УДК 591.9 + 597.6

АМФИБИИ ПАЛЕАРКТИКИ: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Л.Я. Боркин^{1*} и С.Н. Литвинчук²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: Leo.Borkin@zin.ru

²Институт цитологии Российской академии наук, Тихорецкий пр. 4, 194064 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: slitvinchuk@yahoo.com

РЕЗЮМЕ

В статье рассмотрены некоторые общие принципы зоогеографии. Районирование, проводимое на основе распространения разных групп животных, может приводить к получению различающихся схем. Поэтому желательно получение детально проработанного материала по разным группам, что может быть предметом сравнительной зоогеографии. Основой для выделения зоогеографических регионов должен быть анализ распространения самих животных, а не какие-либо внешние факторы. Зоогеографический статус вида должен учитывать не только его современный ареал, но и родственные связи (филогенетическое положение) в рамках более высокого таксона (группы видов, рода). С целью выявления границ Палеарктики детально анализируется распространение амфибий на севере, западе и востоке внетропической Евразии. Особое внимание уделено южной границе Палеарктики на севере Африки, в Передней Азии (Синай, Аравийский полуостров, Иран, Афганистан), в Пакистане, западных Гималаях, а также в Китае и Японии. На выделенной территории обитают 214 видов амфибий из 47 родов, принадлежащих 17 семействам и 2 отрядам. Анализуется состав фауны амфибий Палеарктики в таксономическом и зоогеографическом аспектах, её доля в мировой батрахофауне, степень эндемизма на уровне видов, родов и семейств. Обсуждается степень дифференциации родов (монотипические и другие), а также видов. Приводится описание нового рода жаб, *Strauchophryne* gen. поу., а также полный список видов, родов и семейств амфибий Палеарктики.

Ключевые слова: амфибии, Палеарктика, таксономический состав, *Strauchophryne* gen. nov.

AMPHIBIANS OF THE PALEARCTIC: TAXONOMIC COMPOSITION

L.J. Borkin^{1*} and S.N. Litvinchuk²

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: Leo.Borkin@zin.ru

²Institute of Cytology of the Russian Academy of Sciences, Tihoretsky Pr. 4, 194064 Saint Petersburg Russia; e-mail: slitvinchuk@yahoo.com

ABSTRACT

Some general principles of zoogeography are considered. The regionalization based on various animal groups might result in different zoogeographic schemes. Therefore, it would be quite desirable to accumulate reliable data with various taxonomic groups as a subject of comparative zoogeography. Zoogeographic regionalization should be based on animal distribution itself but not on any other external factors. The identification of realm affinities of species should include both the recent distribution of the species and its phylogenetic position (relationships) within higher taxa (species groups, genus, etc.). The distribution of amphibian species in the north, west (Atlantic archi-

^{*} Автор-корреспондент / Corresponding author

pelagos) and east of temperate Eurasia was analysed in order to identify the borders of the Palearctic Realm. Special attention was paid to the southern limits of the Palearctic in North Africa (Sahara Desert), Middle East (Sinai, Arabian Peninsula, Iran), Afghanistan, Pakistan, western Himalaya, as well as in China and Japan. Outlined territory of the Palearctic harbors 214 amphibian species from 47 genera, 17 families and two orders. The composition of amphibians of the Palearctic is analysed in taxonomic and zoogeographic aspects. The Palearctic share was evaluated in relation to amphibians of the World, endemism level among species, genera, and families was calculated as well. Differentiation of genera (monotypic and other, in terms of species richess and range's size) as well as species was discussed. Attached are the description of a new toad genus, *Strauchophryne* gen. nov., and full list of amphibian species, genera and families of the Palearctic, with designation of realm affinity and endemism for all species.

Key words: amphibians, the Palearctic, taxonomic composition, *Strauchophryne* gen. nov.

ВВЕДЕНИЕ

Палеарктика, как известно, представляет собою один из регионов высокого ранга в системе глобального биогеографического районирования. Основываясь на распространении птиц мира, английский юрист и зоолог Филипп Склэтер (Philip Lutley Sclater, 1829–1913) 16 июня 1857 г., т.е. за два года до выхода книги Чарлза Дарвина «Происхождение видов», первым предложил разделить земную сушу на шесть главных областей. Умеренную часть Старого Света он обозначил как «Палеарктическая область» ("I. Palæarctic Region" или "Regio Palæarctica"). По его мнению, она охватывала «Африку севернее Атласских гор, Европу, Малую Азию, Персию и Азию вообще севернее Гималайского хребта, верхнюю часть Гималайского хребта?, северный Китай, Японию и Алеутские острова»; её приблизительная площадь оценивалась в 14 миллионов квадратных миль (Sclater 1858: 137). Вскоре, в тот же год вышла аналогичная статья английского герпетолога Альберта Гюнтера (Günther 1858), посвящённая раздельному анализу глобального распространения амфибий и рептилий по регионам, выделенным Ф. Склэтером. К сожалению, эта важная работа осталась вне зрения зоогеографов и герпетологов.

С тех пор самостоятельность Палеарктики признаётся многими биогеографами (например, Günther 1858: 376; Wallace 1876a, b; Северцов 1877; Семёнов-Тян-Шанский 1936; Пузанов 1938: 225; Белышев 1960; Старобогатов 1964, 1970; Дарлингтон 1966: 355; Емельянов 1974; Udvardy 1975; Shcherbak 1982; Лопатин 1989: 241; Borkin 1998, 1999: 357; Buckley and Jetz 2007: 1170; Kreft and Jetz 2010: 2047; Munguía et al. 2012: 8; Procheş and Ramdhani 2012: 263; Holt et al. 2013: 75).

Однако с 1930-х годов её стали также включать в состав более широкого региона, включающего Северную Америку и покрывающего, таким образом, всё северное полушарие вне тропиков. Этот регион под названием «Голарктика», Die Holarktis (Reinig 1937) или «Голарктическое царство» фигурирует в работах как ботаников, так и зоологов (например, Гептнер 1936: 452; Берг 1949: 1235; Schmidt 1946; Бобринский и Гладков 1961; de Lattin 1967: 283; Толмачев 1974: 233; Леме 1976: 40; Тахтаджян 1978; Вапатевси and Воşсаіи 1978; Крыжановский 2002).

Первоначально считалось, что районирование следует строить только на основе географического распространения млекопитающих, поскольку этот высший класс позвоночных наиболее хорошо изучен, в том числе в плане систематики. Кроме того, млекопитающие достаточно многочисленны, а их распространение не определяется другими группами организмов, но в то же время зависит от различного рода географических барьеров (горы, пустыни, леса, распределение суши и воды и т.д.). Поэтому анализ распространения млекопитающих по земной суше якобы позволяет выявлять типичные, или стандартные зоологические регионы, которые будут тесно связаны с физической географией. Распространение же других групп, не укладывающееся в картину, полученную на млекопитающих, следует рассматривать как отклонения (Wallace 1876a: 57). Помимо млекопитающих, зоогеография стала базироваться и на распространении птиц, тогда как другие группы считались второстепенными. Тем не менее сам Альфред Уоллес, нарушая своё же утверждение, в своей классической монографии (Wallace 1876a, b) при обсуждении зоогеографических подразделений суши использовал также данные по амфибиям, рептилиям, рыбам, насекомым и моллюскам.

Преобладающее использование двух классов теплокровных позвоночных наблюдалось и в ХХ веке. В зоогеографических руководствах при характеристике регионов суши, если и можно было иногда найти ссылки на амфибий, то обычно последние привлекались как отдельные примеры, ещё более редкие, чем даже пресмыкающиеся (например, Гептнер 1936; Пузанов 1938; Бобринский и Гладков 1961; Лопатин 1989). Это тем более удивительно, так как исторически вторая (после Ф. Склэтера) попытка глобального районирования была выполнена на амфибиях и рептилиях (Günther 1858). Лишь в последние десятилетия распространение амфибий стало анализироваться само по себе, как в глобальном аспекте, так и на уровне крупных зоогеографических регионов, с массовым, подчас тотальным учётом видов, нередко вместе с другими классами позвоночных (Дарлингтон 1966; Savage 1973; Shcherbak 1982; Duellman and Trueb 1986; Милнер 1988; Borkin 1998; Duellman 1999; Buckley and Jetz 2007, 2008; Fritz and Rahbek 2012; Munguía et al. 2012; Proches and Ramdhani 2012; Holt et al. 2013).

Уже давно стало понятно, что географическое распространение разных крупных групп животных (например, уровня класса), несмотря на общие черты, явно имеет и свои особенности (например, Günther 1858: 376, 389, 390). Правда, это не мешало ряду зоогеографов (териологов и орнитологов) долгое время придерживаться, на наш взгляд, устаревшего мнения Альфреда Уоллеса, приведённого выше. «Если исходить из видового состава фауны, <...> то можно, основываясь главным образом на распространении млекопитающих и птиц, получить области, пригодные в общем и для пресноводных рыб, и для многих групп насекомых и моллюсков» (Бобринский и Гладков 1961: 65). В противовес этому зоогеограф-энтомолог Б.Ф. Белышев (1985: 33) полагал, что схема, построенная на анализе распространения стрекоз, а не позвоночных, «ближе к тому истинному, что в итоге будет получено» при обобщении схем по различным группам животных.

Между тем районирование по пресноводным и наземным животным приводит к довольно разным результатам (Гептнер 1936; Берг 1949; Вănărescu and Boşcaiu 1978; Старобогатов 1970: 119). Более того, даже в пределах только пресноводной зоогеографии районирование Палеарктики, осуществлённое по рыбам, стрекозам и моллюскам,

даёт весьма заметные расхождения (Старобогатов 1964). С другой стороны, среди насекомых водные и амфибиотические группы распространены иначе, чем сухопутные, и для них предложены различные зоогеографические схемы (Крыжановский 2002: 15). В целом географическое распространение насекомых заметно более сходно с распространением цветковых растений, чем птиц или млекопитающих, на которых было основано классическое районирование (там же: 7). Заметим, что границы и структура Палеарктики, обозначенные по флоре и по фауне амфибий, весьма различны (см. Borkin 1999: figs 6:7 and 6:8).

Таким образом, поскольку каждая группа животных имеет свои особенности распространения, то использование разных групп может приводить к несовпадающим результатам при анализе фауны даже одного и того же региона. Например, при районировании Европы по фауне рептилий (ящериц) и по фауне амфибий получаются весьма разные картины (сравни: Ramírez et al. 1992 и Real et al. 1992). Различающиеся схемы возникли и при раздельном анализе распространения амфибий и рептилий бывшего СССР, хотя авторы и пытались подчеркнуть их принципиальное сходство (Равкин и др. 2010а: 777). Поэтому мы рекомендуем проводить зоогеографический анализ данных, по крайней мере, на первом этапе отдельно по фауне амфибий и по фауне рептилий, не смешивания их, как это делали раньше (Shcherbak 1982; Равкин и др. 2010б). В качестве примера приведём сведения по районированию бывшего СССР, полученные по единой методике, но раздельно для амфибий (Bobrov 1996) и рептилий (Бобров и Алещенко 2001; Bobrov and Aleshchenko 2001), что заметно повышает значимость полученных данных в плане их возможного сравнения. Хочется подчеркнуть, что уже в первой работе по зоогеографии амфибий и рептилий (Günther 1858) эти группы анализировались раздельно и были отмечены особенности каждой из них. Однако потом этим стали почему-то пренебрегать.

Мы живём в эпоху пристального внимания к проблеме биологического разнообразия на глобальном и региональном уровнях. Поэтому детальное изучение распространения максимально возможного количества различных групп животных является насущным требованием времени. Оно важно не только для понимания эволюции самих этих групп, но и в более общем

теоретическом контексте, а также в практическом плане. К суммированию данных, полученных при изучении самых разных групп животных, призывал Б.Ф. Белышев (1960: 94). Сопоставление закономерностей и особенностей распространения этих различных групп исключительно важно для выявления общих принципов эволюции фаун (Старобогатов 1970: 119).

Фактически это задача особого направления в науке, которое может быть названо сравнительной зоогеографией. Создание отдельных схем для разных групп животных считал «в значительной мере оправданным» В.Г. Гептнер (1936: 429). Интересным примером такого рода может служить монография американского энтомолога (!) Филиппа Дарлингтона (1968), сопоставившего глобальное распространение разных классов позвоночных животных (от рыб до млекопитающих). Кроссанализ недавно был использован для наземных позвоночных мира (Procheş and Ramdhani 2012), а также для амфибий и рептилий бывшего СССР (Равкин и др. 2010а).

Задачи зоогеографии как самостоятельной науки вытекают из неоднородного распределения животных по земной поверхности. Выявление структуры этой неоднородности, т.е. районирование, возможно на разной основе. В принципе выделяются два главных подхода, учитывающих распределение таксонов (виды, роды, семейства и т.д.) или природные эколого-географические условия (зональность, экорегионы, биомы и т.д.), хотя в пределах каждого из них также можно вычленить различные варианты. Соответственно этому развиваются и различные направления зоогеографического районирования и анализа (см. Кучерук 1972; Чернов 1975). Классическим следует считать фаунистический подход (Sclater 1858; Wallace 1876a, b и многие другие).

Так называемый экологический подход в зоогеографии, включая районирование, строится на выделении различных природных (климатических, ботанических) зон или экорегионов разного уровня. В ряде работ, признающих только географию экосистем (биоценозов), предлагается совершенно особое зональное или биомное районирование (например, Второв и Дроздов 1974; Мордкович 2005; Crisp et al. 2009). Однако некоторые авторы вписывают выделяемые ими широтные зоны или биомы в схемы классического районирования (Бобринский и Гладков 1961; Udvardy 1975; Olson

et al. 2001: fig. 1). Своими корнями экологическое направление уходит к работам Н.А. Северцова (1827–1885) и Карла Мёбиуса (1825–1908). Первый из них ввёл забытое ныне понятие «мелких местных», или «элементарных фаун» (Северцов 1855: 50 и 51), а также разработал широтную зональную структуру Палеарктики, преимущественно на основе растительности (Северцов 1877). Второй же, будучи творцом понятия «биоценоз», предлагал учитывать сообщества в зоогеографии (Möbius 1891).

В.В. Кучерук (1979) выделил четыре основные группы подходов к зоогеографическому районированию.

- 1. Физиономично-описательное выделение зоогеографических группировок, которое продолжает традиции классического районирования, но носит ярко выраженный субъективный характер.
- 2. Сопоставление видовых ареалов с их группировкой по сходству очертаний и выявление мест концентрации или сгущения границ ареалов (типы фаун, фаунистические комплексы, центры распространения и т.д.).
- 3. Районирование по результатам сравнения состава фауны предварительно выделенных на карте ячеек с использованием компьютерных методов оценок их сходства с помощью различных индексов и построения затем дихотомических дендрограмм. Этот метод, по мнению В.В. Кучерука, наиболее перспективен.
- 4. Районирование на основе анализа карт животного населения.

Зоологи, включая герпетологов, занимающиеся зоогеографическим районированием, используют различные методы, в том числе комбинируя перечисленные выше методы. Так, Н.Н. Щербак (Shcherbak 1982), предложив своё деление Палеарктики на основе анализа герпетофауны, действовал в соответствии с 1-м подходом, уделяя особое внимание «экологическому принципу», основанному на приоритете зональных регионов.

В европейских сводках по биогеографии часто используют 2-й метод, при котором выделяют так называемые фаунистические элементы, т.е. группировки видов со сходными ареалами (de Lattin 1967; Вănărescu and Воşсаіи 1978). Этот метод был очень популярен среди советских зоогеографов и герпетологов и обычно применялся в региональных эколого-фаунистических работах по герпетофауне.

