

УДК 597.9:591.53

## К ФИЛОГЕОГРАФИИ И ТАКСОНОМИИ ЦЕНТРАЛЬНОАЗИАТСКИХ УГЛОЗУБЫХ (AMPHIBIA, HYNOBIIIDAE)

© 2008 г. С. Л. Кузьмин<sup>1</sup>, Н. А. Поярков<sup>2</sup>, С. Цзэн<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия  
e-mail: ipe51@yahoo.com

<sup>2</sup>Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119899, Россия

<sup>3</sup>Институт биологии Китайской АН, Чэньду 610041, Китай

Поступила в редакцию 16.02.2007 г.

Проанализированы данные по молекулярной генетике 26 видов углозубых из 7 родов. Генетическая дифференциация варьирует по филогенетическим линиям углозубых, что, очевидно, связано с разной скоростью эволюции генома. Генетически реофильные горные углозубы, по-видимому, дифференцируются быстрее, чем морфологически. Причиной может быть сходство адаптаций к стабильной среде горных ручьев Центральной Азии, ставших рефугиями для этих реликтовых видов в условиях аридизации климата. *Ranodon*, *Pseudohynobius*, *Liua* и *Paradactylodon* признаются отдельными родами. Род *Ranodon* – монотипический с видом *R. sibiricus*, казахстанские и синьцзянские популяции которого генетически очень сходны, что свидетельствует о генетической мономорфности вида. *Pseudohynobius* включает номинальные виды *P. flavomaculatus* s. str., *P. shuichengensis* и несколько форм неопределенного статуса; род *Liua* – виды *L. shihi* и *L. tsinpaensis*. Род *Paradactylodon* содержит *P. mustersi*, *P. persicus* и, вероятно, *P. gorganensis*. Возможно, *P. mustersi* относится к отдельному подроду или роду, а видовой статус *P. gorganensis* требует подтверждения. Морфологические признаки недостаточны для выделения видов и родов реофильных углозубых, что может быть связано с параллельной эволюцией в стабильной среде горных ручьев Центральной Азии.

Хвостатые земноводные из примитивного семейства углозубых (Hynobiidae) широко распространены в Восточной Палеарктике, достигая максимального разнообразия видов в горах Центрального и Южного Китая. До недавнего времени считалось, что роды *Ranodon* и *Batrachuperus* образуют дизъюнктивные ареалы в горах Центральной Азии, на запад доходя до севера Ирана. Для *Ranodon sibiricus* Kessler, 1866 это Джунгарский Алатау в Казахстане и Синьцзяне, для *B. mustersi* Smith, 1940 – Пагман, Афганистан, для *B. persicus* Eiselt et Steiner, 1970 и *B. gorganensis* Clergue-Gazeau et Thorn, 1979 – Эльбурс, Иран (рис. 1). Лишь недавно (Zeng, 2004; Zhang et al., 2006) молекулярно-генетический анализ показал родовую самостоятельность трех последних форм и позволил отнести их к роду *Paradactylodon*. Выяснилась также их близость к *Ranodon sibiricus*, которого до недавнего времени сближали с китайскими *Liua shihi* (Liu, 1950), *Pseudohynobius tsinpaensis* (Liu et Hu, 1966) и *P. flavomaculatus* (Hu et Fei, 1978), обитающими в горах южного Китая. При широком понимании рода *Ranodon*, указанные китайские виды в соответствии с морфологией могут быть помещены в него (Kuzmin, Thiesmeier, 2001). Недавние исследования (Zeng, 2004; Zhang et al., 2006) выявили генетическую близость *P. tsinpaensis* и *L. shihi*.

Учитывая неясную ситуацию с филогенетическими связями рассматриваемых форм и давние дискуссии об их систематическом положении, целесообразно проанализировать их генетическую дифференциацию в контексте морфологии и распространения.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Материал.** Изучены образцы тканей всех обсуждаемых форм из Китая, Казахстана, Афганистана и Ирана, кроме *B. persicus*. Для корректной оценки положения видов в системе использованы данные по 26 видам из 7 родов Hynobiidae. Помимо оригинальных материалов, в анализ были включены последовательности фрагмента гена цитохрома В различных Hynobiidae, опубликованные ранее (коды последовательностей в GenBank NCBI database: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez>).

**Выделение ДНК.** Для выделения ДНК брали образцы мышечной ткани (хвосты, конечности, язык) или печени. Тотальную геномную ДНК выделяли из замороженной, свежей или фиксированной в 96%-ном этаноле ткани с использованием SDS-протеиназы К/Фенол-хлороформной методики (Hillis et al., 1996; Palumbi, 1996). Для ряда образцов выделение ДНК также осуществлялось с помощью наборов *Diatom DNA-Prep* (IsoGen). Объем выделенной ДНК на образец составлял

