

УДК 597.841(470.4)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЗОНА КОНТАКТА В ПОВОЛЖЬЕ ДВУХ ФОРМ ЗЕЛЁНЫХ ЖАБ КОМПЛЕКСА *BUFOTES VIRIDIS* (ANURA, AMPHIBIA), РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО РАЗМЕРУ ГЕНОМА

А. И. Файзулин¹, А. О. Свинин², А. Б. Ручин³, Д. В. Скоринов⁴,
Л. Я. Боркин⁵, Ю. М. Розанов⁴, А. Е. Кузовенко¹, С. Н. Литвинчук⁴

¹ Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: alexandr-faizulin@yandex.ru

² Марийский государственный университет
Россия, 424000, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1

³ Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника
имени П. Г. Смидовича и национального парка «Смольный»
Россия, 430011, Саранск, переулок Дачный, 4

⁴ Институт цитологии РАН
Россия, 194064, Санкт-Петербург, Тихорецкий просп., 4

⁵ Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

Поступила в редакцию 4.09.2017 г., после доработки 30.10.2017 г., принята 6.11.2017 г.

В Поволжье и на сопредельных территориях были изучены 263 зелёные жабы из 63 географических пунктов. Анализ размера генома методом проточной ДНК-цитометрии позволил отнести особей из 16 пунктов к «западной» (= *viridis*), а из 20 – к «восточной» (= *variabilis* или *sitibundus*) форме. В остальных локалитетах преобладали особи с промежуточным размером генома. Западная форма встречалась, как правило, западнее рек Волга и Кама, тогда как восточная форма – восточнее. Особи с промежуточным количеством ядерной ДНК были обычны в пойме Волги и бассейнах ряда её притоков. Наличие таких особей указывает на возможность скрещивания (обмена генами) обеих форм. Зона их контакта проходит по Калмыкии, Астраханской, Волгоградской, Саратовской и Самарской областям, а также Татарстану. Ее общая длина составляет более 1230 км. Ширина меняется вдоль Волги от более узкой в Среднем Поволжье к более широкой в низовьях (дельте). Минимальная географическая дистанция между популяциями западной и восточной форм около 60 км. В целом зона контакта может быть отнесена к типу узкой гибридной зоны, характерной для близких парапатрических видов с неполной репродуктивной изоляцией. Обсуждается эволюционный статус этих обеих форм зелёной жабы.

Ключевые слова: Bufonidae, ДНК-цитометрия, количество ядерной ДНК, видообразование, зона гибридизации, Поволжье.

DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-35-45

ВВЕДЕНИЕ

Таксономическая структура зелёных жаб, ранее известных как *Bufo viridis* group (Inger, 1972), а впоследствии выделенных в особый род *Pseudepidalea* (Frost et al., 2006), сведенный в синонимы *Bufo* *fotes* Rafinesque, 1815 (Dubois, Bour, 2010), характеризуется сложностью и запутанностью. Так, анализ генетической изменчивости у зелёной жабы, *Bufo* *viridis* (Laurenti, 1768) показал наличие у неё нескольких слабо различающихся морфологически форм, характеризующихся диплоидным набором хромосом (Литвинчук и др., 2006, 2008; Stöck et al., 2006, 2008; Özdemir et al., 2014). В частности, популяции на Кавказе и в западном Казахстане были отнесены к подвиду *Bufo viridis sitibundus* (Pallas,

1771) или самостоятельному виду *Bufo variabilis* (Pallas, 1769).

Ранее нами (Borkin et al., 1986) было показано, что различные формы или подвиды зелёных жаб хорошо различаются по размеру генома (количеству ядерной ДНК), что удобно использовать для анализа, особенностей их распространения. В дальнейшем установлены различия по количеству ядерной ДНК между популяциями «*Bufo viridis*», населяющими европейскую часть бывшего СССР, с одной стороны, и северо-западный Казахстан и Кавказ, с другой (Литвинчук и др., 2006). Важно отметить, что пределы изменчивости по размеру генома у «западной» (= «*viridis*») и «восточной» (= «*variabilis*» или «*sitibundus*») форм не перекры-

ваются (Литвинчук и др., 2006, 2008; наши неопубликованные данные). Это, как правило, позволяет легко их идентифицировать. Так, у западной формы (западные области России и Европа) количество ядерной ДНК варьирует от 9.76 до 10.07 пикограмм (пг) (среднее – 9.87 пг, $SD = 0.06$, $n = 161$), а у восточной (Передняя Азия и Закавказье) оно равно 9.01 – 9.62 пг (среднее – 9.41 пг, $SD = 0.10$, $n = 199$).

По нашим предварительным данным (Литвинчук и др., 2006, 2008), зона контакта этих «западной» и «восточной» форм проходит по Кабардино-Балкарии, северному Дагестану, Калмыкии, Астраханской, Саратовской и Самарской областям России. Исходя из этих данных можно предположить наличие протяженной зоны контакта этих форм, значительная часть которой проходит по территории Волжского бассейна (Литвинчук и др., 2006). В целом, однако, границы распространения этих форм четко не установлены, а зона их контак-

та (и, возможно, гибридизации) требует детального исследования (Stöck et al., 2008). Поэтому изучение упомянутых форм зелёных жаб в предполагаемой зоне контакта в Поволжье представляется вполне актуальным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изменчивость размера генома (в пикограммах) была изучена у 263 постметаморфозных особей из 63 географических пунктов. Сбор материала производился с 2000 по 2016 г. в 14 регионах Поволжья, Калмыкии и на юго-востоке Башкортостана (таблица, рис. 1).

