 1996. Potentials and limitations of causal inferences on declines in the herpetofauna from mapping data illustrated by a long-term mapping example. — *Z. Feldherpetologie*. — 3(1–2): 73–101.

Heppich S., 1978. Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta*. — *Z. zool. Syst. EvolForsch.* — 16: 27–39.

Heppich S., Tunner H. G., 1979. Chromosomal constitution and C-banding in homotypic *Rana esculenta* crosses. — *Mitt. zool. Mus. Berlin*. — 55(1): 111–114.

Heran I., 1983. A contribution to the problem of territoriality in the common frog, *Rana temporaria* Linne, 1758. — *Ekologia (CSSR)*. — 2(1): 5–24.

Herrmann H.-J. 1997. Key characters of Central European brown frogs. — *Studies in Herpetology*. — Proc. Eur. Herpetol. Meet. (3rd Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp., Prague, 19–23 August 1985): 271–276.

Hertlein A., Oerter K., 1997. Development of breeding populations of the common frog, *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 and the common toad, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758). — *Herpetologia Bonnensis*: 169–176.

Heusser H., 1968–72. Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* Cressenfrequenzen und Populationsdynamik. — *Mitt. naturforsch. Ges. Schaffhausen*. — 1968–72 - 29: 33–61.

Holenweg A. K., Reyer H.-U., 1997. Migration and population dynamics in waterfrog metapopulation. — *Herpetology '97*. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 August 1997): 100.

Inger R. F., 1972. *Bufo* of Eurasia. — In: *Evolution in the genus Bufo*. — Austin and London: University of Texas press. — P. 102–118.

Ishchenko V., 1997. Maturity and reproductive success of different generations in the population of *Rana arvalis* Nilss. in the Middle Urals. — *Herpetology '97*. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 August 1997): 103.

Jahn P., 1997. Space utilisation by the Warty newt (*Triturus cristatus*) — *Herpetology '97*. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 August 1997): 103–104.

Jehle R., 1994. Structure, phenology and dynamics of a Central European *Triturus dobrogicus* population. — Abstr. 2nd World Congr. Herpetol. (Adelaide, 29 December 1993 — 6 January 1994): 132.

Jehle R., Arntzen W., Burke T., Krupa P., Hodl W., 2001. The annual number of breeding adults and effective population size of syntopic newts (*Triturus cristatus*, *T. marmoratus*). — *Molecular Ecology*. — 10: 839–850.

Juszczak W., Krawczyk S., Zakrewski M., Zamachowski W., Zysk A., 1984a. Morphometric structure of population of *Rana temporaria* (L.), hibernating together with other Amphibians in aquatic environment. — *Acta biol. cracov.* — Ser. Zoologia. — 26: 39–50.

Juszczak W., Świerad J., 1984a. Morphometric structure of populations of 4 newt species (*Triturus* Raf.) from the West Beskid Mountains (Carpathian, South Poland). — *Acta biol. cracov.* — Ser. Zoologia. — 26: 7–23.

Juszczak W., Świerad J., 1984b. Herpetofauna and its ranges in the Słonne Mountains (Carpathian Plateau, South-East Poland). — *Acta biol. cracov.* — Ser. Zoologia. — 26: 25–37.

Juszczak W., Zakrewski M., Świerad J., 1984b. The hibernation and survival of larvae of the spotted salamander *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) in natural water reservoirs of the Carpathian Uplands and West Beskids in Poland. — *Acta biol. cracov.* — Ser. Zoologia. — 27(4): 61–72.

Kalezić M., 1984. Evolutionary divergences in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae): electrophoretic evidence. — *Amphibia-Reptilia*. — 5(3–4): 221–230.

Kalezić M., Džukić G., 1986. The frequent occurrence of paedomorphosis in the Smooth Newt (*Triturus vulgaris*) population from the Submediterranean area of Yugoslavia. — *Amphibia-Reptilia*. — 7(1): 86–89.

Kawamura T., Nishioka M., Ueda H., Borkin L. J., 1981. Interspecific hybrids among Japanese, Formosan, European and American brown frogs. — *Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ.* — 5: 195–323.

Khalturin M. D., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., 1996. Hybridization between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* in the Ukrainian Transcarpathians: electrophoretic and genome size data. — In: *Biologia plazów i gadów. IV Ogylnopolska konferencja herpetologiczna (Kraków, 26-27 wrzesnia 1996)*. — Kraków: Wydawnictwo Naukowe WSP. — P. 45–46.