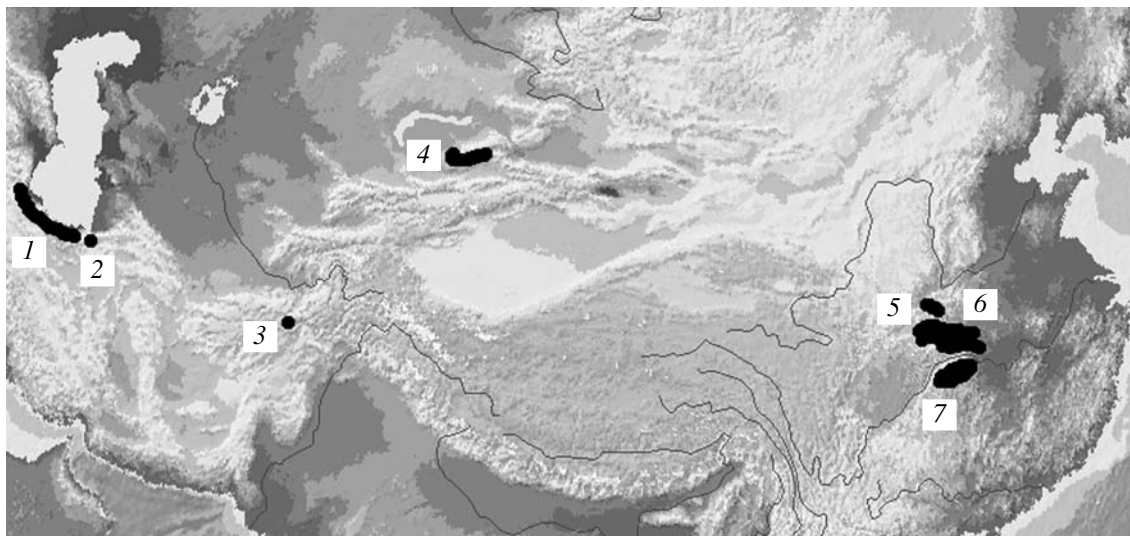


Рис. 1. Ареалы углозубых: 1 – *Paradactylodon persicus*, 2 – *P. gorganensis*, 3 – *P. mustersi*, 4 – *Ranodon sibiricus*, 5 – *Liua tsinpaensis*, 6 – *L. shihi*, и 7 – *Pseudohynobius* spp. (названия даны в соответствии с результатами настоящего исследования).

100 микролитров (мкл). Тотальная ДНК подвергалась электрофорезу в агарозном геле с бромистым этидием и визуализировалась в УФ свете в присутствии отрицательного и положительного контроля. Концентрация ДНК определялась на спектрофотометре по стандартной методике.