Измерение количества ядерной ДНК (размера генома) проводили методом проточной ДНК-цитометрии. После анестезии кровь бралась непосредственно из сердца в раствор Версена (фосфатный буфер, содержащий 0.7 мМ ЭДТА, $pH = 7.5$). Тестируемые клетки смешивали с клетками репера, в качестве которых были взяты эритро-

Места сбора, координаты, количество ядерной ДНК и встречаемость двух форм зелёной жабы в Поволжье
Table. Localities, coordinates, the nuclear DNA content and the occurrence of the two forms of green toads in the Volga region

№	Места сбора	Широта	Долгота	n	Размер генома, пг		Встречаемость, %		
					Среднее ± σ	Размах	west	int	east
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Ижевск, Удмуртия	56.83	53.20	12	9.79±0.04	9.75–9.87	100	0	0
2	Чермышьево, Марий Эл	56.18	46.51	9	9.86±0.06	9.75–9.94	89	11	0
3	Исменцы, Марий Эл	55.97	48.21	5	9.83±0.02	9.81–9.86	100	0	0
4	Тетюши, Татарстан	54.93	48.83	1	9.84	–	100	0	0
5	Ендурайкино, Самарская обл.	53.80	51.37	1	9.88	–	100	0	0
6	Жигулёвск, Самарская обл.	53.42	49.48	1	9.80	–	100	0	0
7	Мордовская Карагужа, Ульяновская обл.	52.82	48.17	4	9.86±0.04	9.83–9.91	100	0	0
8	Комсомольский, Мордовия	54.44	45.83	1	9.76	–	100	0	0
9	Саранск, Мордовия	54.18	45.16	5	9.78±0.04	9.74–9.85	80	20	0
10	Старая Авгура, Мордовия	54.28	44.21	4	9.86±0.05	9.79–9.91	100	0	0
11	Мамолаево, Мордовия	54.30	43.96	2	9.84±0.04	9.81–9.87	100	0	0
12	Калач-на-Дону, Волгоградская обл.	48.68	43.51	1	9.88	–	100	0	0
13	Волгоград, Волгоградская обл.	48.70	44.50	5	9.87±0.03	9.85–9.91	100	0	0
14	Раздольный, Астраханская обл.	48.40	45.56	4	9.77±0.01	9.75–9.78	75	25	0
15	Яшкуль, Калмыкия	46.17	45.35	1	9.77	–	100	0	0
16	«Степь», Калмыкия	45.45	45.26	1	9.82	–	100	0	0
17	Адык, Калмыкия	45.80	45.63	7	9.66±0.03	9.62–9.71	0	86	14
18	Лагань, Калмыкия	45.40	47.23	6	9.70±0.01	9.69–9.71	0	100	0
19	Лиман, Астраханская обл.	45.78	47.22	9	9.69±0.02	9.65–9.71	0	100	0
20	Яндыки, Астраханская обл.	45.77	47.13	7	9.67±0.02	9.64–9.70	0	100	0
21	Басы, Калмыкия	46.15	47.15	1	9.66	–	0	100	0
22	Янго-Аскер, Астраханская обл.	46.25	47.65	1	9.66	–	0	100	0
23	Трусово, Астраханская обл.	46.35	47.98	1	9.64	–	0	100	0
24	Янго-Аул, Астраханская обл.	46.38	48.15	1	9.65	–	0	100	0
25	Замьяны, Астраханская обл.	46.85	47.52	3	9.65±0.08	9.57–9.72	0	67	33
26	Косика, Астраханская обл.	47.08	47.23	12	9.63±0.03	9.59–9.68	0	58	42
27	Досанг-1, Астраханская обл.	46.90	47.89	6	9.62±0.02	9.60–9.65	0	33	67
28	Ахтубинск, Астраханская обл.	48.27	46.23	3	9.65±0.02	9.64–9.67	0	100	0
29	Каменка, Саратовская обл.	51.94	48.68	1	9.75	–	0	100	0
30	Ягодное, Самарская обл.	53.62	49.03	1	9.74	–	0	100	0
31	Приморский, Самарская обл.	53.51	49.23	2	9.72±0.04	9.69–9.75	0	100	0

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЗОНА КОНТАКТА В ПОВОЛЖЬЕ ДВУХ ФОРМ ЗЕЛЁНЫХ ЖАБ

Окончание таблицы
End of table

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
32	Тольятти, Самарская обл.	53.52	49.51	1	9.70	–	0	100	0
33	Кряж, Самарская обл.	53.13	50.12	9	9.73±0.07	9.60–9.79	56	33	11
35	Большое Мересево, Мордовия	54.35	45.67	1	9.75	–	0	100	0
36	Котрокс, Мордовия	54.27	44.17	3	9.70±0.01	9.69–9.70	0	100	0
37	Горенка, Мордовия	53.85	42.90	3	9.71±0.05	9.67–9.76	33	67	0
38	Вознесенское, Нижегородская обл.	54.88	42.74	1	9.73	–	0	100	0
39	Краснооктябрьский, Марий Эл	56.67	47.67	4	9.76±0.02	9.73–9.77	50	50	0
40	Йошкар-Ола, Марий Эл	56.62	47.91	15	9.77±0.08	9.52–9.85	73	20	7
41	Ронга, Марий Эл	56.70	48.51	2	9.68±0.04	9.66–9.71	0	100	0
42	Казань, Татарстан	55.81	49.14	2	9.74±0.08	9.68–9.79	50	50	0
43	Вятские поляны, Кировская обл.	56.24	51.06	6	9.65±0.03	9.60–9.69	0	83	17
44	Бугульма, Татарстан	54.53	52.81	10	9.52±0.03	9.47–9.57	0	0	100
45	Уфа, Башкортостан	54.76	55.98	5	9.47±0.04	9.42–9.51	0	0	100
46	Салават, Башкортостан	53.39	55.92	2	9.44±0.01	9.44–9.45	0	0	100
47	Сарышева, Башкортостан	52.91	56.33	1	9.40	–	0	0	100
48	Сибай, Башкортостан	52.70	58.65	4	9.52±0.08	9.41–9.60	0	0	100
49	Акъяр, Башкортостан	51.86	58.21	1	9.43	–	0	0	100
50	Андреевка, Оренбургская обл.	53.96	52.50	2	9.44±0.01	9.43–9.44	0	0	100
51	Верхние Росташи, Самарская обл.	52.05	51.17	1	9.49	–	0	0	100
52	Восточный, Самарская обл.	51.95	51.10	4	9.38±0.02	9.35–9.40	0	0	100
53	Дмитриевка, Самарская обл.	52.27	49.75	1	9.40	–	0	0	100
54	Октябрьский, Самарская обл.	53.42	52.04	7	9.52±0.06	9.43–9.60	0	0	100
55	Тримога, Саратовская обл.	51.81	47.23	1	9.50	–	0	0	100
56	Палласовка, Волгоградская обл.	50.04	46.90	18	9.44±0.06	9.34–9.52	0	0	100
57	Эльтон, Волгоградская обл.	49.13	46.85	1	9.42	–	0	0	100
58	Балка Кордон, Астраханская обл.	48.17	46.81	18	9.56±0.02	9.53–9.59	0	0	100
59	Досанг-2, Астраханская обл.	46.91	47.92	3	9.60±0.01	9.59–9.61	0	0	100
60	Селитряное, Астраханская обл.	47.17	47.46	2	9.58±0.01	9.58–9.59	0	0	100
61	Волжский, Астраханская обл.	46.62	47.85	2	9.61±0.01	9.61–9.62	0	0	100
62	Ямное, Астраханская обл.	46.33	48.70	10	9.61±0.02	9.59–9.65	0	20	80
63	Икряное, Астраханская обл.	46.10	47.73	4	9.60±0.04	9.55–9.63	0	25	75

Примечание. *west* – особи с размером генома «западной» формы, *east* – с размером генома «восточной» формы, *int* – с промежуточным размером генома.

Note. “*west*” are individuals with the genome size of the western form, “*east*” are those of the eastern form, and “*int*” are individuals with an intermediate genome size.

циты травяных лягушек *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 из Ленинградской и Псковской областей России. Общая концентрация клеток во взвеси составляла примерно 10^6 клеток/мл. Клетки лизировали добавлением раствора Triton X-100 (концентрация в исследуемом растворе 0.1%), затем окрашивали смесью оливомицина и этидиум бромиды в конечных концентрациях 20 и 40 мкг/мл соответственно в присутствии 15 мМ MgCl₂. Окрашенные клетки хранили при 4°C и изучали спустя 24 ч.

Проточную ДНК-цитометрию проводили, используя лабораторную модель проточного цитометра с ртутной лампой в качестве источника света, созданную на основе микроскопа ЛЮОММ в Институте цитологии РАН. Скорость анализа была около 100 – 200 клеток/с. Каждый образец анализировали четыре раза. Количество измеряемых клеток составляло около 10 000. Размер генома для каждой особи в относительных единицах определяли как отношение среднего значения пи-

ка исследуемых клеток на ДНК-гистограмме к пику для *R. temporaria* (*Rt*-индекс).

Для того чтобы конвертировать относительные единицы (*Rt*-индекс), получаемые для размера генома исследуемых клеток, в абсолютные единицы, выраженные в пикограммах, нужно иметь данные о размере генома реперных клеток, а также о различии в АТ/ГЦ составе геномов исследуемых и реперных клеток. Размер генома для *R. temporaria*, принятый в наших работах, составляет в среднем 10.32 пг (Borkin et al., 2001). Различия в АТ/ГЦ составе определяли путем сравнения *Rt*-индексов, получаемых при стандартном окрашивании с использованием оливомицина (ГЦ-специфичное окрашивание) и при окрашивании только бромистым этидием (нейтральное окрашивание). При окрашивании без оливомицина концентрации остальных реагентов были теми же, но время хранения клеток до окрашивания (4°C) составляло всего 4–6 ч.

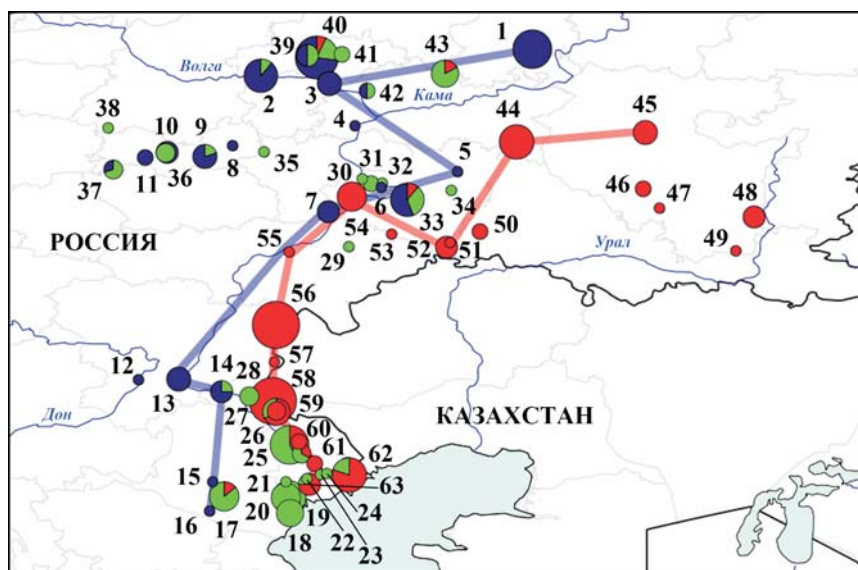


Рис. 1. Встречаемость особей с размером генома «восточной» (красный сектор) и «западной» (синий) форм, а также с промежуточными значениями (зеленый) в Поволжье. Диаметр кружков соответствует размеру выборок. Синяя линия – восточный предел распространения «западной» формы, красная – западный предел расселения «восточной» формы. Номера мест сбора см. таблицу

Fig. 1. Occurrence of individuals with the genome size of the “eastern” (red sector) and “western” (blue) forms, and those of individuals with intermediate values (green) in the Volga region. The diameter of circles corresponds to the sample size. The blue line is the eastern distribution limit of the “western” form, and the red line is the western distribution limit of the “eastern” form. The numbers of survey localities correspond to those in the Table

Для сравнения и корректировки данных, полученных в течение длительного периода исследования (несколько лет), использовали в качестве репера эритроциты *R. temporaria*, замороженные при -20°C и хранившиеся при -80°C . Клетки замораживали в смеси бычьей сыворотки и раствора диметилсульфоксида, взятых в соотношении 9:1.

Некоторые другие детали этого метода были описаны ранее (Розанов, Виноградов, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ изменчивости размера генома у зелёных жаб из Поволжья показал, что его значения у различных особей могут варьировать в очень широких пределах (от 9.34 до 9.94 пг) (рис. 2). В данном регионе были выявлены особи, имеющие размер генома как западной (более 9.76 пг), так и восточной форм (менее 9.62 пг), а также промежуточные значения. В табл. 1 показана встречаемость особей, относящихся к каждой из этих трёх групп. В выборках из пунктов № 1 – 16 преобладали (более 75%) особи западной, а из пунктов № 44 – 63 – восточной форм. Остальные выборки включали большое число особей с промежуточными значе-

ниями размера генома. Только в двух местах (пункты № 33 и 40) отмечены особи, относящиеся ко всем трём геномным группам (см. рис. 2).

Выборки с преобладанием особей, имеющих размер генома западной формы, происходили из пунктов, как правило, западнее рек Волга и Кама, тогда как выборки восточной формы – восточнее (см. рис. 1). Особи с промежуточным количеством ядерной ДНК были обычны в пойме Волги и бассейнах ряда её притоков (например, Кама, Большой Кинель и Мокша).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные мы рассматриваем как предварительные, так как характер изменчивости такого цитогенетического признака как размер генома (особенно при межвидовой гибридизации) изучен недостаточно (Литвинчук, Боркин, 2009). Однако наш многолетний опыт показал, что размер генома может быть полезным критерием

для различения близких видов амфибий, включая так называемые криптические и гибридирующие виды (Боркин и др., 2001, 2004; Халтурин и др., 2003; Скоринов и др., 2008; Borkin et al., 2001, 2003, 2005; Litvinchuk et al., 2006, 2008 a, b). Использование размера генома позволило нам уточнить границы распространения западной и восточной форм зелёной жабы (см. рис. 1) и идентифицировать положение зоны контакта между ними в Поволжье.

Суммируя представленные в этой статье и ранее полученные данные (Литвинчук и др., 2006; Stöck et al., 2006, 2008; Özdemir et al., 2014), можно сделать вывод, что западная форма населяет европейские страны (возможно, исключая Балтийский регион и западную Грецию) и запад европейской части России. Восточная форма встречается на востоке европейской части России, в Казахстане, на Кавказе и в Передней Азии. Ареалы этих двух форм контактируют на западе Турции, в Предкавказье и Поволжье.

В Поволжье зона контакта форм зелёной жабы проходит по территории Калмыкии, Астраханской, Волгоградской, Саратовской и Самарской

областей, а также Татарстана. Долины рек Волга и Кама образуют линию, вдоль которой, вероятно, происходит генетическое взаимодействие (обмен генами) между западной и восточной формами зелёной жабы. Общая длина зоны контакта в Поволжье составляет по прямой более 1230 км, если считать расстояние от г. Лагань в Калмыкии на юге (см. рис. 1, № 18) до пос. Вятские поляны в Кировской области на севере (№ 43).

Ширина этой зоны контакта зависит от особенностей ландшафта и может сильно варьировать. Минимальная дистанция (около 60 км) между популяциями западной и восточной форм отмечена нами в Самарской области между с. Ендурайкино (см. рис. 1, № 5) и пос. Октябрьский (№ 54). В том же районе особь с промежуточным размером генома была поймана в пос. Тимашево (№ 34), который находится на практически равном расстоянии (52 и 57 км соответственно) от упомянутых мест сбора.

Максимальную ширину предполагаемой зоны гибридизации определить сложно. Вероятно, она находится в низовьях Волги. Можно предположить, что активное изменение положения русла этой большой реки, отмечаемое палеогеографами в Нижнем Поволжье (Брылев, 2000), активизирует здесь процессы гибридизации. Таким образом, в зависимости от ландшафтных условий вдоль Волги можно выявить два типа зон контакта – более узкую (Среднее Поволжье) и более широкую (дельта Волги). Второй вариант совпадает с широким распространением нетипичных для данного вида местообитаний (заливные поймы рек).

Тем не менее в целом соотношение между длиной и шириной зоны контакта в Поволжье с учетом величины ареалов обеих форм зелёной жабы, а также возможностей индивидуального перемещения особей позволяет отнести эту зону к категории узких парапатрических, которая характерна для близких видов или для так называемых «полувидов» («мегаподвидов») в зоне вторичного контакта (Боркин, Литвинчук, 2013). Под последними понимают географические системы популяций, находящиеся в сильной дивергенции и веду-

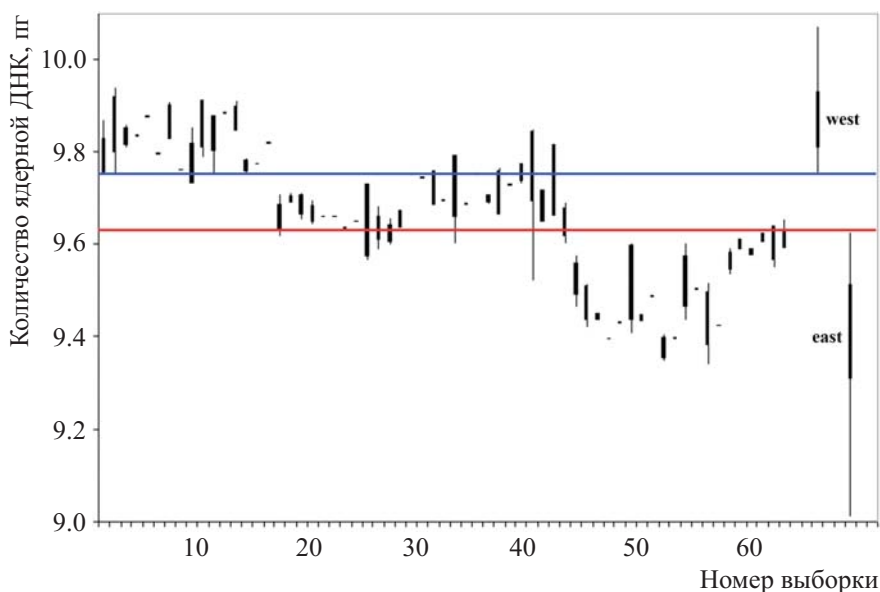


Рис. 2. Количество ядерной ДНК (среднее \pm σ и размах изменчивости) в выборках зелёных жаб Поволжья. «west» – выборка, состоящая из особей «западной» формы. «east» – выборка, состоящая из особей «восточной» формы. Синяя линия соответствует минимальному размеру генома у западной формы, а красная – максимальному у восточной. Номера выборок см. таблицу **Fig. 2.** Nuclear DNA content (mean \pm SD and range) in our samples of green toads of the Volga region. “west” is the sample consisting of individuals of the “western” form. “east” is the sample including individuals of the “eastern” form. The blue line corresponds to the minimum genome size of the western form, and the red line corresponds to the maximum one of the eastern form. The numbers of localities correspond to those in the Table

щие себя почти как виды, но без явной репродуктивной изоляции.

Согласно представленным здесь данным относительно неширокая зона контакта между западной и восточной формами зелёной жабы в Поволжье вряд ли может рассматриваться как зона интерградации между подвидами, которая, как известно, характеризуется широким и постепенным географическим переходом признаков одной формы в другую. Ранее предполагалось, что ширина зоны перехода между западной и восточной формами зелёной жабы может достигать нескольких сотен километров, что справедливо оценивалось как зона интерградации между подвидами (Литвинчук и др., 2006, 2008).

Наличие особей с промежуточным размером генома указывает на обмен генами между западной и восточной формами зелёной жабы и отсутствие генетической изоляции между ними. Благодаря применению молекулярных методов современная теория эволюции признает широкое распространение гибридизации между видами животных в природе и больше не рассматривает ее как нечто исключительное (см.: Боркин, Литвинчук, 2013; Arnold, 2006). Особенно часто естест-

венная гибридизация наблюдается в случае становления «молодых видов» в процессе так называемого неполного, незавершенного видообразования, когда жесткая репродуктивная изоляция еще не установилась. Среди бесхвостых амфибий замечательным примером межвидовой гибридизации могут служить европейские жерлянки рода *Bombina* (см.: Халтурин и др., 2000, 2001; Янчуков и др., 2002; Szymura, 1993; Szymura et al., 2000; Yanchukov et al., 2006).

Размер генома позволяет наметить предварительную картину возможной гибридизации (Халтурин и др., 2000). Однако на основании только анализа размера генома нельзя провести детальное, количественное изучение предполагаемой гибридной зоны, поскольку трудно идентифицировать гибриды первого (F₁) и последующих поколений, включая бэкрессы. Для этого необходимо применение более адекватных (биаллельных и кодоминантных) генетических маркеров (например, аллозимы или микросателлиты). Поэтому пока генетическая структура зоны контакта между западной и восточной формами зелёной жабы, к сожалению, остаётся не изученной. Из-за этого в настоящее время было бы преждевременным выносить окончательный вердикт об их таксономическом статусе, хотя в литературе ведется дискуссия на эту тему: виды (Stöck et al., 2006, 2008; Özdemir et al., 2014) или подвиды (Литвинчук и др., 2008; Özdemir, Kultrup, 2007).

Тем не менее, сравнительно небольшая ширина контактной зоны в ряде районов Поволжья (см. рис. 1) может свидетельствовать о наличии отбора против гибридов и, следовательно, о вероятном видовом статусе этих форм. К примеру, ширина зоны гибридизации между *B. viridis* и *B. balearicus* в северной Италии составляет около 40 – 50 км (Dufresnes et al., 2014).

Важно также упомянуть о возможном влиянии ежегодных паводков в долинах рек Волга, Кама и других на перемещения отдельных особей жаб на длительные дистанции, что может способствовать «размыванию» структуры гибридной зоны вдоль русел этих рек.

Полезно также отметить, что наряду с зелёной жабой в Поволжье наблюдается распространение «западной» и «восточной» форм озёрной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Ермаков и др., 2014; Свинин и др., 2015). Это может свидетельствовать в пользу наличия неких общих генетико-географических закономерностей в видообразовании амфибий на востоке Европы. Напротив, для восточной и западной форм обыкновенной

чесночницы (*Pelobates vespertinus* и *P. fuscus* соответственно) в западной части Поволжья характерна узкая зона контакта, проходящая вне долин крупных рек и пойменных участков (Borkin et al., 2003; Litvinchuk et al., 2013).

Благодарности

Авторы искренне признательны К. Д. Мильто, М. В. Пестову, И. В. Чихляеву, Н. Н. Салахову, Ф. Ф. Зариповой и А. Г. Борисовскому за помощь при проведении полевых исследований и предоставление материала.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 15-04-05068 и 15-29-02546), а также по теме лаборатории орнитологии и герпетологии Зоологического института РАН (№ АААА-А17-117030310017-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н. 2013. Гибридизация, видообразование и систематика животных // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 317, приложение № 2. Современные проблемы биологической систематики. С. 83 – 139.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов Ю. М., Халтурин М. Д. 2001. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства // Докл. РАН. Т. 376, № 5. С. 707 – 709.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В. 2004. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. Т. 83, № 8. С. 936 – 960.
- Брылев В. А. 2000. Древние и современные речные долины на европейском Юго-Востоке России // Эрозионные и русловые процессы / под ред. Р. С. Чалова. М.: Изд-во МГУ. Вып. 3. С. 123 – 137.
- Ермаков О. А., Файзулин А. И., Закс М. М., Кайбелева Э. И., Зарипова Ф. Ф. 2014. Распространение «западной» и «восточной» форм озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* s. l. на территории Самарской и Саратовской областей (по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК) // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 16, № 5-1. С. 409 – 412.
- Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб.: Изд-во «Европейский Дом». 590 с.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Усманова Н. М., Боркин Л. Я., Мазанова Л. Ф., Казаков В. И. 2006. Изменчивость микросателлитов BM224 и BCAL7 в популяциях зелёных жаб (*Bufo viridis* complex), различающихся по размеру генома и ploидности // Цитология. Т. 48, № 4. С. 306 – 319.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В. 2008. Молекулярно-биохимические и

цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии : материалы Третьего съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 247 – 257.

Розанов Ю. М., Виноградов А. Е. 1998. Прецизионная ДНК-цитометрия : исследование индивидуальной вариабельности размера генома животных // Цитология. Т. 40, № 8/9. С. 792 – 799.

Свинин А. О., Иванов А. Ю., Закс М. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Ермаков О. А. 2015. Распространение «западной» и «восточной» форм озёрной лягушки, *Pelophylax ridibundus*, и их участие в образовании полуклональных гибридов *P. esculentus* в Республике Марий Эл // Современная герпетология. Т. 15, вып. 3/4. С. 120 – 129.

Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М. 2008. Генетическая дифференциация, размер генома и морфологическая изменчивость у трионов группы *Lissotriton vulgaris* // Вопросы герпетологии : материалы Третьего съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 375 – 383.

Халтурин М. Д., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. 2000. Сопоставление методов идентификации гибридных геномов в зонах межвидовых контактов // Цитология. Т. 42. № 3. С. 314 – 315.

Халтурин М. Д., Розанов Ю. М., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. 2001. Гибридизация между жерлянками *Bombina bombina* и *B. variegata* в Закарпатье // Вопросы герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ. С. 312 – 313.

Халтурин М. Д., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Мильто К. Д. 2003. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома // Цитология. Т. 45. № 3. С. 308 – 323.

Янчуков А. В., Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. 2002. Анализ трансекты гибридной зоны краснобрюхой (*Bombina bombina*) и желтобрюхой (*Bombina variegata*) жерлянок в Прикарпатье // Вестн. зоологии. Т. 36, № 4. С. 41 – 46.

Arnold M. L. 2006. Evolution through Genetic Exchange. Oxford : Oxford University Press. XIV+252 p.

Borkin L. J., Caune I. A., Pisanetz E. M., Rozanov Y. M. 1986. Karyotype and genome size in the *Bufo viridis* group // Studies in Herpetology / ed. Z. Roček. Prague : Charles Univ. Press, P. 137 – 142.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D. 2001. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) : evidence from DNA flow cytometry // Amphibia-Reptilia. Vol. 22, № 4. P. 387 – 396.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khalturin M. D., Lada G. A., Borissovsky A. G., Faizulin A. I., Kotserszhinskaya I. M., Novitsky R. V., Ruchin A. B. 2003. New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in east-

ern Europe // Russ. J. of Herpetology. Vol. 10, № 2. P. 111 – 118.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Džukić G., Kalezić M. L. 2005. Genome size variation in the Balkan anurans // Herpetologia Petropolitana : Proc. of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica / ed. N. Ananjeva, O. Tsinenko. Saint Petersburg. P. 16 – 19.

Dubois A., Bour R. 2010. The nomenclatural status of the nomina of amphibians and reptiles created by Garsault (1764), with a parsimonious solution to an old nomenclatural problem regarding the genus *Bufo* (Amphibia, Anura), comments on the taxonomy of this genus, and comments on some nomina created by Laurenti (1768) // Zootaxa. № 2447. P. 1 – 52.

Dufresnes C., Bonato L., Novarini N., Betto- Colliard C., Perrin N., Stöck M. 2014. Inferring the degree of incipient speciation in secondary contact zones of closely related lineages of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) // Heredity. Vol. 113, № 1. P. 9 – 20.

Frost D. R., Grant T., Faivovich J., Bain R. H., Haas A., Haddad C. F. B., De Sa R. O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S. C., Raxworthy C. J., Campbell J. A., Blotto B. L., Moler P., Drewes R. C., Nussbaum R. A., Lynch J. D., Green D. M., Wheeler W. C. 2006. The amphibian tree of life // Bull. of the American Museum of Natural History. № 297. P. 1 – 370.

Inger R. F. 1972. *Bufo* of Eurasia // Evolution in the genus *Bufo* / ed. W. F. Blair. Austin ; London : University of Texas Press. P. 102 – 118.

Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V. 2006. Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii*, from the Talysh Mountains // Russ. J. of Herpetology. Vol. 13, № 3. P. 187 – 206.

Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Skorinov D. V., Rosanov J. M. 2008 a. A new species of common toads from the Talysh Mountains, south-eastern Caucasus : genome size, allozyme, and morphological evidence // Russ. J. of Herpetology. Vol. 15, № 1. P. 19 – 43.

Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2008 b. Genome size variation in *Rana arvalis* and some related brown frog species, including taxonomic comments on the validity of the *R. arvalis* subspecies // Zeitschrift für Feldherpetologie. Suppl. 13. Der Moorfrosch : The Moor Frog (*Rana arvalis*). Tagungsband zur Veranstaltung «Praxisorientierte Artenschutzbiologie im Europa des 21. Jahrhunderts – am Beispiel des Moorfrosches (*Rana arvalis*)». P. 95 – 112.

Litvinchuk S. N., Crottini A., Federici S., De Pous P., Donaire D., Andreone F., Kalezić M. L., Džukić G., Lada G. A., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2013. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura : Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact // Organisms Diversity and Evolution. Vol. 13, iss. 3. P. 433 – 451.

- Özdemir N., Kultrup B. 2007. Intraspecific variation of Turkish green toads, *Bufo (Pseudepidalea) viridis* Laurenti, 1768, based on 16S ribosomal RNA sequences (Anura : Bufonidae) // Herpetozoa. Vol. 20, № 1/2. P. 3 – 10.
- Özdemir N., Gül S., Poyarkov N. A., Kultrup B., Tosunoğlu M., Doglio S. 2014. Molecular systematics and phylogeography of *Bufotes variabilis* (syn. *Pseudepidalea variabilis* Pallas, 1769) in Turkey // Turkish J. of Zoology. Vol. 38, № 4. P. 412 – 420.
- Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Duj-sbayeva T., Eremchenko V., Macey J. R., Papenfuss T. J., Wake D. B. 2006. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genome plasticity // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 41, iss. 2. P. 663 – 689.
- Stöck M., Roth P., Podloucky R., Grossenbacher K. 2008. Wechselkröten unter Berücksichtigung von *Bufo viridis viridis* Laurenti, 1768; *Bufo variabilis* (Pallas, 1769); *Bufo boulengeri* Lataste, 1879; *Bufo balearicus* Böttger, 1880 und *Bufo siculus* Stöck, Sicilia, Belfiore, Lo Brutto, Lo Valvo und Arculeo // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Wiebelsheim : Aula Verlag. Bd. 5 (Froschlurche II). S. 413 – 498.
- Szymura J. M. 1993. Analysis of hybrid zones with *Bombina* // Hybrid Zones and the Evolutionary Process / ed. R. Harrison. New York : Oxford University Press. P. 261 – 289.
- Szymura J. M., Uzzell T., Spolsky C. 2000. Mitochondrial DNA variation in the hybridizing fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata* // Molecular Ecology. Vol. 9, iss. 7. P. 891 – 899.
- Yanchukov A., Hofman S., Szymura J. M., Mezherin S. V., Morozov-Leonov S. Y., Barton N. H., Nürnberger B. 2006. Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in western Ukraine: comparisons across transects and over time // Evolution. Vol. 60, № 3. P. 583 – 600.

Образец для цитирования:

Файзулин А. И., Свинин А. О., Ручин А. Б., Скоринов Д. В., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Кузовенко А. Е., Литвинчук С. Н. 2018. Распространение и зона контакта в Поволжье двух форм зелёных жаб комплекса *Bufotes viridis* (Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома // Современная герпетология. Т. 18, вып. 1/2. С. 35 – 45. DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-35-45.

**DISTRIBUTION AND CONTACT ZONE OF TWO FORMS
OF THE GREEN TOAD FROM THE *BUFOTES VIRIDIS* COMPLEX (ANURA, AMPHIBIA),
DIFFERING IN GENOME SIZE, IN THE VOLGA REGION**

Alexander I. Faizulin¹, **Anton O. Svinin**², **Alexander B. Ruchin**³,
Dmitriy V. Skorinov⁴, **Lev J. Borkin**⁵, **Yuriy M. Rosanov**⁴,
Alexander E. Kuzovenko¹, and **Spartak N. Litvinchuk**⁴

¹ *Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences
10 Komzin Str., Togliatti 445003, Russia
E-mail: alexandr-faizulin@yandex.ru*

² *Mari State University*

1 Lenin Sq., Yoshkar-Ola, Republic of Mari El 424000, Russia

³ *Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park “Smolny”
6 Pereulok Dachnyj, Saransk, Republic of Mordovia 430011, Russia*

⁴ *Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences*

4 Tikhoretsky Prosp., Saint Petersburg 194064, Russia

⁵ *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences*

1 Universitetskaya Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Received 4 September 2017, revised 30 October 2017, accepted 6 November 2017.

In the Volga region and adjacent territories, 263 specimens of green toads from 63 localities were studied. Genome size analysis by means of flow DNA cytometry allowed the specimens from 16 localities to be identified as the “western” (= *viridis*) form and the green toads from 20 localities as the “eastern” form (= *variabilis* or *sitibundus*). In the other localities studied, specimens with an intermediate genome size predominated. The western form was usually observed to the west of the Volga and Kama rivers, whilst the eastern form was distributed to the east of these rivers. Specimens with an intermediate nuclear DNA content were common in the Volga river floodplain and the basins of some of its tributaries. The presence of such toads gives evidence of gene exchange between both the forms. The contact zone passes through Republic of Kalmykia, the Astrakhan, Volgograd, Saratov and Samara regions, as well as across Republic of Tatarstan. Its total length is above 1,230 km. The width changes along the Volga river from the narrower one in the Middle Volga region to the wider one in the Volga river delta. The minimum geographical distance between the populations related to the western form and the eastern form is about 60 km. In the whole, the contact zone can be classified as a narrow hybrid zone, which is quite typical for closely related parapatric species with incomplete reproductive isolation. The evolutionary status of both the forms of green toads is discussed.

Key words: Bufonidae, flow DNA cytometry, nuclear DNA content, speciation, hybridization zone, Volga region.

DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-35-45

Acknowledgments: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (projects nos. 15-04-05068 and 15-29-02546), and also by theme of the Laboratory of ornithology and herpetology of the Zoological Institute of Russian Academy of Sciences (no. AAAA-A17-117030310017-8).

REFERENCES

Borkin L. J., Litvinchuk S. N. Animal Hybridization, Speciation and Systematics. *Proc. of the Zoological Institute RAS*, 2013, vol. 317, suppl. 2, pp. 83–139 (in Russian).

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Milto K. D., Rosanov J. M., Khalturin M. D. Cryptic Speciation in *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): Cytometric and Biochemical Evidence. *Doklady Biological Sciences*, 2001, vol. 376, pp. 86–88.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Skorinov D. V. On Cryptic Species (from the example of Amphibians). *Zoologicheskii zhurnal*, 2004, vol. 83, iss. 8, pp. 936–960 (in Russian).

Brylev V. A. Ancient and modern river valleys in the European Southeast of Russia. *Erosion and Channel Processes*. Moscow, Lomonosov Moscow State University Press, 2000, iss. 3, pp. 123–137 (in Russian).

Ermakov O. A., Fayzulin A. I., Zaks M. M., Kaybeleva E. I., Zaripova F. F. Distribution «western» and «eastern» forms of marsh frog *Pelophylax ridibundus* s. l.

in the Samara and Saratov region (on data of analysis of mtDNA and nDNA). *Proc. of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2014, vol. 16, no. 5-1, pp. 409–412 (in Russian).

Litvinchuk S. N., Borkin L. J. *Evolution, Systematics and Distribution of Crested Newts (Triturus cristatus complex) in Russia and adjacent Countries*. St. Petersburg, Evropeisky Dom Press, 2009. 592 p. (in Russian).

Litvinchuk S. N., Rosanov Yu. M., Usmanova N. M., Borkin L. Ja., Mazanaeva L. F., Kazakov V. I. Variation of microsatellites BM224 and BCAL7 in populations of green toads (*Bufo viridis* complex) with various nuclear dna content and ploidy. *Tsitologiya*, 2006, vol. 48, no. 4, pp. 306–319 (in Russian).

Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J., Skorinov D. V. Molecular, Biochemical and Cytogenetic Aspects of Microevolution in Anurans of Russia and Adjacent Countries. *Proc. of the 3th Meeting of the Nikolsky Herpetological Society "The Problems of Herpetology"*. Saint Petersburg, 2008, pp. 247–257 (in Russian).

Rosanov Yu. M., Vinogradov A. E. Precise DNA cytometry: investigation of individual variability in animal genome size. *Tsitologiya*, 1998, vol. 40, no. 8–9, pp. 792–799 (in Russian).

Svinin A. O., Ivanov A. Yu., Zaks M. M., Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., and Ermakov O. A. Distribution of the «eastern» and «western» forms of the marsh frog, *Pelophylax ridibundus*, and their participation in the origin of hemiclinal hybrids, *P. esculentus* in Mari El Republic. *Current Studies in Herpetology*, 2015, vol. 15, iss. 3–4, pp. 120–129 (in Russian).

Skorinov D. V., Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M. Genetic differentiation, genome size and morphological variation in newts of the *Lissotriton vulgaris* group. *Proc. of the 3th Meeting of the Nikolsky Herpetological Society "The Problems of Herpetology"*. Saint Petersburg, 2008, pp. 375–383 (in Russian).

Khalturin M. D., Rosanov J. M., Litvinchuk S. N., Borkin L. J. Comparison of methods for identification of hybrid genomes in zones of interspecific contacts. *Tsitologiya*, 2000, vol. 42, no. 3, pp. 314–315 (in Russian).

Khalturin M. D., Rozanov Yu. M., Litvinchuk S. N., Borkin L. J. Hybridization between the eire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata* in the Ukrainian Transcarpathians. *Proc. of the 1th Meeting of the Nikolsky Herpetological Society "The Problems of Herpetology"*. Pushino, Moscow, Moscow Lomonosov State University Press, 2001, pp. 312–313 (in Russian).

Khalturin M. D., Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rozanov Yu. M., Milto K. D. Genetic variation in two cryptic forms of the common spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia) differing in genome size. *Tsitologiya*, 2003, vol. 45, no. 3, pp. 308–323 (in Russian).

Yanchukov A. W., Mezhzherin S. V., Morozov-Leonov S. Yu. Analysis of the Hybrid Zone between Fire-Bellied (*Bombina bombina*) and Yellow-Bellied

(*Bombina variegata*) Toads in Pre-Carpathian. *Vestnik Zoologii*, 2002, vol. 36, no. 4, pp. 41–46 (in Russian).

Arnold M. L. *Evolution through Genetic Exchange*. Oxford, Oxford University Press, 2006. XIV+ 252 p.

Borkin L. J., Caune I. A., Pisanetz E. M., Rozanov Y. M. Karyotype and genome size in the *Bufo viridis* group. In: Z. Roček, ed. *Studies in Herpetology*. Prague, Charles Univ. Press, 1986, pp. 137–142.

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*, 2001, vol. 22, no. 4, pp. 387–396.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khalturin M. D., Lada G. A., Borissovsky A. G., Faizulin A. I., Kotserzhinskaya I. M., Novitsky R. V., Ruchin A. B. New data on the Distribution of two Cryptic forms of the Common Spadefoot Toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe. *Russ. J. of Herpetology*, 2003, vol. 10, no. 2, pp. 111–118.

Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Džukić G., Kalezić M. L. Genome size variation in the Balkan anurans. In: N. Ananjeva, O. Tsinenko, eds. *Herpetologia Petropolitana: Proc. of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Saint Petersburg, 2005, pp. 16–19.

Dubois A., Bour R. The nomenclatural status of the nomina of amphibians and reptiles created by Garsault (1764), with a parsimonious solution to an old nomenclatural problem regarding the genus *Bufo* (Amphibia, Anura), comments on the taxonomy of this genus, and comments on some nomina created by Laurenti (1768). *Zootaxa*, 2010, no. 2447, pp. 1–52.

Dufresnes C., Bonato L., Novarini N., Betto-Colliard C., Perrin N., Stöck M. Inferring the Degree of Incipient Speciation in Secondary Contact Zones of Closely Related Lineages of Palearctic Green Toads (*Bufo viridis* subgroup). *Heredity*, 2014, vol. 113, no. 1, pp. 9–20.

Frost D. R., Grant T., Faivovich J., Bain R. H., Haas A., Haddad C. F. B., De Sa R. O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S. C., Raxworthy C. J., Campbell J. A., Blotto B. L., Moler P., Drewes R. C., Nussbaum R. A., Lynch J. D., Green D. M., Wheeler W. C. The Amphibian Tree of Life. *Bull. of the American Museum of Natural History*, 2006, no. 297, pp. 1–370.

Inger R. F. *Bufo* of Eurasia. In: W. F. Blair, ed. *Evolution in the genus Bufo*. Austin, London, University of Texas Press, 1972, pp. 102–118.

Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V. Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii*, from the Talysh Mountains. *Russ. J. of Herpetology*, 2006, vol. 13, no. 3, pp. 187–206.

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 evidence. *Russ. J. of Herpetology*, 2008 a, vol. 15, no. 1, pp. 19–43.

Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M. Genome size variation in *Rana arvalis* and some related brown frog species, including taxonomic comments on the validity of the *R. arvalis* subspecies. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 2008 b, Suppl. 13, pp. 95–112.

Litvinchuk S. N., Crottini A., Federici S., De Pous P., Donaire D., Andreone F., Kalezić M. L., Džukić G., Lada G. A., Borkin L. J., Rosanov J. M. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura: Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact. *Organisms Diversity and Evolution*, 2013, vol. 13, iss. 3, pp. 433–451.

Özdemir N., Kultrup B. Intraspecific variation of Turkish green toads, *Bufo* (*Pseudepidalea*) *viridis* Laurenti, 1768, based on 16S ribosomal RNA sequences (Anura: Bufonidae). *Herpetozoa*, 2007, vol. 20, no. 1–2, pp. 3–10.

Özdemir N., Gül S., Poyarkov N. A., Kutrup B., Tosunoğlu M., Doglio S. Molecular systematics and phylogeography of *Bufo* *variabilis* (syn. *Pseudepidalea variabilis* Pallas, 1769) in Turkey. *Turkish J. of Zoology*, 2014, vol. 38, no. 4, pp. 412–420.

Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsbayeva T., Eremchenko V., Macey J. R., Papenfuss T. J., Wake D. B. Evolution of mitochondrial relationships and

biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* sub-group) with insights in their genome plasticity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, vol. 41, iss. 2, pp. 663–689.

Stöck M., Roth P., Podloucky R., Grossenbacher K. Wechselkröten unter Berücksichtigung von *Bufo viridis* Laurenti, 1768; *Bufo variabilis* (Pallas, 1769); *Bufo boulengeri* Lataste, 1879; *Bufo balearicus* Böttger, 1880 und *Bufo siculus* Stöck, Sicilia, Belfiore, Lo Brutto, Lo Valvo und Arculeo. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Bd. 5 (*Froschlurche II*). Wiebelsheim, Aula Verlag, 2008, S. 413–498.

Szymura J. M. Analysis of hybrid zones with *Bombina*. In: R. Harrison, ed. *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. New York, Oxford University Press, 1993, pp. 261–289.

Szymura J. M., Uzzell T., Spolsky C. Mitochondrial DNA variation in the hybridizing fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata*. *Molecular Ecology*, 2000, vol. 9, iss. 7, pp. 891–899.

Yanchukov A., Hofman S., Szymura J. M., Mezhzherin S. V., Morozov-Leonov S. Y., Barton N. H., Nürnberg B. Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in western Ukraine: comparisons across transects and over time. *Evolution*, 2006, vol. 60, no. 3, pp. 583–600.

Cite this article as:

Faizulin A. I., Svinin A. O., Ruchin A. B., Skorinov D. V., Borkin L. J., Rosanov Yu. M., Kuzovenko A. E., Litvinchuk S. N. Distribution and Contact Zone of Two Forms of the Green Toad from the *Bufo* *viridis* Complex (Anura, Amphibia), Differing in Genome Size, in the Volga Region. *Current Studies in Herpetology*, 2018, vol. 18, iss. 1–2, pp. 35–45 (in Russian). DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-35-45.