Kiss I., Laár K., 1997. Some climatic factors determining the breeding characteristics of common toad (*Bufo bufo* L.). — *Herpetology'97*. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2-10 August 1997): 112.

Klekowski R., 1958. Ropucha paskywka (*Bufo calamita* L.) w okolicach Warszawy. — *Przegl. zool.* — 1: 41–44.

Klewen R., 1986. Population ecology of *Salamandra salamandra terrestris* in an isolated habitat. — *Studies in Herpetology*. — Proc. Eur. Herpetol. Meet. (3rd Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp., Prague, 19–23 August 1985): 395–398.

Kneitz S., Kupfer A., 1997. Long-term data on the breeding migration of two syntopic Newt species of the genus *Triturus* at a pond in Central Europe, Germany. — *Herpetology'97*. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2-10 August 1997): 114.

Kodel K., 1975. Freilandstudien zur Überlebensstudien von Kreuz-Krötenlarven (*Bufo calamita* Laur). — *Rev. suisse zool.* — 82(2): 237–244.

Kónya M., Korsós Z., 1997. Comparative food analysis of two *Triturus* species in Hungary. — *Herpetology'97*. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2-10 August 1997): 115.

Koref-Santibanez S., 1979. The Karyotypes of *Rana lessonae* Camerano, *Rana ridibunda* Pallas and of the hybrid form *Rana "esculenta"* Linné (Anura). — *Mitt. zool. Mus. Berlin*. — 55(1): 115–124.

Koref-Santibanez S., Günther R., 1980. Karyological and serological studies in *Rana lessonae*, *R. ridibunda* and in their hybrid *R. "esculenta"* (Amphibia, Anura). — *Genetica (Dordrecht)*. — 52-53: 195–207.

Kotserzhynska I., 2005. Habitat variation in *Rana arvalis* of northeastern Ukraine. — *Herpetologia Petropolitana*. — *Herpetologia Petro-*

politana. — Proc. 12th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St. — Petersburg, 12–16 August 2003). — *Russ. J. Herpetol.* — 12 (Suppl.): 161–163.

Kovař R., 1997. The breeding strategy of the common toad *Bufo bufo*. — *Herpetology '97*. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2-10 August 1997): 116.

Kuramoto M., 1983. Studies on the speciation of pond frogs in East Asia. — *Sci. Rep. Lab. Amphib. Biol. Hiroshima Univ.* — 6(7): 253–267.

Kyriakopoulou-Sklavounou P., Karakousis Yi., Vasara E., 1997. Genetic variation in Greek populations in alpine newt *Triturus alpestris*. — *Amphibia-Reptilia*. — 18(3): 303–307.

Lada G. A., Borkin L. J., Vinogradov A. E., 1995. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem territory of Russia. — *Russ. J. Herpetol.* — 2(1): 46–57.

Lada G. A., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., 2005. Morphological variation in two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe. — *Herpetologia Petropolitana*. — Proc. 12th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St. — Petersburg, 12–16 August 2003) — *J. Herpetol.* — 12 (Suppl.): 53–56.

Latreille P. A., 1825. *Famillies naturelles du Règne Animal*. — Paris: Baillière. — 570 p.

Laurenti J. N., 1768. *Specimen medicum, exhibens Synopsin Reptilium emendatam cum Experimentis circa Venena et Antidota Reptilium austriacorum*. — Vienna: Joan. Thom. Nob. de Trattner. — 2+214 pp., 5 pls.

Lazareva O. G., 2003. A comparative skeletochronological analysis and demography of four amphibian species (Anura, Ranidae) from Ivanovo province, European Russia. — Abstr. 12th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (St. — Petersburg, 12-16 August 2003): 95.

Leviton A., Anderson S., Adler K., Minton S. 1992. *Handbook to Middle East Amphibians and Reptiles*. — Society for the study of Amphibians and Reptiles. — 252 p.

Leontyeva O. A., 1994. The character of hunting behaviour of four amphibian species inhabiting one biotope. — Abstr. 2nd World Congr. Herpetol. (Adelaide, 29 December 1993 - 6 January 1994): 151–152.

Litvinchuk S. N., 2001. First record of the paedomorphosis for the Smooth newt (*Triturus vulgaris*) from the Ukraine. — *Russ. J. Herpetol.* — 8(1): 77–78.

Litvinchuk S. N., 2005. A record of the Danube newt, *Triturus dobrogicus*, from the Dnieper river delta (Ukraine). — *Russ. J. Herpetol.* — 12(1): 69–72.

- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., 2000. Intraspecific taxonomy and nomenclature of the Danube crested newt, *Triturus dobrogicus*. — Amphibia-Reptilia. — **21**(4): 419-430.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Džukić G., Kalezić M. L., Khalturin M. D., Rosanov J. M., 1999. Taxonomic status of *Triturus karelinii* on the Balkans, with some comments about other crested newt taxa. — Russ. J. Herpetol. — **6**(2): 153-163.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., 2003. On distribution of and hybridisation between the newts *Triturus vulgaris* and *T. montandoni* in western Ukraine. — Alytes. — **20**(3-4): 161-168.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Timofeev B. I., 1997a. Genome size variation in Salamandridae. — Herpetology '97. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2-10 August 1997): 128-129.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V., Khalturin M. D., Džukić G., Kalezić M. L., Mazanaeva L. F., 2005b. Geographic differentiation in tailed Amphibians of eastern Europe: genome size, allozymes and morphology. — In: Herpetologia Petropolitana. — St. — Petersburg. — P. 57-60).
- Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J., 1997b. A contact zone between the newts *Triturus cristatus* and *Triturus dobrogicus* in the Ukrainian Transcarpathians: distribution and genome size variation. — Herpetologica Bonnensis: 229-235.
- Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J., 2001. Natural autotriploidy in the Danube newt, *Triturus dobrogicus* (Salamandridae). — Russ. J. Herpetol. — **8**(1): 74-76.
- Litvinchuk S. N., Rudyk A. M., Borkin L. J., 1996. Observations on paedomorphic newts (*Triturus vulgaris*) from the former Soviet Union. — Russ. J. Herpetol. — **3**(1): 39-48.
- Litvinchuk S. N., Sokolova T. M., Borkin L. J., 1994. Biochemical differentiation of the crested newt (*Triturus cristatus* group) in the territory of the former USSR. — Abh. Ber. Naturk. — **17**: 67-74.
- Litvinchuk S. N., Zuiderwijk A., Borkin L. J., Rosanov J. M., 2005a. Taxonomic status of *Triturus vittatus* (Amphibia: Salamandridae) in western Turkey: trunk vertebrae count, genome size and allozyme data. — Amphibia-Reptilia. — **26** (1): 305-323.
- Lizana M., Márquez R., Ciudad J. López A., Orfao A, Martin-Sánchez R., 1993. Determination of the DNA content/cell of Spanish Amphibians as analyzed by flow cytometry. — Program & Abstr. 7th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Barcelona, 15-19 September 1993): 93.
- Liu Ch.-Ch., 1950. Amphibians of western China. — Fieldiana Zool. Mem. Chicago — **2**: 1-400.

- Liu Ch.-Ch., 1961. Chinese Tailless Amphibians. — Peking: Science Press. (2) — 364 p.
- Lode T., 2001. Character convergence in advertisement call and mate choice in two genetically distinct water frog hybridogenetic lineages (*Rana esculenta*, *Rana grafi*). — J. zool. Syst. Evol. Res. — **39**: 91-96.
- Logier E. B. S., Toner G. C., 1961. Check list of the Amphibians and Reptiles of Canada and Alaska. — Contr. R. Ont. Mus. Zool. Palaeont. — **53**: 93 p.
- Longhi E., 1997. Sexual dimorphism in a population of *Salamandra salamandra salamandra* (Linneus, 1758). — Herpetology '97. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2-10 August 1997): 129-130.
- Macgregor H. C., Sessions S. K., Artzen J. W., 1990. An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions. — J. evol. Biol. — **3**: 329-373.
- Martin R. F., 1972. Evidence of osteology. — In: Evolution in the genus Bufo. — Austin and London: University of Texas press. — P. 37-70.
- Maxson L, Szymura J., 1979. Quantitative immunological studies of the Amphibians of several species of fire bellied toads, genus *Bombina*. — Comp. Biochem. Physiol. — **63B**: 517-519.
- Mazgajska J., 1996. Distribution of Amphibians in urban water bodies (Warsaw agglomeration, Poland). — Ekol. Polska. — **44**(3-4): 245-257.
- Mazin A. L., Borkin L. Ja., 1979. Nuclear DNA content in green frogs of the genus *Rana*. — Mitt. zool. Mus. Berlin. — **55**(1): 217-224.
- Mensi P., Lattes A., Macario B., Salvidio S., Giacoma C., Balletto E., 1992. Taxonomy and evolution of the European brown frogs. — Zool. J. Linn. Soc. — **104**: 293-311.
- Merila J, Sterner M. 2002. Medicinal leeches (*Hirunda medicinalis*) attacking and killing adult Amphibians. — Ann. zool. Fennici. — **39**: 343-346.
- Mertens R., Müller L., 1928. Liste der Amphibien und Reptilien Europas. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. — **41**(1): 1-62.
- Mertens R., Müller L., 1940. Die Amphibien und Reptilien Europas (Zweite Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1940). — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. — **45**(1): 1-56.
- Mertens R., Wermuth H., 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. — Frankfurt am Main: W. Kramer. — 264 S.
- Mészáros B., 1972-1973. Critical studies on karyotypes of eight Anuran species from Hungary and some problems concerning the evolution of the order. — Acta biol. debrecina. — **10-11**: 151-161.