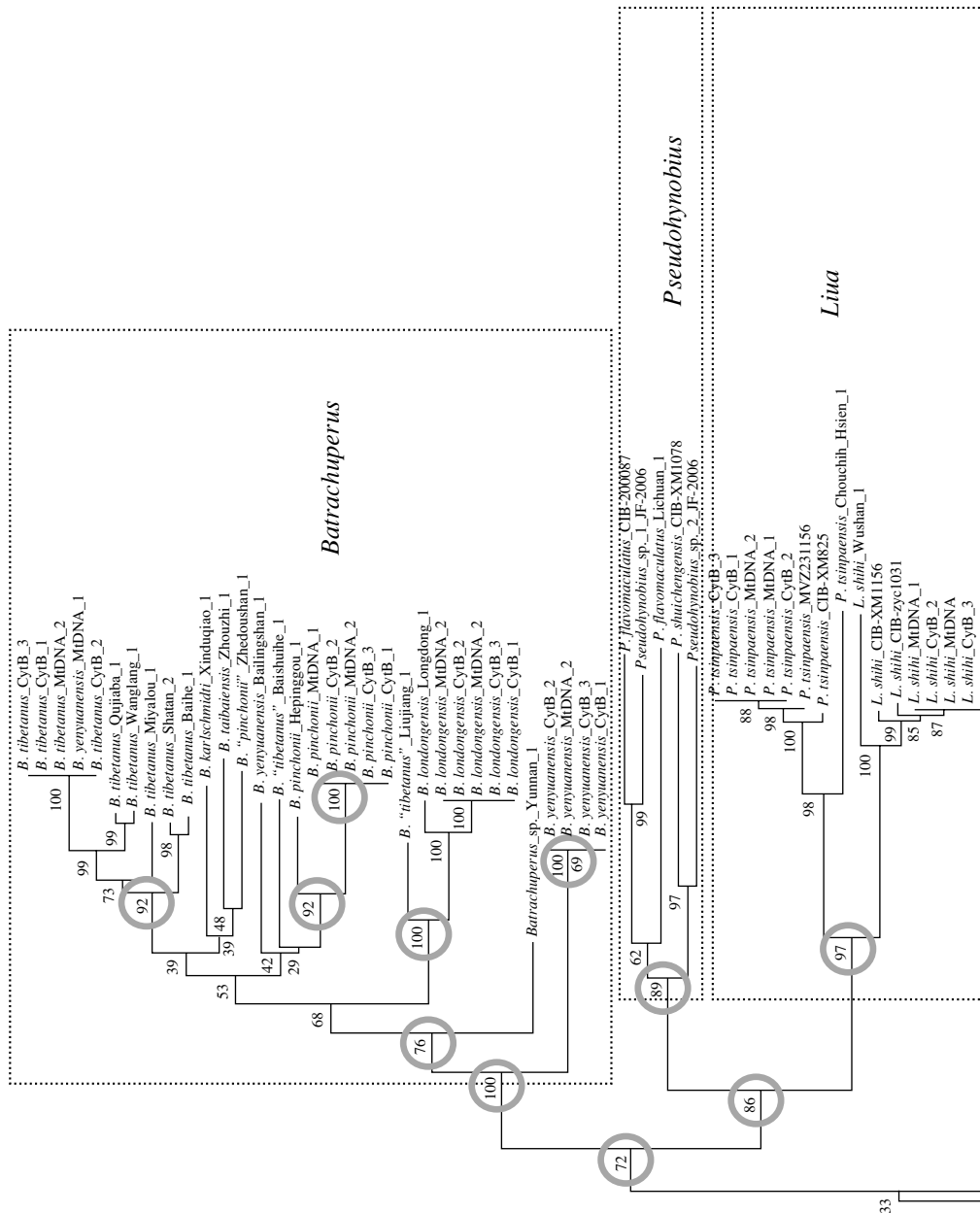
**ПЦР и секвенирование.** Для амплификации фрагмента гена цитохрома-В использованы модифицированные праймеры – прямой MVZ15 (5' GAA СТА АТГ GCC САС АСА/Т А/ТТА СGT/А ААА/Т 3') и обратный MVZ16 (5' ААА TAG GAA А/GT/АА ТТА Т/СТС/Т TGG ТТТ А/GA/GT 3'), основанные на праймерах, разработанных для безлегочных саламандр семейства Plethodontidae (Moritz et al., 1992) и успешно примененных ранее к углозубам рода *Batrachuperus* (Fu et al., 2001). Амплификация проводилась с использованием *Gene Pack* (IsoGen, RF) *Taq*-ДНК-полимеразы. Полимеразная цепная реакция (ПЦР) шла в общем объеме смеси 20  $\mu$ л при следующих условиях: после денатурации (92°C на 3 мин) следовали 35 циклов (денатурация – 92°C на 30 с; отжиг праймеров – 45–49°C на 45 с; элонгация – 72°C на 60 с). Фрагменты гена цитохрома В визуализировались на электрофорезе в УФ свете в присутствии отрицательного и положительного контроля. Концентрацию ампликонов определяли на спектрофотометре по стандартной методике. Продукты ПЦР-реакции очищали с использованием набора PCR-purification kit (Millipore, Bedford, MA, USA). Секвенирование фрагмента цитохрома В проводили на автоматическом секвенаторе ABI 377 (P.E., USA) с использованием набора Big-Dye Ready-Reaction kit (P.E., USA). Для реакции ПЦР при секвенировании всегда использовали прямой (MVZ15) праймер, в тех случаях, когда была получена корот-

кая последовательность ампликона, реакцию ставили вторично с обратным праймером (MVZ 16).

**Анализ последовательностей ДНК.** Полученные последовательности фрагмента гена цитохром В просматривались в программе Chromas v. 1.45, после чего выравнивались вручную в программе BioEdit v. 5.0.9. Построение дендрограмм по алгоритму ближайшего соседа на основе генетических дистанций по Кимура (Kimura, 1980) проводили в программах TreeCon v. 1.3b и TreeView v. 1.6.6 (Saitou, Nei, 1987). При этом последовательность цитохрома В китайской гигантской саламандры (*Andrias davidianus*, Сryptobranchidae) служила внешней группой. Надежность ветвей оценивалась бут-стрэп (boot-strap) анализом (1000 реплик). Для построения кладограмм по методу максимального правдоподобия (maximum parsimony) (Nei, 1987) применяли пакет программ Mega 3 (Kumar et al., 2005).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Изученные материалы выявили разделение семейства Hynobiidae на две основные клады: *Onychodactylus* и все остальные формы (рис. 2). *Onychodactylus fischeri* делится на две четкие клады, соответствующие популяциям из Приморья и популяциям из Китая и Кореи. По-видимому, они составляют два отдельных таксона. В ряду других углозубых наиболее базальное положение занимает *Salamandrella*, а среди остальных – роды *Paradactylodon* (афганский и иранские “*Batrachuperus*”) + *Ranodon*; далее располагаются *Pseudohynobius*, *Hynobius*, *Pseudohynobius*, *Liua* и *Batrachuperus*.



**Рис. 2.** Кладограмма филогенетических взаимоотношений представителей семейства Hynobiidae, построенная по данным последовательностей цитохрома В (митохондриальная ДНК). Кружками выделены узлы с высоким значением бут-стрэп поддержки (более 75%).

