

Е.М. Писанец¹, С.Н. Литвинчук², Ю.М. Розанов²,
В.Ю. Реминный¹, Р.А. Пасынкова², Н.Н. Сурядная³, А.С. Матвеев⁴

¹Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601, Украина

E-mail: zoomus@museumkiev.org

²Институт цитологии Российской академии наук,
пр. Тихорецкий, 4, С.-Петербург, 194064, Россия

E-mail: slitvinchuk@yahoo.com

³Отдел герпетологии НИИ биоразнообразия наземных и водных экосистем Украины
при Мелитопольском госпедуниверситете им. Б. Хмельницкого,
ул. Ленина, 20, Мелитополь, 72312, Украина

E-mail: suryadna@mail.ru

⁴Дунайский биосферный заповедник Национальной академии наук Украины,
ул. Татарбунарского восстания, 132 А, Вилково, 68355, Украина

E-mail: matvyeyev@dbr.org.ua



СЕРЫЕ ЖАБЫ (AMPHIBIA, BUFONIDAE, *BUFO BUFO* COMPLEX) ПРЕДКАВКАЗЬЯ И СЕВЕРНОГО КАВКАЗА: НОВЫЙ АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ

Изучены изменчивость и таксономические взаимоотношения серых жаб Восточной Европы, Западной Сибири, Предкавказья (включая Северный Кавказ) и Дальнего Востока (всего 589 особей из 73 точек). Анализ внешней морфологии, скелета, хромосомных наборов, размера генома и энзимов, кодируемых предположительно 23 локусами, показал, что три признаваемые ныне вида этой группы, характеризуются разной степенью эволюционной дивергенции. Разный уровень отличий (высокий между *B. gargarizans* и *B. bufo*, между *B. gargarizans* и *B. verrucosissimus*, и слабый — между *B. bufo* и *B. verrucosissimus*) вызывает определенные сомнения в обосновании видовой самостоятельности *B. verrucosissimus*, о чем уже сообщалось при анализе данных по их гибридизации (Писанец, 2001, 2002). Однако, учитывая географическую изоляцию серых жаб Кавказа, наличие дискретных отличий в некоторых признаках скелета, ряд специфичных молекулярно-генетических характеристик, а также с целью поддержания стабильности номенклатуры в этой группе, авторы склоняются к возможности временного сохранения за этими амфибиями видового статуса *B. verrucosissimus* до появления более обоснованных доказательств их иного (или подтверждения нынешнего) таксономического статуса. Материалы исследования не подтвердили точку зрения о политипичности этого вида, поэтому подвиды *B. v. turowi* Krasovsky, 1933 и *B. v. circassicus* Orlova & Tuniev, 1989 следует считать младшими синонимами *B. verrucosissimus* (Pallas, 1814). В работе показано, что попытки разрешения подобных сложных эволюционных (и номенклатурных) вопросов путем увеличения количества применяемых методов не всегда дают однозначные результаты. Их решение требует новых теоретических разработок в области видовых концепций и зоологической номенклатуры.

Ключевые слова: жабы, *B. verrucosissimus*, *B. v. turowi*, *B. v. circassicus*, Кавказ, аллозимы, размер генома, карิโอотипы, скелеты, внешняя морфология, таксономия.

Введение

Серые жабы (*Bufo bufo* complex), ареал которых занимает обширнейшую территорию от Иберийского полуострова на западе до Сахалина на востоке включительно, неоднократно становились объектом внимания исследователей. Особое место в изучении этого комплекса занимают серые жабы Кавказа, таксономический статус и родственные отношения которых пересматривались неоднократно.

© Е.М. ПИСАНЕЦ, С.Н. ЛИТВИНЧУК, Ю.М. РОЗАНОВ, В.Ю. РЕМИННЫЙ,
Р.А. ПАСЫНКОВА, Н.Н. СУРЯДНАЯ, А.С. МАТВЕЕВ, 2008–2009

Так, после описания П. Палласом кавказской серой жабы *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814) в ряде работ формируется мнение об отсутствии видовых различий между ними и *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) из более северных участков ареала (Никольский, 1907, 1918 и др.). Позже таковые все же признаются, и эти жабы рассматриваются уже в ранге подвида — *B. bufo verrucosissimus* (Терентьев, Чернов, 1936, 1949; Банников и др., 1977). Еще позже (Орлова, Туниев, 1989) вновь принимается точка зрения о видовой самостоятельности *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814) и указывается, что этот таксон представлен на Северном Кавказе тремя подвидами: *B. v. verrucosissimus*, *B. v. turowi* Krasovsky, 1933, *B. v. circassicus* Orlova & Tuniev, 1989. Исследование таксономического статуса северокавказских серых жаб (Писанец, 2001, 2002) с использованием данных гибридизации и в контексте привлечения к решению этого вопроса разных видовых концепций показало спорность вывода об их видовом статусе, но номенклатурные изменения не были сделаны. В одной из последних работ по изучению электрофоретической изменчивости белков и вариабельности количества ядерной ДНК животных этой группы из разных участков ареала (Litvinchuk et al., 2008) сделано описание нового вида этой группы из Закавказья — *Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Borkin, Skorinov, Rosanov, 2008, а подвиды *B. v. turowi* (*lapsus calami*: правильно — *turowi*) и *B. v. circassicus* предложено считать младшими синонимами *B. verrucosissimus*. В работе, вышедшей одновременно с предыдущим исследованием (Кидов и др., 2008), высказано предположение об отдельном подвиновом статусе серых жаб из Центрального Предкавказья (указана, в частности, гора Стрижамент).

Таким образом, в сложившейся ситуации вновь возникает вопрос уточнения современного таксономического статуса серых жаб Предкавказья*: представляют они отдельный подвид или вид (в последнем случае возникает вопрос о его моно- или политипичности, а также о количестве в этом случае подвинов).

Предлагается решение этого вопроса на основании более обширных материалов и комплексного применения нескольких методов исследований.

Материалы и методы

Учитывая существование разных точек зрения на таксономические взаимоотношения серых жаб из Европы и Кавказа, в основной части работы, если это не оговаривалось специально, для обозначения серых жаб из Предкавказья использовали рабочее название *Bufo verrucosissimus*, а для серых жаб из Европы и Сибири — *Bufo bufo* или *Bufo bufo bufo*.

При выяснении особенностей варьирования энзимов изучены 52 особи из 18 выборок (табл. 1), при определении количества ядерной ДНК — 81 особь из 24 выборок (табл. 2). Детали метода по определению количества ядерной ДНК (или размер генома) с помощью проточной ДНК-цитометрии описаны ранее (Borkin et al., 2001).

* Предкавказьем называется территория, расположенная к северу от Большого Кавказа и ограниченная с севера Кумо-Манычской впадиной, с запада Азовским морем и Керченским проливом, с востока Каспийским морем. Северный Кавказ — административно-географическая область России, включающая северную часть склона Большого Кавказского хребта (исключая его восточную часть, относящуюся к Азербайджану), западную часть южного склона до реки Псоу (по которой проходит граница между Россией и Абхазией).

Таблица 1. Частоты аллелей 16 полиморфных локусов, размер выборок (в квадратных скобках), количество полиморфных локусов (P, %) и средняя наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности (H_{obs} и H_{exp}) у трёх видов комплекса *Bufo bufo*

Table 1. Allele frequencies of 16 polymorphic loci, sample size (in square brackets), a number of polymorphic loci (P, %) and the average observed and expected heterozygosity (H_{obs} and H_{exp}) among three species of the *Bufo bufo* complex

Локус	Аллель	<i>B. bufo bufo</i>								<i>B. bufo «spinosus»</i>					<i>B. verrucosissimus</i>								Bg		
		Выборки*																							
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21		22	23
		n																							
		[2]	[3]	[1]	[3]	[2]	[1]	[4]	[12]	[1]	[4]	[5]	[1]	[2]	[2]	[7]	[1]	[6]	[3]	[1]	[2]	[1]	[1]	[18]	
<i>sAat</i>	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	B	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,75	0,96	1,00	1,00	0,70	1,00	1,00	1,00	1,00	0,50	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	
	C	—	—	—	—	—	—	—	0,25	0,04	—	—	0,20	—	—	—	—	0,50	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alb</i>	A	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	1,00	1,00	0,50	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	
	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	
	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	—	—	0,50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ck</i>	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	
	B	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	
<i>Est-1</i>	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	
	B	—	0,17	—	—	0,75	—	0,38	0,38	—	0,50	0,20	0,50	0,50	0,50	0,57	—	0,17	—	0,50	0,50	0,50	—	—	
	C	1,00	0,83	1,00	1,00	0,25	1,00	0,63	0,63	1,00	0,50	0,80	—	0,50	0,50	0,43	1,00	0,83	1,00	0,50	0,50	0,50	1,00	—	
	D	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Est-3</i>	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	
	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	C	1,00	0,83	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	D	—	0,17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Локус	Аллель	<i>B. bufo bufo</i>								<i>B. bufo «spinosus»</i>				<i>B. verrucosissimus</i>										Bg	
		Выборки*																							
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22		23
		n																							
		[2]	[3]	[1]	[3]	[2]	[1]	[4]	[12]	[1]	[4]	[5]	[1]	[2]	[2]	[7]	[1]	[6]	[3]	[1]	[2]	[1]	[1]		[1]
<i>Hb</i>	E	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	1,00	—	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—		
	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	
	B	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	
<i>G-6-pdh</i>	A	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	1,00	0,63	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	B	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	—	—	1,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,38	—	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00		
<i>Gpi</i>	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,08	—	—	—	—	—		
	B	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,92	1,00	1,00	1,00	1,00	—		
	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00		
<i>Gtdhp-1</i>	A	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00		
	D	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—		
<i>Ldh-A</i>	A	—	0,33	0,50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	B	1,00	0,67	0,50	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,46		
	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,54		
<i>Ldh-B</i>	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00		
	B	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—		
<i>Prot-1</i>	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00		
	B	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,75	1,00	1,00	1,00	1,00	0,50	0,13	0,17	0,50	—	—	—		
	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,25	—	—	—	—	0,50	0,88	0,83	0,50	1,00	1,00	1,00		

<i>sSod</i>	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	B	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—
	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00
<i>Sudh-1</i>	A	1,00	0,33	1,00	0,83	0,75	1,00	1,00	0,96	0,50	1,00	1,00	1,00	0,75	—	—	—	0,50	—	—	1,00	1,00	0,50	1,00	
	B	—	0,67	—	0,17	0,25	—	—	0,04	0,50	—	—	—	0,25	1,00	1,00	1,00	0,50	1,00	1,00	—	—	0,50	—	
<i>Sudh-2</i>	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	B	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	
<i>Xdh</i>	A	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	
	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	
<i>P %</i>		—	17,40	—	4,30	—	—	8,70	4,30	—	4,30	17,40	—	—	—	4,30	—	17,40	4,30	—	—	—	—	4,30	
<i>H_{obs}</i>		—	0,058	—	0,014	—	—	0,054	0,033	—	0,043	0,076	—	—	—	0,037	—	0,062	0,014	—	—	—	—	0,022	
<i>H_{exp}</i>		—	0,075	—	0,014	—	—	0,042	0,029	—	0,029	0,083	—	—	—	0,023	—	0,055	0,014	—	—	—	—	0,022	

*Номера выборок соответствуют следующим местностям: 1 — Закарпатская обл., Переченский р-н, с. Скалка; 2 — Одесская обл., г. Вилково; Вилковский р-н, п. Лески; 3 — Одесская обл., Беляевский р-н, с. Маяки; 4 — Волынская обл., Любомльский р-н, с. Свитязь; 5 — Ровенская обл., Дубненский р-н, г. Дубно; 6 — Днепропетровская обл., Павлоградский р-н, с. Булаховка; 7 — Харьковская обл., Змиевский р-н, с. Гайдары; 8 — Калининградская обл., г. Багратионовск; 9 — п. Кампа-де-Сенья, Италия; 10 — п. Роба, о-в Керкира (Корфу), Греция; 11 — г. Афины, Греция; 12 — п. Патайао, 20 км от Лейрии, Португалия; 13 — Азербайджан, Закатальский р-н, п. Катех; 14 — Абхазия, п. Багмаран; 15 — п. Лзаа (Лдзаа), Абхазия; 16 — Краснодарский край, Лазаревский р-н г. Сочи, п. Солохаул; 17 — Краснодарский край, Северский р-н, станица Крепостная; 18 — Краснодарский край, Мостовский р-н, п. Никитино; 19 — Краснодарский край, Туапсинский р-н, п. Шепси; 20 — Краснодарский край, Мостовский р-н, п. Псебай; 21 — Краснодарский край, Кавказский р-н, п. Кюрджиново; 22 — Ставропольский край, Шпаковский р-н, гора Стрижамент; 23 — Приморский край, с. Боневуровка.

Вертикальный электрофорез в полиакриламидном геле (6–8%) был проведён с использованием трис-ЭДТА-боратной (pH 8,3) и трис-цитратной (pH 8,9) буферных систем. Были изучены двадцать три предполагаемых локуса. Перед исследованием пробы (мышцы, печень и кровь) гомогенизировали и центрифугировали (Rafinski & Arntzen, 1987). Ферменты и водорастворимые белки окрашивали при помощи стандартных методик с небольшими модификациями (Murphy et al., 1996). Локусы и аллели были пронумерованы и обозначены буквами в последовательности от максимально к минимально удалённому аллелю от линии старта. Различия между выборками оценивали при помощи генетической дистанции (D) по Нею (Nei, 1978). Расчет дистанции, количества полиморфных локусов (%), средней наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности на локус (H_{obs} и H_{exp} соответственно) производили с помощью компьютерной программы BIOSYS-1 (Swofford, Selander, 1981). Матрикс коэффициентов генетического сходства (Nei, 1978) применен для построения дендрограмм фенетического сходства по методу невзвешенных попарных сравнений (UPGMA; Sokal, Sneath, 1963). Многомерное шкалирование (метод главных компонент)

Таблица 2. Точки сбора и количество жаб, исследованных для определения размера генома

Table 2. Localities and the toad specimens numbers used for the study of the genome size

Область (регион)	Район	Место сбора	<i>n</i>
Одесская	Вилковский	Лески	2
Одесская	Вилковский	Вилково	1
Одесская	Беляевский	Маяки (низовья Днестра)	1
Закарпатская	Перечинский	Скалка	2
Закарпатская	Хустский	Ольшаны	1
Закарпатская	Раховский	Черногора	3
Волынская	Любомльский	Свитязь	3
Ровенская	Дубненский	Дубно	2
Днепропетровская	Павлоградский	Булаховка	1
Харьковская	Дергачевский	Русская Лозовая	1
Харьковская	Змиевский	Гайдары	4
Калининградская	Багратионовский	Багратионовск	27
Краснодарский край	Туапсинский	Шепси	1
Краснодарский край	Мостовский	Никитино	3
Краснодарский край	Северский	Крепостная	4
Ставропольский край	Шпаковский	Стрижамент	1
Краснодарский край	Мостовский	Псебай	3
Краснодарский край	Кавказский	Кюрджиново	5
Адыгея	Майкопский	Гузерибль	3
Краснодарский край	Лазаревский р-н, Сочи	Солохаул	1
Абхазия		Лзаа (окр. Пицунды)	7
Абхазия		Багмаран (окр. Сухуми)	2
Грузия		Батуми	1
Азербайджан	Закатальский	Катех	2
Всего			81

проведено по матрице частот аллелей с использованием программы PCAGEN 1.2.1 (J. Goudet, http://www.unil.ch_izea_softwares_pcagen.html).

Для изучения особенностей кариотипа исследованы животные из 5 выборок (табл. 3). Приготовление препаратов хромосом проводили по стандартной методике (Макгрегор, Варли, 1986).

Для специального окрашивания (С-бэндинг) хромосомные препараты были приготовлены из клеток кишечного эпителия животных из четырех выборок. На основании данных просмотра 13 метафазных пластинок и их фотографий хромосомы ранжированы по длине и С-бэндингу в соответствии с идиограммами, опубликованными ранее (Birstein, Mazin, 1982); с помощью компьютерной программы ImageJ 1.26 (<http://www.rsb.info.nih.gov/ij/>) выполнено измерение хромосом.

При их анализе рассматривались два параметра: относительная длина, рассчитываемая как отношение длины данной хромосомы к общей длине гаплоидного набора хромосом (выражена в процентах), и так называемый центромерный индекс, т. е. отношение длины короткого плеча к общей длине хромосомы. Если центромерный индекс хромосомы был равен 0–0,12, то она рассматривалась как телоцентрик, если 0,13–0,25, то как субтелоцентрик, при 0,26–0,37 как субметацентрик и 0,38–0,50 как метацентрик (Sessions, 1996).

При анализе С-окрашивания учитывали расположение гетерохроматиновых участков и относительную ширину полос.

Морфометрически обработано 447 особей жаб, включая 352 фиксированные особи и 95 скелетов, материал собран в 27 точках (табл. 4, рис. 1) на территории Украины, Литвы и России (включая выборку из 11 особей из типовой территории *B. verrucosissimus turowi* — Краснодарский край, Мостовский р-н, с. Никитино, 4 км ниже по течению от «Чернореченской караулки» и выборку из 4 особей из типовой территории *B. verrucosissimus circassicus* — Краснодарский край, Северский р-н, ст. Крепостная). Из этих 27 точек выборка *Bufo gargarizans* Cantor, 1842 с территории Дальнего Востока (представитель этой же видовой группы) и *Bufo viridis* Laurenti, 1768 (представитель другой видовой группы) из Южной Украины использованы для внегруппового сравнения.

В работе для названий разных типов признаков использовали термины, предложенные П.В. Терентьевым и Н.С. Ростовской (1977): количественные непрерывные признаки (которые можно измерять в определенных фиксированных единицах) и качественные (позволяют разделять изучаемые объекты на отдельные взаимоисключающие группы). При изучении всех показателей учитывали пол особи.

Таблица 3. Точки сбора жаб, исследованных при анализе кариотипа

Table 3. Toad collection spots for the the karyotype analysis

Область (регион)	Район	Место сбора, пол, количество особей	Способы окраски хромосом
Одесская	Вилковский	Лески, 1 ♂	С-окраска
Волынская	Любомльский	Свитязь, 1 ♂	С-окраска
Калининградская	Багратионовский	Багратионовск, 1 ♂, 1 ♀	С-окраска
Азербайджан	Закатальский	Катех, 1 ♂	С-окраска
Адыгея	Майкопский	Гузерибль, 4 ♂	Тотальная окраска

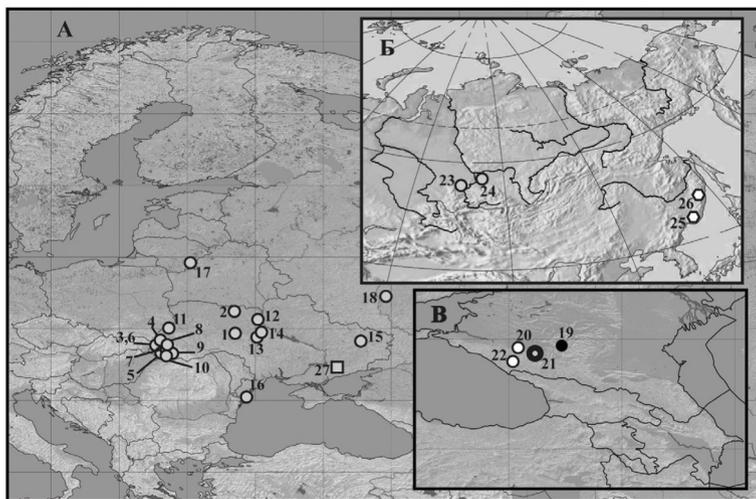


Рис. 1. Места сбора жаб, исследованных для морфометрического анализа: *A* — точки сбора серых (1–18) и зеленых (27) жаб на территории Европы; *Б* — точки сбора жаб на территории Сибири (23–24) и Дальнего Востока (25–26); *В* — точки сбора серых жаб (19, 20, 22) и жабы Турова (19, *Bufo verrucosissimus turowi*) на Кавказе (точки сбора см. табл. 4)

Fig. 1. The collection localities of toads used in morphometric analysis: *A* — localities of Common (1–18) and Green (27) Toads on the territory of Europe; *Б* — collection points of Toads on the territory of Siberia (23–24) and the Far East (25–26); *В* — collection points of Common Toads (19, 20, 22) and Turow's Toad (19, *Bufo verrucosissimus turowi*) on the Caucasus (collection localities see Table 4)

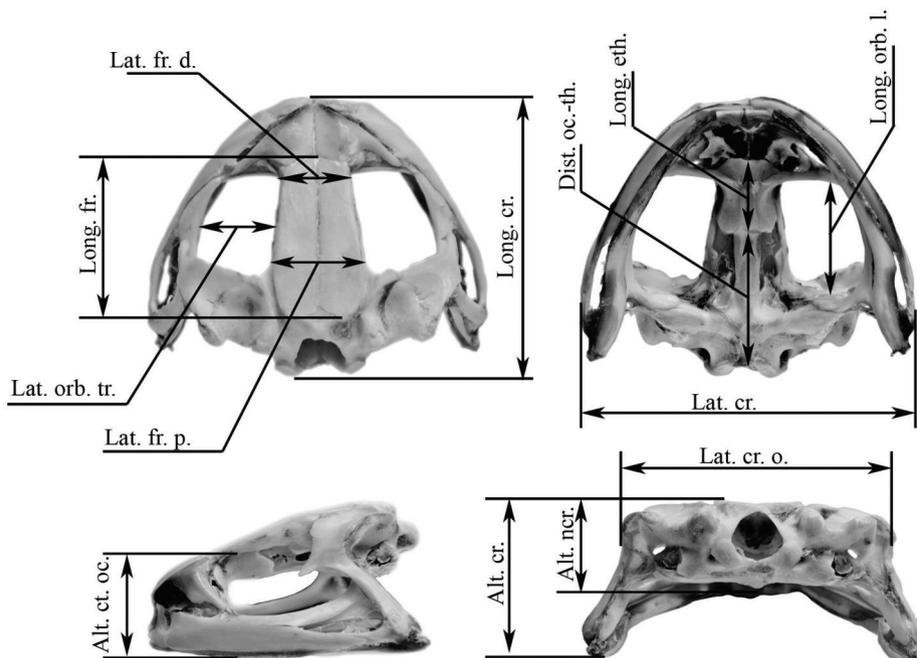


Рис. 2. Схема снятия промеров черепа (обозначения см. табл. 5)

Fig. 2. The scheme of taking down of a cranium measurements (for notations see Table 5)

Табл. 4. Точки сбора и количество животных (фиксированные экземпляры, скелеты), использованных для морфометрического анализа

Table 4. Collection spots and the animal numbers (fixed specimen and skeletons) used for the morphometric analysis

№*	Страна и область (регион)	Район	Выборка	Количество фиксированных экз.			Количество скелетов		
				Самцы	Самки	Всего	Самцы	Самки	Всего
<i>Bufo bufo</i> complex (Украина)									
1	Винницкая обл.	Винницкий	г. Винница, лесопарк	13	2	15	—	—	—
2	Житомирская обл. Карпаты	Олевский	с. Перга	18	4	22	3	2	5
3	Закарпатская обл.	Перечинский	Спорт. лагерь Ужгородского ун-та «Скалка»	3	6	9	—	—	—
4	Закарпатская обл.	Перечинский	с. Лумшоры	—	—	—	—	—	—
5	Закарпатская обл.	Раховский	с. Черная Тиса, уро-чище Апшинец	7	6	13	—	—	—
6	Закарпатская обл.	Ужгородский	г. Ужгород, урочище Дубки	23	7	30	5	3	8
7	Ивано-Франковская обл.	Верховинский	с. Зеленое	7	5	12	—	—	—
8	Ивано-Франковская обл.	Надворнянский	пгт. Ворохта	8	—	8	6	2	8
9	Ивано-Франковская обл.	Надворнянский	г. Яремча	6	3	9	—	—	—
10	Ивано-Франковская обл.	Надворнянский	окр. с. Быстрица, г. Довбушанка	8	—	8	—	—	—
11	Львовская обл.	Нестеровский	г. Рава-Русская	22	9	31	—	—	—
12	Киевская обл.	р-н г. Киева	г. Киев, п. Лесники	7	1	8	—	—	—
13	Киевская обл.	Фастовский	с. Кожанка	8	2	10	3	2	5
14	Киевская обл.	Фастовский	с. Великая Мотовило-вка	4	3	7	3	3	6
15	Харьковская обл.	Змиевский	пос. Бишкин, ур. Ниж- ние Мельницы	2	7	9	—	—	—
16	Одесская обл.	Вилковский	г. Вилково, с. Лески	1	5	6	—	—	—
<i>Bufo bufo</i> complex (Литва)									
17		Вильнюсский	г. Вильнюс	9	8	17	—	—	—
<i>Bufo bufo</i> complex (Россия)									
18	Воронежская обл.		Воронежский биосф. зап., кв. 487, р. Усман- ка, затон у правого бе- рега	5	5	10	—	—	—
19	Ставропольский край	Кочубеевский	гора Стрижамент, (800 м)	22	7	29	6	2	8
20	Краснодарский край, Адыгея	Майкопский	с. Гузерипль, правый приток р. Белой	27	3	30	5	1	6

Окончание табл. 4

№*	Страна и область (регион)	Район	Выборка	Количество фиксированных экз.			Количество скелетов		
				Самцы	Самки	Всего	Самцы	Самки	Всего
21	Краснодарский край	Мостовский	с. Никитино, 4 км ниже по течению от «Чернореченской караулки»	9	2	11	3	1	4
22	Краснодарский край	р-н Адлера	пгт Красная поляна	—	6	6	—	—	—
23	Новосибирская обл.		г. Новосибирск	27	5	32	5	2	7
24	Томская обл.	Верхнекетский	окр. оз. Тура	4	2	6	3	8	11
<i>Bufo gargarizans</i> (Дальний Восток)									
25	Приморский край		г. Владивосток, о-в Попова	3	3	6	3	3	6
26	Приморский край	Тернейский	пгт Терней, Сихоте-Алинский з-к	2	6	8	2	6	8
<i>Bufo viridis</i> (Южная Украина)									
27	Запорожская обл.	Мелитопольский	с. Тихоновка	—	—	—	5	4	9
Всего				245	107	352	52	43	95
Итого							447		

* Номера точки сбора жаб (см. рис. 1).

Таблица 5. Перечень внешнеморфологических и остеологических непрерывных количественных признаков исследованных жаб

Table 5. List of external morphological and osteological sustained quantitative characteristics of toads, used in this study

Признаки (русские названия)	Признаки (латинские названия)	Аббревиатуры
Длина черепа	Longitudo cranii	Long. cr.
Ширина черепа	Latitudo cranii	Lat. cr.
Высота черепа	Altitudo cranii	Alt. cr.
Высота мозговой коробки	Altitudo neurocranii	Alt. ncr.
Ширина лобнотеменной кости в дистальной части	Latitudo ossis frontoparietalis (pars distalis)	Lat. fp. d.
Ширина лобнотеменной кости в проксимальной части	Latitudo ossis frontoparietalis (pars proximalis)	Lat. fp. p.
Ширина глазницы в поперечном направлении	Latitudo orbis (directio transversalis)	Lat. orb. tr.
Ширина глазницы в продольном направлении	Latitudo orbis (directio longitudinalis)	Lat. orb. l.
Высота черепа в области переднего края глаза	Altitudo cranii (margo anterior oculi)	Alt. cr. oc.
Длина лобнотеменной кости	Longitudo ossis frontoparietalis	Long. fp.

Признаки (русские названия)	Признаки (латинские названия)	Аббревиатуры
Ширина черепа в области ушных костей	Latitudo cranii ad ossi otici	Lat. cr. o.
Дистанция от затылочного отверстия до проксимального конца решетчатой кости	Distantio foramen occipitale – ossis ethmoidale terminum proximalis	Dist. oc.-eth.
Длина решетчатой кости	Longitudo ossis ethmoidale	Long. eth.
Длина плеча	Longitudo humeris	Long. hum.
Длина предплечья	Longitudo antebrachii	Long. ant.
Длина бедра	Longitudo femoris	Long. fem.
Длина голени	Longitudo cruris	Long. crur.
Длина (наибольшей кости) предплюсны	Longitudo (os maioris) metatarsalis	Long. mt. o. m.
Длина тела	Longitudo corporis	L.
Ширина головы	Latitudo capitis	Lt. c.
Расстояние от переднего угла глаза до ноздри	Distantia naris-oculi	D. n.-o.
Наибольшая горизонтальная длина глаза	Longitudo oculi	L. o.
Расстояние между ноздрями	Spatium internaralis	Sp. in.
Вертикальный диаметр барабанной перепонки	Longitudo tympani	L. tym.
Длина паротиды	Longitudo glandulae parotidis	L. pr.
Ширина паротиды	Latitudo glandulae parotidis	Lt. pr.
Длина бедра	Longitudo femoris	F.
Длина голени	Longitudo tibiae	T.
Длина предплечья	Longitudo anthebrachium	A.
Длина первого (внутреннего) пальца задней ноги	Digitus hallux	D. h.
Длина внутреннего пяточного бугра	Longitudo tuberi calcanei interni	L. t. ci.

Измерение количественных непрерывных внешнеморфологических признаков (всего 13) и таковых скелета (всего 18) осуществлялось стандартным штангенциркулем, в работе для их обозначения использованы термины в соответствии с Международной анатомической номенклатурой (1964). Перечень признаков и их аббревиатуры представлены в табл. 5, схема снятия промеров черепа представлена на рис. 2.

До начала изучения изменчивости признаков внешней морфологии была проанализирована их зависимость от пола. Для этого на базе всех выборок (внешнеморфологические количественные признаки и количественные признаки скелета) были созданы две генеральные совокупности (для самцов и для самок отдельно), затем по ним были рассчитаны средние показатели и выяснена достоверность их различий (табл. 6 и 7).

Результаты показали, что изменчивость почти всех признаков зависит от пола, что требует статистической обработки данных отдельно для самцов и отдельно для самок. Вместе с тем оказалось, что объем выборок по этому показателю (пол) довольно сильно варьирует (иногда от отсутствия жаб одного пола в отдельных

выборках до наличия 23–27 особей противоположного пола). Учитывая эти оба обстоятельства, часть выборок объединена по географическому принципу (табл. 8). В тех случаях, когда таксономический статус некоторых выборок представлял особый интерес (например выборки из окр. с. Никитино, Мостовского р-на, Краснодарского края, которая собрана на типовой территории; сборы на г. Стрижамент, жабы, которые по предположению некоторых авторов представляют отдельный подвид и др.), а их объем допускал это, они анализировались отдельно.

Кроме этих признаков было также использовано 11 качественных признаков (табл. 9).

Анализ изменчивости признаков внешней морфологии осуществляли с помощью дискриминантного и кластерного анализов с использованием пакета программ Statistica StatSoft 6.

Результаты исследования

Аллозимная изменчивость. Среди 23 изученных локусов 16 оказались полиморфными, по пять у *B. bufo bufo* и *B. verrucosissimus* (табл. 1). Среди выборок, размер которых был 3 или более особей, средняя гетерозиготность (H_{exp}) варьировала от

Таблица 6. Сравнение остеологических количественных непрерывных признаков у самцов и самок исследованных серых жаб (обозначения признаков см. табл. 5)

Table 6. Comparison of the osteological quantitative sustained characteristics among the males and females of the Common Toad used in this study (the designation of characteristics see Table 5)

Признаки	М (♀, n = 108)	Стандартное отклонение, ♀	М (♂, n = 245)	Стандартное отклонение, ♂	Коэффициент достоверности различий (t)	p
Long. cr.	19,9	1,75	17,4	1,75	4,8 *	—
Lat. cr.	25,5	2,58	21,6	2,58	4,6	—
Alt. cr.	10,1	1,26	8,7	1,26	3,9	—
Alt. ncr.	6,0	0,66	5,3	0,66	3,6	—
Lat. fp. d.	5,4	0,48	4,6	0,48	4,8	—
Lat. fp. p.	7,4	0,59	6,6	0,59	4,3	—
Lat. orb. tr.	7,2	0,71	6,0	0,71	6,1	—
Lat. orb. l.	8,4	0,83	7,3	0,83	5,3	0,06
Lat. orb. l.	7,6	0,82	6,1	0,82	5,7	—
Long. fp.	12,4	1,03	10,7	1,03	4,9	—
Lat. cr. o.	19,8	2,11	17,2	2,11	4,1	—
Dist. oc.-eth.	11,8	0,66	8,3	0,66	1,7	—
Long. eth.	7,2	1,04	4,2	1,04	1,4	—
Long. hum.	24,1	3,27	23,2	3,27	1,0	0,01
Long. ant.	17,4	2,46	16,8	2,46	1,0	0,01
Long. fem.	28,2	2,65	25,1	2,65	3,6	—
Long. crur.	25,9	2,61	24,0	2,61	2,6	—
Long. mt. o. m.	16,1	2,00	14,8	2,00	2,4	—

* Здесь и в таблице 7 полужирным отмечены различия, достоверные на указанном уровне значимости; М — средняя арифметическая.

1,4 до 7,5% у *B. b. bufo* и от 1,4 до 5,5% у *B. verrucosissimus*. Выборка из Вилково оказалась наиболее полиморфной у *B. b. bufo*, а из Крепостной — у *B. verrucosissimus*. Четыре локуса (*Est-3*, *G-6-pdh*, *Gtdhp-1* и *Xdh*) оказались диагностическими для *B. bufo bufo* и *B. verrucosissimus*. Средняя генетическая дистанция между *B. bufo bufo* и *B. verrucosissimus* составляла 0,257 ($\sigma = 0,027$, размах 0,190–0,304). Среди выборок *B. bufo bufo* дистанции варьировали от 0 до 0,034 (среднее $0,012 \pm 0,009$), а *B. verrucosissimus* от 0 до 0,092 (среднее $0,039 \pm 0,026$; табл. 10). На дендрограмме генетического сходства (рис. 3) *B. bufo bufo* и *B. verrucosissimus* образуют отдельные хорошо обособленные ветви. Выборки *B. bufo* «*spinosus*» из Греции оказались наиболее близки к *B. bufo bufo*, а *B. bufo* «*spinosus*» из Италии представляла собой базальную ветвь для обеих этих групп. *Bufo bufo spinosus* из Португалии образовывала отдельную ветвь сильно удалённую как от *B. bufo bufo*, так и *B. verrucosissimus*, а дальневосточная *B. gargarizans* формировала наиболее отдалённую ветвь. Схема, полученная в ходе анализа главных компонент (рис. 4), также выявила сходную картину: *B. bufo bufo* и *B. verrucosissimus* образовывали отдельные резко обособленные скопления центроидов.

Размер генома

Размер генома у *B. bufo* варьировал от 13,06 до 13,53 пг, а у *B. verrucosissimus* — от 13,53 до 14,09 пг (табл. 11). Размах значений у этих видов практически не перекрывался (рис. 5). У первого вида наименьшие значения обнаружены в выборке из п. Гайдары (Харьковская область), а наибольшие — у жаб из Черногорского участка Карпатского заповедника. У второго — наименьшие и наибольшие значения отмечены в выборке из станицы Крепостная Краснодарского края.

Таблица 7. Сравнение внешнеморфологических количественных непрерывных признаков у самцов и самок исследованных серых жаб (обозначения признаков см. табл. 5, $p = 0$)

Table 7. Comparison of external morphological quantitative sustained characteristics among the males and females of the Common Toad used in this study (the designation of characteristics see the Table 5, $p = 0$)

Признак	М (♀, $n = 108$)	Стандартное отклонение, ♀	М (♂, $n = 245$)	Стандартное отклонение, ♂	Коэффициент достоверности различий (t)
L.	88,0	11,6	69,7	6,0	19,4
Lt. c.	31,1	4,5	23,4	1,9	22,8
L. o.	8,1	1,0	6,7	0,7	15,5
Sp. in.	5,9	0,7	4,7	0,5	16,3
D. n.-o.	5,3	0,6	4,3	0,5	17,2
L. tym.	2,0	2,2	1,1	1,7	4,5
L. pr.	18,0	3,6	14,2	1,9	12,9
Lt. pr.	8,4	1,6	6,6	0,9	14,1
F.	36,8	13,9	28,4	5,6	8,1
T.	31,2	8,6	26,2	2,9	8,1
D. h.	8,5	1,5	7,9	1,1	4,3
A.	23,1	4,2	20,8	3,2	5,7
L. t. ci.	4,8	0,9	3,9	0,6	11,0

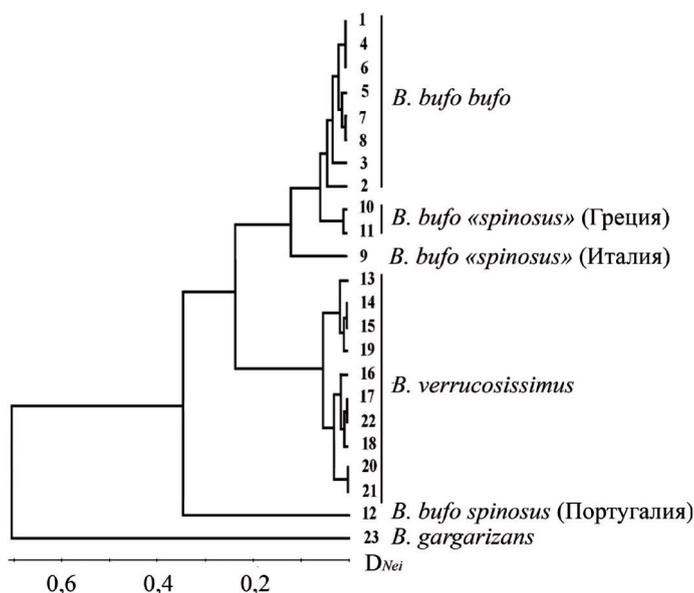


Рис. 3. UPGMA-дендрограмма генетического сходства (аллозимы; дистанция по Nei, 1978) между видами комплекса *Bufo bufo*

Fig. 3. UPGMA- dendrogram of the genetic similarities (allozymes; distance by Nei, 1978) among the species of the *Bufo bufo* complex

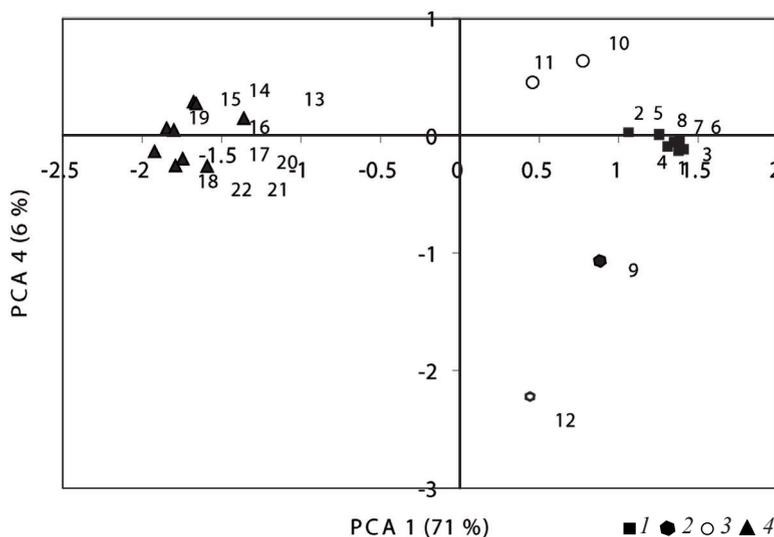


Рис. 4. Распределение центроидов выборок у видов комплекса *Bufo bufo* на двух компонентных осях (*PCA 1* и *PCA 4*), полученных на основе аллозимных данных. 1 — *B. bufo bufo* (№ 1–8); 2 — *B. bufo «spinosus»* из Италии (№ 9); 3 — *B. bufo «spinosus»* из Греции (№ 10–11); 2 — *B. bufo spinosus* из Португалии (№ 12); 4 — *B. verrucosissimus* (№ 13–22). Обозначения выборок соответствуют таковым в таблице 1.

Fig. 4. The distribution of centroids of samples among the species of *Bufo bufo* complex on the two component-taxis (*PCA 1* and *PCA 4*), obtained on the base of allozyme data. 1 — *B. bufo bufo* (Nos. 1–8); 2 — *B. bufo «spinosus»* from Italy (No. 9); 3 — *B. bufo «spinosus»* from Greece (Nos. 10–11); 2 — *B. bufo spinosus* from Portugal (No. 12); 4 — *B. verrucosissimus* (Nos. 13–22). The notations of the samples are conforming to the same in the Table 1.

Таблица 8. Выборки, использованные для статистического анализа

Table 8. Samples used for the statistical analysis

Номера точек сбора жаб, использованных в статистическом анализе	Наименование точек сбора (выборок) жаб, использованных в статистическом анализе	Количество особей	Новое наименование и количество особей в объединенных точках сбора (выборках) жаб, использованных в статистическом анализе	
Самцы				
3	Закарпатская обл., Перечинский р-н, спортлагерь Ужгородского ун-та «Скалка»	3	Карпаты ($n = 62$)	
5	Закарпатская обл., Раховский р-н, с. Черная Тиса, урочище Апшинец	7		
6	Закарпатская обл., Ужгородский р-н, урочище Дубки	23		
7	Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, с. Зеленое	7		
8	Ивано-Франковская обл., Надворнянский р-н, пгт. Ворохта	8		
9	Ивано-Франковская обл., Надворнянский р-н, г. Яремча	6		
10	Ивано-Франковская обл., Надворнянский р-н, окр. с. Бистриця, гора Довбушанка	8		
1	Винницкая обл., Винницкий р-н, г. Винница, лесопарк	13		Равнинная Европа ($n = 88$)
2	Житомирская обл., Олевский р-н, с. Перга	18		
11	Львовская обл., Нестеровский р-н, г. Рава-Русская	22		
12	Киевская обл., окр. г. Киева, п. Лесники	7		
13	Киевская обл., Фастовский р-н, с. Кожанка	8		
14	Киевская обл., Фастовский р-н, с. Великая Мотовиловка	4		
15	Харьковская обл., Змиевский р-н, п. Бишкин, ур. Нижние Мельницы	2		
17	Вильнюсский р-н, г. Вильнюс	9		
18	Воронежская обл., Воронежский биосф. зап., квартал 487, р. Усманка, затон у пр. берега	5		
19	Ставропольский край Кочубеевский р-н, гора Стрижамент (800 м н.у.м.)	22	Центральное Предкавказье (гора Стрижамент) ($n = 22$)	
20	Адыгея, Майкопский р-н, с. Гузерипль, правый приток р. Белая	27	Северный Кавказ (Гузерипль) ($n = 27$)	
21	Краснодарский край, Мостовский р-н, с. Никитино, 4 км ниже по течению от «Чернореченской караулки»	9	Северный Кавказ (Никитино) ($n = 9$)	

Номера точек сбора жаб, использованных в статистическом анализе	Наименование точек сбора (выборок) жаб, использованных в статистическом анализе	Количество особей	Новое наименование и количество особей в объединенных точках сбора (выборках) жаб, использованных в статистическом анализе	
23	Новосибирская обл., г. Новосибирск	27	Сибирь ($n = 33$)	
24	Томская обл., Верхнекетский р-н, окр. оз. Тура	4		
25	Приморский край, г. Владивосток, о-в Попова	3		
26	Приморский край, Тернейский р-н, пгт Терней, Сихоте-Алинский з-к	2		
Самки				
3	Закарпатская обл., спорт. лагерь Ужгородского ун-та «Скалка»	6	Карпаты ($n = 27$)	
5	Закарпатская обл., Раховский р-н, с. Черная Тиса, урочище Апшинец	6		
6	Закарпатская обл., Ужгородский р-н, г. Ужгород, урочище Дубки	7		
7	Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, с. Зеленое	5		
9	Ивано-Франковская обл., Надворнянский р-н, г. Яремча	3		
1	Винницкая обл., г. Винница, лесопарк	2		Равнинная Европа ($n = 41$)
2	Житомирская обл., Олевский р-н, с. Перга	4		
17	Литва, г. Вильнюс	8		
11	Львовская обл., Нестеровский р-н, г. Рава-Русская	9		
12	Киевская обл., окр. г. Киева, п. Лесники	1		
13	Киевская обл., Фастовский р-н, с. Кожанка	2		
14	Киевская обл., Фастовский р-н, с. Большая Мотовиловка	3		
15	Харьковская обл., Змиевский р-н, п. Бишкин, ур. Нижние Мельницы	7		
18	Воронежская обл., Воронежский биосф. зап., квартал 487, р. Усманка, затон у пр. берега	5		
16	Одесская обл., Вилковский р-н, г. Вилково, с. Лески	5		
19	Ставропольский край, Кочубеевский р-н, гора Стрижамент (800 м н.у.м.)	7		Центральное Предкавказье, гора Стрижамент ($n = 7$)

Номера точек сбора жаб, использованных в статистическом анализе	Наименование точек сбора (выборок) жаб, использованных в статистическом анализе	Количество особей	Новое наименование и количество особей в объединенных точках сбора (выборках) жаб, использованных в статистическом анализе
20	Адыгея, Майкопский р-н, с. Гузерипль, правый приток р. Белой	3	Северный Кавказ (Гузерипль, Никитино) ($n = 5$)
21	Краснодарский край, Мостовский р-н, с. Никитино, 4 км ниже по течению от «Чернореченской караулки»	2	
22	Краснодарский край, р-н г. Адлер, пгт Красная поляна	6	Западный Кавказ (Красная поляна) ($n = 6$)
23	Новосибирская обл., г. Новосибирск	5	Сибирь ($n = 7$)
24	Томская обл., Верхнекетский р-н, окр. оз. Тура	2	
25	Приморский край, г. Владивосток, о-в Попова	3	Дальний Восток (<i>Bufo gargarizans</i>) ($n = 9$)
26	Приморский край, Тернейский р-н, пгт Терней	6	

Средние значения у *B. bufo* равны 13,26 пг, а у *B. verrucosissimus* — 13,88 пг, т. е. средняя разница равна 0,62 пг или 4,6%. Среди выборок с тремя и более особями коэффициент вариации варьировал от 0,2 до 0,4 у *B. bufo* и, как правило, от 0,2 до 0,5 у *B. verrucosissimus*. Только в одной выборке *B. verrucosissimus* из станицы Крепостная были отмечены резко повышенные значения данного показателя. Средние значения коэффициента вариации у *B. bufo* и *B. verrucosissimus* оказались достаточно близкими (0,7 и 0,9% соответственно).

Кариологические данные

Кариотипы *B. b. bufo* и *B. verrucosissimus* состоят из 11 пар хромосом ($NF = 44$). По относительной длине хромосомы этих видов могут быть объединены в две группы: крупные (№ 1–6) и мелкие (№ 7–11, табл. 12). У *B. b. bufo* из Багратионовска и Свистязя все хромосомы метацентрические или близкие к метацентрическим (у первых двух только 8-я пара субметацентрическая, а у особи из Свистязя еще и 4-я пара). В выборке *B. b. bufo* из с. Лески большинство хромосом были субметацентрическими. У *B. verrucosissimus* из Катеха 4-я, 6-я и 8-я пары хромосом были субметацентрическими, а остальные метацентрическими, а в выборке этого вида из Гузерипля все хромосомы были метацентрическими. У всех изученных особей на длинном плече 6-й пары хромосом (С-окраска) обнаружена прителомерная вторичная перетяжка, маркирующая положение ядрышкового организатора.

По С-бэндингу особи *B. b. bufo* из Багратионовска и Свистязя имели такое же положение темных полос, как на идиограммах, изображенных у Шмида (Schmid, 1978).

Все хромосомы имели ярко выраженный центромерный гетерохроматин. На первой паре была отмечена широкая прицентромерная полоса на коротком плече, на второй — узкая прицентромерная полоса на коротком плече, на пятой — широкая прицентромерная полоса на длинном плече, на шестой — слабо выраженная прителомерная полоса на длинном плече. У особи *B. b. bufo* из с. Лески полосы на первой, второй и шестой парах нами отмечены не были. Таким образом, как по морфологии хромосом, так и по С-бэндингу *B. b. bufo* из дельты р. Дуная демонстрировала некоторую обособленность от остальных выборок этого подвида.

У особи *B. verrucosissimus* из Катеха отмечен С-бэндинг такой же, как на идиограммах, изображённых М. Мацуи с соавторами (Matsui et al., 1985). Все хромосомы *B. verrucosissimus* имели ярко выраженный центромерный гетерохроматин. На первой паре отмечена широкая прицентромерная полоса на коротком плече, на второй — узкая прицентромерная полоса на коротком плече, на пятой — широкая прицентромерная полоса на длинном плече, на шестой — слабо выраженная прителомерная полоса на длинном плече; на одиннадцатой — широкая прицентромерная полоса на длинном плече. Как правило, положение ядрышкового организатора на длинном плече 6-й хромосомы у *B. b. bufo* и *B. verrucosissimus* также маркировалось тёмной полосой. Таким образом, по положению и степени проявления С-полос отличия между *B. b. bufo* (Багратионовск и Свितязь) и *B. verrucosissimus* были слабо выражены.

Таблица 9. Внешнеморфологические качественные признаки, использованные в исследовании

Table 9. External morphological qualitative characteristics used in this study

Признаки	Состояние признака		
Рисунок на спине	есть		нет
Рисунок на брюхе	есть		нет
Бугорчатость спины	округлобугорчатая	остробугорчатая	нет
Бугорчатость на нижней стороне тела	есть		нет
Наличие укрупненных бородавок позади окончания ротовой щели (ниже передней части паротид)	есть		нет
Бугорчатость на предплечье и на плече	остробугорчатость		округлобугорчатость
Бугорчатость на бедре	округлобугорчатость	остробугорчатость	нет
Бугорчатость на голени	округлобугорчатость	остробугорчатость	нет
Наличие шейного перехвата	вид сверху		вид снизу
	есть	нет	есть нет
Надглазничная бугорчатость	есть		нет
Межглазничная бугорчатость	есть		нет
Форма языка	узкий	средний	широкий
Пол	самец		самка

Таблица 10. Генетические дистанции по Нею (Nei, 1978) у видов комплекса *Bufo bufo*. Обозначения выборок как в табл. 1Table 10. Genetical distances by Nei (1978) among the species of the *Bufo bufo* complex. Sample designations as in Table 1

№	<i>B. bufo bufo</i>							<i>B. bufo «spinosus»</i>				<i>B. verrucosissimus</i>								<i>Bg</i>		
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		21	22
1	0,02	0,01	—	0,02	—	0,01	0,01	0,10	0,05	0,05	0,31	0,21	0,26	0,27	0,28	0,25	0,29	0,28	0,26	0,26	0,26	0,69
2	—	0,02	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02	0,10	0,06	0,07	0,33	0,20	0,20	0,21	0,23	0,24	0,24	0,22	0,28	0,28	0,25	0,72
3	—	—	0,01	0,03	0,01	0,02	0,02	0,12	0,07	0,07	0,33	0,22	0,28	0,28	0,30	0,27	0,30	0,30	0,28	0,28	0,28	0,69
4	—	—	—	0,02	—	0,01	0,01	0,10	0,05	0,05	0,31	0,20	0,24	0,25	0,26	0,25	0,27	0,26	0,26	0,27	0,26	0,69
5	—	—	—	—	0,02	—	—	0,12	0,04	0,07	0,28	0,19	0,22	0,22	0,29	0,26	0,29	0,24	0,25	0,25	0,28	0,69
6	—	—	—	—	—	0,01	0,01	0,10	0,05	0,05	0,31	0,21	0,26	0,27	0,28	0,25	0,29	0,28	0,26	0,26	0,26	0,69
7	—	—	—	—	—	—	—	0,11	0,04	0,05	0,29	0,20	0,25	0,26	0,28	0,26	0,30	0,27	0,25	0,26	0,28	0,69
8	—	—	—	—	—	—	—	0,11	0,04	0,05	0,29	0,19	0,24	0,25	0,29	0,26	0,29	0,27	0,25	0,25	0,27	0,68
9	—	—	—	—	—	—	—	—	0,17	0,15	0,27	0,27	0,28	0,28	0,30	0,30	0,30	0,30	0,34	0,34	0,31	0,72
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,01	0,28	0,14	0,19	0,19	0,24	0,20	0,24	0,21	0,19	0,19	0,22	0,67
11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,29	0,12	0,17	0,18	0,17	0,15	0,18	0,18	0,14	0,15	0,16	0,64
12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,35	0,41	0,41	0,49	0,44	0,49	0,43	0,41	0,41	0,46	0,66
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,02	0,02	0,06	0,04	0,06	0,03	0,04	0,04	0,05	0,68
14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,03	0,05	0,04	0,01	0,09	0,09	0,07	0,76
15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,04	0,05	0,04	0,01	0,09	0,09	0,07	0,77
16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,03	0,02	0,02	0,08	0,08	0,03	0,80
17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,01	0,02	0,01	0,02	—	0,70
18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,02	0,05	0,06	0,01	0,77
19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,05	0,06	0,03	0,75
20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,02	0,67
21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,02	0,67
22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,72

Остеологические признаки

Последующие этапы в изучении изменчивости морфологических признаков проводили методами дискриминантного анализа. Первый шаг заключался в выяснении вклада изменчивости остеологических признаков в канонические переменные (табл. 13, 14).

Материалы обеих таблиц свидетельствуют о несущественных различиях в корреляции с двумя первыми переменными изменчивости признаков самцов и самок (соответственно 75 и 81% изменчивости всех признаков). Вместе с тем имеются различия в перечне признаков, наиболее скоррелированных с каноническими переменными: у самцов с 1-й канонической переменной наиболее скоррелирована длина предплечья (Long. ant. = 0,196), длина плеча (Long. hum. = 0,160) и высота черепа

Таблица 11. Изменчивость размера генома (пг) у европейских и кавказских серых жаб (*Bufo bufo* complex) (полные названия точек сбора см. табл. 2)

Table 11. Variability of the genome size (pg) among the European and Caucasian Common Toads (*Bufo bufo* complex) (complete designation of the collection spots see in Table 2)

Точки сбора	n	Среднее ± σ	Мин.–макс.	CV%
Лески	2	13,40	13,38–13,42	—
Вилково	1	13,35	—	—
Маяки (низовья Днестра)	1	13,12	—	—
Скалка	2	13,24	13,21–13,28	—
Ольшаны	1	13,26	—	—
Черногора	3	13,49 ± 0,05	13,43–13,53	0,4
Свитязь	3	13,29 ± 0,02	13,26–13,31	0,2
Дубно	2	13,30	13,18–13,41	—
Булаховка	1	13,13	—	—
Русская Лозовая	1	13,24	—	—
Гайдары	4	13,12 ± 0,04	13,06–13,17	0,3
Багратионовск	27	13,25 ± 0,05	13,15–13,40	0,4
Суммарно для <i>B. bufo</i>	48	13,26 ± 0,10	13,06–13,53	0,7
Шепси	1	13,85	—	—
Никитино	3	13,93 ± 0,06	13,85–13,98	0,5
Крепостная	4	13,88 ± 0,24	13,53–14,09	1,7
Стрижамент	1	13,76	—	—
Псебай	3	14,02 ± 0,02	14,00–14,04	0,2
Кюрджиново	5	13,97 ± 0,07	13,91–14,09	0,5
Гузерибль	3	13,96 ± 0,06	13,91–14,03	0,5
Солохаул	1	13,81	—	—
Лзаа	7	13,77 ± 0,05	13,69–13,84	0,4
Багмаран	2	13,81	13,79–13,83	—
Батуми	1	13,91	—	—
Катех	2	13,82	13,75–13,90	—
Суммарно для <i>B. verrucosissimus</i>	33	13,88 ± 0,12	13,53–14,09	0,9

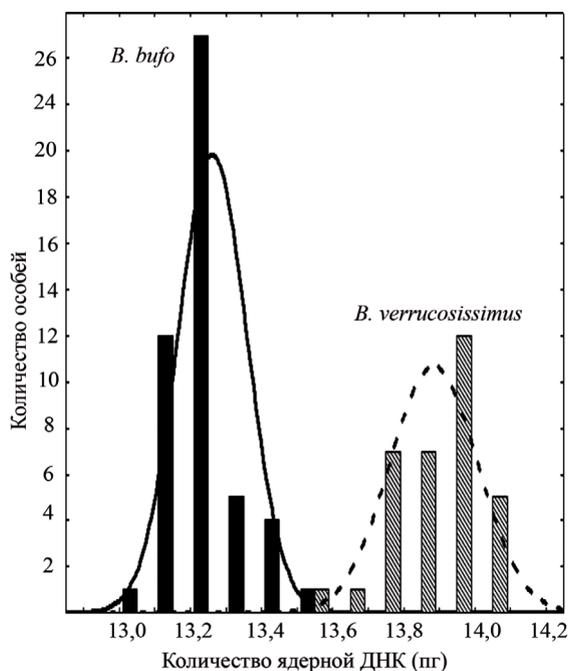


Рис. 5. Распределение количества ядерной ДНК (pg) у европейских и кавказских серых жаб (*Bufo bufo* комплекс). Сплошная и пунктирная линии отражают нормальное распределение для обоих видов

Fig. 5. The distribution of the nuclear DNA content (pg) among the European and Caucasian Common Toads (*Bufo bufo* complex). The solid and dashed lines reflect the normal distribution for both species

Таблица 12. Количество изученных метафазных пластинок (n), относительная длина (среднее значение $\pm \sigma$) и центромерный индекс (среднее значение $\pm \sigma$) у *B. b. bufo* и *B. verrucosissimus*

Table 12. Number of studied metaphase plates (n), comparative length (mean $\pm \sigma$) and centromere index (mean $\pm \sigma$) among *B. b. bufo* and *B. verrucosissimus*. m – metacentric, sm – submetacentric

Пары хромосом	<i>B. b. bufo</i>			<i>B. verrucosissimus</i>	
	Багратионовск	Свистязь	Лески	Катех	Гузерицль
	n = 8	n = 1	n = 2	n = 2	n = 10

Относительная длина хромосом, %

1	15,63 \pm 0,75	16,00	14,71 \pm 0,23	15,25 \pm 0,23	16,98 \pm 0,96
2	15,27 \pm 0,73	15,49	13,12 \pm 0,67	14,19 \pm 0,52	14,15 \pm 0,68
3	13,11 \pm 0,91	11,12	12,95 \pm 0,48	12,02 \pm 0,52	12,81 \pm 0,63
4	11,41 \pm 0,57	11,57	11,70 \pm 0,22	11,76 \pm 0,98	12,15 \pm 0,66
5	11,32 \pm 0,56	10,32	11,17 \pm 0,81	10,74 \pm 0,10	10,93 \pm 0,57
6	9,71 \pm 0,52	9,49	9,84 \pm 0,17	9,72 \pm 0,22	9,25 \pm 0,44
7	5,46 \pm 0,36	5,76	6,17 \pm 0,43	5,95 \pm 0,14	6,04 \pm 0,31
8	5,32 \pm 0,40	5,40	5,70 \pm 0,18	5,54 \pm 0,40	5,20 \pm 0,22
9	5,15 \pm 0,29	5,81	5,85 \pm 0,08	5,37 \pm 0,12	4,69 \pm 0,19
10	4,18 \pm 0,34	4,64	4,71 \pm 0,34	4,93 \pm 0,45	4,17 \pm 0,14
11	3,44 \pm 0,41	4,40	4,09 \pm 0,24	4,55 \pm 0,56	3,63 \pm 0,09

Центромерный индекс

1	0,47 \pm 0,02 (m*)	0,44 (m)	0,38 \pm 0,18 (m)	0,40 \pm 0,11 (m)	0,46 \pm 0,01 (m)
2	0,43 \pm 0,01 (m)	0,45 (m)	0,37 \pm 0,18 (sm)	0,38 \pm 0,11 (m)	0,40 \pm 0,01 (m)
3	0,41 \pm 0,02 (m)	0,42 (m)	0,37 \pm 0,17 (sm)	0,39 \pm 0,11 (m)	0,42 \pm 0,004 (m)
4	0,38 \pm 0,01 (m)	0,36 (sm)	0,32 \pm 0,15 (sm)	0,32 \pm 0,09 (sm)	0,39 \pm 0,01 (m)

Пары хромосом	<i>B. b. bufo</i>			<i>B. verrucosissimus</i>	
	Багратионовск	Свистязь	Лески	Катех	Гузерицль
	<i>n</i> = 8	<i>n</i> = 1	<i>n</i> = 2	<i>n</i> = 2	<i>n</i> = 10
5	0,47 ± 0,01 (<i>m</i>)	0,45 (<i>m</i>)	0,37 ± 0,18 (<i>sm</i>)	0,39 ± 0,11 (<i>m</i>)	0,45 ± 0,010 (<i>m</i>)
6	0,41 ± 0,03 (<i>m</i>)	0,42 (<i>m</i>)	0,36 ± 0,16 (<i>sm</i>)	0,37 ± 0,11 (<i>sm</i>)	0,42 ± 0,010 (<i>m</i>)
7	0,46 ± 0,02 (<i>m</i>)	0,45 (<i>m</i>)	0,39 ± 0,18 (<i>m</i>)	0,40 ± 0,11 (<i>m</i>)	0,42 ± 0,004 (<i>m</i>)
8	0,37 ± 0,02 (<i>sm</i>)	0,36 (<i>sm</i>)	0,31 ± 0,14 (<i>sm</i>)	0,32 ± 0,09 (<i>sm</i>)	0,41 ± 0,010 (<i>m</i>)
9	0,45 ± 0,01 (<i>m</i>)	0,43 (<i>m</i>)	0,37 ± 0,18 (<i>sm</i>)	0,40 ± 0,11 (<i>m</i>)	0,46 ± 0,010 (<i>m</i>)
10	0,47 ± 0,02 (<i>m</i>)	0,48 (<i>m</i>)	0,39 ± 0,19 (<i>m</i>)	0,40 ± 0,11 (<i>m</i>)	0,46 ± 0,004 (<i>m</i>)
11	0,40 ± 0,02 (<i>m</i>)	0,44 (<i>m</i>)	0,36 ± 0,17 (<i>sm</i>)	0,40 ± 0,12 (<i>m</i>)	0,46 ± 0,010 (<i>m</i>)

* *m* — метацентрик, *sm* — субметацентрик.

(Alt. cr. = 0,120); последний признак наиболее всего скоррелирован со 2-й канонической переменной (Alt. cr. = 0,562), затем следуют признаки «ширина черепа в области ушных костей» (Lat. cr. o.) и «длина лобнотеменной кости» (Long. fp.), коэффициенты корреляции которых с этой переменной равны -0,237.

У самок наибольшую скоррелированность с 1-й канонической переменной показывают признаки «высота черепа» (Alt. cr. = -0,360), «длина (наибольшей) кости предплюсны» (Long. mt. o. m. = -0,31011) и «высота мозговой коробки» (Alt. ncr. = -0,288). Наибольший вклад во 2-ю каноническую переменную у самок вносят признаки «длина решетчатой кости» (Long. eth. = 0,294), «длина (наибольшей) кости предплюсны» (Long. mt. o. m. = 0,195) и «высота черепа» (Alt. cr. = 0,189).

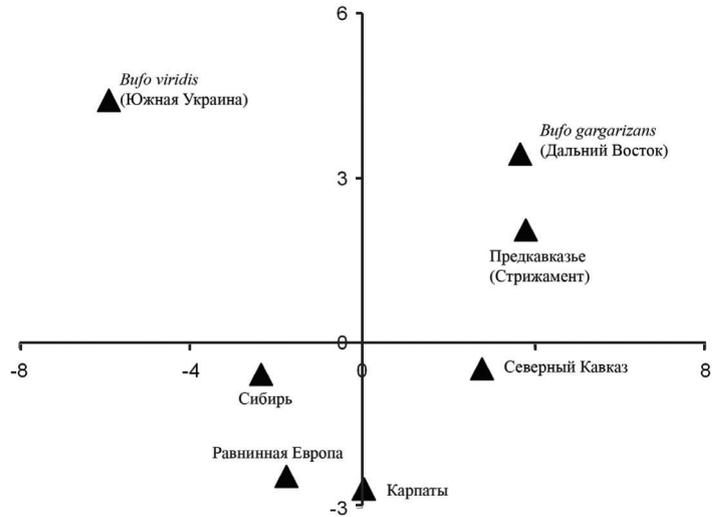
Таблица 13. Вклад изменчивости остеологических признаков в канонические переменные (♂)

Table 13. Contribution of variability of osteological characteristics to canonical variables (♂)

Признаки	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4	Root 5	Root 6
Long. eth.	-0,122	-0,119	-0,008	-0,231	-0,062	-0,031
Lat. orb. I.	-0,088	-0,156	-0,173	-0,296	0,049	-0,082
Lat. orb. I	-0,065	-0,169	0,031	-0,476	0,273	0,352
Lat. orb. tr	-0,058	-0,035	-0,213	-0,195	-0,039	-0,296
Lat. cr.	-0,053	-0,096	-0,164	-0,323	0,169	-0,115
Lat. cr. o.	-0,049	-0,237	-0,233	-0,435	0,129	-0,157
Long. fp.	-0,028	-0,237	-0,087	-0,136	0,168	-0,067
Long. cr.	0,044	-0,194	-0,087	-0,245	0,052	-0,121
Long. fp. p.	0,055	-0,202	-0,151	-0,430	-0,175	0,325
Long. mt. o. m.	0,078	-0,223	-0,429	-0,191	0,191	0,081
Long. fem	0,078	-0,166	-0,290	-0,222	0,139	0,018
Alt. cr.	0,120	-0,562	-0,063	-0,257	0,256	0,217
Long. hum.	0,160	-0,161	-0,375	-0,269	0,086	-0,098
Long. ant.	0,196	-0,144	-0,361	-0,229	0,254	-0,101
Cum. prop.	0,460	0,750	0,880	0,950	0,990	1,000

Рис. 6. Расположение выборок жаб в плоскости первых двух компонент по результатам дискриминантного анализа остеологических признаков (самцы)

Fig. 6. The distribution of the toad samples in the plane of the first two components on the osteological characteristics (males) discriminant analysis results



Данные, иллюстрирующие величину правильно классифицированных дискриминантным анализом особей (т. е. относящихся к «своей» выборке) по вышеперечисленным признакам в относительных (%) и абсолютных величинах представлены в таблицах 15 и 16. Они свидетельствуют о том, что использование выбранных остеологических признаков позволяет довольно хорошо классифицировать животных обоих полов по их принадлежности к «своей» выборке: общее количество правильно диагностированных самцов составляет 97,8% (только в 1 из 6 случаев одна особь из Центрального Предкавказья отнесена к выборке из Карпат) и 100% среди самок. Дистанция между выборками жаб из разных регионов (расстояние Махаланобиса) и их

Таблица 14. Вклад изменчивости остеологических признаков в канонические переменные (♀)

Table 14. Contribution of variability of osteological characteristics to canonical variables (♀)

Признаки	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4	Root 5	Root 6
Alt. cr.	-0,360	0,189	0,306	-0,27	0,275	-0,139
Long. mt. o. m.	-0,310	0,195	0,275	-0,43	0,042	-0,365
Alt. ncr.	-0,288	0,078	0,280	-0,41	0,077	-0,344
Long. hum.	-0,285	0,166	0,320	-0,43	-0,076	-0,286
Long. fem.	-0,282	0,169	0,285	-0,28	-0,129	-0,287
Long. ant.	-0,280	0,122	0,234	-0,48	-0,072	-0,252
Dist. oc.-eth.	-0,259	0,091	0,175	-0,05	-0,135	-0,493
Lat. cr. o.	-0,257	0,165	0,323	-0,26	0,214	-0,288
Long. cr.	-0,255	0,185	0,332	-0,28	0,153	-0,282
Long. eth.	-0,251	0,294	0,312	-0,12	0,055	-0,313
Long. crur.	-0,230	0,180	0,270	-0,38	-0,150	-0,333
Lat. cr.	-0,229	0,155	0,226	-0,23	0,115	-0,444
Lat. orb. l.	-0,195	0,136	0,098	-0,34	0,202	-0,206
Lat. orb. l.	-0,182	0,094	0,237	-0,31	0,216	-0,275
Long. fp.	-0,152	0,093	0,006	-0,11	0,129	-0,321
Lat. orb. tr.	-0,136	0,064	0,183	-0,27	0,263	-0,140

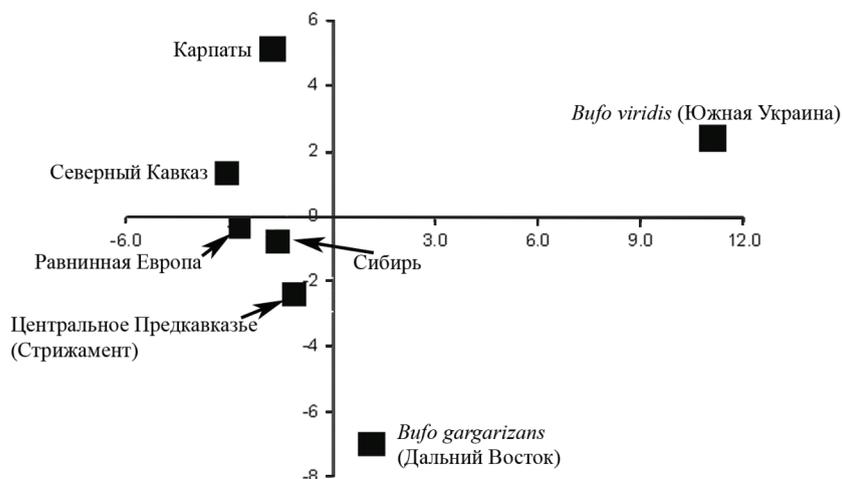


Рис. 7. Расположение выборок жаб в плоскости первых двух компонент по результатам дискриминантного анализа остеологических признаков (самки)

Fig. 7. The distribution of the toad samples in the plane of the first two components on the results of discriminant analysis of the osteological characteristics (females)

графическое расположение в плоскости первых двух компонент представлены в таблицах 17 и 18 и на рисунках 6 и 7.

Как и следовало ожидать, жабы двух таксонов (самцы), взятые для внегруппового сравнения (*B. viridis*, *B. gargarizans*) показывают наибольшее обособление и расстояние Махаланобиса между ними и остальными выборками варьирует от 36,5 до 134,1, что существенно больше, чем между серыми жабами из Карпат, равнинной Европы, Северного Кавказа, Центрального Предкавказья и Сибири (13,2–67,0).

Таблица 15. Результаты дискриминантного анализа: количество правильно классифицированных самцов (в % и в абсолютных величинах) по остеологическим данным

Table 15. Results of discriminant analysis: a number of a properly classified males (in % and in the absolute values) on the osteological data

Выборки	Правильно классифицированные особи, %	<i>Bufo viridis</i> (Южная Украина)	Равнинная Европа	Северный Кавказ	Центральное Предкавказье (Стрижамент)	Сибирь	Карпаты	<i>Bufo gargarizans</i> (Дальний Восток)
<i>Bufo viridis</i> (Южная Украина)	100,0	5	—	—	—	—	—	—
Равнинная Европа	100,0	—	8	—	—	—	—	—
Северный Кавказ	100,0	—	—	8	—	—	—	—
Центральное Предкавказье (Стрижамент)	83,3	—	—	—	5	—	1	—
Сибирь	100,0	—	—	—	—	7	—	—
Карпаты	100,0	—	—	—	—	—	—	8
<i>Bufo gargarizans</i> (Дальний Восток)	100,0	—	—	—	—	—	4	—
Общая	97,8	5	8	8	5	7	5	8

Примерно такая же картина наблюдается и при характеристике близости — удаленности, по данным расстояния Махаланобиса, выборок, представленных самками. Наибольшую обособленность также демонстрируют выборки самок *B. viridis* и *B. gargarizans* (этот показатель относительно других выборок у них варьирует от 66,2 до 227,6), что существенно превышает этот показатель между Карпатами, равнинной Европой, Северным Кавказом, Центральным Предкавказьем и Сибирью (22,8–80,5).

Графические материалы распределения выборок в плоскости двух главных компонент (самцы) вновь подтверждают обособленное положение выборок, взятых для внегруппового сравнения (*B. viridis* и *B. gargarizans*), и также указывают на близость

Таблица 16. Результаты дискриминантного анализа: количество правильно классифицированных самок (в % и в абсолютных величинах) по остеологическим данным

Table 16. Results of discriminant analysis: a number of a properly classified females (in % and in the absolute values) on the osteological data

Выборки	Правильно классифицированные особи, %	<i>Bufo viridis</i> (Южная Украина)	Равнинная Европа	Северный Кавказ	Сибирь	Центральное Предкавказье (Стрижамент)	Карпаты	<i>Bufo gargarizans</i> (Дальний Восток)
<i>Bufo viridis</i> (Южная Украина)	100,0	4	—	—	—	—	—	—
Равнинная Европа	100,0	—	7	—	—	—	—	—
Северный Кавказ	100,0	—	—	2	—	—	—	—
Сибирь	100,0	—	—	—	6	—	—	—
Центральное Предкавказье (Стрижамент)	100,0	—	—	—	—	2	—	—
Карпаты	100,0	—	—	—	—	—	8	—
<i>Bufo gargarizans</i> (Дальний Восток)	100,0	—	—	—	—	—	—	6
Общая	100,0	4	7	2	6	2	8	6

Таблица 17. Расстояние Махаланобиса между выборками по остеологическим данным (♂)

Table 17. Mahalanobis distance among the samples on the osteological data (♂)

Выборки	<i>Bufo viridis</i> (Южная Украина)	Равнинная Европа	Северный Кавказ	Центральное Предкавказье (Стрижамент)	Сибирь	Карпаты	<i>Bufo gargarizans</i> (Дальний Восток)
<i>Bufo viridis</i> (Южная Украина)	—	82,2	121,2	121,6	60,4	107,5	134,1
Равнинная Европа	82,2	—	35,6	65,7	18,5	24,1	98,3
Северный Кавказ	121,2	35,6	—	13,2	44,1	33,3	52,9
Центральное Предкавказье (Стрижамент)	121,6	65,7	13,2	—	67,0	60,0	36,5
Сибирь	60,4	18,5	44,1	67,0	—	32,0	79,7
Карпаты	107,5	24,1	33,3	60,0	32,0	—	73,9
<i>Bufo gargarizans</i> (Дальний Восток)	134,1	98,3	52,9	36,5	79,7	73,9	—

серых жаб Карпат, равнинной Европы и Сибири. От них удалены кавказские выборки, при этом самцы из Центрального Предкавказья локализованы в площади координат довольно близко к дальневосточным *B. gargarizans*.

Размещение в плоскости первых двух главных компонент выборок самок *B. viridis* и *B. gargarizans* мало отличается от такового самцов этих видов (они также демонстрируют свое обособленное положение). Из оставшихся выборок наибольшую близость показывают самки из Сибири, равнинной Европы, Северного Кавказа и Центрального Предкавказья. Неожиданно существенную обособленность здесь демонстрируют самки из Карпат.

Внешнеморфологические признаки

Результаты вклада непрерывных количественных признаков в изменчивость канонических переменных представлены в таблицах 19 и 20.

Согласно этим данным первые две канонические переменные (самцы) характеризуют около 78% изменчивости всех признаков. При этом наибольший вклад в 1-ю переменную вносят четыре признака: длина внутреннего пяточного бугра *L. t. ci.*, длина предплечья *A.*, длина паротиды *L. pg.* и длина голени *T.* (соответственно: $-0,588$; $-0,571$; $-0,533$ и $-0,529$). Во 2-ю переменную: ширина и длина паротид *Lt. pg.* и *L. pg.*, расстояние между ноздрями *Sp. in.*, и длина внутреннего пяточного бугра *L. t. ci.* (соответственно: $-0,479$; $-0,423$; $0,382$ и $0,174$).

У самок в 1-ю каноническую переменную наибольший вклад вносят длина голени *T.*, длина тела *L.*, длина паротиды *L. pg.* и длина предплечья *A.* (соответственно: $0,844$; $0,703$; $0,698$ и $0,666$). Во 2-ю: длина барабанной перепонки *L. tym.*, длина внутреннего пяточного бугра *L. t. ci.*, длина первого пальца задней ноги *L. h.* и длина голени *T.* (соответственно: $0,592$; $0,355$; $-0,171$ и $0,128$).

Таблица 18. Расстояние Махаланобиса между выборками по остеологическим данным (♀)

Table 18. Mahalanobis distance among the samples on the osteological data (♀)

Выборки	<i>Bufo viridis</i> (Южная Украина)	Равнинная Европа	Северный Кавказ	Сибирь	Центральное Предкавказье (Стрижамент)	Карпаты	<i>Bufo gargarizans</i> (Дальний Восток)
<i>Bufo viridis</i> (Южная Украина)	—	204,9	225,7	150,9	224,4	161,4	227,6
Равнинная Европа	204,9	—	33,9	25,2	22,8	46,8	66,2
Северный Кавказ	225,7	33,9	—	46,3	37,6	58,9	117,8
Сибирь	150,9	25,2	46,3	—	43,5	78,3	41,2
Центральное Предкавказье (Стрижамент)	224,4	22,8	37,6	43,5	—	80,5	66,5
Карпаты	161,4	46,8	58,9	78,3	80,5	—	164,6
<i>Bufo gargarizans</i> (Дальний Восток)	227,6	66,2	117,8	41,2	66,5	164,6	—

Результаты идентификации животных (отнесение их к тем или иным выборкам на основании дискриминантного анализа непрерывных признаков внешней морфологии) представлены в таблицах 21 и 22.

Таблица 19. Вклад изменчивости непрерывных признаков внешней морфологии в канонические переменные (♂)

Table 19. Contribution of variability of sustained characteristics of external morphology characteristics to canonical variables (♂)

Признаки	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4	Root 5	Root 6
L. t. ci.	-0,588	0,174	-0,108	0,103	0,302	0,224
A.	-0,571	0,037	-0,179	-0,297	-0,070	-0,092
L. pr.	-0,531	-0,423	-0,223	-0,270	0,136	0,072
T.	-0,529	-0,077	-0,374	-0,282	0,269	-0,009
L.	-0,392	0,025	-0,224	-0,554	0,463	0,040
D. h.	-0,254	-0,057	-0,464	-0,445	0,008	-0,015
Lt. c.	-0,181	-0,115	-0,204	-0,524	0,220	-0,052
Sp. in.	-0,169	0,382	-0,348	0,064	-0,087	0,024
L. tum.	-0,115	-0,011	0,532	0,247	0,312	0,054
D. n.-o.	-0,092	0,143	-0,228	-0,004	0,385	-0,567
L. o.	-0,065	0,024	-0,221	-0,236	0,176	0,372
Lt. pr.	-0,050	-0,479	-0,521	-0,010	0,251	0,049
Общая	0,580	0,778	0,871	0,953	0,983	1,000

Таблица 20. Вклад изменчивости непрерывных признаков внешней морфологии в канонические переменные (♀)

Table 20. Contribution of variability of sustained characteristics of external morphology characteristics to canonical variables (♀)

Признаки	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4	Root 5	Root 6	Root 7
L. tum.	0,081	0,592	0,177	0,091	0,146	-0,306	0,142
Sp. in.	0,290	0,007	0,134	-0,009	0,472	-0,245	-0,371
L. o.	0,339	-0,045	0,130	-0,161	-0,044	-0,231	0,058
L. t. ci.	0,400	0,355	0,349	-0,129	0,162	-0,195	-0,221
D. n.-o.	0,429	0,036	0,095	0,121	0,337	0,225	0,138
D. h.	0,518	-0,171	0,133	-0,039	0,178	-0,107	-0,059
Lt. pr.	0,526	-0,113	0,263	-0,541	0,261	-0,156	0,236
Lt. c.	0,666	0,114	-0,151	-0,287	0,135	-0,115	-0,103
A.	0,671	0,000	0,078	0,279	0,054	-0,449	0,031
L. pr.	0,698	-0,008	0,316	-0,318	-0,073	0,019	-0,131
L.	0,703	-0,017	0,059	-0,275	0,215	-0,194	-0,258
T.	0,844	0,128	0,046	-0,125	0,196	-0,010	-0,102
Общие	0,466	0,750	0,860	0,921	0,970	0,980	1,000

Таблица 21. Результаты дискриминантного анализа: количество правильно классифицированных самцов по непрерывным признакам внешней морфологии (в % и в абсолютных величинах)

Table 21. Results of discriminant analysis: a number of a properly classified males on sustained characteristics of external morphology (in % and in the absolute values)

Выборки	Правильно классифицированные особи, %	Сибирь (n = 31)	Карпаты (n = 62)	Равнинная Европа (n = 88)	Северный Кавказ (Гузерипись) (n = 27)	Центральное Предкавказье (Стрижамент) (n = 22)	Северный Кавказ (Никитино) (n = 9)	<i>B. gargarizans</i> Дальний Восток (n = 5)
Сибирь (n = 31)	35,5	11	2	17	—	—	1	—
Карпаты (n = 62)	46,8	1	29	26	4	1	1	—
Равнинная Европа (n = 88)	77,3	4	13	68	1	—	—	2
Северный Кавказ (Гузерипись) (n = 27)	81,5	1	—	—	22	3	1	—
Центральное Предкавказье (Стрижамент) (n = 22)	81,8	—	3	—	1	18	—	—
Северный Кавказ (Никитино) (n = 9)	33,3	—	—	1	5	—	3	—
<i>B. gargarizans</i> Дальний Восток (n = 5)	80,0	—	—	1	—	—	—	4
Общее	63,5	17	47	113	33	22	6	6

Таблица 22. Результаты дискриминантного анализа: число правильно классифицированных самок по непрерывным признакам внешней морфологии (в % и в абсолютных величинах)

Table 22. Results of discriminant analysis: a number of a properly classified females on sustained characteristics of external morphology (in % and in the absolute values)

Выборки	Правильно классифицированные особи, %	Сибирь (n = 7)	Карпаты (n = 27)	Равнинная Европа (n = 41)	<i>B. gargarizans</i> Дальний Восток (n = 9)	Центральное Предкавказье (Стрижамент) (n = 7)	Западный Кавказ (Красная Поляна) (n = 6)	Устье Дуная (Лески) (n = 6)	Северный Кавказ (Гузерипись, Никитино) (n = 5)
Сибирь (n = 7)	28,6	2	2	3	—	—	—	—	—
Карпаты (n = 27)	51,9	1	14	10	—	1	1	—	—
Равнинная Европа (n = 41)	82,9	1	5	34	1	—	—	—	—
<i>B. gargarizans</i> Дальний Восток (n = 9)	100,0	—	—	—	9	—	—	—	—
Центральное Предкавказье (Стрижамент) (n = 7)	57,1	—	—	1	—	4	—	—	2
Западный Кавказ (Красная Поляна) (n = 6)	100,0	—	—	—	—	—	6	—	—

Выборки	Правильно классифицированные особи, %	Сибирь (n = 7)	Карпаты (n = 27)	Равнинная Европа (n = 41)	<i>B. gargarizans</i> Дальний Восток (n = 9)	Центральное Предкавказье (Стрижамент) (n = 7)	Западный Кавказ (Красная Поляна) (n = 6)	Устье Дуная (Лески) (n = 6)	Северный Кавказ (Гузерибль, Никитино) (n = 5)
Устье Дуная (Лески) (n = 6)	83,3	—	1	—	—	—	—	5	—
Северный Кавказ (Гузерибль, Никитино) (n = 5)	100,0	—	—	—	—	—	—	—	5
Общее	73,1	4	22	48	10	5	7	5	7

Из 7 выборок самцов наибольшее количество правильно идентифицированных амфибий (77,3–81,8%) представлено выборками из равнинной Европы, Северного Кавказа (Гузерибль), Центрального Предкавказья и выборкой, взятой для внегруппового сравнения (Дальний Восток, *B. gargarizans*). Наименьшее количество правильно классифицированных самцов оказалось в выборке из Сибири (35,5%) и из окрестностей Никитино (Северный Кавказ).

Среди самок наибольшее количество правильно идентифицированных животных было представлено в выборках из равнинной Европы, Западного Кавказа, Северного Кавказа (Гузерибль, Никитино) и устья Дуная (82,9–100%). Самки *B. gargarizans* (Дальний Восток), взятые для внегруппового сравнения, также продемонстрировали высокий уровень правильной идентификации.

Показатели степени обособленности выборок по результатам дискриминантного анализа (расстояние Махаланобиса) приведены в таблицах 23 и 24.

Этот показатель у самцов варьирует от 1,7 до 25,3. При этом, как и ожидалось, наибольшую обособленность от всех других выборок показывают жабы, взятые для внегруппового сравнения (*B. gargarizans*, Дальний Восток, 13,3–20,5).

Судя по этим данным можно также сказать, что наиболее близки между собой три выборки — из Сибири, Карпат и равнинной Европы (расстояние Махаланобиса между которыми варьирует от 1,2 до 2,7). Отдельную группировку образуют самцы из Северного Кавказа (расстояние между выборками из Гузерибля и Никитино равно 2,2), несколько обособленно от них находится выборка из Центрального Предкавказья (расстояние Махаланобиса между ними и двумя последними соответственно 6,7 и 8,5).

Расстояние Махаланобиса между выборками самок варьирует сильнее по сравнению с самцами (2,1–45,2). При этом формирование обособленности группировок несколько отличается от таковой у самцов. Так, несмотря на то, что довольно четкую близость между собой вновь демонстрируют выборки из Сибири, Карпат и равнинной Европы (расстояние Махаланобиса 2,1 — 3,9), наибольшую обособленность демонстрируют не только жабы, взятые для внегруппового сравнения (13,7–45,2), но и особи из Западного Кавказа (Красная Поляна, 13,9–45,2). Самки из Предкавказья (Стрижамент, Гузерибль, Никитино) удалены от них на расстояние 13,9 и 14,2 соответственно, а выборку из устья Дуная разделяет с кавказскими популя-

Таблица 23. Расстояние Махаланобиса между выборками, рассчитанное по непрерывным признакам внешней морфологии (♂)

Table 23. Mahalanobis distance among the samples, calculated on sustained characteristics of external morphology (♂)

Выборки	Сибирь	Карпаты	Равнинная Европа	Северный Кавказ (Гузерибль)	Центральное Предкавказье (Стрижамент)	Северный Кавказ (Никитино)	<i>B. gargarizans</i> (Дальний Восток)
Сибирь	—	2,7	1,7	9,6	9,7	8,8	13,3
Карпаты	2,7	—	1,2	11,6	7,8	9,2	13,3
Равнинная Европа	1,7	1,2	—	12,4	7,8	9,9	12,7
Северный Кавказ (Гузерибль)	9,6	11,6	12,4	—	8,5	2,2	23,9
Центральное Предкавказье (Стрижамент)	9,7	7,8	7,8	8,5	—	6,7	25,3
Северный Кавказ (Никитино)	8,8	9,2	9,9	2,2	6,7	—	20,5
<i>B. gargarizans</i> (Дальний Восток)	13,3	13,3	12,7	23,9	25,3	20,5	—

Таблица 24. Расстояние Махаланобиса между выборками, рассчитанное по непрерывным признакам внешней морфологии (♀)

Table 24. Mahalanobis distance among the samples, calculated on sustained characteristics of external morphology (♀)

Выборки	Сибирь	Карпаты	Равнинная Европа	<i>B. gargarizans</i> (Дальний Восток)	Центральное Предкавказье (Стрижамент)	Западный Кавказ (Красная Поляна)	Устье Дуная (Лески)	Северный Кавказ (Гузерибль, Никитино)
Сибирь	—	3,9	3,4	18,5	16,8	28,9	20,9	22,1
Карпаты	3,9	—	2,1	17,7	14,1	18,5	16,3	20,2
Равнинная Европа	3,4	2,1	—	14,8	14,5	25,4	15,2	23,2
<i>B. gargarizans</i> (Дальний Восток)	18,5	17,7	14,8	—	36,0	45,2	13,7	37,8
Центральное Предкавказье (Стрижамент)	16,8	14,1	14,5	36,0	—	13,9	21,5	9,2
Западный Кавказ (Красная Поляна)	28,9	18,5	25,4	45,2	13,9	—	22,3	14,2
Устье Дуная (Лески)	20,9	16,3	15,2	13,7	21,5	22,3	—	18,2
Северный Кавказ (Гузерибль, Никитино)	22,1	20,2	23,2	37,8	9,2	14,2	18,2	—

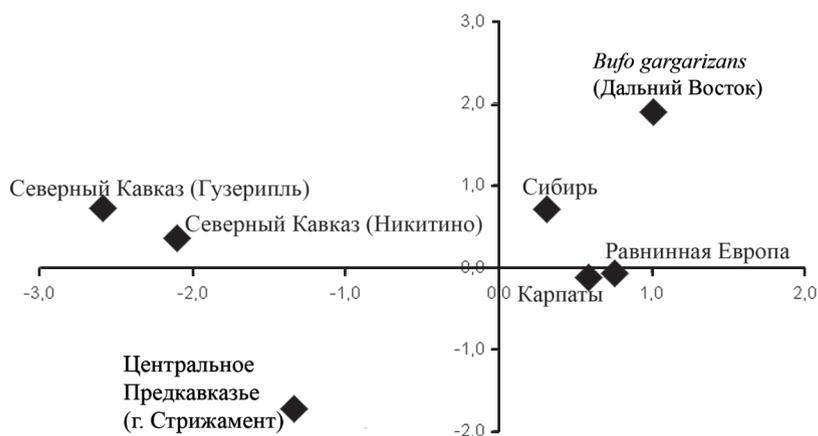


Рис. 8. Расположение выборок жаб в плоскости первых двух компонент по результатам дискриминантного анализа непрерывных признаков внешней морфологии (самцы)

Fig. 8. The distribution of the toad samples in the plane of the first two components on the results of discriminant analysis of sustained characteristics of external morphology (males)



Рис. 9. Расположение выборок жаб в плоскости первых двух компонент по результатам дискриминантного анализа непрерывных признаков внешней морфологии (самки)

Fig. 9. The distribution of the toad samples in the plane of the first two components on the results of discriminant analysis of sustained characteristics of external morphology (females)

циями (Центральное Предкавказье, Западный Кавказ и Северный Кавказ) дистанция равная 21,5, 22,3 и 18,2 соответственно.

Графические результаты дискриминантного анализа по непрерывным количественным внешнеморфологическим признакам представлены на рисунках 8 и 9 (самцы и самки соответственно).

В первую очередь следует отметить, что приведенные материалы на обоих рисунках в общих чертах совпадают. Так, серые жабы (оба пола) равнинной Европы, Карпат и Сибири характеризуются более близким расположением в системе двух первых главных компонент, по сравнению с таковыми из других регионов. Представители *B. gargarizans* (оба пола) также явно отделены от всех других амфибий,

задействованных в исследовании. До определенной степени изолированную группировку образуют кавказские серые жабы, однако, если выборки самок взаимно удалены на примерно одинаковые дистанции, то самцы жабы из Гузерипля и Никитино (Северный Кавказ), явно расположены ближе друг к другу по сравнению с таковыми из Стрижаменты (Центральное Предкавказье). Обращает на себя внимание явное отличие самок из устья Дуная (Одесская обл., Лески), которые скорее склонны к формированию общей группировки с животными своего пола из Гузерипля-Никитино (Северный Кавказ) и Красной Поляны (Западный Кавказ).

Обсуждение результатов исследования

Как упоминалось ранее, средняя генетическая дистанция (D_{Nei}) между европейскими и кавказскими серыми жабами составляет 0,257. Ее сравнение с данными по другим группам бесхвостых амфибий (*Pelobates*, *Bufo*, *Hyla*, *Rana*; Боркин и др., 2008) показывает, что этот показатель превышает среднее значение отличий подвидового уровня (0,179), но меньше среднего видового (0,499). Ситуация выглядит еще более неоднозначной при сравнении размахов изменчивости: по нашим данным, между серыми жабами из обоих регионов они составляют 0,190–0,304, а среди четырех вышеупомянутых родов пределы варьирования между подвидами 0–0,485 и 0,017–2,173 между видами. Интересно, что между видами внутри одной видовой группы (напр. бурые лягушки) он колеблется от 0,260 до 1,396, а между видами разных видовых групп 1,534–2,913. Примерно такая же ситуация складывается и при рассмотрении данных по размеру генома. Так, хотя распределение изменчивости размера ядерной ДНК у кавказских и европейских серых жаб почти не перекрывается, отличие по средним значениям составляет всего 4,6%. Вместе с тем, изменчивость размера генома у представителей разного таксономического статуса (на примере 6977 особей, 32 видов, 5 семейств бесхвостых амфибий; Литвинчук и др., 2008) составляет в среднем 12% (83 сравнения) между разными видами одного подрода или монотипического вида, а между подвидами в среднем 5% (28 сравнений).

При использовании кариологических данных о видовом ранге различий среди бесхвостых амфибий обычно можно судить по отличиям в количестве хромосом (исключение — гибридогенные комплексы зеленых лягушек и некоторые другие). Сведения же о связи отличий в морфологии хромосом с разным таксономическим уровнем отсутствуют. Наши данные показывают на определенные отличия в относительной длине и центромерном индексе хромосом серых жаб из Европы и Кавказа как внутри выборок (которые сейчас рассматриваются в ранге таксонов *B. bufo* и *B. verrucosissimus*), так и между ними. Таким образом, данное обстоятельство также не позволяет однозначно утверждать, с каким уровнем таксономических отличий связаны эти различия.

Использование краниометрических данных в установлении эволюционных связей рода *Bufo* было предпринято Ф. Мартином (Martin, 1972). На основании данных по изменчивости 8 индексов, рассчитанных по 16 признакам черепа, показано существование нескольких видовых групп и в том числе группы *Bufo calamita*, включающей *B. calamita* и *B. viridis*, и группы *B. bufo*, которая в понимании этого автора объединяет *B. bufo* и *B. b. japonicus* (= *B. japonicus*). В другой работе сочетание остеологических данных одновременно с признаками внешней морфологии также

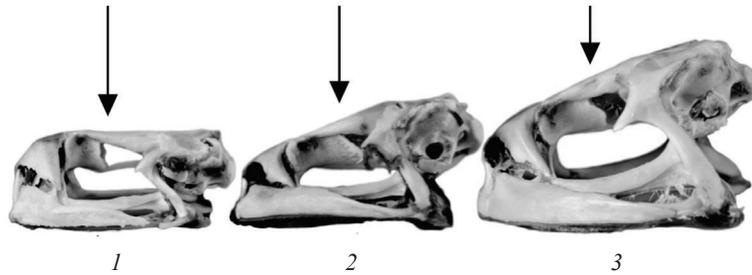


Рис. 10. Форма черепа (наклон крыши черепа) у представителей разных таксонов жаб (стрелки указывают на крыши черепов жаб; 1 — *B. viridis*, Тихоновка, 2 — *B. bufo*, Новосибирск, 3 — *B. bufo*, Дубки)

Fig. 10. The cranium shape (the tilt of the cranium tegmen) among the specimen of various toad taxa (the arrows indicate the tegmen of the toad cranium; 1 — *B. viridis*, Tykhnovka, 2 — *B. bufo*, Novosibirsk, 3 — *B. bufo*, Dubky)

позволило выделить несколько видовых групп, включающих группу *B. bufo* и группу *B. viridis* (Inger, 1972). Однако в обоих случаях диагностические остеологические признаки для отдельных видов (и в том числе для комплекса серых жаб) не выявлены.

Первая попытка использовать данные по строению черепа серых жаб Северного Кавказа в решении их таксономического статуса была сделана В. Орловой и Б. Туниевым (1989). Этими авторами приведены сведения по 6 индексам, рассчитанным по 9 промерам черепов 8 особей. Авторы указывают на определенные отличия в этих показателях, но учитывая то, что из 6 выборок (3 таксона), в 4 было только по 1 экземпляру, трудно говорить о связи таких различий с отличиями в таксономическом статусе.

Наши более обширные данные по остеологии показали, что результаты дискриминантного анализа самцов и самок всегда однозначно говорят об обособленном положении таксонов, взятых для внегруппового сравнения (*B. gargarizans* и *B. viridis*; последняя всегда занимала более удаленное положение в плоскости двух первых главных компонент, по сравнению с дальневосточной серой жабой). Результаты дискриминантного анализа самцов более адекватно (по сравнению с самками) отражают принятую в настоящее время точку зрения о принадлежности к одному таксону серых жаб Европы и Западной Сибири, а из Предкавказья — к другому.

Нами была предпринята попытка найти диагностические признаки скелета, отличающих жаб разных таксонов и из разных регионов. Оказалось, что признак «наклон крыши черепа» позволяет четко диагностировать серых и зеленых жаб: у первых крыша черепа всегда расположена под углом к его основанию, у вторых — почти параллельно ему (рис. 10).

Еще один признак четко диагностирует серых жаб Европы–Предкавказья и Дальнего Востока — форма решетчатой кости, узкая у дальневосточных и широкая у европейско-кавказских серых жаб (рис. 11).

Что же касается серых жаб Кавказа, то, как оказалось, их отличает заостренная форма затылочного отверстия (рис. 12) — у серых жаб Европы и Западной Сибири оно не заостренное (у 97,9%, $n = 48$), у жаб с территории Кавказа — заостренное (91,7%, $n = 12$).

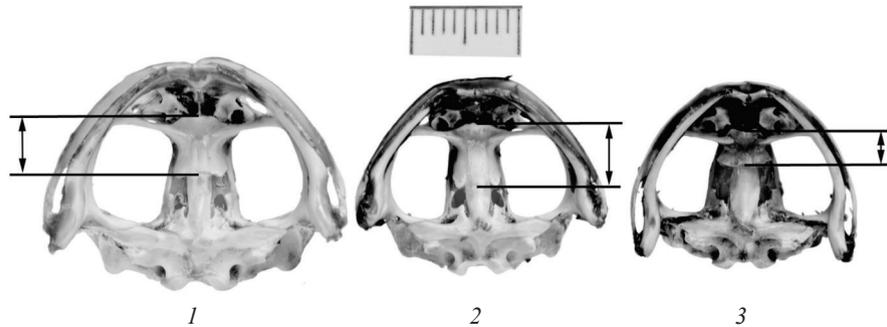


Рис. 11. Форма решетчатой кости у серых жаб разных таксонов из разных участков ареала (1 — *B. bufo*, Дубки, 2 — *B. bufo*, Новосибирск, 3 — *B. gargarizans*, о. Попова)

Fig. 11. The shape of the ethmoid bone among the Common Toads of a various taxons and various parts of a range (1 — *B. bufo*, Dubky, 2 — *B. bufo*, Novosibirsk, 3 — *B. gargarizans*, Popov Island)

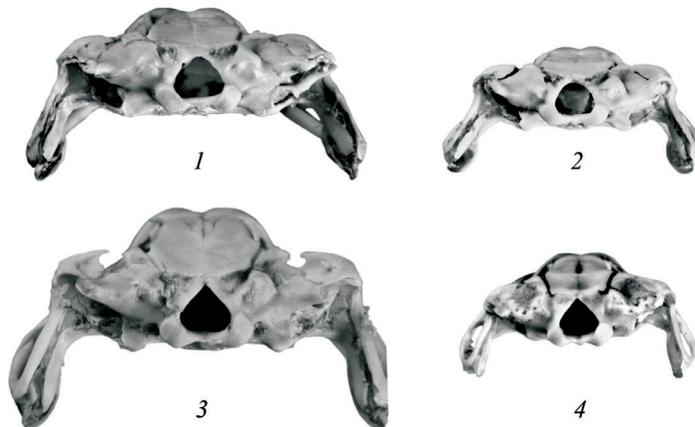


Рис. 12. Форма затылочного отверстия у серых жаб из разных участков ареала (1, 2 — Карпаты, Дубки, соответственно самка и самец; 3, 4 — Северный Кавказ, Гузерипль, соответственно самка и самец)

Fig. 12. The shape of the occipital foramen among the Common Toads from the various parts of the range (1, 2 — Carpathians, Dubky, the female and a male respectively; 3, 4 — Northern Caucasia, Guzerypl, the female and a male respectively)

Как уже отмечалось, большинство публикаций, связанных с восстановлением или изменением статуса таксонов, а также с установлением новых (Никольский, 1907, 1918; Терентьев, Чернов, 1936, 1949; Банников и др., 1977; Орлова, Туниев, 1989; Боркин, 1998; Кузьмин, 1999 и др.) базировались на внешней морфологии, но часто почти без внимания оставались те внешнеморфологические признаки, которые были положены в основу обоснования видового статуса кавказских серых жаб. В связи с этим, обсуждение результатов анализа изменчивости признаков внешней морфологии представляется целесообразным начать с оригинального описания П. Палласа (Pallas, 1814, p. 15–16; перевод Ю.П. Некрутенко).

«11» *RANA verrucosissima*

Л. [лягушка — здесь и далее в скобках курсивом приводятся вставки-комментарии авторов перевода и статьи] с обеих сторон бородавчатая, брюшная часть тела сплошь бородавчатая, брюхо снизу желтое, конечности четырехпалые кистевидные.

Все наблюдались на Кавказе, описание составлено ув. [ажаамым] Гюльдеништедом.

Опис[ание]. «Голова сжатая, морда очень тупая, челюсть с обеих сторон и нёбо без зубов. Конец языка в глотке подвижный, цельный [дистальная часть языка не раздвоена?]. Углы открытого рта голые [отверстия евстахиевых труб в углах рта не видны?]. Ноздри в виде мелких пор [отверстий?], посредине между рылом и глазами. Глазные веки голые, перепончатые нитевидные [в виде тонких перепонок?]. Внешние уши [барабанные перепонки?] не выражены. Тело пузатое [округлое?]. Ноги короткие, пальцы передних [конечностей?] четырехпалые свободные [без перепонок?]; кисти четырехпалые пальмовидные с неполными пальцами [стопы четырехпалые с пальмовидным рисунком и с небольшими внутренними пальцами?]. Вся голова животного, тело и конечности сверху в низких бородавках, бородавки сверху [кончики,] серо-коричневые, снизу [основания?] желтые. Длина туловища 3 дюйма, задней ноги — 3 дюйма. 2 дюйма».

Знакомство с оригинальным описанием позволяет указать на ряд важных обстоятельств. Во-первых, это четкое определение территории (Кавказ), на которой обитают животные нового вида. Во-вторых, использование П. Палласом признаков не видового уровня, а родового ранга: отсутствие зубов, отсутствие вырезки на задней части языка и наличие бородавок не только на спинной, но и на брюшной части (отличают в основном жаб и лягушек). В-третьих, отсутствие каких-либо сравнительно-диагностических признаков, указывающих на видовые различия амфибий нового таксона с другими жабами этого рода (например, на отличия с безусловно известной ему обыкновенной серой жабой, описанной К. Линнеем в 1758 г.).

Очевидно, отсутствие в оригинальном описании диагностических признаков стало в первую очередь причиной существования разных точек зрения на систематический статус кавказских серых жаб. Как уже говорилось, А.М. Никольский (1907), рассматривая их в рамках *B. vulgaris* (= *B. bufo*), ограничивался указанием, что «серая жаба... водится... на Кавказе...» (с. 163) и ничего не говорил об ее отличиях от серых жаб из других участков ареала (хотя жабам из Сахалина он придает статус «var. *sachalinensis*»). В более позднем издании, составляя описание серой жабы по животным из Волынской губернии и Закавказья, он указывает, что последние «по большей части ничем, кроме более крупных размеров, от волыньских не отличались» (Никольский, 1918, с. 120). Интересно его замечание о том, что «по северную сторону Кавказского хребта серая жаба пока не найдена, но наверно, она водится и там» (с. 123).

П.В. Терентьев и С.А. Чернов (1936) уже считают, что серые жабы из этого региона представляют отдельный подвид (*Bufo bufo verrucosissimus*), и соглашаются с мнением А.М. Никольского о «более крупных размерах» этих амфибий. В своем следующем издании определителя (Терентьев, Чернов, 1949), они вновь подчеркивают это отличие кавказских серых жаб (достигают длины тела 125 мм); позже эта особенность подчеркивается неоднократно (Банников и др., 1977; Боркин, 1998; Кузьмин, 1999; Tarkhishvili, Gokheshvili, 1999).

Действительно, по нашим данным, средняя длина тела серых жаб Кавказа существенно превышает таковую *B. bufo* из Европы и Западной Сибири (табл. 25).

В 1936 г. появляется первая информация об отличиях в особенностях бугорчатости кавказских серых жаб от европейских (Терентьев, Чернов, 1936). Позже эти же авторы отмечали, что у европейской серой жабы «спина покрыта гладкими бугорками»,

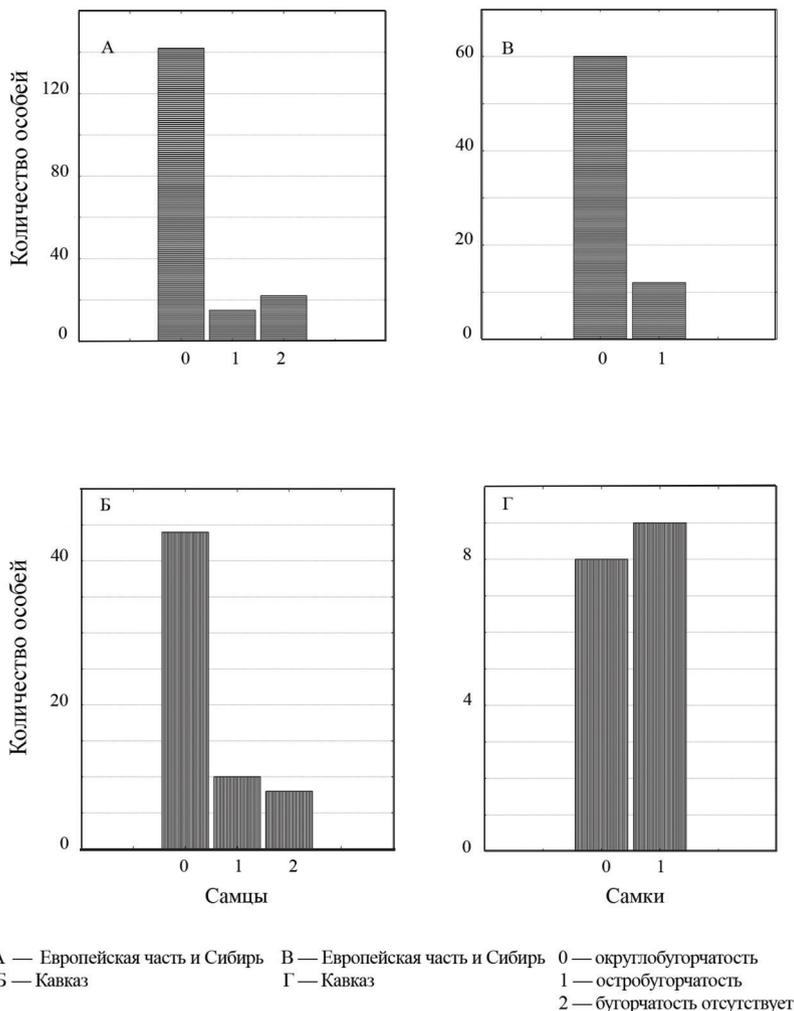


Рис. 13. Особенности бугорчатости спинной стороны у серых жаб из разных участков ареала

Fig. 13. The peculiarities of the tubercularity of the dorsal side among the Common Toads from the various parts of the range

Таблица 25. Средняя длина тела серых жаб из разных участков ареала

Table 25. Average body length of the Common Toads from the different sites of a range

Пол	Длина тела (L.), стандартное отклонение (δ) и количество особей (n)		Коэффициент достоверности отличий (t) и уровень значимости (p)
	Европейская часть и Сибирь	Кавказ	
Самки	L. = 85,90 δ = 8,30 n = 81	L. = 104,60 δ = 8,12 n = 18	t = -8,7 p = 0
Самцы	L. = 68,70 δ = 5,71 n = 182	L. = 73,50 δ = 4,90 n = 58	t = -5,8 p = 0

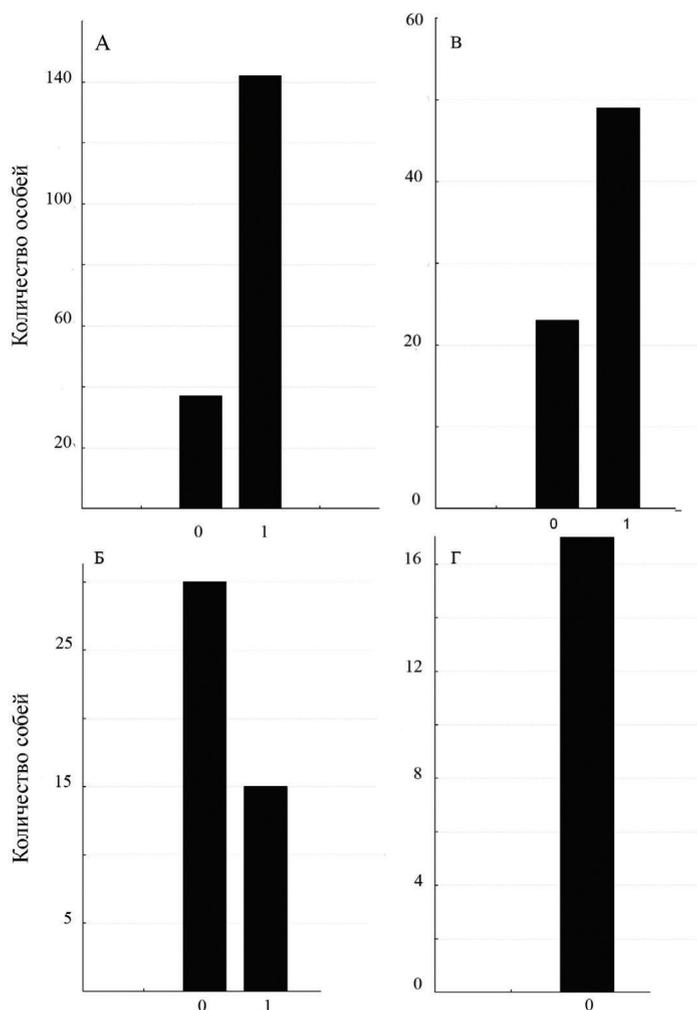


Рис. 14. Особенности проявления бугорчатости межглазничного пространства у жаб из разных участков ареала: *A* — самцы, Европейская часть, *Б* — самцы, Кавказ, *В* — самки, Европейская часть и Сибирь, *Г* — самцы, Кавказ; *0* — бугорчатость отсутствует или развита очень слабо, *1* — бугорчатость развита

Fig. 14. The peculiarities of the appearance of tubercularity of interorbital space among the toads from the various parts of the range. *A* — males, European Part and Siberia; *Б* — males, the Caucasus; *В* — females, European Part and Siberia; *Г* — males, the Caucasus; *0* — the tubercularity is missing or developed very poorly, *1* — the tubercularity is well developed

у дальневосточной — «покрыта бугорками с острыми темными шипиками», а у кавказской «острые бугорки развиты несколько менее, чем у предыдущей» (Терентьев, Чернов, 1949, с. 86–87). Такие состояния этого признака у серых жаб из разных участков ареала впоследствии приводят и другие авторы (Банников и др., 1977; Боркин, 1998), при этом упоминая об его зависимости от пола (Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). Наши данные по изменчивости бугорчатости спинной части у серых жаб из разных участков ареала представлены на рис. 13.

Эти материалы свидетельствуют об отличиях в частоте проявления разных состояний бугорчатости в зависимости от региона и подтверждают его явную зависимость от пола. Нужно также подчеркнуть и то, что данный признак более изменчив

у самцов (у них может быть до трёх его состояний против двух у самок). Интересно, что при этом специфика бугорчатости спины самцов из обоих регионов сходна. Среди самок существуют четкие отличия: в Европейской части и Сибири по численности преобладают животные с округлобугорчатостью, на Кавказе — с остробугорчатостью.

С. Кузьмин (1999 г.) в определительной таблице использовал указанный ранее (Терентьев, Чернов, 1949, с. 86, рис. 30) признак «бугорчатость межглазничного пространства». Результаты нашего сравнения специфики проявления бугорчатости межглазничного пространства представлены на рис. 14.

Материалы сравнения показывают, что количество самцов серых жаб Европейской части и Сибири, у которых межглазничное пространство характеризуется наличием бугорчатости, более чем в три раза превышает количество особей этого пола, у которых бугорчатость отсутствует или развита очень слабо. Иная картина распределения частоты проявления этого признака наблюдается у самцов с Кавказа — здесь в два раза чаще встречаются особи, у которых на межглазничном пространстве бугорки отсутствуют вовсе или развиты слабо. Среди самок и самцов европейской части и Сибири особи с развитой бугорчатостью на межглазничном пространстве встречаются более чем в два раза чаще, чем особи с противоположным состоянием признака; все 17 исследованных кавказских самок характеризовались отсутствием бугорчатости межглазничного пространства.

Как отмечалось, В. Орлова и Б. Туниев (1989) не только восстановили точку зрения о видовой самостоятельности кавказских серых жаб, но и обосновали мнение о политипичности этого вида. Авторы отмечали, что животные номинативного подвида кавказской серой жабы (*B. verrucosissimus verrucosissimus*) отличаются от *B. bufo* «большими размерами тела и его сегментов (конкретные показатели не указаны — Е.П.), за исключением длины головы, формой языка» и некоторыми другими признаками (Орлова, Туниев, 1989, с. 16). Нами было проведено сравнение изменчивости двух последних признаков в разных участках ареала.

Учитывая то обстоятельство, что изменчивость признака «длина головы» обусловлена длиной черепа, мы провели соответствующее сравнение (табл. 26).

Материалы, приведенные в таблице 24 действительно подтверждают утверждение последних авторов об отсутствии различий в длине головы (= длине черепа) между жабами из сравниваемых регионов.

Таблица 26. Изменчивость средней длины черепа у жаб в разных участках ареала

Table 26. Variability of the average cranium length among the toads in different sites of a range

Пол	Длина черепа (L.), стандартное отклонение (δ) и количество особей (n)		Коэффициент достоверности отличий (t) и уровень значимости (p)
	Европейская часть и Сибирь	Кавказ	
Самки	L. = 20,58 δ = 2,60 n = 25	L. = 23,10 δ = 3,80 n = 4	t = -1,67 p = 0,106554
Самцы	L. = 17,719 δ = 2,00 n = 27	L. = 17,721 δ = 1,00 n = 14	t = -0,005 p = 0,995985

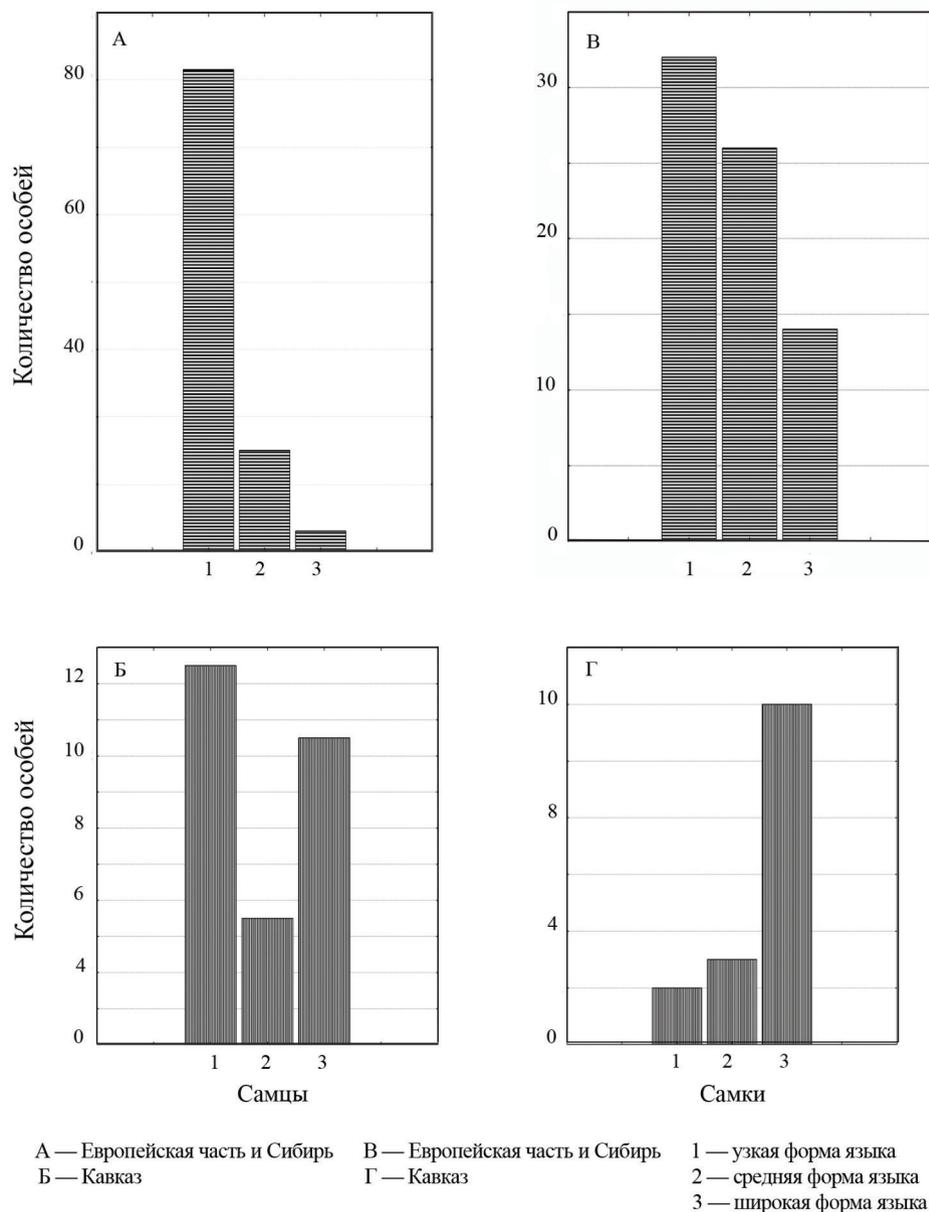


Рис. 15. Изменчивость формы языка у серых жаб из разных участков ареала

Fig. 15. The variability of the tongue shape among the Common Toads from various parts of the range

Что же касается признака «форма языка», то для возможности его использования в статистической обработке, описание его разных состояний необходимо было представить в логическом (альтернативном) формате данных. В связи с этим нами были предварительно просмотрены фиксированные животные из разных участков ареала в Европе, Западной Сибири и на Кавказе, и с учетом материалов работы В. Орловой и Б. Туниева, были выбраны следующие состояния этого признака: узкая, средняя и широкая формы языка. Особенности варьирования этого признака показаны на рис. 15.



Рис. 16. Состояния признака «форма языка» у серых жаб из разных участков ареала: А — самки (1а и 2 а) из устья Дуная (Одесская обл., п. Лески); Б — самки (1б и 2б) из Воронежской обл. (Воронежский биосферный заповедник, р. Усманка)

Fig. 16. The state of the characteristic “the tongue shape” among the Common Toads from various parts of the range: А — females (1а and 2а) from the mouth of the Danube River (Odessa Oblast, Lysky Village), Б — females (1 б and 2б) from Voronezh Oblast (Voronezh Biosphere Reserve, Usmanka River)

Анализ этих данных показывает, что, во-первых, среди всех проанализированных популяций может встречаться любое из этих трех состояний этого признака. Во-вторых, широкая форма языка более часто встречается у самок и, наконец, частота такого состояния признака существенно выше среди кавказских серых жаб. Не исключено, что существует определенная тенденция в положительной корреляции широкой формы языка с размерами животного. Особо следует подчеркнуть и то обстоятельство, что среди животных из одной популяции могут встречаться особи с разным состоянием этого признака (рис. 16).

Заклучение

Данные по аллозимам, размеру генома, варьированию кариотипа, внешней морфологии, признаком скелета и результаты статистической обработки этих показателей указывают на то, что серые жабы, которых в настоящее время рассматривают в ранге отдельных видов *B. gargarizans*, *B. bufo* и *B. verrucosissimus* (Орлова, Туниев, 1989; Боркин, 1998; Кузьмин, 1999; Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999; Кузьмин, Семенов, 2006; Litvinchuk et al., 2008) характеризуются разной степенью их эволюционной дивергенции. Разный уровень отличий (высокий между *B. gargarizans* и *B. bufo*, между *B. gargarizans* и *B. verrucosissimus*, и слабый — между *B. bufo* и *B. verrucosissimus*) вызывает определенные сомнения в обосновании видовой самостоятельности *B. verrucosissimus*, о чем уже сообщалось при анализе данных по их гибридизации (Писанец, 2001, 2002).

Вместе с тем, учитывая географическую изоляцию серых жаб Кавказа, наличие дискретных отличий в некоторых признаках скелета, ряд специфических молекулярно-генетических характеристик, а также с целью поддержания стабильности номенклатуры в этой группе, мы склоняемся к возможности временного сохранения за этими амфибиями видového статуса *B. verrucosissimus* до появления более обоснованных доказательств их иного (или подтверждения нынешнего) таксономического статуса. Наши материалы не подтвердили точку зрения о политипичности этого вида, поэтому подвиды *B. v. turowi* Krasovsky, 1933 и *B. v. circassicus* Orlova & Tuniev, 1989 следует считать младшими синонимами *B. verrucosissimus* (Pallas, 1814).

Также следует подчеркнуть, что попытки разрешения подобных сложных эволюционных (и номенклатурных) вопросов путем увеличения количества применяемых методов, не всегда дают однозначные результаты. Их решение требует новых теоретических разработок в области видových концепций и зоологической номенклатуры.

- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР: Учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. — М.: Просвещение, 1977. — 415 с.
- Боркин Л.Я. Класс Амфибии, или Земноводные // В кн. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия России. Н.Б. Ананьева, Л.Я. Боркин, И.С. Даревский, Н.Л. Орлов — М.: АБФ, 1998. — С. 19–174.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. Генетические дистанции и видообразование у амфибий // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. — СПб, 2008. — С. 41–52.
- Кидов А.А., Орлова М.А., Дернаков В.В. Сравнительная характеристика внешней морфологии и окраски кавказской жабы *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1811) (Amphibia, Anura, Bufonidae) некоторых популяций Северного макросклона Главного Кавказского хребта // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Материалы межд. конф. (Пенза, 13–16 мая 2008 г.). — Пенза: ПГПУ им. В.Г. Белинского, 2008. — Ч. II. — С. 255–258.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 1999. — 298 с.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. — 139 с.
- Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. — СПб, 2008. — С. 247–257.
- Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных. Пер. с англ. — М.: Мир, 1986. — 286 с.
- Международная анатомическая номенклатура. Изд. 2-е. — М.: Медицина, 1964. — 80 с.
- Никольский А.М. Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской империи. — Харьков: Русская типография и литография, 1907. — 182 с.
- Никольский А.М. Фауна России и сопредельных стран. Земноводные. — Петроград, 1918. — 315 с.
- Орлова В.Ф., Туниев Б.С. К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. — 1989. — 94 (3). — С. 13–24.
- Писанец Е.М. Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые практические вопросы систематики. Сообщ. 1 // Вестн. зоологии. — 2001. — 35, № 5. — С. 37–44.
- Писанец Е.М. Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые практические вопросы систематики. Сообщ. 2 // Вестн. зоологии. — 2002. — 36, № 1. — С. 61–68.
- Терентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биометрии. — Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1977. — 152 с.
- Терентьев П.В., Чернов С.А. Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. — М.-Л.: Учпедгиз, 1936. — 96 с.
- Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. — М.: Советская наука, 1949. — 340 с.
- Birstein V.J., Mazin A.L. Chromosomal polymorphism of *Bufo bufo*: karyotype and C-banding pattern of *B. b. verrucosissima* // Genetica. — 1982. — 59. — P. 93–98.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Milto K.D. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia-Reptilia, Leiden. — 2001. — 22, № 4. — P. 387–396.
- Inger R.F. *Bufo* of Eurasia // In: Evolution in the genus *Bufo*. — Austin and London: University of Texas press, 1972. — P. 102–118.
- Linnaeus C. Systema Naturae per Regna tria Naturae secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Vol. 1. — Stockholm, 1758. — 206 p.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Skorinov D.V., Rosanov J.M. A new species of common toads from the Talysh Mountains, South-Eastern Caucasus: genome size, allozyme, and morphological evidences // Russian Journal of Herpetology. — 2008. — 15 (1). — P. 19–43.
- Martin R.F. Evidence of osteology // In: Evolution in the genus *Bufo*. — Austin and London: University of Texas press, 1972. — P. 37–70.
- Matsui M., Seto T., Kohsaka Y., Borkin L.J. Bearing of Chromosome C-banding patterns on the Classification of Eurasian Toads of the *Bufo bufo* Complex // Amphibia-Reptilia, Leiden. — 1985. — 6. — P. 23–33.

- Murphy R.W., Sites jr J.W., Buth D.G., Haufler C.H. Proteins: isozyme electrophoresis // In: M.D. Hillis, C. Moritz & B.K. Mable (eds.). Molecular Systematics. Second Edition. Sunderland: Sinauer Associates, 1996. — P. 51–120.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. — 1978. — **89**. — P. 583–590.
- Pallas P.S. Zoographia Rosso-Asiatica, Sistens Omnium Animalium in Extenso Rossico et Adjacentibus Maribus Observatorum Recensionem, Domicilia, Mores et Descriptiones, Anatomem atque Icones Plurimorum 3. — Petropoli: Acad. Sci., [1814]. — 7+428+125 p.
- Rafinski J., Arntzen J.W. Biochemical systematics of the Old world newts, genus *Triturus*: allozyme data // Herpetologica. — 1987. — **43**. — P. 446–457.
- Schmid M. Chromosome banding in Amphibia. I. Constitutive heterochromatin and nucleolus organizer region in *Bufo* and *Hyla* // Chromosoma. — 1978. — **66**. — P. 349–345.
- Sessions S.K. Chromosomes: molecular cytogenetics. // In: D.M. Hillis, C. Moritz & B.K. Mable (eds.). Molecular Systematics. Second edition. Sunderland: Sinauer, 1996. — p. 121–168.
- Sokal R.R., Sneath P.H. A. Principles of Numerical Taxonomy. — Freeman: San Francisco. — 1963.
- Swofford D.L., Selander R.B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // The Journal of Heredity, Washington. — 1981. — **72** (4). — July/August. — P. 281–283.
- Tarkhishvili D.N., Gokhelasvili R.K. The amphibians of the Caucasus // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. — 1999. — **4**. — P. 239.

Є.М. Писанець, С.М. Литвинчук, Ю.М. Розанов,
В.Ю. Ремінний, Р.А. Пасинкова, Н.Н. Сурядна, А.С. Матвєєв

СИРІ РОПУХИ (AMPHIBIA, BUFONIDAE, *BUFO BUFO* COMPLEX)
ПЕРЕДКАВКАЗЬЯ І ПІВНІЧНОГО КАВКАЗУ: НОВИЙ АНАЛІЗ ПРОБЛЕМИ

Вивчено мінливість і таксономічні взаємовідносини сірих ропух Східної Європи, Західного Сибіру, Передкавказзя (включно з Північним Кавказом) та Далекого Сходу, всього 589 тварин з 73 точок. Аналіз зовнішньої морфології, скелету, хромосомних наборів, розміру ДНК та ферментів, що кодується гадально 23 локусами показав, що три визнані нині види цієї групи характеризуються різним ступенем їхньої еволюційної дивергенції. Різний рівень відмін (високий між *B. gargarizans* і *B. bufo*, між *B. gargarizans* і *B. verrucosissimus*, і слабкий — між *B. bufo* і *B. verrucosissimus*) викликає певні сумніви в обґрунтованості видової самостійності *B. verrucosissimus*, що вже повідомлялося при аналізі даних з їхньої гібридизації (Писанец, 2001, 2002). Однак враховуючи географічну ізоляцію сірих ропух Кавказу, наявність дискретних відмін у деяких ознаках скелету, ряд специфічних молекулярно-генетичних характеристик, а також з метою збереження стабільності номенклатури у цій групі, автори схильні до можливості тимчасового збереження за цими амфібіями видового статусу *B. verrucosissimus* до появи більш обґрунтованих доказів їхнього іншого (або підтвердження існуючого) таксономічного статусу. Матеріали дослідження не підтвердили точку зору про політипічність цього виду, тому підвиди *B. v. turowi* Krasovsky, 1933 *B. v. circassicus* Orlova & Tuniev, 1989 слід вважати молодшими синонімами *B. verrucosissimus* (Pallas, 1814). В роботі показано, що спроби розв'язання подібних складних еволюційних (і номенклатурних) питань шляхом збільшення кількості застосовуваних методів не завжди дають однозначні результати. Їхнє розв'язання потребує нових теоретичних розробок у галузі видових концепцій та зоологічної номенклатури.

Ключові слова: ропухи, *B. verrucosissimus*, *B. v. turowi*, *B. v. circassicus*, Кавказ, аллозими, розмір геному, каріотиби, скелети, зовнішня морфологія, таксономія.

Y.M. Pisanets, S.N. Litvinchuk, Yu.M. Rosanov,
V.Yu. Reminniy, R.A. Pasinkova, N.N. Suryadnaya, A.S. Matveyev

COMMON TOADS (AMPHIBIA, BUFONIDAE, *BUFO BUFO* COMPLEX)
FROM THE CISCAUCASIA AND NORTH CAUCASUS: THE NEW ANALYSIS OF THE PROBLEM

The variability and the taxonomic relationships of the Common or Grey Toads of the Eastern Europe, Western Siberia, Transcaucasians, including the North Caucasus and the Far East are studied, the 589 of animals from the 73 localities altogether. The analysis of external morphology, skeleton, chromosomal complements, the nuclear DNA content and enzymes, which are coded hypothetically by the 23 locus showed that three species of this group, recognized nowadays are characterized by a different degree of there evolutionary divergence. Thus,

B. gargarizans и *B. bufo* are the most distant from each other, the most approximate to the last are the Common Toads of Transcaucasians and the North Caucasus. The situation, under which the smaller level of differences of a Common Toads of this region is accompanied by the same taxonomic status, excites the definite doubts in the substantiation of there specific independence, about what there were already informed during the analysis of the data on the hybridization of the animals (Pisanets, 2001, 2002). However, taking into account the geographical isolation of a Common Toads from the Caucasus, the availability of the discrete distinctions in certain characteristics of the skeleton, a series of specific molecular-genetical characteristics, and also with the purpose of maintenance of stability of the nomenclature in this group, the authors are inclined to a possibility of a temporary reservation of the species status *B. verrucosissimus* over these amphibians, until the appearance of a more well-grounded evidences of their different (or confirmation of the present) taxonomic status. The materials of the researches did not corroborate the point of view on the polytypic nature of this species, therefore the subspecies *B. v. turowi* Krasovsky, 1933 and *B. v. circassicus* Orlova & Tuniev, 1989 ought to consider as the junior synonyms of *B. verrucosissimus* (Pallas, 1814). In the paper it is shown that the attempts of resolution of a similar complicated evolutionary (and nomenclature) issues by means of increasing of a number of a used methods, not always is giving the unambiguous results. Their solution requires a new theoretical developments in the field of the species conceptions and zoological nomenclature.

Key words: toads, *B. verrucosissimus*, *B. v. turowi*, *B. v. circassicus*, the Caucasus, allozymes, genome size, karyotype, skeleton, external morphology, taxonomy.