- Miaud C., 1995. Oviposition site selection in three species of European Newts (Salamandridae) genus *Triturus*. — Amphibia-Reptilia. — **16**(3): 265-272.
- Miaud C., Ribéron A., Castanet J., Andreone F., Francillon-Vieillot H., Guyétant R., 1997. Comparison of age structure and growth in two populations of *Salamandra lanzai*. — Herpetology '97. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2-10 August 1977): 142.
- Michalak P., Grzesik J., Rafinski J., 1977. Tests for sexual incompatibility between two newt species, *Triturus vulgaris* and *Triturus montandoni*: No-choice mating design. — Evolution. — **51**(6): 2045-2050.
- Miura I., Nishioka M., Borkin L. J., Wu Z., 1995. The origin of the brown frogs with $2n = 24$. — Experientia. — **51**: 179-188.
- Morand A., Joly P., Grolet O., 1997. Phenotypic variation in metamorphosis in five Anuran species along a gradient of stream influence. — C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris. Ser. 3 - Sci. Vie — Life-Sci. — **320**(8): 645-652.
- Moravec J., 1993. Mating behaviour in *Hyla arborea*. I. Density, move, emnt and residency in breeding site. II. Mate selection and mating success. — Program & Abstr. 7th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Barcelona, 15-19 September 1993): 101-102.
- Morescalchi A., 1975. Chromosome evolution in the caudate Amphibia. — Evolut. Biol. — **8**: 339-387.
- Nagl A. M., Hofer R., 1997. Effects of ultraviolet radiation on early larval stages of the Alpine newt, *Triturus alpestris*, under natural and laboratory conditions. — Oecologia. — **110**(4): 514-519.
- Nascetti G., Lanza B., Bullini L., 1995. Genetic data support the specific status of the Italian freefrog (Amphibia: Anura: Hylidae). — Amphibia-Reptilia. — **16**(3): 215-227.
- Nishioka M., Sumida M., Borkin L. J., Wu Z., 1992. Genetic differentiation of 30 populations of 12 brown frog species distributed in the Palearctic region elucidated by the electrophoretic method. — Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. — **11**: 109-160.
- Nöllert A., 1997. *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768). — In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Soc. Eur. Herp. & Mus. Nat. d'Hist. Nat. (IEGB/SPN). — P. 110-111.
- Odierna G., Andreone F., Aprea G., Arribas O., Capriglione T., Vences M., 2000. Cytological and molecular analysis in the rare discoglossid species, *Alytes muletensis* (Sanchiz & Androver 1997) and its bearing on archaeobatrachian phylogeny. — Chromosome Res. — **8**: 435-442.
- Ogielska M. The fate of spontaneous abnormal embryos of the water frog *Rana esculenta*. — Abstr. 6th Ord. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 9-23 August 1991): 67.