Изученные популяции *Ranodon sibiricus* из Казахстана и Синьцзяна почти не различаются генетически (рис. 2). Роды *Ranodon* и *Paradactylodon* образуют четко выделенную кладу (уровень бут-стрэп поддержки 97%). Дивергенция этих двух родов незначительна (бут-стрэп поддержка 52%). В то же время, группа *Ranodon* – *Paradactylodon* генетически ближе к номинативному роду семейства (*Hynobius*), чем к западно-китайским родам *Liua* и *Pseudohynobius*, которые объединяются в хорошо разрешенную кладу (BS 72%) с китайскими видами *Batrachuperus*. *Pseudohynobius flavomac-*

*ulatus* и недавно выявленные новые таксоны (*P. shuichengensis* и один или два неописанных) сильнее отличаются от “*Pseudohynobius*” *tsinpaensis*, чем последний от *Liua shihi*. “*Pseudohynobius*” *tsinpaensis* и *L. shihi* образуют хорошо разрешенную кладу. Клада, включающая популяции *Pseudohynobius flavomaculatus*, *P. shuichengensis* и неописанные таксоны *Pseudohynobius*, плохо разрешена, но имеет высокий уровень бут-стрэп поддержки (BS 89%). Ареалы “*Pseudohynobius*” *tsinpaensis* и *Liua shihi* перекрываются; *Pseudohy-*

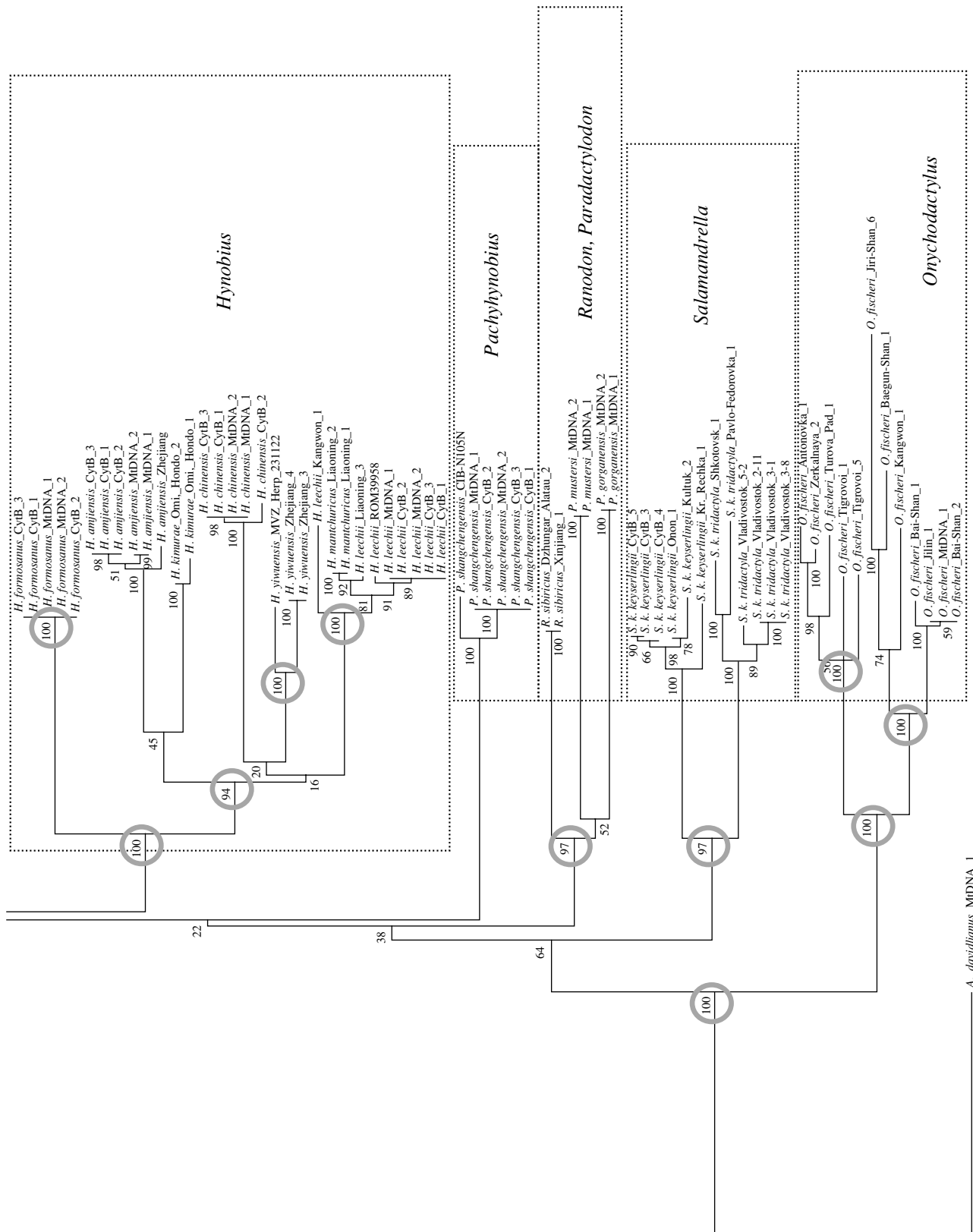


Рис. 2. Окончание.