А.А. Варшавский с соавторами (1993: 103) при анализе фауны грызунов Египта и Судана использовали детальную природную карту и для каждого зонального типа ландшафта на ней определяли список видов. Списки затем сравнивали с помощью коэффициента Жаккара с последующим кластерным анализом. Полученная дендрограмма фаун служила основой для районирования. Кроме того, на базе сетки в 1° × 1° оценивалось видовое разнообразие и другие параметры.

В.В. Бобров выделял на территории бывшего СССР так называемые «первичные выделы» (= primary areas), сопоставляя на карте границы распространения родов или семейств амфибий или рептилий. Далее для каждого участка составлялся список фауны, а их сходство оценивалось с помощью компьютера методом кластерного анализа с использованием коэффициента Жаккара (Bobrov 1996; Бобров и Алещенко 2001; Bobrov and Aleshchenko 2001). Ю.С. Равкин с соавторами (2010а: 773; 2010б: 89) разбили территорию бывшего СССР на 245 участков по карте растительности так, чтобы каждый из них занимал территорию природной подзоны протяженностью по долготе в 10°. Такая обработка данных более соответствует третьему из подходов, выделенных В.В. Кучеруком (1979).

Если первые три направления связаны с анализом фаун, то последнее 4-е вместо фаун предлагает использовать группировки животного населения (Чельцов-Бебутов 1975). Раньше термины «фауна» и «животное население» нередко употреблялись как синонимы. Строго различать их стали лишь после появления статьи А.Н. Формозова (1951) о так называемом «количественном» методе¹ в зоогеографии наземных позвоночных. Раздел зоогеографии, изучающий животное население, было предложено называть «геозоологией» (Формозов 1951: 65; Лопатин 1989: 8). В отечественной герпетологии в этом направлении в течение многих лет продуктивно работает Ю.С. Равкин с соавторами (например, Равкин и Лукьянова 1976; Равкин и др. 2005, 2008).

Сравнение результатов зоогеографического районирования по фауне, структуре ареалов и населению на примере Алтая было сделано

Н.В. Тупиковой (1982), которая в качестве объекта взяла мелких млекопитающих. Полученные ею на основе разных характеристик итоговые данные не противоречили друг другу. Хотя А.Н. Формозов (1951: 65) и призывал «создать и развивать» геозоологию «ускоренным темпом», однако пока районирование на основе карт животного населения производится лишь на уровне отдельных регионов разной величины и не получило столь широкой поддержки среди зоогеографов, как более традиционный фаунистический подход. Это контрастирует с широким развитием географии растительности, тесно связанной с изучением растительных сообществ.

Следует также отметить, что надёжных данных по структуре населения амфибий и рептилий в разных регионах не так уж и много. Это, несомненно, сильно сковывает возможности применения данного подхода в целях широкого зоогеографического районирования и, например, нереально в настоящее время в масштабе всей Палеарктики. Методы полевого учёта животных, используемые разными авторами, также не стандартизированы, а полученные результаты не всегда могут быть сравнимы.

В данной статье мы анализируем таксономический состав амфибий Палеарктической области, что соответствует задачам классического направления. Данная статья развивает наши представления о «Палеарктике амфибий», представленные ранее (Боркин 1998; Borkin 1998, 1999; Боркин и Литвинчук 2012).

Следует отметить, что при демаркации границ какого-либо фаунистического региона можно использовать два принципиально разных подхода. При первом из них границы задаются внешними факторами, которые могут быть как искусственными, так и естественными. В качестве примера первых можно привести анализ фауны земноводных «Северной Евразии», поскольку в качестве контура региона взяты административные границы бывшего СССР (Воbrov 1996; Равкин и др. 2010а, 2010б). С другой стороны, фауна земноводных Сахалина расположена в естественных границах, связанных с очертанием этого острова.

¹Это название довольно неудачно, так как им А.Н. Формозов (1951: 64–65) обозначал методы количественного учёта животных. Количественный метод обработки данных активно развивается и в рамках фаунистического подхода (кластерный анализ и т.д.).

Нередко исследователи заранее определяют границы региона, исходя из рельефа, климата, растительности и т.д. Например, «естественная» южная граница Палеарктики, по А.Н. Северцову (1877: 135), совпадает с «пределом тропических дождей». Предложенные им подразделения самой Палеарктики были основаны на физикогеографическом делении «<...> нашего материка, преимущественно по растительности, доставляющей зверям и птицам пищу и убежище». По предварительно намеченным географическим регионам довольно разного типа был проведён зоогеографический анализ герпетофауны СССР (Терентьев и Чернов 1949: 44). Предварительное разделение территории на зоны, подзоны и провинции или участки природно-географического или геоботанического характера применил Ю.С. Равкин с соавторами (Равкин и др. 2010а: 89, 2010б: 773). Такой внешний подход в применении к герпетофауне был назван герпетологическим описанием территории (Borkin 1999: 330; Боркин и Литвинчук 2012: 42).

При другом подходе демаркация региона осуществляется на основе анализа распространения самих животных, т.е. в расчёт берутся ареалы видов и их комплексов. Это — собственно зоогеография (герпетогеография). Следует заметить, что при этом вовсе не исключается рассмотрение исторических и экологических (ландшафтных) особенностей территории после оконтуривания региона. Таким образом, первый из подходов делает упор на территорию, а второй — на животных. Разница между ними заключается также в том, что зоогеография как наука изучает не территорию, а фауну.

Это различие не раз подчёркивалось отечественными зоологами (Штегман 1938). Говоря о принципах зоогеографического районирования, В.Г. Гептнер (1936: 429) указывал, что «Первый и основной принцип заключается в том, что всякое зоогеографическое районирование и притом любого масштаба, т.е. выделение как областей, так и участков, должно исходить из зоогеографического материала — из животного и ареала. Ни очертания суши и чисто географические подразделения ее, ни ландшафты и почвенные или ботанические области и т.п. не могут служить основой». С этим соглашались и ботаники (Тахтаджян 1978: 23–24).

МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И РАЙОНЫ РАБОТ

Данная статья относится к описательной зоогеографии. Её авторы придерживаются классического подхода в сочетании с анализом ареалов видов, а также компьютерной обработкой данных с помощью индексов сходства (в данной статье не приводятся). Важной особенностью работы является рассмотрение ареалов всех видов амфибий региона, а не выборочный учёт массовых, характерных или эндемичных форм, как это часто делают.

Определение границ Палеарктики осуществлялось нами на основе анализа ареалов видов и выявления зоны географического замещения палеарктических видов иными (афротропическими или ориентальными). Детальный анализ распространения видов с учётом их зоогеографической принадлежности проводился в предполагаемой зоне перехода (границы). Например, на основе имеющейся информации любому зоологу ясно, что вряд ли смена палеарктических амфибий афротропическими проходит по краю Карпатских гор в Европе. Однако выявление такой замены, например, в пустыне Сахара должно быть предметом специального изучения, поскольку южнее её явно расположена фауна тропической Африки.

При отнесении того или иного вида к палеарктической или иной фауне учитывалось не только его географическое распространение (ареал и его структура), но и родственные связи, т.е. зоогеографический характер филогенетической линии (группа видов, подрод, род и выше), к которой он принадлежит (Боркин и Литвинчук 2012: 43). Полезно также принимать во внимание биотопическую (ландшафтную) приуроченность видов. Близкого подхода придерживаются и другие авторы (например, Hoffmann 2001: 122–123).

Таким образом, исходя из вышесказанного, мы считаем палеарктическими следующие виды:

- a) если они принадлежат к (суб)эндемичным группам умеренной Евразии (подроды, роды, семейства), например, Salamandrella Dybowski, 1870, Salamandra Garsault, 1764 или Triturus Rafinesque, 1815 среди хвостатых и Alytes Wagler, 1830, Discoglossus Otth, 1837, Pelobates Wagler, 1830 или Pelodytes Bonaparte, 1838 среди бесхвостых амфибий;
- б) если они являются членами характерных для умеренной Евразии групп (подродов, родов),

широко распространённых преимущественно в этом регионе. Такими можно, например, считать многочисленных бурых лягушек рода Rana sensu stricto (= бывшая группа Rana temporaria), обитающих от Британских островов на западе до Японии на востоке. Зелёные лягушки рода Pelophylax Fitzinger, 1843 (= бывшая группа Rana esculenta) также представлена многими видами и на западе, и на востоке Палеарктики. Некоторые виды таких групп могут проникать в соседние зоогеографические области. Например, упомянутые бурые и зелёные лягушки, а также серые жабы достигают южного Китая и даже далее, где доминирует ориентальная (= индо-малайская) фауна.

С другой стороны, дальневосточная бычья лягушка, Kaloula borealis (Barbour, 1908), большей частью обитающая в пределах Палеарктики, или японский веслоног, Rhacophorus arboreus (Okada et Kawano, 1924), эндемик Японии (!), тем не менее должны считаться представителями ориентальной фауны, так как их роды (и семейства Microhylidae Günther, 1858 и Rhacophoridae Hoffman, 1932 соответственно) весьма характерны именно для неё. Проникновение, иногда глубокое, представителей одной фауны на территорию другой было убедительно продемонстрировано на примере птиц Б.К. Штегманом (1938, см. его цветную карту) и без ссылки на него И.И. Пузановым (1938: 165).

Сочетание расположения ареалов и филогенетической (зоогеографической) привязанности видов с учётом их ландшафтной приуроченности позволяет выявлять зоны перехода от одной фауны к другой. Механическое перемешивание видов из разных групп, подчас эволюционно довольно далёких, без понимания их специфики, может приводить к представлению об отсутствии реальных фаунистических зон в природе и границ (зон перехода) между ними, поскольку везде гделибо проходит чья-нибудь граница ареала. Теоретически, если бы виды были распространены по отношению друг к другу случайным образом, то их распределение по земной поверхности было бы достаточно гомогенным и, вероятно, определялось бы только факторами среды (см. Hoffmann 2001: 123). Однако в рамках эволюционно (и таксономически) очерченных групп (например, групп видов, подродов, родов) наблюдается некоторая специфика, которая обособляет их от других таких групп и определяет особенности их распространения, обусловлённые как историей группы (филогеографией), так и экологическими требованиями. Например, представители группы серых жаб (*Bufo* sensu stricto) вряд ли будут обитать в пустынях, а зелёных жаб (*Bufotes* Rafinesque, 1815) в глубине леса, хотя могут быть встречены на открытых стациях.

В области систематики мы использовали многочисленные публикации (работы до 1998 см. Вогкіп 1999), а также ежегодно обновляемую электронную базу данных по мировой фауне амфибий (Frost 2013). Для надвидовых таксонов ранга рода и семейства мы принимаем ревизию Д. Фроста с соавторами (Frost et al. 2006) с дополнениями (Dubois et al. 2005; Plötner et al. 2007; Blackburn and Wake 2011; Pyron and Wiens 2011).

Кроме того, учтены таксономические изменения в семействах Hynobiidae Cope, 1859 (Кузьмин и др. 2008; Малярчук и др. 2010; Поярков 2010; Poyarkov et al. 2012), Plethodontidae Gray, 1850 (Min et al. 2005) и Salamandridae Goldfuss, 1820 (Dubois and Raffaëlli 2009). Полезна также общая сводка по хвостатым амфибиям мира (Raffaëlli 2007).

Для понимания таксономии бесхвостых амфибий Палеарктики важны работы последнего десятилетия, связанные с семействами Bufonidae Gray, 1825 (Fu et al. 2005; Igawa et al. 2006; Stöck et al. 2006; Pramuk et al. 2008; Dubois and Bour 2010; Garcia-Porta et al. 2012; Beukema et al. 2013), Discoglossidae Günther, 1858 sensu lato (Fromhage et al. 2004; Zangari et al. 2006; Clarke 2007; Gonçalves et al. 2007; Biton et al. 2013), Hylidae Rafinesque, 1815 (Smith et al. 2005; Gvoždík et al. 2010; Stöck et al. 2012) и Ranidae Rafinesque, 1814 (Chen et al. 2005; Jiang and Zhou 2005; Scott 2005; Che et al. 2007; Wiens et al. 2009), а также с надсемейством Pelobatoidea Stannius, 1856 (García-París et al. 2003; Veith et al. 2006). Надо заметить, что результаты разных статей нередко противоречат друг другу.

Мы сами, применяя разные методы (морфология, цитогенетика, молекулярные признаки), изучали таксономию многих групп амфибий Палеарктики, как хвостатых (Литвинчук и Боркин 2009; Скоринов и др. 2011), так и бесхвостых (Боркин и др. 2001; Халтурин и др. 2003; Литвинчук и др. 2008; Litvinchuk et al. 2008). В таких случаях мы опирались на свои собственные данные.

Региональные сводки по фауне амфибий приведены в соответствующих разделах данной статьи.

В принимаемых нами границах (см. ниже) Палеарктика охватывает территорию более 70 стран. Нам удалось посетить и в разной степени детальности обследовать многие из них. В первую очередь, это — различные районы России и республик бывшего Советского Союза, Монголия, Китай, Индия (северо-запад), Сеута (испанская Африка), Тунис, Египет, Израиль, Йемен (юг), Турция, а также ряд стран Европы.

К сожалению, южная граница Палеарктики на большом своём протяжении от запада Северной Африки до Пакистана во многих случаях проходит по зоне «стабильной нестабильности», где проводить полевые исследования довольно опасно. Для этих территорий мы использовали литературные и музейные данные.

При оценке видового статуса амфибий мы придерживались в целом так называемой концепции эволюционного вида. В случаях симпатрии хорошо работает также концепция биологического вида, но с учётом новых взглядов на гибридизацию видов в природе (Боркин и др. 2004; Боркин и Литвинчук 2008, 2010, 2013; см. также Frost and Hillis 1990; Vences and Wake 2007). В рамках так называемой унифицированной концепции вида последний признается как самостоятельная эволюирующая метапопуляционная линия. Необходимо различать проблему определения вида (как концепции) и проблему определения его границ; последняя имеет операциональный характер (de Queiroz 2007).

Специфика Amphiba как класса позвоночных

Современные земноводные, как говорит уже само их научное название, являются обитателями как водных, так и наземных экосистем. Это накладывает на них определённый отпечаток в плане зоогеографических особенностей, на что указывал ещё Альберт Гюнтер (Günther 1858: 374). Перечислим наиболее важные черты.

- 1. Первый класс наземных позвоночных, возникший, по-видимому, около 400 млн. лет назад; достоверно известны с позднего девона, т.е. порядка 385 млн. лет назад (Черепанов и Иванов 2007: 165).
- 2. Большие различия в размерах у современных амфибий с размахом в 155 раз: от 9.8 мм у бразильской двупалой жабы, *Psyllophryne didactyla* Izeckson, 1971, семейство Brachycephalidae Günther, 1858 до 1520 мм у китайской исполин-

ской саламандры, *Andrias davidianus* (Blanchard, 1871), достигающей в весе более 40 кг, семейство Cryptobranchidae Fitzinger, 1826 (см. Duellman and Trueb 1986: 264).

- 3. Всесветное распространение, кроме полярных областей и океанических островов (древние вымершие амфибии найдены в Антарктиде).
- 4. Обитание в разных климатических зонах от тропиков до южной тундры.
- 5. В горах достигают высоты 5000 м в Андах, Южная Америка (Duellman 1979: 457) с максимумом в 5238 м в Азии, хребет Каракорум, Пакистан (Khan 1997).
- 6. Зависимость от пресной воды в онтогенезе, хотя преимущественно в тропиках есть виды с прямым развитием.
- 7. Эктотермность (= пойкилотермность), т.е. зависимость от температуры внешней среды.
- 8. Разнообразие модусов размножения и развития, включая разные формы заботы о потомстве: 7 модусов у хвостатых и 32 у бесхвостых амфибий (см. Duellman and Trueb 1986: 22 и 26; Duellman 2007: 2866).
- 9. Экологическая пластичность: водные, околоводные, сухопутные, а также роющие, наземные, древесные и даже парашютирующие формы.
 - 10. Низкая способность к расселению:
- a) в процессе миграций взрослых или дисперсии сеголеток далеко не перемещаются, до 15 км (Tunner 1992: 451).
- б) отсутствие пресной воды или солёная морская вода обычно являются преградой для расселения, хотя получены молекулярные доказательства о возможности расселения бесхвостых амфибий на вулканические острова через море (Vences et al. 2003, 2004).
- 11. Экстразональность, связанная с развитием в водоёмах, хотя известны виды, не нуждающиеся в водоёмах (древесные и другие формы).
- 12. Долгая история эволюционного развития (некоторые современные группы известны с юрского периода).
- 13. Относительно медленные темпы видообразования (многие современные виды известны с плиоцена, а роды – с миоцена и даже олигоцена).
- 14. Многообразие модусов видообразования, включая разные варианты клонального наследования и полиплоидию (до 12n); в этом отношении больше напоминают рыб, нежели высших позвоночных.

15. Таксономическое разнообразие: число описанных видов уже превышает 7200 (AmphibiaWeb 2013); благодаря интенсивному изучению число видов амфибий за последние 20 лет увеличилось в 1.6 раз (см. Duellman and Adler 2007: table 1), что значительно больше числа известных видов млекопитающих (5750).

16. Зоогеографически ведут себя как наземные, а не пресноводные организмы.

Границы Палеарктики

Север. Здесь граница Палеарктики определяется естественными пределами распространения амфибий, которые достигают Субарктики, проникая в южную часть тундры. Самая северная находка амфибий в Евразии (и в мире) принадлежит сибирскому углозубу, Salamandrella keyserlingii (Dybowski, 1870), который был найден в Якутии на 72° с.ш. (пос. Саскылах, р. Анабар). Это - самое северное местонахождение для наземных пойкилотермных позвоночных вообще (Боркин и Орлов 1977: 46; Боркин и др. 1984: 93). В Чаунской низменности популяции углозубов обнаружены на побережье Ледовитого океана, где они обычны в приморских тундрах (Докучаев и др. 1984: 110). За Полярный круг в Субарктику заходят также три вида бурых лягушек: сибирская, Rana amurensis Boulenger, 1886, остромордая, Rana arvalis Nilsson, 1842 и травяная, Rana temporaria Linnaeus, 1758 (Шварц и Ищенко 1971; Боркин и др. 1984; Кузьмин 2012). В Европе амфибии в лице Rana temporaria достигают почти самой северной точки (Grossenbacher 1997: 158).

Атлантика. На западе границы Палеарктики совпадают с границей континентальной суши, а также прилегающих Британских островов. Сложнее ситуация с более отдалёнными островами. В Исландии и на Фарерских островах амфибий, как и рептилий, как известно, нет. Однако более южные вулканические острова Северной Атлантики, объединяемые под названием Макаронезия, часто относят в качестве особого подразделения к Палеарктике (или Голарктике) как зоологами, так и ботаниками (Емельянов 1974: 512; Udvardy 1975: 21; Тахтаджян 1978: 96; Крыжановский 2002: 123). По другому мнению, эти острова Атлантики, включая острова Зелёного Мыса, - часть Средиземноморской подобласти Палеарктической области (Wallace 1876a: 206—215; Пузанов 1938: 229). Среди герпетологов Н.Н. Щербак (Shcherbak 1982: 234) включал Канарский округ в состав Средиземноморской провинции, а герпетофауну островов Зелёного Мыса считал переходной.

На Азорских островах, находящихся в 1400-1900 км от материка Европы, в настоящее время обитает 2 вида амфибий (Malkmus 1995: 78 и 102): тритон Лауренти. Triturus carnifex (Laurenti, 1768), который был завезён туда в 1922 г., и пиренейская лягушка, Pelophylax perezi (Seoane, 1885). Последний вид и квакша, Hyla meridionalis Boettger, 1874 встречаются на острове Мадейра (см. Malkmus 1995: 98 и 102), который ближе к марокканскому побережью Африки (около 730 км), чем к Европе (900 км). Морфометрически и биохимически было показано (Balletto et al. 1990), что островные лягушки относятся именно к пиренейскому, а не к сахарскому виду Pelophylax saharicus (Boulenger, 1913). Эти авторы даже предположили, что зелёные лягушки Азорского архипелага и Мадейры, возможно, происходят от одного источника естественной (!) колонизации, которая могла быть около 400 тысяч лет назад, и что на Азоры они попали через Мадейру. На небольших португальских островах Селваженш (The Selvages Archipelago) к юго-востоку от Мадейры примерно на 30° с.ш. амфибий нет вообще. На Канарских островах, лежащих примерно в 100 км к западу от южного побережья Марокко, живут Hyla meridionalis (описана с острова Тенерифе) и Pelophylax perezi. Оба вида были туда интродуцированы (Klemmer 1976; Recuero et al. 2007: 1214). Наконец, на островах Зелёного Мыса на самом юге Макаронезии, в 500 км от Сенегала известен только один вид амфибий: это – вселённая туда тропическая африканская жаба Bufo regularis Reuss, 1833 (Joger 1993).

Таким образом, даже если считать, что какието популяции амфибий могут быть туземными, а не завезёнными, то и тогда вряд ли следует придавать Макаронезии какой-либо специальный зоогеографический статус, как справедливо отметил Конрад Клеммер (Klemmer 1976: 452—453). По формальным признакам атлантические архипелаги Азоры, Мадейра и Канары могут быть включены в Палеарктическую область. Если же учитывать только естественные ареалы амфибий (без интродукции), тогда их следует исключить из Палеарктики (Рис. 1).

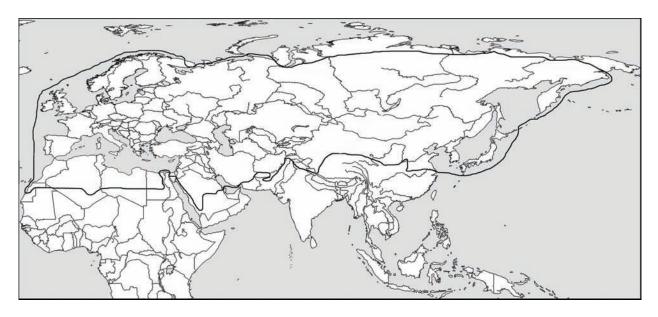


Рис. 1. Предлагаемые границы Палеарктики, основанные на распространении амфибий.

Fig. 1. Presumed limits of the Palearctic Realm based on the distribution of amphibinans.

Северная Африка: страны Магриба и Сахара.

Фауна амфибий Северной Африки была проанализирована нами ранее (Borkin 1999: 333–337). Однако с тех пор произошли заметные изменения в систематике на уровне видов, родов и даже семейств. Получено также много новых сведений по распространению видов (Carranza and Wade 2004; Martínez-Solano 2004; Padial and De La Riva 2004; Zangari et al. 2006; Harris et al. 2008; Ibrahim 2008; Brunet et al. 2009; Sicilia et al. 2009; Ben Hassine and Nouira 2012; Beukema et al. 2013; Bogaerts et al. 2013 и другие).

Всего в указанном регионе известны 24 вида, из них 4 — из отряда хвостатых и 20 — из отряда бесхвостых амфибий; 11 видов, или 46% — эндемики (Табл. 1). Географически различают две зоны: относительно узкую средиземноморскую, которая тянется преимущественно вдоль побережья, и Сахару, величайшую пустыню мира, которая, занимая около 9.1 млн. км² (почти треть Африки), по размеру примерно равна США или Австралии.

Имеются разные представления о границах Сахары в зависимости от степени выпадающих осадков. Большинство биологов предпочитают для оконтуривания пустыни изогиету в 100 мм, т.е. 100 мм осадков за год (Смит 1990: 27; Ламберт 1990: 238; Borkin 1999), другие — 150 мм (Le Berre 1989), третьи — 200 мм. Все они используются в

обзорах фауны. Хотя различия в размерах площади пустыни не очень велики, они всё же сказываются на списках фауны, поскольку границы распространения ряда видов амфибий коррелируют с количеством осадков. На юге пустыня через промежуточную зону Сахеля переходит в саванну.

В средиземноморской зоне число видов амфибий (18) выше, чем в Сахаре (13), и таксономический состав их весьма различен. Большинство видов (10) привязано к горным районам Марокко, Алжира и Туниса, из них 11 не заходят в пустыню; многие являются эндемиками (Табл. 1). Из хвостатых — это роды Pleurodeles Michahelles, 1830 и Salamandra, из бесхвостых Alytes, Discoglossus, Pelobates, серые жабы (Bufo Garsault, 1764) и Hyla Laurenti, 1768. Таким образом, в целом это — сугубо палеарктическая фауна.

Единственным и очень любопытным исключением является мавританская жаба, Amietophrynus mauritanicus (Schlegel, 1841), ранее известная как Bufo mauritanicus и широко распространённая в странах Магриба. Например, в 2005 г. мы находили её на севере Туниса. Ранее считалось, что эта жаба встречается также и на самом юге Сахары в Мали и Нигере (например, Schleich et al. 1996: 122–123). Однако в настоящее время утвердилось мнение, что на самом деле произошла путаница с Amietophrynus xeros Tandy, Tandy, Keith et Duff

Таблица 1. Распространение амфибий Северной Африке по странам, а также в Средиземноморской зоне (СЗ) и пустыне Сахара (Са). Звёздочкой (*) отмечены эндемики региона. *Сокращения*: ЗСА – Западная Сахара, Мар – Марокко, Ал – Алжир, Ту – Тунис, Ли – Ливия, Ег – Египет, Мав – Мавритания, Мал – Мали, Ни – Нигер, Су – Судан, ФС – фаунистический статус вида, П – палеарктический, А – Афротропический и О – ориентальный. *Источники*: Borkin (1999: 334 с прежней литературой), Padial and De La Riva (2004), Baha El Din (2005), Harris et al. (2008), Ibrahim (2008, 2011), Sicilia et al. (2009), Ben Hassine and Nouira (2012), Beukema et al. (2013), Bogaerts et al. (2013), наши данные.

Table 1. Distribution of amphibians across countries in the Mediterranean (C3) and Saharan (Ca) zones of North Africa. Asterisks denote species endemic to the region. Abbreviations: 3CA – Western Sahara, Map – Morocco, Aπ – Algeria, Ty – Tunisia, Ли – Libya, Er – Egypt, Mab – Mauritania, Maπ – Mali, Hu – Niger, Cy – Sudan, ΦC – realm affinity of species: Π – Palearctic, A – Afrotropical и O – Oriental. Sources: Borkin (1999: 334, with a list of previous references), Padial and De La Riva (2004), Baha El Din (2005), Harris et al. (2008), Ibrahim (2008, 2011), Sicilia et al. (2009), Ben Hassine and Nouira (2012), Beukema et al. (2013), Bogaerts et al (2013), our data.

Таксон / Тахоп	3Ca	Map	Ал	Ту	Ли	Ег	Мав	Мал	Ни	Чад	Су	СЗ	Ca	ФС
Salamandridae														
Pleurodeles nebulosus*	_	_	+	+	_	_	_	_	_	_	_	+	_	П
Pleurodeles poireti*	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_	+	_	П
Pleurodeles waltl	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	+	_	П
Salamandra algira*	_	+	+	_	_	_	_	_	_	_	_	+	_	П
Итого/Total: CAUDATA	0	2	3	1	0	0	0	0	0	0	0	4	0	4
Alytidae														
Alytes maurus*	_	+	-	-	_	-	_	_	_	_	-	+	_	П
Colodactylidae														
Discoglossus pictus	_	+	+	+	_	_	_	_	_	_	_	+	_	П
Discoglossus scovazzii*	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	+	_	П
Bufonidae														
Amietophrynus kassasii*	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	+	_	A
Amietophrynus mauritanicus*	+	+	+	+	_	_	_	_	_	_	_	+	+	A
Amietophrynus regularis	_	_	_	_	_	+	-	+	+	+	+	_	+	A
Amietophrynus xeros	+	_	+	_	+	_	+	+	+	+	+	_	+	A
Barbarophryne brongersmai*1	+	+	_	_	_	_	-	-	_	_	_	+	_	П
Bufo spinosus	_	+	+	+	_	_	_	_	_	_	_	+	_	П
Bufotes boulengeri*	+	+	+	+	+	+	_	_	_	_	_	+	+	П
Duttaphrynus dodsoni	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	+	_	+	О
"Bufo" pentoni	_	_	_	_	_	_	+?	+	+	_	+	_	+	A
Hylidae														
Hyla meridionalis	_	+	+	+	_	_	_	_	_	_	_	+	_	П
Pelobatidae														
Pelobates varaldii*	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	+	_	П
Pipidae														
Xenopus muelleri	_	_	_	_	_	_		_	_	+	+	_	+	A

Таблица 1. (Продолжение) **Table 1.** (Continued)

Таксон / Тахоп	ЗСа	Map	Ал	Ту	Ли	Ег	Мав	Мал	Ни	Чад	Су	СЗ	Ca	ФС
Dicroglossidae														
Hoplobatrachus occipitalis	+	_	+	_	+	_	+	+	+	+	_	_	+	O
Ptychadenidae														
Ptychadena mascariensis	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	+	_	+	A
Ptychadena schillukorum	_	_	_	_	_	+	_	_	-	_	+	-	+	A
Pyxicephalidae														
Tomopterna cryptotis	_	_	_	_	_	_	+	+	+	_	_	_	+	A
Ranidae														
Pelophylax bedriagae	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	+	П
Pelophylax saharicus*	+	+	+	+	+	?	_	_	_	_	_	+	+	П
Итого/Total: ANURA	6	10	8	6	4	7	4	5	5	4	7	11	13	21
Итого/Total: AMPHIBIA	6	12	11	7	4	7	4	5	5	4	7	15	13	25
Палеарктические (%) Palearctic (%)	50	92	73	86	50	29	0	0	0	0	0	87	23	56
Афротропические (%) Afrotropical (%)	33	8	18	14	25	57	75	80	80	75	86	13	62	36
Ориентальные (%) Oriental (%)	17	0	9	0	25	14	25	20	20	25	14	0	15	8

МасКау, 1976.² Если это верно, то в таком случае *Атметоритупиз тамитатисиз* следует считать эндемиком Магриба. Исходя, по-видимому, из ареала, мавританская жаба была признана средиземноморским видом (Schleich et al. 1996: 122). Тем не менее кариологические (Bogart 1972: 188) и молекулярные (Pauly et al. 2004: 2524) данные однозначно относят её к обширной афротропической группе видов, которая была выделена в самостоятельный род *Атметоритупиз* Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing,

Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, et Wheeler, 2006 (см. Frost 2006: 221), что подтверждается последними исследованиями (Harris and Perera 2009: 358; Van Bocxlaer et al. 2009, Fig. 1; Pyron and Wiens 2011: 578; Beukema et al. 2013: 11). Более того, сам этот род попадает в большой кластер родов, характерных для Африки южнее Сахары (Рис. 2).

Следует отметить, что в отличие от средиземноморской зоны в самой Сахаре эндемич-

²В прежней литературе не было единогласия относительно таксономического положения жаб центральной и южной Сахары, относимых сейчас к роду *Amietophrynus*. Так, в последней крупной сводке признавалась реальность находок «*Bufo mauritanicus*» в оазисах Сахары, например, в горах Тассили (Tassili), а также в Мали и Нигере (Schleich et al. 1996: 122–123). Однако находки «*Bufo regularis*» в Алжире, Ливии, Мавритании, Мали и Нигере, а также «*Bufo mauritanicus*» в Мавритании, Мали и Нигере были идентифицированы как *Bufo xeros* (см. Salvador 1996). «*Bufo regularis*» в Ливии (Ghat) и соседних местностях, скорее всего, также являются *Bufo xeros* (см. Schleich et al. 1996: 124), хотя ранее жабы в южной части Алжира и Ливии признавались именно за *Bufo regularis*, а не *Bufo xeros* (см. Tandy et al. 1985).

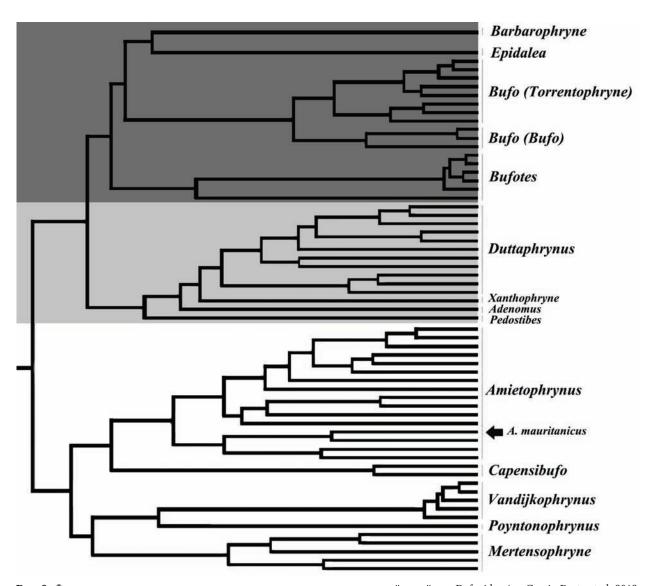


Рис. 2. Филогенетические взаимоотношения среди некоторых представителей семейства Bufonidae (по Garcia-Porta et al. 2012, supplementary material II). Тёмно-серый сектор – виды палеарктического происхождения, светло-серый – ориентального, белый – афротропического.

Fig. 2. Phylogenetic relationships between some members of the family Bufonidae (modified from Garcia-Porta et al. 2012, supplementary material II). Dark sector covers toads with the Palearctic affinity, grey color denotes the Oriental toads, and white one marks Afrotropical toads.

ных видов амфибий нет. В контрасте с севером пустыни на юге Сахары распространены виды только афротропической фауны. Это – жабы рода *Атветорнтупив* и группы "*Bufo" pentoni* неясного таксономического положения (явно не *Bufo* в современном смысле), шпорцевые лягушки рода *Xenopus* Wagler, 1827 (Pipidae Gray, 1825) и лягушки родов *Hoplobatrachus* Peters, 1863, *Ptychadena* Boulenger, 1917 и *Tomopterna* Duméril

et Bibron, 1841, ныне относящиеся к трём разным семействам: Dicroglossidae Anderson, 1871, Ptychadenidae Dubois, 1987 и Pyxicephalidae Bonaparte, 1850 соответственно (ранее были в составе семейства Ranidae sensu lato). Ни одно из них не характерно для Палеарктики.

С зоогеографической точки зрения наиболее любопытна крупная западная лягушка, *Hoplobatrachus occipitalis* (Günther, 1858). Этот вид

широко распространён в тропической Африке от Сенегала до Судана и на юг до Анголы и является эндемиком Афротропического царства. Однако филогенетически он связан с другими видами рода, обитающими в Ориентальном царстве от Индии до южного Китая и Малайского полуострова. Более того, сам род тигровых лягушек, Hoplobatrachus Peters, 1863, как показали молекулярные исследования, наиболее близок именно к ориентальным родам Euphlyctis Fitzinger, 1843 и Nannophrys Günther, 1869, а не к каким-либо афротропическим и иным родам (Kosuch et al. 2001: 402; Frost et al. 2006: 136; Pyron and Wiens 2011: 558). Даже Элизабет Скотт (Scott 2005: 517), на дендрограмме которой Hoplobatrachus occipitalis тяготеет от Euphlyctis к африканским родам Conraua Nieden, 1908, Aubria Boulenger, 1917 и Pyxicephalus Tschudi, 1838, обозначенными ею как «African fanged frogs», всё же включила африканскую западную лягушку в группу «Asian fanged frogs» (азиатские клыкастые лягушки). Таким образом, тигровые лягушки имеют азиатское (ориентальное) происхождение, а Hoplobatrachus occipitalis является их единственным представителем на западе в Африке (Kosuch et al. 2001: 403). С учётом этого мы рассматриваем данный вид как ориентальный.

Переход от палеарктической фауны к афротропической происходит примерно в центральной полосе Сахары, что особенно хорошо видно при анализе списков для стран, заходящих на юг этой великой пустыни. К группам, маркирующим южную границу Палеарктики в Сахаре, относятся зелёные жабы рода Bufotes Rafinesque, 1815 и зелёные лягушки рода *Pelophylax* Fitzinger, 1843, которые доходят на юг примерно до 23° с.ш. Обитая в оазисах жаркой пустыни, лягушки и жабы, по-видимому, указывают на былые водные связи, хотя нельзя исключать и их интродукции. Ввиду его важности этот вопрос требует самого тщательного изучения с помощью молекулярных методов. В пользу первого предположения указывает удивительное совпадение современного распространения зелёных лягушек и зелёных жаб с южным пределом обитания палеарктических видов пресноводных и сухопутных моллюсков в плейстоцене (Рис. 3).

При анализе фауны амфибий Сахары в разных странах следует также учитывать её изменения в недавнем прошлом. Так, известный итальянский зоолог Джузеппе Скортеччи, обследовавший район Гат (Ghat), расположенный на юго-западе Ливии рядом с Алжиром, в 1937 г. отметил там 3 вида: западноафриканскую лягушку, «Dicroglossus occipitalis» (ныне род Hoplobatrachus), «Rana saharica» (ныне род Pelophylax) и жаб, ныне относимых к Amietophrynus xeros. Однако в настоящее время лягушки здесь не найдены, что связывают с большими изменениями среды, произошедшими в этом районе, в частности с высыханием водоёмов. Сообщалось также, что первый из выше указанных видов был интродуцирован для борьбы с комарами. В месте его обитания (Tunin) сейчас живёт жаба Amietophrynus xeros, которая использует для размножения искусственные пруды (Ibrahim 2008: 41).

Существует порядка 12 вариантов демаркации границы между Палеарктикой и Афротропической (= Эфиопской) областью в Сахаре. Например, А. Уоллес (Wallace 1876a, maps) проводил её по северному тропику от Атлантики до побережья Красного моря, с небольшой южной петлёй в центре пустыни, охватывающей нагорье Ахаггар (Аhaggar), что на самом юге Алжира. Всю северную Африку он включал в Средиземноморскую подобласть Палеарктики. В.Г. Гептнер (1936: 443) полагал, что граница нерезка и как в Сахаре, так и в Аравии имеется достаточно широкая переходная зона.

На основании данных по амфибиям эту условную границу между фаунами можно начертить примерно вдоль 25° с.ш. также с выступом к Ахаггару (Borkin 1999: 337, рис. 1 и 3). В этом нагорье в водоёмах и местах жилой застройки обитает зелёная жаба Буланже, *Bufotes boulengeri* (Lataste, 1879), достигающаяся высоты 2500 м. От его склона на 800 миль (около 1290 км) к северу уходит уэд Игхаргхар (Wadi Igharghar),³ подземный водоток которого питает другие оазисы в Алжире (Ламберт 1990: 246; Roberts 1975: 286).

Таким образом, предлагаемая нами граница, рассекая огромную пустыню вдоль почти в её центре, проходит параллельно классической Уоллеса, но сдвинута к северу. Кроме того, на наш взгляд,

 $^{^3}$ Уэд (oued) или вади (wadi) — сухие речные русла или долины, наполняемые водой в период дождей.

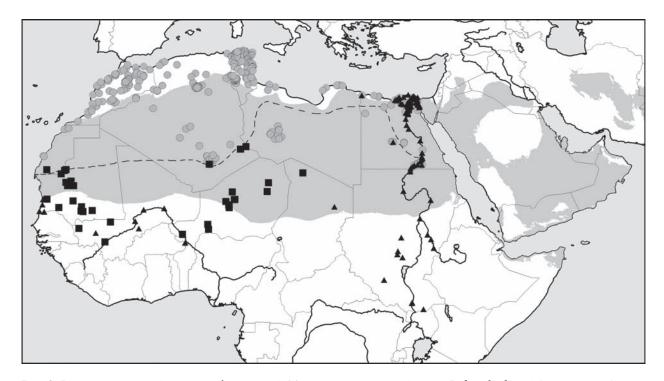


Рис. 3. Распространение трёх видов жаб в северной Африке: палеарктический вид — *Bufotes boulengeri* (серые кружки) и два афротропических вида — *Amietophrynus regularis* (чёрные треугольники) и *Amietophrynus xeros* (чёрные квадраты). Светло-серым цветом обозначена территория, на которой осадки не превышают в среднем 100 мм в год. Пунктиром обозначена южная граница обитания палеарктических видов пресноводных и сухопутных моллюсков в плейстоцене.

Fig. 3. Distribution of three toad species in North Africa: a Palearctic Bufotes boulengeri (grey circles), and two Afrotropical – Amietophrynus regularis (black triangles) and Amietophrynus xeros (black squares). The territory with average annual precipitation less 100 mm is designated by light grey. The southern limit of distribution of the Palearctic freshwater and land molluscs in the Pleistocene is designated by dashed line.

палеарктическая часть Сахары простирается на восток лишь ∂o долины Нила, но не далее.

Египет. В африканской части этой страны в настоящее время достоверно насчитывается 7 видов амфибий (Borkin 1999: 334; Baha El Din 2005: 178), которые распределяются по трём принятым ныне семействам (Табл. 1). К палеарктическим относятся только 2–3 вида, что составляет лишь 37%. Это — Bufo (Bufotes) boulengeri из группы зелёных жаб и 2 вида зелёных лягушек: Pelophylax bedriagae (Camerano, 1882) и Pelophylax saharicus. Ситуация с двумя последними видами требует своего выяснения.

В настоящее время лягушка Бедряги обитает на севере Египта, главным образом в районе дельты Нила. Первые достоверные сведения о ней появились лишь полвека назад (Магх 1968: 17, «Rana ridibunda») из района Каир-Гиза. Ранее же утверждалось, что зелёные лягушки в Египте, включая Синайский полуостров, не встречаются,

а прежние находки (Александрия) – это завоз из Сирии или Палестины (Flower 1933: 844). Акустический анализ показал, что особи из дельты Нила близки к израильским (Akef and Schneider 1989: 135). Это подтверждается и биохимически с помощью электрофореза белков, хотя генетическая изменчивость египетских лягушек оказалась выше (Tawfik et al 1994: 577). В 2008-2009 г. Pelophylax bedriagae была также найдена на берегу Суэцкого канала близ города Исмаилия в нескольких водоёмах, которые не существовали ещё 30 лет назад (Ibrahim 2011). Сюда данный вид мог попасть по Исмаилийскому каналу, отходящему от Нила немного севернее Каира. Возможны два объяснения относительно нынешнего распространения Pelophylax bedriagae в стране фараонов. Во-первых, лягушки могли быть завезены (случайно или преднамерено), а потом расселиться, используя сеть водоёмов. Во-вторых, обитание вида в африканской части Египта – результат со-

временного расширения его ареала на запад через Синайский полуостров (см. ниже).

Сахарскую лягушку («*R. saharica*») недавно нашли в Западной пустыне Египта, в отдалённом оазисе Сива недалеко от границы с Ливией (Baha El Din 2005: 178, in litt.). Однако идентификация вида требует своего подтверждения.

Наряду с этим, в Египте обитают 4 вида афротропических амфибий, среди которых жабы Amietophrynus kassasii (Baha El Din, 1993), эндемик дельты Нила, и Amietophrynus regularis (Reuss, 1833), ранее причисляемые к роду Bufo, а также лягушки Ptychadena mascareniensis (Duméril et Bibron, 1841) и Ptychadena schillukorum (Werner, 1907). Египетская Ptychadena mascareniensis принадлежит к восточноафриканской группе популяций (на юг до Кении), которая, возможно, представляет собой самостоятельный вид (Vences et al. 2004: 598, fig. 1).

Кроме того, на юго-востоке страны живёт плоскобугорчатая жаба, Duttaphrynus dodsoni (Boulenger, 1895), ареал которой уходит в Сомали. Мы относим этот вид по происхождению, скорее, к ориентальной, а не афротропической фауне, так как сам род Duttaphrynus Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green et Wheeler, 2006, несмотря на своё распространение на востоке Африки в районе Африканского Рога (Эритрея, восток Эфиопии, север и восток Сомали), всё же больше характерен именно для Индо-Малайской области, достигая островов Индонезии (см. Van Bocxlaer et al. 2009: fig. 2; Frost 2013). Хотя некоторые молекулярные данные (Frost et al. 2006: 218; Pramuk et al. 2008: fig. 1)4 указывали на его родство с южноафриканским родом Schismaderma Smith, 1849, всё же более поздние работы с большим набором видов из Азии демонстрируют, что род Duttaphrynus явно тяготеет к жабам Индийского субконтинента и Юго-Восточной Азии (Van Bocxlaer et al. 2009; fig. 2; Beukema et al. 2013; 11).

Таким образом, несмотря на относительную бедность фауны амфибий Египта, она оказывается довольно неоднородной.

А. Уоллес (Wallace 1876a) рассматривал африканскую часть Египта, лежащую к северу от тропика Рака, как и Синайский полуостров, в составе Средиземноморской подобласти Палеарктики. Через 90 лет суммарно на основе фауны амфибий и рептилий Египет опять же был отнесён к Палеарктике (Marx 1968: 3). Согласно энтомологу А.Ф. Емельянову (1974: 514), его Сахаравийская подобласть Сетийской области Палеарктического царства доходит на юге до 20° с.ш., т.е. Судана. Судя по карте, Н.Н. Шербак (Shcherbak 1982: 229) также провёл границу Палеарктики через север Судана, но в его списке герпетофауны Сахарского района и округа нет ни одного вида амфибий. Примерно так же, по южной границе Сахары определили границу Палеарктического и Афротропического царств по фауне грызунов А.А. Варшавский и др. (1993: 107).

Ранее мы с определённым сомнением также включили большую часть этой страны севернее 25° с.ш. в состав Палеарктики на правах особой провинции (Borkin 1999: 373, fig. 6:8). Однако при этом было отмечено, что возможна и альтернативная интерпретация с отнесением долины Нила и лежашей к востоку от неё территории к Афротропической области (ibid: 337). Действительно, Нил в настоящее время выглядит как узкий экологический коридор, зажатый между жаркими и безводными Ливийской и Аравийской пустынями. Он способствует, скорее, проникновению афротропических видов на север вплоть до средиземноморской зоны, чем палеарктических на юг (Rivera and Barrio 1997: 47; Borkin 1999: 335; Baha El Din 2005: 178). Это подтверждается тем, что все 4 указанных выше афротропических вида были найдены на востоке дельты Нила недалеко от морского побережья, где они совместно обитают на западном берегу озера Манзала близ города Фарискур (Baha El Din 2005: 181).

⁴Судя по дендрограмме (Pramuk et al. 2008: fig. 1), скорее можно сказать, что это монотипический род Schismaderma очутился среди ориентальных родов жаб, попав в один кластер с Duttaphrynus melanostictus, 2 видами рода Phrynoidis Fitzinger, 1843 и 2 видами рода Ingerophrynus Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green et Wheeler, 2006. На более ранней дендрограмме (Frost et al. 2006: 131 и 218), в одну группу вошли в качестве сестринских таксонов Schismaderma carens (Smith, 1848) из южной Африки и Peltophryne lemur Cope, 1869 с Антильских островов, затем Duttaphrynus melanostictus (Schneider, 1799) из Азии и зелёные жабы в лице Pseudepidalea viridis (Laurenti, 1768).

Можно полагать, что афротропические виды образуют первичный и до сих пор преобладающий по своему числу пласт батрахофауны Нила. Поэтому территорию Египта восточнее Ливийской пустыни лучше рассматривать вне Палеарктики, т.е. как часть Афротропической области.

Любопытно, что значение Нила как географического коридора неодинаково для разных групп животных. Так, взаимопроникновение северных и южных видов грызунов по интразональным ландшафтам долины оценивается как слабое (Варшавский и др. 1993: 107). В противоположность этому ихтиологи выделяют Нило-Суданскую провинцию, охватывающую речные системы дельты Нила и южнее Сахары (Roberts 1975: 284).

Синайский полуостров. Этот небольшой треугольник суши, соединяющий Африку и Азию, в целом лишён амфибий. Лишь на его северо-востоке были зарегистрированы 3 палеарктических вида: зелёная жаба, Bufotes viridis (Laurenti, 1768), малоазиатская квакша, Hyla savignyi Audouin, 1827 и лягушка Бедряги, Pelophylax bedriagae. Следует заметить, что последние два вида впервые достоверно были найдены здесь лишь в конце 1980-х годов. Предполагается, что это — результат недавней колонизации благодаря культивации местности (Baha El Din 1992: 9). Все три указанных вида, действительно, обитают на прилегающих территориях сектора Газа (Abd Rabou et al. 2007) и Израиля.

Реlophylax bedriagae недавно была также найдена на восточном берегу Суэцкого канала напротив города Исмаилия, куда попала совсем недавно (Ibrahim 2011). Находка афротропической маскаренской лягушки, Ptychadena mascareniensis в июле 1950 г. в сухом русле вади Фейран на юге полуострова (Schmidt and Marx 1956: 24) до сих пор не подтверждена. Таким образом, исключая периферические находки, вероятно, связанные с деятельностью человека, пустынный Синай представляет собой фактически барьер для расселения амфибий между Африкой и Азией (см. Borkin 1999: 338).

Находки амфибий на Синае (например, маскаренской лягушки) и в африканской части Египта (например, лягушки Бедряги), как и на атлантических архипелагах (см. выше), представляют собой пример «фаунистического загрязнения» (Dubois 2006: 152), которое подчас может затуманивать картину истинного распространения видов в природе. Аравийский полуостров. Большая часть этого обширного полуострова площадью около 3 млн. км² также лишена амфибий из-за своей безводности. Однако по его периферии обитает 11 видов, причём 6 из них — эндемики. Исследования последнего десятилетия заметно изменили таксономическую и географическую картину фауны амфибий региона.

На Ближнем Востоке (Израиль, Иордания и Ирак) проходит участок южной границы основного ареала палеарктических видов Bufotes viridis, Pelophylax bedriagae, Pelophylax ridibundus (Pallas, 1771) и Hyla savignyi (см. например, Borkin 1999: 338; Disi et al. 2001; Disi and Amr 2010), которые далее в пустыне не обитают. Реальность нескольких изолированных находок зелёной жабы и озёрной лягушки в центральной части Саудовской Аравии подвергается сомнению (Balletto et al. 1985: 345, fig. 2). Зелёные лягушки (Pelophylax ridibundus) достоверно обитают в оазисах Бахрейна и прилегающей части Саудовской Аравии вместе с пресноводной черепахой, Mauremys rivulata (Valenciennes, 1833), являясь здесь, как предполагают, реликтом фаунистической инвазии из Западной Азии (Balletto et al. 1985: 370).

Однако наиболее интересен юго-запад полуострова, охватывающий горный район Азир в Саудовской Аравии и Йемен, где представлен практически весь набор фауны полуострова, образующий здесь любопытную смесь палеарктических и иных видов (Borkin 1999: 339). Местных квакш, ранее относимых к переднеазиатскому виду Hyla savignyi, недавно выделили в самостоятельный вид Hyla felixarabica Gvoždík, Kotlík et Moravec, 2010 из той же группы Hyla arborea. Аравийская квакша, как мы предлагаем называть её по-русски, обитает на высотах 1400-2800 м над уровнем моря (Klütsch 2006: 23). Два других палеарктических вида (Bufotes viridis, Pelophylax bedriagae) занимают высоты между 1600-3000 м. В отличие от них не-палеаркты распространены от морского побережья до 2500 м.

Ареал *Hyla felixarabica*, выявленный на основании молекулярных признаков, оказался весьма своеобразным. Помимо гор Азира, данный вид был обнаружен также в районе Леванта: в Израиле, на западе Иордании и юге Сирии, образуя две эволюционные и географически обособленные линии. Ареалы *Hyla felixarabica* и *Hyla savignyi*, как оказалось, парапатричны: первый вид распро-

странён к востоку от рифтовой долины Мёртвого озера, тогда как второй – к западу (Gvoždík et al. 2010: 1152 и 1162).

Зоогеографический статус оставшихся 7 видов требует обсуждения. Пять из них — эндемики региона. Аравийская лягушка, Euphlyctis ehrenbergii (Peters, 1863) относится к роду явно ориентального характера с наибольшим разнообразием в Индии, распространённого на восток до Малайзии. Южноаравийская жаба, Bufo dhufarensis Parker, 1931 и жаба Скортеччи, Bufo scorteccii Balletto et Cherchi, 1970 перенесены в род Duttaphrynus также ориентального происхождения (Frost 2013; см. также Inger, 1972: 116). В мае 2000 г. изолированное местообитание южноазиатской жабы, Duttaphrynus stomaticus (Lütken, 1864) было обнаружено на севере Омана (IUCN 2013).

Родовая принадлежность тихамской жабы, *Bufo tihamicus* Balletto et Cherchi,1973 не ясна, как и аравийской жабы, *Bufo arabicus* Heyden, 1827. Поэтому пока они условно обособлены в самостоятельные видовые группы (Frost et al. 2006: 363; Frost 2013). Ранее "*Bufo" tihamicus* сближали с африканской шпорцевой жабой, *Bufo pentoni* Anderson, 1893 (см. Balletto et al. 1985: 334 и 387; Frost et al. 2006: 363), статус которой тоже не понятен (явно не *Bufo* в современном смысле). Предполагается, что "*Bufo" tihamicus*, «несомненно», имеет африканское происхождение, а его дивергенция с "*Bufo" pentoni* произошла 2–5 млн. лет (Balletto et al. 1985: 387).

Прежние авторы выделяли "Bufo" arabicus (под названием «Bufo orientalis») в группу Bufo orientalis вместе с Bufo dodsoni (см. Inger 1972: 115; Tandy and Keith 1972: 160) или в группу "Bufo" arabicus вместе с "B." dhufarensis, "B." dodsoni и "B." scorteccii (см. Frost et al. 2006: 363). Однако сейчас эти виды, как уже отмечено, относят к роду Duttaphrynus (cm. Van Bocxlaer et al. 2009, Fig. 2; Frost 2013). Heбольшая жаба Bufo hadramautinus Cherchi, 1963, считавшаяся эндемиком южного Йемена, сведена в синонимы Bufo arabicus (см. Schätti and Desvoignes 1999: 32). Единственным афротропическим видом, населяющим Аравийский полуостров, является египетская жаба, Amietophrynus regularis, недавно обнаруженная на западе Саудовской Аравии (Al-Shehri and Al-Saleh 2008). Кроме того, интродуцированная популяция этого вида населяет полуостров Катар (Kardousha 2009).

Таким образом, эндемики юга Аравийского полуострова имеют родственные связи с видами Африканского Рога, а также Индостана (и Ориентальной области в целом) и по происхождению, как полагают, связаны с южным побережьем бывшего океана Тетис (Balletto et al. 1985: 384). Любопытно, что из 53 пунктов совместного обитания аравийских амфибий (см. Balletto et al. 1985: 386) палеаркты и не-палеаркты сосуществуют лишь в 17, что составляет 32%. Наиболее часто совместно встречаются *Hyla felixarabica* и *Duttaphrynus arabicus*.

Ранее было предложено проводить южную границу Палеарктики на Аравийском полуострове примерно по 30° с.ш. (Вогкіп 1999: 340). Однако с учётом особенностей дизьюнктивного распространения палеарктических видов, по-видимому, более логично включить в Палеарктику и изолированные горные популяции Азира на западе и Бахрейна на востоке, примерно отсекая южную треть полуострова (Рис. 1). Саму южную часть, по-видимому, можно рассматривать как часть Ориентальной области ввиду незначительного представительства здесь явно афротропических видов амфибий.

Надо отметить, что наше решение заметно противоречит традиционным взглядам многих предыдущих авторов, которые считали юг Аравии частью «Эфиопской области» (например, Wallace 1876а: тар; Бобринский и Гладков 1961: 64) или царства (Леме 1976: 40). Ботаник А.Л. Тахтаджяна (1978: карта) и энтомолог О.Л. Крыжановский (2002: 59, вклейка) к Афротропической области причисляли юго-запад и юго-восток полуострова. Н.Н. Щербак (Shcherbak 1982: 229) почти весь Аравийский полуостров, кроме самого юго-западного угла, отнёс к Палеарктике в качестве Сахаро-Аравийской пустынной провинции («Saharisch-Arabische Wüstenprovinz») Аридной Средиземноазиатской подобласти. Ни один из видов амфибий при этом не был указан в списке герпетофауны региона. Любопытно, что районирование по довольно богатой фауне грызунов привело к включению всего Аравийского полуострова, в том числе и его крайнего юга, к Голарктическому царству, несмотря на наличие не-палеарктических видов, что не совпадало со схемами ботаников и энтомологов (Неронов и др. 1987: 1066).

Иран. Эта большая и древняя страна обладает богатой фауной амфибий, которая насчитывает 20–21 видов. Подавляющая часть видов (85%)

относится к палеарктическим (Borkin 1999: 342). Особенностью фауны Ирана, в отличие от ранее рассмотренных регионов, можно считать относительно большое (6-7) число видов хвостатых амфибий из семейств Hynobiidae и Salamandridae. Первое из них включает лишь 1 или 2 эндемичных вида. Это – гирканский углозуб. Paradactulodon persicus (Eiselt et Steiner, 1970). Другой (типовой!) вид рода – эльбурсский углозуб, Paradactylodon gorganensis (Clergue-Gazeau et Thorn, 1979) сейчас рассматривается в лучшем случае как подвид гирканского (Raffaëlli 2007: 58), хотя сохраняется в качестве валидного в электронной базе данных амфибий мира (Frost 2013). Во втором семействе насчитывают 5 видов из 3 родов. Это – эндемичный загросский тритон, Neurergus kaiseri Schmidt, 1952, курдистанский тритон, Neurergus crocatus Соре, 1862 и мелкопятнистый тритон, Neurergus microspilotus (Nesterov, 1916), а также переднеазиатская саламандра, Salamandra infraimmaculata (Martens, 1885) и тритон Карелина, *Triturus* karelinii (Strauch, 1870).

Бесхвостые амфибии Ирана (14 видов) принадлежат к 7 родам из 5 семейств. Среди них недавно описанная нами жаба Эйхвальда, Bufo eichwaldi Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008, которая стала здесь единственным представителем группы серых жаб (Litvinchuk et al. 2012b); ранее она идентифицировалась как Bufo verrucosissimus (Pallas, 1814). Зелёные жабы включают диплоидных эндемичную луристанскую жабу, Bufotes luristanicus (Schmidt, 1952), Bufotes surdus (Boulenger, 1891), туранскую жабу, Bufotes turanensis (Hemmer, Schmidtler et Böhme, 1978) и собственно зелёную жабу, Bufotes viridis, а также тетраплоидную *Bufotes oblongus* (Nikolsky, 1896). Бывший эндемик Bufo kavirensis Andrén et Nilson, 1979 был сведён в синонимы Bufo viridis kermanensis Eiselt et Schmidtler, 1971 (cm. Stöck et al. 2001: 84).

К палеарктическим видам также относятся два вида квакш *Hyla orientalis gumilevski* Litvinchuk, Borkin, Rosanov et Skorinov, 2006 и *Hyla savignyi* (Hylidae), сирийская чесночница, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889 (Pelobatidae), озёрная лягушка, *Pelophylax ridibundus* и мало-азиатская лягушка, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 (Ranidae).

Лишь 3 вида амфибий (15%) в фауне Ирана — явно не палеаркты и принадлежат к фауне Ориен-

тальной области. Все они встречаются на юго-востоке страны, а также на самом востоке на границе с Афганистаном. Это — белуджистанская жаба, Duttaphrynus olivaceus (Blanforfd, 1874), южноазиатская жаба, Duttaphrynus stomaticus и скользящая лягушка, Euphlyctis cyanophlyctis (Schneider, 1799) из ориентального семейства Dicroglossidae. В районах Макранского побережья, Белуджистана и Систана происходит географическое замещение палеарктических видов на ориентальные: на смену зелёным жабам приходят виды рода Duttaphrynus, а вместо зелёных лягушек Pelophylax — лягушки рода Euphlyctis, что отмечалось и ранее (Eiselt and Schmidtler 1973; Borkin 1999: 342, карта).

Поэтому, как и ранее (Borkin 1999: 342, карта), мы проводим границу между Палеарктикой и Ориентальной областью по юго-востоку и востоку Ирана, несмотря на то, что многие предыдущие авторы включали Белуджистан, Макран и Систан в объём Палеарктики (Wallace 1876a: map; Shcherbak 1982: 229). Всё же Н.Н. Щербак на основании фауны рептилий определял всю Ирано-Афганскую провинцию как «переходную» (Shcherbak 1982: 235). Используя энтомофауну, О.Л. Крыжановский (2002: вклейка 1 и 2), как и мы, отделил юго-восток Ирана от Палеарктики, но присоединил этот участок к Афротропической области, повторяя районирование ботаников (Тахтаджян 1978: 147, карта).

Афганистан. По сравнению с Ираном фауна амфибий этой горно-пустынной страны имеет заметно обеднённый характер (Borkin 1999: 343) даже с учётом новых данных, увеличивающих число её видов почти вдвое (до 11). Эти виды относятся к 6 родам и 4 семействам, и среди них явно преобладают жабы (7). Палеарктическим, несомненно, следует считать единственный вид хвостатых амфибий из семейства Hynobiidae эндемичного афганского углозуба, Paradactulodon mustersi (Smith, 1940). Зелёные жабы насчитывают, вероятно, 6 видов (Borkin 1999: 342; Stöck et al. 2006: 683). Это – Bufotes turanensis и Bufotes shaartusiensis (Pisanets, Mezhzherin et Szczerbak, 1996) из диплоидов, Bufotes oblongus и Bufotes pewzowi (Bedriaga, 1898) из тетраплоидов, а также Bufotes pseudoraddei (Mertens, 1971) и Bufotes baturae (Stöck, Schmid, Steinlein et Grosse, 1999), обнаруженная на самом юге соседнего Памира (Litvinchuk et al. 2011: 235, map, наши данные 2013 г.), из триплоидов. Недалеко от Афганистана

в пакистанской провинции Белуджистан известны также *Bufotes surdus* и триплоидная *Bufotes zugmayeri* (Eiselt et Schmidtler, 1973).

На севере Афганистана обитает также лягушка Терентьева, *Pelophylax terentievi* (Mezhzherin, 1992), ранее упоминавшаяся как «*Rana ridibunda*».

На юге и востоке появляются виды явно ориентального происхождения, составляющие 27% от списка батрахофауны. Среди них — общие с Ираном жаба Duttaphrynus stomaticus, обитающая в Систанской депрессии близ Ирана и в восточных участках страны, и лягушка Euphlyctis cyanophlyctis, проникающая на юг Афганской пустыни по долине реки Гильменд. Белуджистанская лягушка, Chrysopaa sternosignata (Миггау, 1875) из семейства Dicroglossidae, в прежних работах относимая к роду Rana, распространена в гористых районах юга и востока.

На основе климата и топографии выделяют 10 природных районов Афганистана (Humlum 1959). Палеарктические виды, перечисленные выше, занимают большую часть территории страны, кроме юга и востока с субтропическим климатом. На востоке находятся три небольших участка так называемого Муссонного Афганистана (долины Гомаль и Кундар, Хост и река Кабул), находящиеся под влиянием индийских муссонов. Имеется хорошее совпадение субтропических районов Южного и Муссонного Афганистана с распространением ориентальных амфибий. Любопытно также, что эти районы являются частью так называемого Кабульского блока, который, в свою очередь, относится к Индийской плите. Мы относим указанные районы к Ориентальной области (Borkin 1999: 344).

Следует отметить, что военные действия, ведущиеся в Афганистане в течение уже нескольких десятилетий, препятствуют проведению тщательных исследований по таксономии и распространению амфибий, что отражается на качестве фаунистического анализа.

Пакистан. В настоящее время в стране известны 20 видов амфибий (Khan 2004: 191–192; Ficetola et al. 2010: 4–5; Masroor 2012: 191–192 с нашими уточнениями) вместо 17 (Borkin 1999: 344); они распределены по 12 родам и 4 семействам. Характерной чертой фауны является отсутствие хвостатых амфибий. Основу фауны со-

ставляют 2 семейства: жабы Bufonidae Gray, 1825 (9 видов) и лягушки Dicroglossidae (8).

Палеарктические амфибии (25%) представлены только 5 видами зелёных жаб, обитающими в горах. Это — диплоидные жаба Латаста, Bufotes latastii (Boulenger, 1882) и Bufotes surdus, триплоидные Bufotes zugmayeri на юго-западе в Белуджистане, Bufotes pseudoraddei и Bufotes baturae на севере страны (Каракорум, самый запад Гималаев). Вибо siachinensis Khan, 1997, найденная на высоте 5238 м близ ледника Сиачен на востоке хребта Каракорум, сейчас считается синонимом Bufotes latastii (см. Ficetola et al. 2010: 5) В начале мая 2013 г. нам не удалось обнаружить зелёных жаб на прилегающей части хребта в западной Индии.

Подавляющую часть фауны амфибий Пакистана образуют ориентальные виды (15, или 75%). Это – украшенная узкоротая квакша, Microhyla ornata (Duméril et Bibron, 1841) и надутый узкорот, Uperodon systoma (Schneider, 1799) из семейства Microhylidae; гималайская жаба, Duttaphrynus himalayanus (Günther, 1864), Duttaphrynus olivaceus, Duttaphrynus melanostictus hazarensis Khan, 2001 и Duttaphrynus stomaticus из Bufonidae; Allopaa barmoachensis (Khan et Tasnim, 1989) и Allopaa hazarensis (Dubois et Khan, 1979), Chrysopaa sternosignata, Euphlyctis cyanophlyctis, тигровая лягушка, Hoplobatrachus tigerinus (Daudin, 1802), западногималайская лягушка, Nanorana vicina (Stoliczka, 1872), короткоголовая лягушка, Sphaerotheca breviceps (Schneider, 1799) и Zakerana syhadrensis (Annandale, 1919)⁵ из семейства Dicroglossidae. Большей частью эти виды обитают на равнине и в предгорьях, но некоторые поднимаются в горы выше 2000 м, достигая почти 3500 м (см. Borkin 1999: 345). В списке М. Хана (Khan 2004: 191) указана также Nanorana pleskei Günther, 1896, что вызывает сомнения, так как этот вид распространён на востоке Тибета и в соседних провинциях Китая.

На плато Деосай на севере Пакистана обнаружен западный латник, *Scutiger nyingchiensis* Fei, 1977 из семейства Megophryidae Bonaparte, 1850 (Ficetola et al. 2010: 5), вид ориентального происхождения.

Формально эндемиками Пакистана можно считать жабу Duttaphrynus melanostictus hazarensis

⁵Этот вид ранее ошибочно идентифицировали с криптическим видом – рисовая лягушка, *Fejervarya limnocharis* (Gravenhorst, 1829).

и лягушку *Allopaa hazarensis*. Однако весьма вероятно, что они встречаются и в соседней Индии.

На основе распространения палеарктических и ориентальных видов в состав Палеарктики следует включить горную часть Белуджистана и горный север страны (Borkin 1999: 345).

Индия. Богатая и очень разнообразная фауна амфибий этой страны по числу видов более чем в 10 раз превышает таковую Пакистана. Индостан — это царство ориентальных амфибий. Палеарктические виды, представленные, как и в Пакистане, зелёными жабами, распространены только в горных районах северо-запада в штатах Джамму и Кашмир и Химачал-Прадеш (Западные Гималаи), которые были обследованы нами осенью 2011 г. и весной 2013 г. Сведения о зелёных жабах («Bufo viridis») из более южных штатов Раджастхан и Гуджарат нуждаются в проверке.

Ориентальные виды занимают здесь главным образом равнины и низкогорья, поднимаясь до 2000 м, хотя некоторые из них встречаются и высоко в горах (Рис. 4). В первую очередь это – гималайская жаба, *Duttaphrynus himalayanus*, а также горные лягушки рода *Nanorana* Günther, 1896 (Discoglossidae) и восточноазиатские чесночницы рода *Scutiger* Theobald, 1868 (Megophryidae Bonaparte, 1850). Надо заметить, что эти амфибии и родственные им во многом формируют облик Гималаев и далее на восток (Непал и т.д.).

Целый ряд зоологов отмечал, что штат Джамму и Кашмир представляет собой зону перехода от Палеарктики к Ориентальной области и что инфильтрация палеарктов происходит с запада на восток (подробнее см. Borkin 1999: 346). Наши исследования показали, что юг этого штата, где находится субтропический северный край Пенджабской равнины, содержит лишь ориентальные виды, а предыдущие сведения о зелёных жабах, якобы обитающих здесь, основаны на ошибочной идентификации. Таким образом, хребет Пир-Панджал (Pir Panjal Range), образующий южный эшелон Гималаев, является преградой, обособляющей палеарктические и ориентальные виды.

Кашмирская долина, лежащая севернее между гималайскими хребтами, заселена диплоидной *Bufotes latastii*, которая известна здесь из многих мест. Помимо жабы Латаста, в единичных пун-

ктах Кашмира живут западный латник, Scutiger nyingchiensis и скользящая лягушка, Euphlyctis cyanophlyctis.

Высокогорная часть штата Джамму и Кашмир, именуемая Ладак, или Ладакх (Ladakh), географически включает хребты Западных Гималаев, а также восточную часть величественного хребта Каракорум и западную окраину Тибетского нагорья. Зелёные жабы, по литературным данным, распространены на западной окраине Ладака, а также на прилегающей территории, находящейся под контролем Пакистана (Балтистан).

В гималайском штате Химачал-Прадеш, лежащем немного восточнее, мы обнаружили новый для Индии триплоидный вид зелёных жаб, предварительно идентифицированный нами как *Bufotes zamdaensis* (Fei, Ye et Huang, 1999). Этот вид обитает в долинах р. Сатледж и её правого притока Спити на высотах от 2000 до 3570 м (Литвинчук и др. 2012: 163). Таким образом, палеарктические жабы распространены в верховьях бассейна р. Инд до самого его востока.

Исходя из имеющихся данных, Кашмир и Ладак можно условно рассматривать как форпосты Палеарктики или как переходную зону от неё к Ориентальной области (см. Borkin 1999: 346). В своё время Альфред Уоллес (Wallace 1876a: 321, maps) предлагал реку Инд считать условной границей Палеарктики. Однако в литературе существуют различные варианты проведения границы по отношению к р. Инд (см. Бобров и Неронов 1998: 1162). Анализ распространения грызунов позволяет рассматривать бассейн Инда как широкую переходную зону между Палеарктическим и Индо-Малайским царствами, восточная граница которой совпала с границей между тропическим континентальным и субэкваториальным муссонным климатами (там же: 1165).

Непал. Фауна амфибий Непала имеет несомненный ориентальный характер как в предгорьях (тераи), так и в своей гималайской части (список см. Schleich and Kästle 2002). Таким образом, в отличие от многих других исследователей, в целом мы не относим высокогорья Гималаев к Палеарктике (Боркин и др. 2012: 43). Например, В.Г Гептнер (1936: 449) распространял Палеарктику на Гималаи, кроме южного склона, а И.И. Пузанов

⁶В Индии Ладак также называют ещё «Малый Тибет» (Lesser Tibet) или Индийский Тибет.

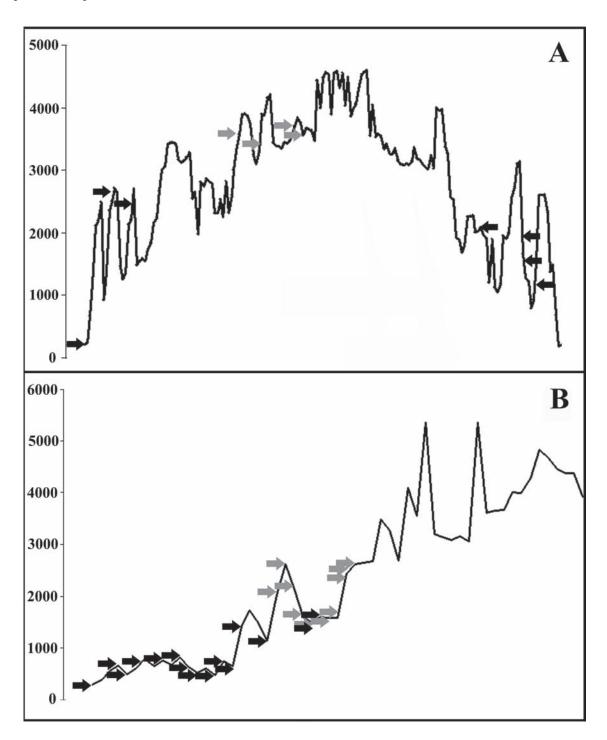


Рис. 4. Высотные профили наших полевых исследований в Гималаях (Индия). *А* – штат Химачал-Прадеш (октябрь 2011 г.), *В* – штат Джамму и Кашмир (апрель–май 2013 г.). Места находок палеарктических видов амфибий (*Bufotes latastei* и *Bufotes zamdaensis*) отмечены серыми стрелками, ориентальных – чёрными.

Fig. 4. Altitudinal profiles of our field studies in the western Himalaya (India). A is Himachal Pradesh (October 2011), B is Jammu and Kashmir State (late April – early May 2013). The records of the Palearctic amphibians (toads Bufotes latastei ν Bufotes zamdaensis) are marked by grey arrows, the Oriental species by black arrows.

(1938: 250) включал южный склон Гималаев выше 2000 м в Гималайско-Китайскую подобласть Палеарктики.

Тибет. В отличие от предыдущей схемы (Borkin 1999: 361) мы не включаем Тибет как таковой в Палеарктику, кроме его юго-западной части, откуда была описана Bufotes zamdaensis. Этот тибетский представитель группы зелёных жаб через долину р. Сатледж, берущей начало в районе знаменитой горы Кайлас, по-видимому, связан с жабами, найденными нами в высокогорной долине Спити на прилегающей территории Индии. Северо-восток Тибета (Цинхай) мы также относим к Палеарктике. Надо отметить, что запад Тибетского плато в герпетологическом отношении изучен явно недостаточно.

Сам Тибет в его физико-географическом понимании практически лишён амфибий в своей высокогорной части (нагорье Чангтанг), а на юге заселён немногочисленными видами преимущественно ориентального характера. Известный китайский герпетолог Чжао Эр-ми (Zhao 1999: appendix) привёл список из 16 видов амфибий, зарегистрированных в выделенном им герпетогеографическом регионе «Qinghai-Xizang (Tibet) Region», который включал северную половину Сино-Тибетских гор (Hengduan Shan) и запад провинции Сычуань и полностью входил в состав Палеарктики (ibid: 425). В этот регион попали 3 хвостатых амфибии: китайская исполинская саламандра, Andrias davidianus (Blanchard, 1871) из семейства Cryptobranchidae, углозуб Карла Шмидта, Batrachuperus karlschmidti Liu, 1950 и тибетский углозуб, Batrachuperus tibetanus Schmidt, 1925 из семейства Hynobiidae. Бесхвостые амфибии представлены 13 видами, включая 5 видов жаб (Bufo sensu lato), 4 вида латников (Scutiger), по 2 вида лягушек родов Nanorana и Rana sensu lato. К этому списку надо добавить зелёную жабу *Bufotes* zamdaensis (у Чжао «Bufo viridis» со знаком?). Исходя из данных Чжао Ер-ми (Zhao 1999: appendix), палеарктические виды, к которым он относит все 3 указанных вида хвостатых амфибий, преобладают над ориентальными (10 против 6). Однако, по нашим представлениям, ориентальных видов в этом списке больше (7 палеарктических и 9 ориентальных).

Заметим, что большинство авторов относит Тибет к Палеарктике, часто в качестве особого региона, например, в ранге провинции (Пузанов 1938: 256).

Границу Палеарктики мы проводим через Гиндукуш, Каракорум, Западные Гималаи, юго-запад Тибета с поворотом по краю Тибета на север в сторону Кашгарии (Синьцзян, Китай). Далее граница (в нашем понимании) идёт вдоль северного склона Тибетского нагорья на восток, огибает с юга район озера Кукунор (Цинхай) и, покидая северо-восток Тибета, уходит к северному подножью хребта Цинлинь (Qin Ling).

Китай (центр и восток). Районирование Китая всегда представляло собой «головную боль» для зоогеографов, длящуюся уже много десятилетий, из-за сильной гетерогенности фауны и её постепенного широкого перехода с севера на юг от палеарктической к ориентальной фауне в равнинной части страны. В литературе можно найти шесть главных предложений по проведению границы Палеарктики.

- 1. Амурская линия отделяет Палеарктику от территории, лежащей к югу от р. Амур и называемой Амурской (Маньчжурской) переходной областью. Последняя образует переход к Сино-Индийской области. Такая граница находит себе приверженцев среди исследователей пресноводной фауны (см. Гептнер 1936: 505). Некоторые (например, Вăпărescu and Воșcaiu 1978: 325; Старобогатов 1970: 127) включают Амурскую область в состав Сино-Индийской области.
- 2. Линия Хуанхэ на равнинной части центрального Китая примерно совпадает с 35° с.ш., южнее же до р. Янцзы пролегает широкая переходная зона (см. Hoffmann 2001: 122).
- 3. *Цинлиньская линия* проходит вдоль хребта Циньлин (по его северному подножью) и вдоль примерно 31° с.ш. выходит к побережью севернее р. Янцзы. Эта схема принята китайскими зоогеографами, включая герпетологов (например, Zhao 1999: 425).
- 4. Линия Янцзы проводится вдоль или немного южнее среднего и нижнего течения Голубой реки (Гептнер 1936: рис. 135; Shcherbak 1982: 229).
- 5. Южно-Китайская линия в центральном Китае проходит заметно южнее Янцзы, но севернее р. Синцзян (Se-kiang), далее к северо-востоку поворачивая к Шанхаю (Wallace 1876a: maps).
- 6. Тропическая линия включает почти весь Китай, кроме самой южной его части и острова Хайнань, в состав Палеарктики. В этом случае её южная граница практически совпадает с северным тропиком (тропиком Рака), но обходит

остров Тайвань, или же идёт немного южнее тропика (Udvardy 1975: 20) и охватывает Тайвань (Емельянов 1974; Тахтаджян 1978; Крыжановский 2002).

Учитывая баланс между числом палеарктических и ориентальных видов амфибий, мы, в целом принимая концепцию китайских герпетологов, проводим границу Палеарктики по северу Циньлиня, минуя хребты Фунюшань (Funiu Shan) и Дабешань (Dabie Shan), и далее примерно вдоль 32° с.ш. к устью Янцзы (Боркин и Литвинчук 2012: 43).

Япония. Мы присоединяемся к демаркации границы между Палеарктикой и Ориентальной областью вдоль пролива Токара, который отчленяет главные японские острова от большей части архипелага Рюкю (Wallace 1876a: map; Hikida et al. 1992; Borkin 1999: 347; Zhao 1999: 425), несмотря на то, что некоторые бурые лягушки палеарктического происхождения проникают на острова данного архипелага (Matsui 2011). Прежние авторы также относили архипелаг к Ориентальной, или Индо-Малайской области (например, Гептнер 1936: рис. 135).

Восток. Граница Палеарктики на востоке совпадает с контурами суши, большей частью в виде островов и полуостровов. Соответственно она проходит по восточному берегу Японских островов, охватывает Курильские острова на юге (включая Итуруп) и на севере (Парамушир, Шумшу), поскольку в центре амфибий и рептилий нет вообще, далее Камчатку с островом Карагинский. На самом крайнем северо-востоке Азии (Чукотский полуостров) амфибии не обнаружены, как и на Командорских и Алеутских островах.

Таким образом, детальный анализ видовых ареалов позволяет наметить зоны перехода (границы) между амфибиями Палеарктики и других соседних фаун. Любопытно, что в Африке и Передней Азии до запада Гималаев и Тибета индикатором южной границы Палеарктики являются зелёные жабы (Bufotes) и, в меньшей степени, зелёные лягушки (Pelophylax). На востоке же в такой роли выступает более сложный комплекс дальневосточных амфибий, включая серых жаб (Bufo), бурых (Rana) и зелёных (Pelophylax) лягушек, а также монгольскую жабу, «Bufo» raddei, выделяемую нами в отдельный род (см. ниже).

Наибольшие трудности возникают при зоогеографической оценке ситуации в Египте (из-за

бедности и плохой изученности фауны) и в Китае (из-за постепенного замещения фаун, особенно на востоке страны). Среди проблем, связанных с демаркацией границ Палеарктики, следует назвать следующие:

- 1) быстро меняющаяся таксономия групп;
- 2) недостаточная фаунистическая изученность многих регионов;
- 3) труднодоступность ключевых территорий по причине:
- а) нестабильности южных стран мусульманского пояса.
- б) сложности полевых исследований в горах и пустынях,
 - в) огромности территорий,
- г) проблемы финансирования полевых исслелований.

Таксономический состав амфибий Палеарктики

Объём фауны. На территории Палеарктики (Рис. 1), границы которой были обозначены в предыдущем разделе, по нашим данным, обитают 214 видов амфибий, относящихся к 47 родам из 17 семейств двух отрядов (Табл. 2, Приложение 2). Хвостатые амфибии (Caudata) представлены 98 видами из 24 родов (29 с подродами) 5 семейств. Бесхвостые амфибии (Anura) более многочисленны: 116 видов из 23 родов (26 с подродами) 12 семейств. Эти данные приведены на 1 декабря 2013 г.

Прогресс в степени изученности фауны амфибий бросается в глаза при сравнении современных данных с первым обзором амфибий Палеарктики (Günther 1858: 391) с 45 видами из 17 родов и с классической монографией по зоогеографии А. Уоллеса (Wallace 1876a). К сожалению, в последней нет сведений о числе видов амфибий, населяющих Палеарктику. Всего в мире в то время (Wallace 1876b: 422) было известно около 700 видов, сгруппированных в 152 рода и 22 семейства.

Заметные изменения в наших знаниях об амфибиях Палеарктики произошли и в XXI веке, что можно проиллюстрировать, сопоставив наши нынешние данные (Табл. 2 и 3) и более раннюю сводку (Borkin 1999). Так, число видов увеличилось почти на 22% (со 175 до 214), родов — на 38% (с 34 до 47) и семейств — на 31% (с 13 до 17).

В первую очередь это связано с широким использованием цитогенетических и особенно молекулярных методов в систематике от уровня вида

Источник / Reference	Виды / Species	Роды / Genera	Семейства /Families
Günther (1858: 390–391)	45	17	Heт данных / No data
Wallace (1876: 237)	Нет данных / No data	16	10
Borkin (1999: 347)	175	34	13
Anthony et al. (2008: 106)	468	66	15
Боркин и Литвинчук (2012: 43)	204	44	17
Данная работа / Present paper	214	46	17

Таблица 2. Объём фауны амфибий Палеарктики по разным источникам.

Table 2. Number of species, genera and families of amphibians of the Palearctic based on various references.

(филогеография) до семейства, а также применением кладистических идей в построении системы с соблюдением строгой монофилии таксонов. Последнее отражается в быстрой перестройке надвидовых таксонов. В последнее десятилетие систематика амфибий явно переживает период «дробления» (splitting), когда ранее казалось бы устоявшиеся таксоны разбиваются на ряд других.

К сожалению, работы, анализирующие амфибий всей Палеарктики, всё ещё единичны. Поэтому весьма любопытен краткий обзор, опубликованный большой группой авторов из разных стран (Anthony et al. 2008). Указанное ими число видов амфибий, обитающих в Палеарктике, более чем вдвое превышает наши данные, а число родов — в 1.5 раза (Табл. 2), что, конечно, не может не вызывать удивления. К сожалению, авторы дали нечёткое описание пределов этого крупного зоогеографического региона, не снабдив его к тому же хорошей картой:

«The Palearctic Realm includes north Africa, all of Europe, and much of Asia, excluding the southern extremities of the Arabian Peninsula, the Indian Subcontinent (south of the crest of the Himalaya), Southeast Asia, and the southern part of China» (Anthony et al. 2008: 106).

Из приведённой ими небольшой карты можно с некоторой долей вероятности сделать вывод, что в Африке Палеарктика, по-видимому, включает всю Сахару, в том числе значительную северную часть Судана. В Передней Азии в её состав входят южные районы восточного Ирана и западного Пакистана, вплоть до морского побережья, и соответственно весь Афганистан. Далее к востоку южная граница простирается вдоль всей цепи Гималаев и, огибая с севера Бирму, вероятно, че-

рез Юннань изогнутой линией по южному Китаю уходит к устью Янцзы. В районе Японии южная граница пролегает севернее архипелага Рюкю. Таким образом, принимаемая (без объяснений) авторами территория Палеарктики шире, чем у нас, достигает более южных широт в Африке, Передней Азии, включает весь Тибет и остальную часть Китая на юг, как минимум, до Янцзы.

Наиболее сильно различия между нашими оценками заметны при сопоставлении числа видов по некоторым семействам амфибий. Например, Bufonidae –39 видов (Anthony et al. 2008, table 1) против 26 у нас (Табл. 3), Megophryidae – 72 против 3, Microhylidae – 13 против 1, Ranidae (вероятно, вместе с Dicroglossidae) – 158 против 45+3 у нас, и, наконец, Rhacophoridae – 39 против 3. В сумме число видов Anura в Палеарктике равно 360 (Anthony et al. 2008, table 1) против 115 у нас (Табл. 3). Среди хвостатых амфибий указанные авторы включили в состав Палеарктики 43 вида Hynobiidae (34 у нас). В целом число Caudata у них составило 108 видов, тогда как у нас – 98. Перечисленные различия, между прочим, указывают на то, что цитируемые авторы отнесли к Палеарктике, в отличие от нас, множество ориентальных видов, что произошло за счёт более южной границы Палеарктики в Азии, принятой ими.

Состав фауны амфибий Палеарктики. В Табл. З приведены сведения о числе видов и родов среди амфибий Палеарктики в сравнении с мировой фауной. В целом фауна Палеарктики, несмотря на огромную территорию, составляет весьма небольшую долю мировой фауны амфибий (всего лишь 8% родов и 3% видов), что говорит о её бедности.

Таблица 3. Доля амфибий Палеарктики в мировой фауне амфибий.

Table 3. The portion of amphibians of the Palearctic in relation to amphibians of the World.

	Мировая фаун	a / World fauna	Палеарктика / The Palearctic						
Семейства / Families	Роды / Genera	Виды / Species	Род / G	enera	Виды / Species				
-	n	n	n	%	n	%			
Cryptobranchidae	2	3	1	50	1	33			
Hynobiidae	9	60	6	67	34	57			
Plethodontidae	27	439	2	7	9	2			
Proteidae	2	6	1	50	1	17			
Salamandridae	21	101	14	67	53	52			
Caudata	67	656	24	37	98	15			
Alytidae	1	5	1	100	5	100			
Bombinatoridae	2	9	1	50	3	33			
Bufonidae	50	585	6	12	26	4			
Colodactylidae	2	7	2	100	7	100			
Dicroglossidae	13	187	3	23	3	2			
Hylidae	51	935	1	2	11	1			
Megophryidae	11	179	1	9	3	2			
Microhylidae	63	535	1	2	1	0			
Pelobatidae	1	5	1	100	5	100			
Pelodytidae	1	3	1	100	3	100			
Ranidae	14	363	3	21	46	13			
Rhacophoridae	19	365	2	11	3	1			
Anura	440	6349	23	4	116	2			
Amphibia	518	7203	47	8	214	3			

Примечание: Объём и таксономический состав мировой фауны взяты из электронной базы данных (Frost 2013).

Note: The taxonomic composition and numbers of amphibians of the World are taken from the electronic data base (Frost 2013).

Тем не менее 4 семейства бесхвостых амфибий представлены только в Палеарктике (Alytidae Fitzinger, 1843, Colodactylidae Dubois, 1987 = Discoglossidae sensu stricto, Pelobatidae и Pelodytidae), а 2 семейства хвостатых амфибий имеют здесь более половины своих видов (Hynobiidae – 57%, Salamandridae – 52%).

Наиболее богаты числом видов в Палеарктике семейства Salamandridae (53 вида), Ranidae (46), Hynobiidae (34) и Bufonidae (26), в сумме составляя 74%. Для характеристики региональной фауны иногда используют в качестве индикаторных семейства, дающие половину фауны. Для Палеарктики это будут Salamandridae (25%), Ranidae (21%) и Hynobiidae (16%), в сумме образующие почти две трети фауны.

Интересен также зоогеографический расклад фауны амфибий Палеарктики. Так, по нашим данным (Приложение 2), палеарктические виды в целом составляют 94% (201 из 214 видов), ориентальные — лишь 6% (12 видов), а афротропические — 0.5% (1 вид). Таким образом, зоогеографически батрахофауна Палеарктики на уровне видов выглядит весьма монолитной.

Однако на уровне родов и семейств картина получается несколько иной. Явно ориентальное происхождение имеют лягушки Dicroglossidae (ранее были в составе Ranidae), восточноазиатские чесночницы Megophryidae, узкороты Microhylidae и, конечно, веслоногие лягушки Rhacophoridae. Соответственно это касается и родов, принадлежащих этим семействам. Среди

Таблица 4. Структура фауны амфибий Палеарктики. **Table 4.** The structure of amphibian fauna of the Palearctic.

	Доля в фауне / Th	e share of the fauna	Эндемики/ Епо	lemics
Семейства / Families	Роды / Genera	Виды / Species	Роды / Genera	Виды / Species
	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)
Cryptobranchidae	1(2)	1 (0.05)	0(0)	1 (100)
Hynobiidae	6 (13)	34 (16)	4 (67)	33 (97)
Plethodontidae	2 (4)	9 (4)	2 (100)	9 (100)
Proteidae	1(2)	1 (0.05)	1 (100)	1 (100)
Salamandridae	14 (30)	53 (25)	13 (93)	52 (98)
Caudata	24 (51)	98 (46)	20 (83)	96 (98)
Alytidae	1(2)	5(2)	1 (100)	5 (100)
Bombinatoridae	1(2)	3(1)	0(0)	3 (100)
Bufonidae	6 (13)	26 (12)	3 (50)	21 (81)
Colodactylidae	2 (4)	7 (3)	2 (100)	7 (100)
Dicroglossidae	3 (6)	3(1)	0(0)	0(0)
Hylidae	1(2)	11 (5)	0(0)	8 (73)
Megophryidae	1(2)	3(1)	0(0)	1 (33)
Microhylidae	1(2)	1 (0.05)	0(0)	0(0)
Pelobatidae	1(2)	5(2)	1 (100)	5 (100)
Pelodytidae	1(2)	3(1)	1 (100)	3 (100)
Ranidae	3 (6)	46 (21)	0 (0)	41 (89)
Rhacophoridae	2(4)	3(1)	0 (0)	3 (100)
Anura	23 (49)	116 (54)	8 (35)	97 (84)
Amphibia	47 (100)	214 (100)	28 (60)	193 (90)

Сокращения: n — число видов или родов, % — подсчитывался как доля данного семейства в процентах (от числа видов или родов соответственно) всей батрахофауны Палеарктики.

Abbreviations: n means number of species or genera, % means the share (percent) of a family in relation to amphibians of the Palearctic (species or genera, respectively). Percents of endemic taxa (species or genera) were calculated in relation to number of taxa in a given family.

хвостатых амфибий семейства Cryptobranchidae и Hynobiidae распространены как в Палеарктике, так и в Ориентальной области. В последней также много видов семейства Salamandridae, весьма характерного для умеренных широт запада и востока Евразии. Американское семейство Plethodontidae Gray, 1850 представлено в Палеарктике лишь 2 родами в Средиземноморье Европы (Италия и Франция) и в Корее, где безлегочные саламандры были обнаружены совсем недавно (Min et al. 2008).

Эндемизм. Для Палеарктики характерен очень высокий уровень эндемизма на *видовом* уровне. Действительно, общее число эндемичных видов, по нашим данным (Приложение 2), составляет 90%. У хвостатых амфибий видовой эндемизм

равен 98%, что немного выше, чем у бесхвостых с 83% (Табл. 4). По другим данным (Anthony et al. 2008: table 1), лишь 56% видов амфибий Палеарктики являются её эндемиками, в том числе 86% у Caudata и 47% у Anura. Вероятно, эти более низкие показатели связаны с более широким территориальным толкованием Палеарктики и, соответственно, включением в её состав большего числа периферических неэндемичных видов из других зоогеографических регионов, в первую очередь, как мы предполагаем, из Ориентальной области.

Любопытно сравнить влияние зоогеографической принадлежности видов на степень эндемизма (Приложение 2). Среди 201 палеарктического вида эндемиками являются 187, т.е. 93%, среди

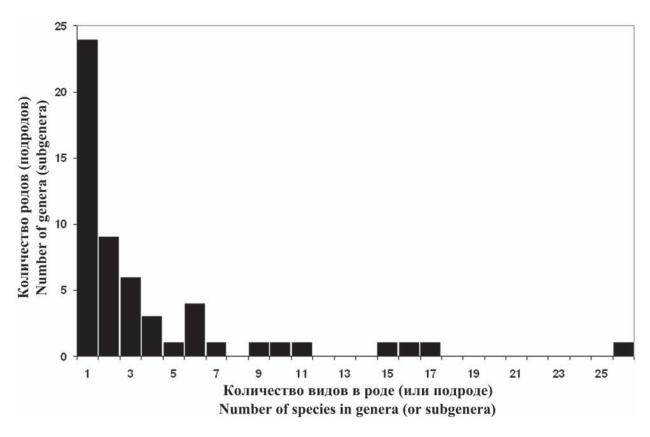


Рис. 5. Распределение родов (и подродов) в Палеарктике с различным количеством видов. **Fig. 5.** Distribution of genera (and subgenera) of amphibians of the Palearctic with various number of species.

12 ориентальных — лишь 5 (42%), а единственный афротропический вид (мавританская жаба, Amietophrynus mauritanicus) оказался, тем не менее, также эндемиком Палеарктики. Эндемизм среди палеарктических Caudata составляет 99% (или 95 из 96 видов), а у Anura — 88% (92 из 105 видов), тогда как для ориентальных видов этот показатель равен 50% (1 из 2 видов) и 40% (или 4 из 10 видов) соответственно.

Таким образом, по разным параметрам видовой эндемизм среди хвостатых амфибий Палеарктики выше, чем среди бесхвостых (Приложение 2).

Рассмотрим теперь степень эндемизма на *родовом* уровне. Всего число эндемичных родов амфибий Палеарктики равно 28, что составляет 60%, в том числе у Caudata – 83% и у Anura – 35% (Табл. 4). Таким образом, по родовому эндемизму хвостатые амфибии в 2.4 раза опережают бесхвостых. По другим данным (Anthony et al. 2008: table 1), доля эндемичных родов среди амфибий

Палеарктики составляет лишь 33%, в том числе у Caudata – 72% и у Anura – только 10%.

Среди хвостатых амфибий эндемиками следует считать 20 родов и 2 подрода. Это -Onychodactylus Tschudi, 1838, Paradactylodon Risch, 1984, Ranodon Kessler, 1866 и Salamandrella в семействе Hynobiidae, Speleomantes Dubois, 1984 и Karsenia Min, Yang, Bonett, Vieites, Brandon et Wake, 2005 в семействе Plethodontidae, Proteus Laurenti, 1768 в семействе Proteidae Grav, 1825, а также Calotriton Gray, 1858, Chioglossa Bocage, 1864, Euproctus Gené, 1838, Ichthyosaura Sonnini, 1801, Lissotriton Bell, 1839, Lyciasalamandra Veith et Steinfartz, 2004, Mertensiella Wolterstorff, 1925, Neurergus Cope, 1862, Ommatotriton Grav, 1850, Pleurodeles, Salamandra, Salamandrina Fitzinger, 1826 и Triturus в семействе Salamandridae. Кроме того, род *Hynobius* содержит два эндемичных подрода: Hynobius (Pachypalaminus Thompson, 1912) и Hynobius (Satobius Adler et Zhao, 1990).

Среди бесхвостых амфибий к эндемикам Палеарктики относятся 8 родов. Это – Alytes в семействе Alytidae, Barbarophryne Beukema, de Pous, Donaire-Barroso, Bogaerts, Garcia-Porta, Escoriza, Arribas, El Mouden et Carranza, 2013, Epidalea Cope, 1864 и Strauchophryne gen. nov. (см. ниже) в семействе Bufonidae, Discoglossus и Latonia von Meyer, 1843 в семействе Colodactylidae, Pelobates в семействе Pelobatidae и Pelodytes в семействе Pelodytidae.

Эндемичных семейств амфибий в Палеарктике — 4, что составляет 24%. Любопытно, что, несмотря на более высокую долю эндемиков на родовом и видовом уровнях, среди хвостатых амфибий эндемичных семейств нет. Все они относятся к бесхвостым амфибиям. Это — Alytidae, Colodactylidae (оба ранее входили в семейство Discoglossidae sensu lato), Pelobatidae и Pelodytidae.

Гетерогенность родов. 47 родов, распространённых в Палеарктике, весьма различны по числу содержащихся в них видов, что, с одной стороны, по-видимому, отражает интенсивность видообразования, а с другой, несбалансированность таксономии. Распределение родов по числу видов асимметрично (Рис. 5). Однако необходимо различать региональный (зоогеографический) и глобальный (таксономический) объём рода. В первом случае число видов в каком-либо роде может быть лишь большей или меньшей частью всего видового содержания данного рода. Оба показателя совпадают лишь у родов-эндемиков.

Роды, богатые видами, в Палеарктике немногочисленны, тогда как роды с небольшим числом видов, более обычны. Наиболее обильным оказался род *Rana* (бурые лягушки, 26 видов), затем углозубы рода *Hynobius* – 21 (с тремя подродами вместе, в номинативном подроде 16 видов). Зелёные лягушки (*Pelophylax*) представлены 17 видами, жабы рода *Bufotes* 15. Примерно в середине находятся квакши (*Hyla*) с 11 видами и ликийские саламандры, *Lyciasalamandra* с 10. Заметим, что все перечисленные богатые роды, кроме последнего, хотя и характерны для Палеарктики, но не являются её эндемиками.

У европейских пещерных саламандр, Speleomantes — 8 видов (в номинативном подроде — 7). К ним близки обычные саламандры, Salamandra (7). Ещё меньше видов в родах Onychodactylus, Lissotriton и Discoglossus (по 6) и Neurergus (5, в номинативном подроде 4). Все эти роды эндемичны.

Бедных видами родов гораздо больше, и среди них есть как эндемики, так и не-эндемики. По 3 вида имеют эндемичные Ommatotriton и Pleurodeles из тритонов и крестовки Pelodytes, а также неэндемичные жерлянки Bombina Oken, 1816 (эндемичный подрод) и латники Scutiger. У хвостатых амфибий эндемичных родов Paradactylodon, Salamandrella, Calotriton, Euproctus, Salamandrina — по 2 вида. Однако жерлянки и латники обитают также в Ориентальной области, где последний род весьма обилен (ещё 17 видов). Восточноазиатские тритоны рода Cynops Tschudi, 1838 также представлены в Палеарктике лишь двумя видами, хотя в целом их больше (8 видов, 2 подрода).

Обращает на себя внимание весьма большое число родов только с одним видом (17), что составляет более трети всех родов амфибий в Палеарктике (36%). Среди них надо различать собственно монотипические роды (9, или 19%) в таксономическом смысле, каждый их которых, действительно, содержит единственный вид, и роды, подчас богатые видами, но, тем не менее, представленные в Палеарктике лишь одним из них (8, или 17%).

К монотипическим родам у хвостатых амфибий относятся Ranodon (Hynobiidae), Karsenia (Plethodontidae), Proteus (Proteidae), Chioglossa, Ichthyosaura и Mertensiella (Salamandridae). Среди бесхвостых амфибий таковыми являются также Barbarophryne, Epidalea и Strauchophryne (Bufonidae) и Latonia (Colodactylidae). Все они являются эндемиками Палеарктики. Последний род любопытен тем, что ранее он был хорошо известен лишь по вымершим видам (в ископаемом состоянии). Однако недавно вновь найденная чернобрюхая дискоязычная лягушка, известная только из одного пункта в Израиле и считавшаяся исчезнувшей, после тщательного переисследования была перенесена из рода Discoglossus в род Latonia (см. Biton et al. 2013).

Чаще всего монотипические роды содержат виды с очень небольшим ареалом, что позволяет рассматривать их в качестве реликтов, доживших до нашего времени. Таковы, например, семиреченский лягушкозуб, Ranodon sibiricus Kessler, 1866; корейская карсения, Karsenia koreana Min, Yang, Bonett, Vieites, Brandon et Wake, 2005; пещерный европейский протей, Proteus anguinus Laurenti, 1768; кавказская саламандра, Mertensiella caucasica (Waga, 1876) и израильская латония, Latonia nigri-

ventris (Mendelssohn et Steinitz, 1943). В противоположность им другие монотипические роды и их виды имеют весьма обширные ареалы. В качестве примера можно привести альпийского тритона, Ichthyosaura alpestris (Laurenti, 1768), камышовую жабу, Epidalea calamita (Laurenti, 1768) или монгольскую жабу, Strauchophryne raddei (Strauch, 1876), которую мы описываем здесь как новый самостоятельный род (Приложение 1).

На уровне подродов к монотипическим принадлежат *Hynobius* (*Satobius*) из семейства Hynobiidae, *Speleomantes* (*Atylodes* Gistel, 1868) из семейства Plethodontidae, *Neurergus* (*Musergus* Dubois et Raffaëlli, 2009) из семейства Salamandridae среди хвостатых амфибий. У Anura это – подроды *Alytes* и *Ammoryctis* Lataste, 1879 рода *Alytes* (Alytidae). С учётом монотипических подродов общее число таких таксонов достигает 15.

К родам, представленным в Палеарктике лишь одним видом, относятся Andrias Tschudi, 1837 (Cryptobranchidae), Batrachuperus Boulenger, 1878 (Hynobiidae), Amietophrynus (Bufonidae), Euphlyctis Fitzinger, 1843, Fejervarya Bolkay, 1915 и Nanorana (Dicroglossidae), Kaloula Gray, 1831 (Microhylidae) и Buergeria Tschudi, 1838 (Rhacophoridae). Некоторые из этих непалеарктических родов совсем не бедны видами. Например, к афротропическому роду жаб Атіеtophrynus сейчас относят 40 видов, а к ориентальному роду горных лягушек Nanorana — 28 видов (см. Frost 2013).

Интенсивность видообразования. Виды, обитающие на территории Палеарктики, как и роды, весьма различны как по величине своего ареала, так и по внутренней гетерогенности, выражаемой таксономически в выделении подвидов. Любопытно, что между этими параметрами нет прямой зависимости. Так, например, сибирский углозуб, Salamandrella keyserlingii Dybowski, 1870 и уже упоминавшиеся камышовая жаба, Epidalea calamita и монгольская жаба, Strauchophryne raddei (см. Приложение 1) обладают огромными ареалами, пересекающими разные географо-климатические зоны. Тем не менее, таксономически и генетически эти виды довольно однородны и не содержат подвидов. С другой стороны, альпийский тритон, Ichthyosaura alpestris характеризуется не только большим ареалом, но и несколькими подвидами, а также способностью образовывать неотенические популяции в горных озёрах. Подвиды известны

также у многих других видов палеарктических амфибий с разной величиной ареалов.

Таким образом, у амфибий Палеарктики можно наблюдать разную степень внутривидовой дифференциации, что связано как с историей формирования их ареалов, так и с разной скоростью видообразования. В заключение отметим, что амфибии Палеарктики демонстрируют также различные модусы видообразования, включающие полиплоидию и разные механизмы клонального наследования. Кратко этот интересный вопрос в разных аспектах был уже рассмотрен нами ранее (Боркин и Литвинчук 2008, 2012; Литвинчук и др. 2008, 2012).

БЛАГОДАРНОСТИ

Данная работа была выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ (№ 12-04-01277) и гранта Президента РФ по поддержке ведщих начных школ научной школы (НШ-6560-2012.4).

ЛИТЕРАТУРА

- **Бельшев Б.Ф. 1960.** Основные подразделения Палеарктической области на основании распространения стрекоз (Odonata, Insecta). *Известия Сибирского отделения Академии наук СССР*, **10**: 94–102.
- **Бельшев Б.Ф. 1985.** Об основных биогеографических подразделениях мировой суши на основании распространения растений, позвоночных животных и стрекоз (Odonata). *Известия Всесоюзного географического общества*, **117**(1): 31–34.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 3. Издание 4-е. Издательство АН СССР, Москва: 927–1382 (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР, 30).
- **Бобринский Н.А. и Гладков Н.А. 1961.** География животных (курс зоогеографии). Издание второе, переработанное. Учпедгиз, Москва, 287 с.
- Бобров В.В. и Алещенко Г.М. 2001. Схема герпетогеографического районирования России и сопредельных стран. В кн: Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества имени А.М. Никольского 4–7 декабря 2000 г. Пущино-на-Оке. Пущино–Москва: 31–34.
- Бобров В.В. и Неронов В.М. 1998. О границе между Палеарктическим и Индо-Малайским фаунистическими царствами на территории Индии и Пакистана (по данным о распространении грызунов (Rodentia)). Зоологический журнал, 77(10): 1162–1167.

- Боркин Л.Я. 1998. Амфибии Палеарктики: зоогеографический анализ. В кн.: Н.Г. Богуцкая (Ред.). Отчетная научная сессия по итогам работ 1997 г. Тезисы докладов 7–9 апреля 1998 г. Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург: 10–11.
- **Боркин Л.Я. и Кузьмин С.Л. 1988.** Земноводные Монголии: видовые очерки. В кн.: Э.И. Воробьева и И.С. Даревский (Ред.). Земноводные и пресмыкающиеся МНР. Общие вопросы. Земноводные. Наука, Москва: 30–197.
- Боркин Л.Я. и Литвинчук С.Н. 2008. Генетические дистанции и видообразование у амфибий. В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского 9–13 октября 2006 г. Пущино-на-Оке. Санкт-Петербург: 41–52.
- Боркин Л.Я. и Литвинчук С.Н. 2010. Вид и видообразование: молекулярно-генетическая оценка (генетические расстояния). В кн.: Э.И. Колчинский (Ред.). Чарльз Дарвин и современная биология. Труды Международной научной конференции 21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. Нестор-История, Санкт-Петербург: 236–250.
- Боркин Л.Я. и Литвинчук С.Н. 2012. Амфибии Палеарктики: таксономический и эйдологический анализ. В кн.: Р.В. Новицкий (Ред.). Вопросы герпетологии. Материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. 25–28 сентября 2012 г. Минск, Беларусь. Право и экономика, Минск: 42–45.
- Боркин Л.Я. и Литвинчук С.Н. 2013. Гибридизация, видообразование и систематика животных. В кн.: А.Ф. Алимов и С.Д. Степаньянц (Ред.). Современные проблемы биологической систематики. Санкт-Петербург: 83–139 (Труды Зоологического института Российской академии наук, Приложение № 2).
- Боркин Л.Я. и Орлов Н.Л. 1977. Новые данные по распространению амфибий и рептилий Дальнего Востока. В кн.: И.С. Даревский (Ред.). Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов IV Всесоюзной герпетологической конференции. Наука, Ленинград: 45–47.
- Боркин Л.Я., Белимов Г.Т. и Седалищев В.Т. 1984. Новые данные о распространении амфибий и рептилий в Якутии. В кн.: Л.Я. Боркин (Ред.). Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Ленинград: 89−101 (Труды Зоологического института АН СССР, 124).
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Мильто К.Д., Розанов Ю.М. и Халтурин М.Д. 2001. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства. Доклады Академии наук, Москва, 376(5): 707–709.

- **Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. и Скоринов Д.В. 2004.** О криптических видах (на примере амфибий). *Зоологический журнал*, **83**(8): 936–960.
- Варшавский А.А., