

МОЛЕКУЛЯРНО-БИОХИМИЧЕСКИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МИКРОЭВОЛЮЦИИ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

С. Н. Литвинчук¹, Ю. М. Розанов¹, Л. Я. Боркин², Д. В. Скоринов¹

¹Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

MOLECULAR, BIOCHEMICAL AND CYTOGENETIC ASPECTS OF MICROEVOLUTION IN ANURANS OF RUSSIA AND ADJACENT COUNTRIES

S. N. Litvinchuk¹, J. M. Rosanov¹, L. J. Borkin², D. V. Skorinov¹

¹Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

The genome size and genetic (allozymes, microsatellites, and mitochondrial DNA) variation was studied in five families of anurans from the territory of Russia and some adjacent countries (6977 specimens of 32 species). Based on genome size, we found clear geographic groups in the majority of wide-ranging species of the genera *Bombina*, *Pelobates*, *Bufo*, *Hyla*, and *Rana*. As a rule, the existence of such groups was evidenced by other genetic markers as well. The differences in amount of nuclear DNA seem to correlate with the level of evolutionary divergence between samples under study expressed by taxonomic rank (from geographic population groups *via* subspecies, and congeneric species, to genera and families). We would like to emphasize the importance of such centers of amphibian speciation in western Palearctic, like the Pannonian, Talysh, and Cyprus, which were of less attention from amphibian researchers.

Изучению внутривидовой (географической) изменчивости и структуры у широко ареальных видов амфибий уделялось мало внимания. Появление молекулярно-биохимических и цитогенетических методов позволило более пристально исследовать подобные виды. В ходе наших исследований было обнаружено, что в ряде случаев популяции одного и того же вида из различных частей ареала могут сильно отличаться друг от друга по размеру генома. Возникает вопрос, как эти различия коррелируют с генетической и морфологической изменчивостью.

Целью нашего исследования было: выявление внутривидовых географических группировок с помощью различных генетических маркеров и анализа изменчивости размера генома, изучение эволюционных связей между ними, а также их генетических взаимоотношений в зоне контакта ареалов, сопоставление результатов, полученных с помощью разных методов, и обнаружение общих закономерностей, определяющих микроэволюционные процессы у амфибий, населяющих Россию и ряд сопредельных стран. Для решения этих задач был использован комплекс методов: проточ-

ная ДНК-цитометрия, белковый электрофорез, секвенирование митохондриальной ДНК и анализ сателлитной ДНК.

1. Чесночницы (род *Pelobates*)

Изменчивость размера генома была изучена нами у 728 особей *P. fuscus* (105 выборок) и 21 особи *P. syriacus* (5 выборок). Оба вида хорошо различаются по количеству ядерной ДНК (8.61—9.50 и 7.86—8.39 пг, соответственно). Средние различия между ними (RD) составляют 13.1%. У *P. fuscus* были выявлены две криптические формы, четко обособленные по размеру генома ($RD = 5.5\%$). Одна из них (8.61—9.06 пг) распространена западнее линии, проходящей по Ивановской, Владимирской, Рязанской и Белгородской областям в России, а также по Харьковской области и Крыму на территории Украины. Другая форма (9.10—9.50 пг) обитает восточнее этой линии (Borkin et al., 2003).

Изучение 20 аллозимных локусов в 56 выборках *P. fuscus* (366 особей) и 4 выборках *P. syriacus* (16 особей) выявило значительные различия между этими видами ($D_{Nei'78} = 0.69$). Различия между геномными формами *P. fuscus* оказались меньше ($D_{Nei} = 0.36$). Анализ зоны контакта показал, что генетический обмен между ними резко ограничен. Таким образом, эти криптические формы могут рассматриваться как самостоятельные виды. Для восточного вида *P. vespertinus* (Pallas, 1771) мы предлагаем русское название «чесночница Палласа». Недавно предложенное название *P. borkini* Zagorodnyuk, 2003 следует считать *nomen nudum*.

Секвенирование митохондриального гена цитохрома *b* (702 нуклеотидные пары; Crottini et al., 2007) и аллозимный анализ показали, что западный вид *P. fuscus*, в свою очередь состоит, как минимум, из двух генетических группировок, которые, однако, слабо отличаются по размеру генома ($RD = 0.8\%$). Первая из них населяет западную и центральную Европу, часть Прибалтики и Придунайские низменности, вторая — северную Италию и западную часть Восточно-Европейской равнины.

Изучение количества ядерной ДНК у *P. syriacus* выявило заметные различия между подвидами ($RD = 3.2\%$). У номинативного подвида, *P. syriacus syriacus* (Дагестан и Азербайджан) мы обнаружили больший геном (8.02—8.39 пг), чем у балканского *P. syriacus balcanicus* из Сербии и Македонии (7.86—7.95 пг; Borkin et al., 2005). Однако генетическая (аллозимы) дистанция между этими подвидами ($D_{Nei} = 0.14$) оказалась меньше, чем даже между группировками внутри западной *P. fuscus* ($D_{Nei} = 0.23$).

2. Жерлянки (род *Bombina*)

Изменчивость размера генома была изучена у трех видов рода *Bombina* (1093 особи, 126 выборок). У краснобрюхой жерлянки (*B. bombina*) нами выявлены две географические группировки популяций, имеющие различное количество ядерной ДНК ($RD = 2.9\%$). Одна из них населяет восточную Европу (21.74—22.95 пг), другая — Придунайские и Приднестровскую низменности, а также западную Турцию (20.58—21.98 пг). Более сильные

различия по размеру генома ($RD = 5.0\%$) были обнаружены между двумя подвидами желтобрюхой жерлянки (Borkin et al., 2005). Южный балканский подвид *B. variegata scabra* имел более крупный геном, чем северный номинативный *B. variegata variegata* (21.21—21.78 и 20.07—20.86 пг, соответственно).

Анализ аллозимной изменчивости по 17 локусам (61 выборка, 470 особей) показал нарастание генетической дистанции в зависимости от степени эволюционной дивергенции. Различия между двумя геномными формами *B. bombina* ($D_{Nei} = 0.01$) были значительно меньше, чем между подвидами *B. variegata* ($D_{Nei} = 0.10$), которые, в свою очередь, были меньше, чем между видами *B. bombina* и *B. variegata* ($D_{Nei} = 0.22$).

Размер генома у *B. orientalis* из Приморского края России (20.32—20.86 пг) оказался очень близок к таковому у *B. variegata variegata* ($RD = 0.7\%$). Однако по аллозимным данным этот вид сильно отличался как от желтобрюхой, так и от краснобрюхой жерлянок ($D_{Nei} = 0.30$ и 0.28 , соответственно).

3. Серые жабы (группа *Bufo bufo*)

Количество ядерной ДНК (220 особей из 54 выборок) и аллозимная изменчивость (31 выборка, 100 особей) были оценены у трех видов серых жаб комплекса *Bufo bufo*. Выяснилось, что по размеру генома дальневосточная *B. gargarizans* наиболее удалена от серых жаб западной Палеарктики (11.17—12.15 и 12.92—14.12 пг, соответственно; $RD = 16.3\%$). Такая же картина была отмечена и по аллозимам (27 локусов, $D_{Nei} = 0.68$).

Талышские популяции, обычно приписываемые к кавказской жабе *B. verrucosissimus*, хорошо отличались по размеру генома от других кавказских популяций этого вида (13.22—13.36 и 13.53—14.09 пг, соответственно; $RD = 4.3\%$). Более того, анализ аллозимов показал, что талышские жабы являются самостоятельной ветвью, приблизительно в равной степени удаленной как от европейской *B. bufo bufo* ($D_{Nei} = 0.32$), так и от кавказской *B. verrucosissimus* ($D_{Nei} = 0.37$). Средние генетические различия между *B. bufo bufo* и *B. verrucosissimus* оказались несколько ниже ($D_{Nei} = 0.22$). Нам не удалось найти заметных различий ни по размеру генома, ни по аллозимам между кавказскими популяциями *B. verrucosissimus*, описанными как разные подвиды (Орлова, Туниев, 1989).

На основании морфологических данных (Baran, Atatür, 1998) популяции серых жаб из западной и южной Анатолии ранее были отнесены к *B. bufo spinosus*. По нашим данным, турецкие жабы (озеро Абант и город Аланья) оказались генетически значительно ближе к *B. verrucosissimus* Кавказа ($D_{Nei} = 0.03$), чем к *B. bufo bufo* ($D_{Nei} = 0.21$). По размеру генома турецкие популяции (13.39—13.78 пг) были достаточно близки как к *B. verrucosissimus* ($RD = 2.5\%$), так и к *B. b. bufo* ($RD = 2.3\%$).

Значительные различия по размеру генома были обнаружены нами между *B. bufo bufo* и *B. bufo spinosus* из Туниса (14.06—14.11 пг; $RD = 6.1\%$).

По аллозимным данным последние оказались ветвью, сильно удаленной как от *B. bufo bufo*, так и от *B. verrucosissimus* ($D_{Nei} = 0.28$ и $D_{Nei} = 0.29$, соответственно). Судя по этой дистанции, уровень генетических различий между *B. bufo spinosus* из Туниса и номинативным подвидом вполне соответствует межвидовому. Тем не менее, вопрос о таксономическом положении жаб из Туниса может быть решен лишь после выяснения статуса *B. bufo spinosus* из южной Европы (Франция), откуда эта форма была описана.

4. Зеленые жабы (группа *Bufo viridis*)

Изменчивость размера генома изучена у 816 диплоидных и 308 полиплоидных особей (242 выборки) зеленых жаб комплекса *Bufo viridis*. Как правило, все диплоидные популяции зеленых жаб объединяются в один политипический вид *B. viridis*, внутривидовая систематика которого до сих пор остается недостаточно разработанной. Недавно на основании данных, полученных при анализе двух участков митохондриального генома, было выдвинуто предположение (Stöck et al., 2006), что все подвиды *B. viridis*, на самом деле, являются самостоятельными видами. Это — европейская *B. v. viridis*, южно-иранская *B. v. kermanensis*, среднеазиатская *B. v. turanensis*, апеннинско-балеарская *B. viridis balearicus*, североафриканская *B. viridis boulengeri* и переднеазиатский подвид, для которого было предложено название «*B. viridis variabilis*» (= *B. viridis sitibundus* или *B. viridis «arabicus»*). Кроме того, еще одна неописанная форма была недавно найдена в южной части острова Сицилия (Stöck et al., 2006).

Нами было изучено количество ядерной ДНК у представителей пяти подвидов (кроме *B. viridis balearicus* и сицилийской формы). В отличие от номинативного, южно-иранского и североафриканского подвидов, два других подвида оказались географически неоднородными. По размеру генома в пределах *B. viridis variabilis* можно выделить две, а у *B. viridis turanensis* даже три географические группировки.

Если анализировать распределение количества ядерной ДНК у *B. viridis* в целом, то могут быть выделены четыре ярко выраженных пика. Первый пик с наибольшим геномом сформировали *B. viridis variabilis* с острова Кипр (10.40—10.68 пг). Второй — *B. v. turanensis* из бассейна реки Амударья (9.98—10.21 пг). Третий пик со средними значениями образовали *B. v. viridis* (9.67—9.99 пг) и *B. v. turanensis* из бассейнов рек Сырдарья, Чу и Или (9.71—10.09 пг). В четвертый пик с наименьшим геномом попали особи *B. viridis variabilis* из Передней Азии, Кавказа и западного Казахстана (9.28—9.65 пг), *B. v. turanensis* из Копетдага (9.49—9.66 пг), *B. v. kermanensis* (9.38—9.41 пг) и *B. v. boulengeri* (9.54—9.78 пг). Максимальные различия нами были обнаружены между *B. viridis variabilis* с Кипра и *B. v. kermanensis* (11.4%).

Аллозимная изменчивость (23 локуса, 59 выборки, 227 особей) была изучена у *B. v. viridis*, *B. v. boulengeri*, обеих геномных группировок *B. viridis variabilis*, а также у *B. v. turanensis* из бассейна реки Сырдарья. Наимень-

шие генетические различия были найдены нами между *B. v. turanensis* и континентальными популяциями *B. viridis variabilis* ($D_{Nei} = 0.11$). Чуть дальше от обеих этих форм отстояла восточно-европейская *B. v. viridis* ($D_{Nei} = 0.13$). Наиболее сильно от этих трех форм отличались кипрская *B. viridis variabilis* ($D_{Nei} = 0.21$) и тунисская *B. v. boulengeri* ($D_{Nei} = 0.23$).

Предположение о том, что *все* подвиды *B. viridis* следует считать самостоятельными видами (Stöck et al., 2006), не подтверждается нашими данными. Мы полагаем, что географические системы диплоидных популяций *B. viridis*, в том числе обычно относимые к разным подвидам, на самом деле находятся на разных уровнях эволюционной дивергенции. Например, изучение изменчивости размера генома, а также распределения одного сателлитного и двух аллозимных локусов в популяциях, находящихся в зонах контакта ареалов *B. v. viridis* и *B. viridis variabilis* (Среднее и Нижнее Поволжье, восточное Предкавказье и западная Анатолия), показало, что ширина зоны интерградации может достигать нескольких сотен километров (Литвинчук и др., 2006). Такая ситуация характерна скорее для подвигов, чем для видов, которые имеют узкие гибридные зоны. Исходя из этого, мы предлагаем рассматривать, по крайней мере, эти две формы в качестве подвигов, а не самостоятельных видов. С другой стороны, генетические дистанции между некоторыми формами (кипрская *B. viridis variabilis* и *B. viridis boulengeri*) превышают наименьший уровень межвидовых различий, отмеченный у амфибий (Халтурин и др., 2003; Боркин, Литвинчук, 2007), что может говорить в пользу их видового, а не подвидового статуса.

5. Квакши (род *Hyla*)

Количество ядерной ДНК (251 особь, 54 выборки) и аллозимная изменчивость (153 особи, 36 выборки) были проанализированы нами у трех видов квакш рода *Hyla*. Дальневосточная *H. japonica* генетически (23 аллозимных локуса) оказалась наиболее удаленной ($D_{Nei} = 0.57$) от *H. arborea* и *H. savignyi* из западной Палеарктики. Однако значения размера генома у *H. japonica* и двух других видов перекрываются (9.91—10.22 и 9.98—12.10 пг, соответственно).

По аллозимным данным у *H. japonica* могут быть выделены три географические группы, одна из которых населяет остров Хоккайдо (Япония), другая — юг острова Сахалин, и третья — континентальный Дальний Восток России (Хабаровский и Приморский края). Генетические различия между второй и третьей группами оказались чуть меньше ($D_{Nei} = 0.08$), чем между ними и японской выборкой ($D_{Nei} = 0.10$). По размеру генома все эти три группы практически не отличались друг от друга ($RD = 0—0.5\%$). Исходя из этого, мы можем с высокой долей уверенности утверждать, что все они принадлежат к одному и тому же виду, а не к двум разным (*H. japonica* и *H. ussuriensis*), как это было предложено ранее (Fei, 1999). Более того, недавно эти якобы разные виды были отнесены даже к разным группам видов (Faivovich et al., 2005).

Нами впервые была выявлена значительная внутривидовая генетическая структуризация у обыкновенной (*H. arborea*) и малоазиатской (*H. savignyi*) квакш. Среди европейских популяций *H. a. arborea* мы обнаружили две географические группировки, различающиеся по количеству ядерной ДНК ($RD = 4.1\%$). Одна из них населяет западную Европу (Франция) и Паннонскую низменность (10.26—10.51 пг), другая — восточную Европу и Турцию (10.60—11.00 пг). Кавказские выборки, относимые к подвиду *H. arborea schelkownikowi*, оказались и по размеру генома, и по аллозимам очень близки к восточной группе номинативного подвида (10.75—11.12 пг; $RD = 1.7\%$; $D_{Nei} = 0.07$). Этот факт в комплексе с отсутствием морфологических различий позволил нам свести *H. a. schelkownikowi* в синонимы *H. arborea arborea* (Litvinchuk et al., 2006).

Талышские популяции квакш, ранее относившиеся к *H. savignyi*, оказались генетически более близки к *H. arborea* ($D_{Nei} = 0.12$), чем к *H. savignyi* ($D_{Nei} = 0.31$). Кроме того, талышские квакши хорошо отличались от обоих этих видов по размеру генома (11.76—12.17 и 9.98—11.12 пг, соответственно; $RD = 13.1\%$). Недавно мы описали их в качестве нового самостоятельного подвида — квакши Гумилевского, *H. arborea gumilevski* (Litvinchuk et al., 2006).

По аллозимным данным *H. a. arborea* и *H. savignyi* хорошо различались друг от друга ($D_{Nei} = 0.24$), тогда как значения размера генома у них сильно перекрывались (10.00—11.05 и 9.98—10.72 пг, соответственно; $RD = 4.4\%$). Среди популяций *H. savignyi* нами были изучены три географические группы. Одна из них населяет Кипр, другая южную Турцию, третья Закавказье. Генетические различия между первыми двумя группами оказались незначительными ($D_{Nei} = 0$). Подобная закономерность отмечена и по размеру генома ($RD = 1.3\%$). Географически наиболее удаленные закавказские выборки (запад Азербайджана) оказались и генетически наиболее обособленными ($D_{Nei} = 0.09$; $RD = 5.2\%$).

6. Зеленые лягушки (подрод *Pelophylax*)

Количество ядерной ДНК (3074 оседей из 566 выборок) было проанализировано у девяти видов зеленых лягушек. Наименьший геном был найден у дальневосточной *R. nigromaculata* (11.84—11.97 пг). Средние значения имели североафриканская *R. saharica* (12.92—13.28 пг), а также европейские *R. lessonae* (13.62—14.30 пг) и *R. shqipERICA* (14.21—14.49 пг). Наибольшие геномы характерны для западно-палеарктических лягушек *R. epeirotica* (15.20—15.24 пг), *R. cretensis* (16.21—16.28 пг), *R. bedriagae* (15.84—16.48 пг) и *R. ridibunda* (15.51—16.70 пг). Диплоидные особи съедобной лягушки *R. esculenta* (клональный вид, возникший за счет гибридизации между *R. lessonae* и *R. ridibunda*) имели промежуточные между родительскими видами значения размера генома (14.77—15.21 пг). В среднем течении реки Северский Донец (Харьковская, Донецкая, Луганская области Украины и Ростовская область России) нами впервые был обнаружен новый центр мас-

совой полиплоидии (триплоиды и тетраплоиды) у *R. esculenta* (Borkin et al., 2004, 2006).

У озерной лягушки *R. ridibunda* по размеру генома могут быть выделены две географические группировки ($RD = 2.5\%$). Выборки с большим количеством ядерной ДНК (16.22—16.70 пг) отмечены в восточном Закавказье, горном Дагестане, юго-восточном Казахстане и Кыргызстане. Меньшими значениями размера генома (15.51—16.35 пг) обладали лягушки из Балкан, Турции, Молдавии, западной и северной Украины, Белоруссии, Прибалтики, европейской части России западнее Среднего и Нижнего Поволжья. Выборки из южных областей Украины (включая Крым), западного Кавказа, Среднего и Нижнего Поволжья и бассейна реки Урал имели промежуточные значения.

Аллозимная изменчивость изучена у семи видов зеленых лягушек (23 локуса, 22 выборки, 74 особи). Четыре вида (*R. nigromaculata*, *R. saharica*, *R. lessonae* и *R. shqipERICA*) оказалась генетически сильно удаленными друг от друга ($D_{Nei} = 0.41—0.80$). Среди остальных четырех видов островные формы (*R. bedriagae* с Кипра и *R. cretensis* с Крита) хорошо отличались как друг от друга, так и от континентальных популяций *R. bedriagae* (Киликия и Антиохия в Турции) и *R. ridibunda* из восточной Европы и Кавказа ($D_{Nei} = 0.11—0.29$). Генетические различия между последними двумя формами оказались наиболее слабыми ($D_{Nei} = 0.07$), что ставит вопрос о статусе *R. bedriagae*, как вида, выделенного только на основе биоакустики. Большая часть популяций озерных лягушек из западной и южной Турции, ранее относившихся по брачным крикам и морфологическим признакам к *R. bedriagae* (Sinsch, Schneider, 1999), оказалась генетически более близка к *R. ridibunda* ($D_{Nei} = 0.03$), чем к *R. bedriagae* ($D_{Nei} = 0.05$), что хорошо согласуется и с данными по митохондриальной ДНК (Plötner, Ohst, 2001).

7. Бурые лягушки (группа *Rana temporaria*)

Изменчивость размера генома была изучена нами у девяти видов бурых лягушек (135 выборок, 466 особей). По размеру генома их можно разбить на три группировки. В первую, наиболее многочисленную группу попали виды с наименьшим размером генома. Это — центральноазиатская *R. asiatica* (10.04 пг), европейские *R. temporaria* (10.12—10.60 пг) и *R. dalmatina* (11.39—11.56 пг), а также дальневосточные *R. pirica* (10.57—10.72 пг), *R. amurensis* (10.87—11.14 пг) и *R. dybowskii* (11.28—11.50 пг). Вторую группу образуют европейская *R. arvalis* (12.52—13.16 пг) и малоазиатская *R. macrocnemis* (13.08—13.76 пг). Самый большой геном был найден у балканской *R. graeca* (15.24—15.41 пг).

Среди популяций малоазиатской лягушки (*R. macrocnemis*) нами были обнаружены две геномные группировки ($RD = 2.4\%$), одна из которых (*R. m. macrocnemis*) населяет Кавказ (13.08—13.61 пг), а другая (*R. m. pseudodalmatina*) — Талышские горы (13.66—13.76 пг). Это геномное

и географическое деление совпадает с данными, полученными недавно в ходе анализа митохондриального генома (Veith et al., 2003).

Популяции остромордой лягушки (*R. arvalis*), населяющие Паннонскую низменность (*R. a. wolterstorffi*) и Алтай (*R. a. altaica*), характеризовались чуть более низкими значениями размера генома (12.52—12.73 и 12.53 пг, соответственно) по сравнению с номинативным подвидом (12.60—13.16 пг; $RD = 1.9$ — 2.7% , соответственно). Специфика лягушек, населяющих Паннонскую низменность, была подчеркнута недавно и при изучении филогеографии *R. arvalis* на основе анализа митохондриального гена цитохрома *b* (Babik et al., 2004; Litvinchuk et al., 2008).

Закключение. Таким образом, изменчивость размера генома была изучена нами у 32 видов (6977 особей) пяти семейств бесхвостых амфибий. Количество ядерной ДНК (из расчета на диплоидное ядро) варьировало следующим образом:

Discoglossidae (*Bombina*): 20.07—22.95 пг,

Pelobatidae (*Pelobates*): 7.86—9.50 пг,

Bufoidea (*Bufo*): 9.28—14.28 пг,

Hylidae (*Hyla*): 9.91—12.17 пг,

Ranidae (*Rana*): 10.04—16.70 пг.

Различия по размеру генома (RD) между семействами составили в среднем 40.3% (10 сравнений), между подродами в пределах рода 27.6% (2), между видами одного и того же подрода или монотипического рода 12.9% (83), между подвидами 5.0% (28) и, наконец, между популяциями в пределах подвида или монотипического вида — 0.9% (2172; на примере *Bombina*). Эти данные явно указывают на положительную корреляцию между уровнем дивергенции, который выражен рангом таксона, и степенью различий по размеру генома. Иначе говоря, чем сильнее сравниваемые выборки в среднем различаются по размеру генома, тем глубже дивергенция между ними и тем выше таксономический ранг этих различий. Ранее подобная зависимость была найдена нами у хвостатых амфибий из семейств Salamandridae и Hynobiidae (Литвинчук и др., 2001).

Наличие «филогенетической» корреляции позволяет применять количество ядерной ДНК как некий общий индикатор, полезный для выявления географической структурированности видов и оценки таксономического положения популяций. Следует, однако, помнить, что данная корреляция не является абсолютной. Поэтому пользоваться размером генома, как и любым другим признаком, нужно осторожно и лучше в комплексе с другими методами.

В данной работе впервые на большом экспериментальном материале проведено сравнение результатов исследования внутривидовой изменчивости, полученных методом цитометрии (размер генома) и с использованием стандартных генетических маркеров (аллозимы). Во всех изученных нами случаях наличие значительных различий по размеру генома между

популяциями внутри одного вида, как правило, связано с заметными генетическими различиями, которые отражают определенный уровень дивергенции. В ряде случаев размер генома выступает как более эффективный показатель для регистрации событий ранней дивергенции. Однако наличие значительных генетических различий не всегда соответствует различиям по размеру генома (например, в случае сравнения европейских и дальневосточных жерлянок и квакш). Очевидно, что помимо дивергенции, выраженной в генетических дистанциях, существуют и другие факторы, приводящие к изменению количества ядерной ДНК в процессе видообразования. Ранее нами на примере хвостатых амфибий семейства Salamandridae было показано, что у близкородственных видов размер генома в высокой степени скоррелирован с их географическим распространением и температурой воды в период эмбрионального развития (Litvinchuk et al., 2007). Вполне вероятно, что подобная взаимосвязь может быть обнаружена и в различных группах бесхвостых амфибий.

Изучение географического видообразования в разных группах бесхвостых амфибий позволяет нам утверждать о существовании таких важных центров видообразования (или формообразования) в Палеарктике, как паннонский, талышский и кипрский, на которые обычно обращают мало внимания.

Благодарности. Авторы искренне признательны коллегам за помощь в проведении лабораторных работ, полевых исследований, а также предоставление материалов. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 05-04-48403), гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ-4212.2006.4) и Центра коллективных исследований «Материаловедение и диагностика в передовых технологиях».

- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., 2007. Генетические дистанции и видообразование у амфибий // Вопросы герпетологии (данный сборник).
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Халтурин М. Д., Тимофеев Б. И., Джукич Г., Калезжич М., 2001. Размер генома и проблемы систематики хвостатых земноводных (на примере Salamandridae и Hynobiidae) // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пуццино — М. С. 168—170.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Усманова Н. М., Боркин Л. Я., Мазанова Л. Ф., Казаков В. И., 2006. Изменчивость микросателлитов BM224 и Bcal7 в популяциях зеленых жаб (*Bufo viridis* complex), различающихся по размеру генома и плоидности // Цитология. Т. 48. № 4. С. 332—345.
- Орлова В. Ф., Туниев Б. С., 1989. К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. № 3. С. 13—24.
- 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. Т. 45. № 3. С. 308—323.
- Babik W., Branicki W., Sandera M., Litvinchuk S., Borkin L. J., Irwin J. T., Rafinski J., 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis* // Molecular Ecology. V. 13. P. 1469—1480.
- Baran I., Atatür M. K., 1998. Turkish herpetofauna (amphibians and reptiles). Ankara: Republic of Turkey Ministry of Environment. 214 p.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khalturin M. D., Lada G. A., Borissovskiy A. G., Faizulin A. I., Kotserzhinskaya I. M., Novitsky R. V., Ruchin A. B., 2003. New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe // Russ. J. Herpetol. V. 10. № 2. P. 115—122.
- 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 polyploidy green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Russ. J. Herpetol. V. 11. № 3. P. 194—213.
- Borkin L. J., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Melnikov D. A., Rosanov J. M., 2006. The first record of mass triploidy in hybridogenic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov Province) // Russ. J. Herpetol. V. 13. № 1. P. 77—82.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Džukić G., Kalezić M. L., 2005. Genome size variation in the Balkan anurans // Herpetologia Petropolitana, St. Petersburg. P. 16—19.
- Crottini A., Andreone F., Kosuch J., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Eggert C., Veith M., 2007. Fossorial but widespread: the phylogeography of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*), and the role of the Po Valley as a major source of genetic variability // Molecular Ecology. V. 16. P. 2734—2754.
- Faivovich J. N., Haddad C. F. B., Garcia Paris C. A., Frost D. R., Campbell J. A., Wheeler W. C., 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 294. P. 1—240.
- Fei L., 1999. Atlas of Amphibians of China. Zhengzhou: Henan Science and Technology Publ. Co.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., 2007. Correlations of geographic distribution and temperature of embryonic development with the nuclear DNA content in the Salamandridae (Urodela, Amphibia) // Genome. V. 50. P. 333—342.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., 2008. Genome size variation in *Rana arvalis* and some related brown frog species, including taxonomic comments on the validity of the *R. arvalis* subspecies // D. Glandt & R. Jehle (Hrsg.): Der Moorfrosch/The Moor Frog. Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement (in press).
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V., 2006. Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii* from the Talysh Mountains // Russ. J. Herpetol. V. 13. № 3. P. 187—206.
- Plötner J., Ohst T., 2001. New hypotheses on the systematics of the western Palearctic water frog complex (Anura, Ranidae) // Mitt. Mus. Naturkunde. Berl., Zool. Reihe. V. 77. P. 5—21.

- Sinsch U., Schneider H., 1999. Taxonomic reassessment of Middle Eastern water frogs: morphological variation among populations considered as *Rana ridibunda*, *R. bedriagae* or *R. levantina* // J. Zool. Syst. Evol. Research, 37: 67—73.
- Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsebayaeva T., Eremchenko V., Mac-ey J. R., Papenfuss T. J., Wake D. B., 2006. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity // Mol. Phyl. Evol. V. 41. P. 663—689.
- Veith M., Kosuch J., Vences M., 2003. Climatic oscillations triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae) // Mol. Phyl. Evol. V. 26. P. 310—327.

Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского.

СПб: 2008. 468 с.

Сборник содержит материалы докладов и стендовых сообщения, представленных на Третьем съезде Герпетологического общества им. А. М. Никольского, который состоялся в г. Пушкино (Московской обл.) 9—13 октября 2006 г.

Издание предназначено для специалистов-герпетологов, зоологов широкого профиля (экологов, морфологов, систематиков, специалистов в области охраны природы), студентов биологических специализаций и преподавателей биологических факультетов высших учебных заведений.

Редакционная коллегия сборника:

Н. Б. Ананьева, И. Г. Данилов, Е. А. Дунаев, В. Г. Ищенко,
Г. А. Лада, С. Н. Литвинчук, В. Ф. Орлова, Э. М. Смирин,
Б. С. Туниев, Р. Г. Халиков

ISBN 978-5-98092-021-0

© Герпетологическое общество им. А. М. Никольского, 2008
© Зоологический институт Российской академии наук, 2008

Russian Academy of Sciences
A. M. Nikolsky Herpetological Society
Zoological Institute
Institute of Cell Biophysics

THE PROBLEMS OF HERPETOLOGY

Proceedings of the 3th Meeting
of the Nikolsky Herpetological Society

9—13 October 2006
Putschino

Editorial Board:

N. B. Ananjeva, I. G. Danilov, E. A. Dunayev,
V. G. Ishchenko, G. A. Lada, S. N. Litvinchuk,
V. F. Orlova, E. M. Smirina, B. S. Tuniyev, R. G. Khalikov

Saint-Petersburg
2008