- Oliveri L., Nascetti G., Bullini L., 1990 (1991). Molecular and morphological phylogenies in the genus *Salamandra*. — Abstr. 3rd Congr. E. S. E. B. (Debrecen, 1-5 September 1990) — S. 1: 48.
- Olmo E., 1973. Quantitative variations in the nuclear DNA and phylogenesis of the Amphibia. — Caryologia. — **26**: 43-68.
- Orizaola G., Lauria A., 2005. Developmental variation in an isolated Amphibian: population and family effects on pool frog (*Rana lessonae*) metamorphosis in Sweden. — Progr. Abstr. 13th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Bonn, 27 September — 2 October, 2005): 85.
- Orlova V. F., Mazanaeva L. F., 1998. Morphological and ecological data on Southern Crested newt (*Triturus karelinii*) from Dagestan — In: Advances in Amphibian Research in the former Soviet Union. — Sofia; Moscow: PENSOFT Publishers. — 3: 179-184.
- Pagano A., Joly P., 1999. Limits of the morphometric method for field identification of water frogs. — Alytes. — **16**(3-4): 130-138.
- Pagano A., Lode T., Crochet P. A., 2001. New contact zone and assemblages among water frogs of Southern France. — J. zool. Syst. Evol. Res. — **39**: 63-67.
- Pallas P. S., [1814]. Zoographia Rosso-Asiatica, Sistens Omnium Animalium in Extensio Rossico et Adjacentibus Maribus Observatorum Recensionem, Domicilia, Mores et Descriptiones, Anatomen atque Icones Plurimorum 3. — Petropoli: Acad. Sci. — 7+428+125 p.
- Pavignano I., Giacomini C., Castellano S., 1990. A multivariate analysis of Amphibian habitat determination in north-western Italy. — Amphibia-Reptilia. — **11**(4): 311-324.
- Pecio A., Rafinski J., 1985. Sexual behaviour of the Montandon's newt, *Triturus montandoni* (Boulenger) (Caudata: Salamandridae). — Amphibia-Reptilia. — **6**(1): 11-22.
- Piálek J., Zavadil V., 1997. Morphological differentiation between members of the *Triturus cristatus* superspecies in the Czech Republic. — Herpetology '97. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2-10 August 1997): 162.
- Plötner J., Becker C., Plötner K., 1994. Morphometric and DNA investigations into European water frogs (*Rana esculenta* Synklepton (Anura, Ranidae)) from different population systems. — J. zool. Syst. Evol. Res. — **32**: 193-210.
- Plötner J., Obst T., 2001. New hypotheses on the systematics on the western Palearctic water frog complex (Anura, Ranidae). — Mitt. Mus. Naturk. Berl. Zool. Reihe. — **77**(1): 5-21.
- Pough H. F., Andrews R. M., Cadle J. E., Crump M. L., Savitzky A. H., Wells K. D., 2004. Herpetology. Third edition. — Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice Hall, Pearson Education, Inc. — 726 p.

Poyarkov N., Chernyshev K., Serbinova I., 2005. Hybridization between smooth and Carpathian newts (*Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758) and *Triturus montandoni* (Boulenger, 1880); Salamandridae) in Ukrainian Transcarpathia: morphological and allozyme evidences. — Progr. Abstr. 13th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Bonn, 27 September — 2 October, 2005): 90.

Radojičić J., Cvetcovic D., Tomovic L., Džukić G., Kalezić M., 2002. Sexual dimorphism in fire-bellied toads *Bombina* spp. from the Central Balkans. — Folia zool. — **51**(2): 129–140.

Radwan N. M. M., Schneider H., 1988. Social behaviour, call repertory and variation in the calls of the pool frog, *Rana lessonae* (Anura: Ranidae) — Amphibia-Reptilia. — **9**: 329–351.

Rafinski J., 1985. Natural hybridization between *Triturus vulgaris* and *T. montandoni*. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 19–23 August 1985): 94–95.

Rafinski J., Babik W., 2000. Genetic differentiation among northern and southern populations of the moor frog *Rana arvalis* Nilsson in Central Europe. — Heredity. — **84**: 610–618.

Rebelo R., Caetano M. H., 1993. Use of the “skeletonochronological” method for eodemographical studies in *Salamandra salamandra gallaica* from Portugal. — Program & Abstr. 7th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Barcelona, 15–19 September 1993): 110.

Rehak I. 1983. Changes in body measures during the growth of the newts *Triturus vulgaris*, *T. alpestris* and *T. cristatus* (Amphibia: Urodela). — Vest. ces. Spolec. zool. — **47**: 51–67.

Riobo A., Rey J., Puente M., Miramontes C., Vences M., 1999. Ontogenetic increase of black dorsal pattern in *Rana temporaria*. — Br. herpetol. Soc. Bull. — **70**: 1–6.

Roesli M., Reyer H.-U., 2000. Male vocalization and female choice in the hybridogenetic *Rana lessonae* / *Rana esculenta* complex. — Anim. Behav. — **60**: 745–755.

Romero J., Mendosa M., Antónnez A., Márquez A. L., 1993. *Bufo bufo* and *Bufo calamita* in the South of Iberian Peninsula: a comparative biogeographical analysis. — Program & Abstr. 7th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Barcelona, 15–19 September 1993): 113.

Roth P., 1997. *Bufo viridis* Laurenti, 1768. — In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Soc. Eur. Herp. & Mus. Nat. d’Hist. Nat. (IEGB/SPN). — P. 122–123.

Roth P., Rab P., 1987. Sequential chromosome banding studies in the natterjack toad, *Bufo calamita* — Proc. 4th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Nijmegen, 17–21 August 1987): 335–338.

Rot-Nikčević, Sidovska V., Džukić G., Kalezić M., 2001. Sexual size dimorphism and life history traits of two European spadefoot toads (*Pelobates fuscus* and *P. syriacus*) in allopatry and sympatry. — Ann. Ser. Hist. Nat. — Ser. 11, **1**(23): 107–120.

Rowe G., Beebee T., Burke T., 1997. Phylogeography, microsatellite heterozygosity and fitness of natterjack toads *Bufo calamita* populations. — Herpetology '97. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 August 1997): 179.

Sacher P., 1986. Zur Entwicklung und Lebensweise von Kreuzkrötenlarven (*Bufo calamita* Laur.) (Amphibia, Salientia, Bufonidae). — Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — **42**(1): 107–124.

Sanchiz F. B., Młynarski M., 1979a. Remarks on the fossil Anurans from the Polish Neogene. — Acta zool. cracov. — **24**(3): 153–174.

Sanchiz F. B., Młynarski M., 1979b. Pliocene Salamandrids (Amphibia, Caudata) from Poland — Acta zool. cracov. — **24**(4): 175–188.

Sato I., 1943. Monograph of Tailed Amphibians of Japan. — Osaka: Nippon Shuppan-sha. — 528 p.

Schlyter F., Hoglund J., Stromberg G., 1991. 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. — **12**(3): 267–281.

Schmidt B. R., 2005. The demography of Amphibian population declines: two case studies. — Progr. Abstr. 13th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Bonn, 27 September — 2 October, 2005): 99.

Schmidler J. F., Franzen M., 2004. *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758) — Teichmolch. — In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. — Bd. 4/IIB. — Wiebelsheim: AULA-Verlag. — P. 847–967.

Schneider H., Sofianidou T. S., Kariakopoulou-Sklavounou P., 1988. Calling behavior and call of *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae) in Greece. — Zool. Jb. Physiol. — **92**: 231–243.

Schneider H., Sinsch U., 2004. 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. — **11**: 187–201.

Schroer T., 1996. Morphologie und Ploidiegrade von Wasserfroschen aus unterschiedlichen Populationssystemen in Nordost-Polen. — Z. Feldherpetol. — **3**: 133–150.

Scoble M. J., 1985. The species in systematics. — In: E. S. Vrba (ed.) Species and speciation. — Transvaal Museum Monograph. — **4**: 31–34.

Seba A., 1734–1765. Locupletissimi Rerum naturalium Thesauri accurata Descriptio. Naaukeurige beschryving van het schatryke kabinet

- der voornaamste seldzaamheden der natuur. Bd. 1–4. — Amsterdam. — 449 Tab.
- Seidel B., 1992. Age structure in a yellow-bellied toad population. — Proc. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 19–23 August 1991): 403–408.
- Semlitsch R. D., 1991. Performance of tadpoles in the hybridogenetic *Rana esculenta* complex. — Proc. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 19–23 August 1991): 81.
- Smirnov S., 1997. Extra bones in the Anuran skull: neomorphs or ancient features? — Herpetology '97. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 August 1997): 195.
- Sotiropoulos K., Eleftherakos K., Legakis A., Polymeni R. M., 2005. Conservation genetics of the Alpine newt (*Triturus alpestris*) in the southern limit of its distribution. — Progr. Abstr. 13th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Bonn, 27 September — 2 October, 2005): 106.
- Spasić-Bosković O., Tanić N., Blagojević J., Vujosević M., 1997. Comparative cytogenetic analysis of European brown frogs: *Rana temporaria*, *R. dalmatina* and *R. graeca*. — Caryologia. — **50**(2): 139–149.
- Stainfartz S., Veith M., Tautz D., 2000. Mitochondrial sequence analysis of *Salamandra* taxa suggests old split of major lineages and post-glacial recolonizations of Central Europe from distinct source populations of *Salamandra salamandra*. — Molecular Ecology. — **9**: 397–410.
- Stebbins R. C., 1995. A natural history of Amphibians. — Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. — 316 p.
- Stejneger L., 1907. Herpetology of Japan and adjacent territory. — Bull. U. S. Natl. Mus. Washington. — **58**. — 577 p.
- Stejneger L., Barbour T. A., 1917. Check List of North American Amphibians and Reptiles [ed. 1]. — Cambridge: Harvard Univ. Press. — 125 p.
- Stöck M., Lamatsch D., Steinlein C., Eppel J. T., Grosse W.-R., Hock R., Klapperstuck T., Lampert K. P., Scheer U., Schmid M., Schartl M., 2002. A bisexually reproducing all-triploid vertebrate. — Nature Publishing Group, Nature Genetic Advance Online Publication — <http://genetic.nature.com>. — P. 1–4.
- Stugren B., 1966. Geographic variation and distribution of the Moor Frog, *Rana arvalis* Nilss. — Ann. Zool. Fennici. — **3**: 29–39.
- Stugren B., 1980. Geographical variation of the Fire Bellied Toad (*Bombina bombina* (L.)) in the USSR (Amphibia, Anura, Discoglossidae). — Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — **36**(5): 101–115.
- Stumpel A., 1997. *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758). — In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. — Paris: Soc. Eur. Herp. & Mus. Nat. d'Hist. Nat. (IEGB/SPN). — P. 124–125.

- Stumpel A. H. P., Hanekamp G., 1986. Habitat and ecology of *Hyla arborea* in the Netherlands. Studies in Herpetology. — Proc. Europ. Herpetol. Meet. (3rd Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp., Prague, 19–23 August 1985): 409–412.
- Šulová K., 1997. Cytogenetic survey of water frogs, *Rana esculenta*, *R. ridibunda* and their hybridogenetic hybrid *R. esculenta* from the Czech Republic. — Herpetology '97. — Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 August 1997): 202–203.
- Surova G. S., 1985. Early developmental death in *Rana temporaria*. — Programme-Abstr. 3rd Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Prague, 19–23 August 1985): 114.
- Szymura J., 1976a. Hybridization between Discoglossid toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata* in southern Poland as revealed by the electrophoretic technique. — Z. zool. Syst. EvolForsch. — **14**(3): 227–236.
- Szymura J. M., 1976b. New data on the hybrid zone between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* (Anura, Discoglossidae). — Bull. Acad. Polon. Sci. Serie Sci. Biol. — **24**(6): 355–363.
- Szymura J. M., 1977. Nasze kumaki (*Bombina* Oken, 1816) istotnie tworzą mieszańce w przyrodzie. — Przegl. zool. — **21**(2): 144–147.
- Szymura J. M., Barton N. H., 1991. The genetic structure of the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata* comparisons between transects and between loci. — Evolution (USA). — **45**(2): 237–261.
- Szymura J. M., Farana I., 1978. Inheritance and linkage analysis of five enzyme loci in interspecific hybrids of toadlets, genus *Bombina*. — Biochem. Genetics. — **16**(3–4): 307–319.
- Szymura J. M., Spolsky C., Uzzel T., 1985. Mitochondrial DNA variation in European *Bombina* — Programme-Abstr. 3rd Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Prague, 19–23 August 1985): 116.
- Tester U., 1992. Some remarks on the population biology of the free frog (*Hyla arborea arborea*) in the region of Basel. — Proc. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 12–13 August): 433–438.
- Tiedemann F., 1979. Erstnachweis von *Rana a. arvalis* in Österreich (Amphibia: Salentia: Bufonidae). — Salamandra. — **75**(3): 180–184.
- Tuniev B. S., 1994. Peculiarities of variation of the Spotted Newt *Triturus vulgaris lantzji* Wolt., Crested Newt *T. cristatus karelinii* Str., and Banded Newt *T. vittatus ophryticus* Bert. in Western Caucasus. — Russian J. Herpetol. — **1**(2): 143–160.
- Tunner H. G., 1991. Migratory behaviour of *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta* of lake Neusiedl (Austria, Hungary). — Abstr. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 9–23 August 1991): 91.

Tunner H. G., 1994. Why does the water frog *Rana lessonae* migrate at the Lake Neusiedl (Central Europe)? — Abstr. 2nd World Congr. Herpetol. (Adelaide, 29 December 1993 — 6 January 1994): 266–267.

Tunner H. G., Heppich-Tunner S., 1992. A new population system of water frogs detected in Hungary. — Proc. 6th Herpetol. Meet. Soc. Eur. Herp. (Budapest, 9–23 August 1991): 453–460.

Ullerich F.-H., 1970. DNA-Gehalt und Chromosomenstruktur bei Amphibien. — Chromosoma. — **30**: 1–37.

Uteshev V., Borkin L., 1985. On interspecific hybridization of European and Far Eastern discoglossid toads of genus *Bombina*. — Zool. Anz. — **215**(5/6): 355–367.

Uzzell T., 1982. Immunological relationship of Western Palearctic water frogs (Salientia: Ranidae) — Amphibia-Reptilia. — **3**(2/3): 135–143.

Vancea S., Funh I. E., Stugren B., 1989. Sur la composition taxonomique du peuplement de crenouilles vertes (complexe *Rana esculenta* L.) de Roumanie. — Studii Mongr. Univ. V. Babes-Bolyai. — Biologia. — **34**(2): 69–77.

Veith M., 1992. Genetic variation of *Salamandra salamandra* (L., 1758) in the Eastern Pyrenees — Abstr. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol., (Budapest, 19–23 August 1991): 93

Veith M., 1997. Allozyme clines in *Salamandra salamandra* population from the Cantabrian Mountains, Spain — Amphibia-Reptilia. — **18**(3): 298–303.

Veith M., Kosuch J., Vences M., 2003. Climatic oscillations triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae). — Molec. phylogen. Evol. — **26**: 310–327.

Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M., 1990. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry. — Genome — **33**(5): 619–627.

Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günter R., Rosanov J. M., 1991. Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal. — Hereditas. — **114**: 245–251.

Vinogradov A. E., Chubinshvili A. T., 1999. Genome reduction in a hemiclinal frog *Rana esculenta* from radioactively contaminated areas. — Genetics. — **151**: 1123–1125.

Vorburger C., 2001a. Non-hybrid offspring from matings between hemiclinal hybrid waterfrogs suggest occasional recombination between clonal genomes. — Ecology letters. — **4**: 628–636.

Vorburger C., 2001b. Fixation of deleterious mutations in clonal lineages: evidence from hybridogenetic frogs. — Evolution. — **55**(11): 2319–2332.

Vorburger C., 2001c. Heterozygous fitness effects of clonally transmitted genomes in waterfrogs — J. evol. Biol. — **14**: 602–610.

Vorburger C., Reyer H.-U., 2003. A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs? — Conserv. Genetics. — **4**: 141–155.

Waburg M., 1992. Longevity of *Salamandra salamandra* on Mt. Carnel. — Proc. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. (Budapest, 19–23 August 1991): 485–487.

Wallace H., Wallace B. M. N., 2000. Sex reversal of the newt *Triturus cristatus* reared at extreme temperatures. — Int. J. Dev. Biol. — **44**: 807–810.

Wallis G. P., Artzen J. W., 1989. Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: limited cytoplasmic gene flow among species. — Evolution. — **43**: 88–104.

Wu Min, Zhao Yajiang, 1987. A preliminary study of the karyotype of *Bufo viridis* Laurenti in Xinjiang. — Zool. Res. — **8**(4): 339–343.

Zhao E.-M., Adler K., 1993. Herpetology of China. — Contr. Herpetol. Published by Society for the Study of Amphibians and Reptiles in cooperation with Chinese Society for the Study of Amphibians and Reptiles. — 10. — 527 p.

Zugolaro C., Giacomina C., Kozar T., 1993. The population structure of *Bufo viridis*. — Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvagina. — 21: 713–720.

Учебное пособие

Евгений Писанец

Амфибии Украины

*(Справочник-определитель земноводных Украины
и сопредельных территорий)*

Научный редактор *Юрий Некрутенко*
Компьютерное макетирование *Татьяна Кушка*
Создание карт *Виктор Радченко,*
Евгений Писанец, Ольга Мануилова
Фото *Евгений Писанец*

Подписано в печать . Формат 60X84/16.
Бумага мелованная. Печать офсетная.
Гарнитура Newton. Тираж

Издатель Горобець Г. С.
Свидетельство о занесении субъекта издательской деятельности
в государственный реестр издателей, изготовителей и распространителей
издательской продукции серия ДК № 1254 от 05.03.2003 г.
Киев, ул. Есенина, 24. Тел. (044) 248 7105.

Отпечатано в ЗАТ «Зразкова типографія «Бліц Прінт»