**Таблица 1.** Диагностические признаки родов *Ranodon* и *Liua* (по: Zhao, 1994)

Признак	<i>Ranodon</i>	<i>Liua</i>
Отверстие между предчелюстными костями	Есть	Есть
Ряды сошниковых зубов	В двух разделенных сериях между хоанами, но не за ними	В двух разделенных прямоугольных или остроугольных сериях (у личинки в двух коротких, слегка косых сериях), начинающихся от уровня середины хоан и продолжающихся далеко за них
Губная складка	Отсутствует; граница верхней челюсти прямая или слегка изогнутая (личинка с губной складкой)	Хорошо развита в течение всей жизни
Роговые покрытия на ладонях и стопах	Нет	Есть
Диплоидный набор хромосом ( $2n$ )	66	64
Среда обитания вне периода размножения	В основном суша	В основном вода

*nobius flavomaculatus* и сестринские формы аллопатричны.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### *Ranodon*, *Pseudohynobius* и *Liua*

Указываются (Fei, Ye, 1983) следующие основные отличия *Pseudohynobius* от *Ranodon*: отверстие между предчелюстными костями больше; череп шире; ряд сошниковых зубов короткий, его внутренняя вершина начинается от внутренней границы нёбно-сошниковой кости; 7–17 сошниковых зубов в каждом ряду; слезная кость касается ноздри и касается или не касается орбиты; 11–13 костальных борозд. Для *Liua* и *Ranodon* приводятся следующие различия (Zhao, Hu, 1983, 1988): ороговевшие ладони, ступни и пальцы; наличие губной складки; губная складка в форме арки; на горле имеются продольные бороздки; ряд сошниковых зубов простирается вперед, за пределы внутренней ноздри; челюстная и предчелюстная кости образуют трапециевидный край; носовая кость треугольная; язык вытянутый; икрной мешок короче (менее 100 мм), равен половине длины тела взрослого; общая длина полностью развитой личинки составляет примерно 0.7 общей длины взрослой особи. Однако было показано (Huang et al., 1993), что перечисленные различия не достигают родового уровня. В ответ на эту критику Чжао (Zhao, 1994, 1995) уделил особое внимание *R. sibiricus* и привел ревизованные диагнозы родов *Ranodon* и *Liua*. В табл. 1 показаны морфологические признаки, разделяющие эти два рода.

Морфологически род *Pseudohynobius* ближе к *Ranodon*, чем к *Liua*, генетически – напротив, ближе к *Liua*, чем к *Ranodon*. Большинство призна-

ков, используемых в морфологических диагнозах каждого из этих родов, присутствует и у какого-либо другого или варьирует в пределах других родов Hynobiidae (Kuzmin, Thiesmeier, 2001). Форма и расположение рядов сошниковых зубов представляется наиболее существенным морфологическим отличием *Liua* от *Pseudohynobius* и *Ranodon*. Учитывая, что сошники в ходе онтогенеза углозубых все более выгибаются (Лебедкина, 1964), можно предположить, что данный признак у *Ranodon* и *Pseudohynobius* в сравнении с *Liua* представляет пedomорфное состояние. Не исключено, что другие различия этих форм в морфологии костей черепа, пропорциях тела и степени развитости губной складки также носят пedomорфный характер. Ороговения на конечностях *Liua*, четко отличающие ее от остальных обсуждаемых форм, не являются устойчивым родовым признаком в пределах Hynobiidae: например, у одних видов *Batrachuperus* они присутствуют, у других – нет.

Основные разногласия в таксономии “*Ranodon*” *flavomaculatus*, *tsinpaensis*, *shisi* и *sibiricus* (табл. 2) основаны на придании разной значимости морфологическим признакам, используемым как диагностические (подробнее см.: Kuzmin, Thiesmeier, 2001). При широком понимании рода *Ranodon*, родовые морфологические признаки всех форм *Liua* и *Pseudohynobius* будут соответствовать родовому диагнозу *Ranodon* (Kuzmin, Thiesmeier, 2000, 2001). Этот диагноз соответствует тому, который предложил для *Ranodon* Кесслер (Kessler, 1866), автор описания этого рода и его типового вида.

Однако молекулярно-генетический анализ свидетельствует против этого: *Ranodon* не является даже сестринским родом *Pseudohynobius* и *Liua*,

Таблица 2. Таксономическое положение *Ranodon*, *Pseudohynobius* и *Liua*

Вид	по: Fei et al., 2006	по: Zhao and Adler, 1993
<i>Hynobius shihi</i>	Младший синоним <i>Ranodon shihi</i> (Liu, 1950)	Младший синоним <i>Liua shihi</i> (Liu, 1950)
<i>H. flavomaculatus</i>	Младший синоним <i>Pseudohynobius flavomaculatus</i> (Fei et Ye, 1982)	Младший синоним <i>Ranodon tsinpaensis</i> Liu et Hu, 1966
<i>Liua shihi</i>	Младший синоним <i>Ranodon shihi</i> (Liu, 1950)	Валидное название
<i>L. wushanensis</i>	Не упоминается; очевидный младший синоним <i>Ranodon shihi</i> (Liu, 1950)	Не упоминается; очевидный младший синоним <i>Liua shihi</i> (Liu, 1950)
<i>Pseudohynobius flavomaculatus</i>	Валидное название	Младший синоним <i>Ranodon tsinpaensis</i> Liu et Hu, 1966
<i>P. tsinpaensis</i>	Валидное название	Не упоминается; очевидный младший синоним <i>Ranodon tsinpaensis</i> Liu et Hu, 1966
<i>Ranodon shihi</i>	Валидное название	Не упоминается; очевидный младший синоним <i>Liua shihi</i> (Liu, 1950)
<i>R. sibiricus</i>	Валидное название	Валидное название
<i>R. tsinpaensis</i>	Младший синоним <i>Pseudohynobius tsinpaensis</i> (Liu et Hu, 1966)	Валидное название
<i>R. wushanensis</i>	Младший синоним <i>Ranodon shihi</i> (Liu, 1950)	Младший синоним <i>Liua shihi</i> (Liu, 1950)

Примечание. Все эти виды были условно объединены в род *Ranodon* s.l. (Kuzmin, Thiesmeier, 2001).

которые, в свою очередь, образуют общую, хотя и четко разделенную кладу. По-видимому, генетическая дивергенция этих трех родов происходила быстрее, чем морфологическая – явление, известное у бесхвостых земноводных (например, у бурых лягушек, см. Matsui et al., 1993). Возможно, в данном случае такое несовпадение связано с накоплением мелких генетических изменений при сходстве общих адаптаций к условиям стабильной среды обитания: *Ranodon*, *Pseudohynobius* и *Liua* – горные реофилы, приспособленные к жизни в прибрежной зоне ручьев.

Род *Pseudohynobius* парафилетичен: “*Pseudohynobius*” *tsinpaensis* примыкает к *Liua shihi*, а *Pseudohynobius flavomaculatus* образует дискретную кладу с остальными *Pseudohynobius*. Это согласуется и с кариологическими данными:  $2n = 52$  у *P. flavomaculatus*,  $2n = 66$  у *R. tsinpaensis*, *L. shihi* и *R. sibiricus* (Ikebe et al., 2000; Kuro-o et al., 2000; Zhang et al., 2006). Полученные нами результаты подтверждают опубликованный ранее вывод о том, что виды *tsinpaensis* и *shihi* относятся к одному роду, и мы принимаем их объединение в род *Liua* (Zhang et al., 2006). Род *Pseudohynobius* четко выражен, но входящие в него виды образуют плохо разрешенную кладу (Zeng, 2004; наши данные). В обеих работах таксоны внутри рода *Pseudohynobius* кластеризуются по-разному. Наряду с небольшим числом выборок, это обстоятельство пока не позволяет определить точный видовой состав рода. Однако типовым видом следует считать *P. flavomaculatus* s. str. Кроме того, четко выделяется *P. shuichengensis*. Роды *Pseudohynobius* и

*Liua* генетически ближе к *Batrachuperus*, чем к остальным Hynobiidae.

#### *Ranodon* и *Paradactylodon*

Наши данные подтверждают ранее сделанный вывод (Zhang et al., 2006) о том, что наиболее западные виды семейства Hynobiidae – *Paradactylodon mustersi* (Пагман) и *P. gorganensis* (Эльбурс) наиболее близки к *R. sibiricus* (Джунгарский Ала-тау) не только географически, но и генетически. Они образуют единую группу, далекую от рода *Batrachuperus*. При этом в пределах каждого узкоареального вида разные географические популяции генетически очень сходны. В то же время, *P. mustersi* и *P. gorganensis* образуют общую кладу с весьма низким уровнем сходства (BS 52%). Следовательно, хотя эти виды более родственны друг другу, чем роду *Ranodon*, они существенно различаются генетически, что может говорить о длительной изоляции. Поэтому не исключено, что *P. mustersi* относится к отдельному подроду или роду.

В связи с этим, интересно отметить следующее. В отличие от семиреченского *R. sibiricus* и иранских *Paradactylodon*, у афганского *P. mustersi* был замечен полиморфизм числа пальцев задних конечностей (4–5: Д.Б. Вэйк, личное сообщение). Следовательно, *P. mustersi* занимает как бы промежуточное положение между иранскими и семиреченскими формами по данному признаку, а не только географически. Кариологически последний вид сходен с иранским *P. gorganensis* ( $2n = 62$ : Stoeck, 1999). В свою очередь, второй иранский вид – *P. persicus*, не использованный в нашем ис-

следовании, населяет тот же горный хребет, и карбиологически и морфологически очень близок к *P. gorganensis*. Есть основания сомневаться в том, что это разные виды, а не случай клинальной изменчивости (Stoeck, 1999). Если последнее будет подтверждено генетически, то всех иранских углозубых надо будет считать одним видом, а название *P. gorganensis* рассматривать в качестве младшего синонима *P. persicus*.

Интересно, что по сравнению с представителями родов *Ranodon*, *Liua* и *Pseudohynobius* формы *Paradactylodon* и *Batrachuperus* демонстрируют педоморфные состояния ряда признаков (большее количество неокостеневающих элементов скелета черепа и гиобранхиального аппарата, структура небо-сошниковых серий зубов, меньшее количество пальцев задних конечностей и т.д.). Морфологическое сходство *Paradactylodon* с *Batrachuperus*, с которым его раньше объединяли в один род, связано с теми же причинами, что и в случае с *Ranodon*, *Liua* и *Pseudohynobius*, а именно – со сходством адаптаций к стабильной среде непересыхающих горных ручьев. По-видимому, глубокое морфологическое сходство ручьевых форм центральноазиатских и переднеазиатских углозубых может объясняться параллелизмами, приводящими к педоморфной фиксации близких стадий онтогенеза. Очевидно, аридизация климата Центральной Азии привела к формированию дизъюнкций в сплошном ареале Hynobiidae. Выживание оказалось возможным только для форм, отступивших в горные рефугии, где они нашли стабильные условия в ручьевых биотопах.

На основании изложенного выше можно сделать следующие выводы.

Генетическая дифференциация варьирует по филогенетическим линиям углозубых, что, очевидно, связано с разной скоростью эволюции генома. Генетическая дифференциация реофильных горных углозубых, по-видимому, происходит быстрее морфологической. Причиной этого может быть сходство адаптаций к стабильной среде горных ручьев Центральной Азии, ставших рефугиями для этих реликтовых видов в условиях аридизации климата. В связи с этим, морфологические признаки недостаточны для выделения видов и родов реофильных углозубых. *Ranodon*, *Pseudohynobius*, *Liua* и *Paradactylodon* являются отдельными родами, при этом *Ranodon* – монотипический род с видом *R. sibiricus*. Так как казахстанские и синьцзянские популяции *R. sibiricus* очень сходны, можно заключить, что *R. sibiricus* – генетически мономорфный вид. Род *Pseudohynobius* включает номинальные виды *P. flavomaculatus* s. str., *P. shuichenensis* и несколько форм неопределенного статуса; род *Liua* содержит два вида – *L. shihi* и *L. tsinpaensis*; род *Paradactylodon* – *P. mustersi*, *P. persicus* и, вероятно, *P. gorganensis*. Видовой статус по-

следнего требует подтверждения. Не исключено, что *P. mustersi* относится к отдельному подроду или роду.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны Б.Д. Васильеву, Д.Б. Вэйку, М.В. Холодовой, Э.В. Андагулову, А.А. Банниковой, Х. Валлайсу, Е.А. Дунаеву, К. Ицзука, Л.В. Капитоновой, А.А. Колесникову, Н.Н. Колобаеву, М. Куро-о, С.М. Ляпкову, И.В. Масловой, А.Д. Пояркову, Ю.С. Равкину, И.А. Сербиновой, У.В. Симаковой, Н.А. Формозову и Е. Яну за пробы тканей углозубых, обсуждение вопросов их эволюции и экологии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лебедкина Н.С., 1964. Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. Hynobiidae // Морфология позвоночных животных. М.–Л. С. 75–172.
- Fei L., Hu Sh., Ye Ch., Huang Y., et al., 2006. Fauna sinica. Amphibia. V. 1. Beijing: Sci. Press. 471 p. (на кит. яз.).
- Fei L., Ye C., 1983. Study of the systematics of Hynobiidae, including the diagnosis of the new genus *Pseudohynobius* // Acta Herpetol. Sinica. V. 2. № 4. P. 31–37 (на кит. яз.).
- Fu J., Wang Y., Zeng X., Liu Z., Zheng Y., 2001. Genetic diversity of eastern *Batrachuperus* (Caudata: Hynobiidae) // Copeia. V. 101. № 4. P. 1100–1107.
- Hillis D.M., Moritz C., Mable B.K. (Eds.), 1996. Molecular Systematics. Sinauer Associates Publ. 655 p.
- Huang Y., Fei L., Ye C., 1993. On the taxonomic problem of the genus *Liua* Zhao et Hu // Acta Herpetol. Sinica (Guiyang). № 1–2. P. 53–57 (на кит. яз.).
- Ikebe Ch., Kuro-o M., Wu G., Zeng X., Kohno S., 2000. Cytogenetic studies of Hynobiidae (Urodela) XVI. Comparative C-banded karyotype analysis of *Pseudohynobius flavomaculatus* (Fei et Ye), *Ranodon shihi* (Liu) and *Batrachuperus pinchonii* (David) // Chromosome Research. V. 8. P. 267–272.
- Kessler K.F., 1866. Beschreibung eines neuen Wassermolches aus West-Sibirien // Bul. Imp. Soc. Nat. de Moscou. T. 39. P. 126–131.
- Kimura M., 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Molec. Evol. № 16. P. 110–120.
- Kumar S., Tamura K., Jakobsen I.B., Nei M., 2005. MEGA3: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Software. Tempe, Arizona: Arizona State Univ.
- Kuro-o M., Ikebe C., Wu G., Zeng X., Kohno S., Obara Y., 2000. Analysis of highly repetitive DNA in Chinese salamanders // Bul. Herpetol. Soc. Japan. P. 48 (на яп. яз.).
- Kuzmin S.L., Thiesmeier B., 2001. Mountain salamanders of the genus *Ranodon* // Advances in Amphibian Res. in the f. Soviet Union. V. 6. Sofia-Moscow: Pensoft. 176 p.
- Kuzmin S.L., Thiesmeier B., 2000. Revised diagnosis of the genus *Ranodon* (Hynobiidae) // 4th Asian Herpetol. Conf.: Progr., Abstr., Address Book. Chengdu. P. 99.

- Matsui M., Wu G., Song M., 1993. Morphometric comparisons of *Rana chensinensis* from Shaanxi with three Japanese brown frogs (genus *Rana*) // Jap. J. Herpetol. V. 15. № 1. P. 29–36.
- Moritz C., Schneider C.J., Wake D.B., 1992. Evolutionary relationships within the *Ensatina eschscholtzii* complex confirm the ring species interpretation // Syst. Biol. V. 41. P. 273–291.
- Nei M., 1987. Molecular Evolutionary Genetics. N.-Y: Columbia Univ. Press, 300 p.
- Palumbi S.R., 1996. Nucleic acids II: the polymerase chain reaction // Molecular Systematics. Synderland. Mass. P. 205–247.
- Saitou N., Nei M., 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. V. 4. P. 406–425.
- Stoek M., 1999. On the biology and the taxonomic status of *Batrachuperus gorganensis* Clergue-Gazeau et Thorn, 1979 based on topotypic specimens (Amphibia: Caudata: Hynobiidae) // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. Bd. 50. H. 14. S. 217–241.
- Zeng X., 2004. The phylogenetic study of western hynobiids in China. Ph. D. Thes. East China Univ. 132 p. (на кит. яз.)
- Zhang P., Chen Y., Zhou H., Liu Y., Wang X., et al., 2006. Phylogeny, evolution and biogeography of Asiatic salamanders // Proc. Natn. Acad. Sci. V. 103. № 19. P. 7360–7365.
- Zhao E., 1994. A study on vomerine teeth pattern of the genus *Liua* and *Ranodon* (Caudata: Hynobiidae) // Sichuan J. Zool. V. 13. № 4. P. 162–167 (на кит. яз.).
- Zhao E., 1995. On the validity of the genus *Liua*, with revised diagnoses of *Liua* and *Ranodon* // Abstr. 2nd Herpetol. Meet. Ashgabat. P. 65.
- Zhao E., Adler K., 1993. Herpetology of China. Oxford (Ohio): Soc. for the Study of Amphibians and Reptiles. 521 p.
- Zhao E., Hu Q., 1983. Taxonomy and evolution of Hynobiidae in Western China, with description of a new genus // Acta Herpetol. Sinica. New Ser. V. 2. № 2. P. 29–35 (на кит. яз.). 1988. Taxonomy and evolution of Hynobiidae in Western China, with description of a new genus // Studies on Chinese Salamanders. Ohio. P. 55–61.

## ON PHYLOGEOGRAPHY AND TAXONOMY OF CENTRAL ASIAN HYNOBIIDAE (AMPHIBIA)

S. L. Kuzmin<sup>1</sup>, N. A. Poyarkov<sup>2</sup>, X. Zeng<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia  
e-mail: ipe51@yahoo.com

<sup>2</sup>Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119899, Russia

<sup>3</sup>Institute of Biology, Academia Sinica, Chengdu 610041, P.R. China

The data on molecular genetics of 26 species of 7 genera of Hynobiidae were analyzed. The genetic differentiation varies by Hynobiidae phyletic lineages, probably, due to different rates of genome evolution. The genetic differentiation of mountain brook-type Hynobiidae seems to occur more rapidly than the morphological differentiation. A reason for this phenomenon may be a similarity of adaptations to the stable environment of mountain brooks in Central Asia representing refugia for these relic species under conditions of aridization. *Ranodon*, *Pseudohynobius*, *Liua*, and *Paradactylodon* are accepted as separate genera. The genus *Ranodon* is monotypic with the species *R. sibiricus*. Populations of *R. sibiricus* in Kazakhstan and Xinjiang (China) were similar genetically. Evidently, this species is genetically monomorphic one. The genus *Pseudohynobius* includes nominal species *P. flavomaculatus* s. str., *P. shuichengensis*, and several forms of uncertain status. The genus *Liua* includes two species: *L. shihi* and *L. tsinpaensis*. The genus *Paradactylodon* includes *P. mustersi*, *P. persicus*, and, probably, *P. gorganensis*. *P. mustersi* appears to belong to a separate subgenus or genus. The species status of *P. gorganensis* needs confirmation. Morphological characters are insufficient to identify species and genera of rheophilous Hynobiidae due to their parallel evolution under stable environmental conditions in mountain streams of Central Asia.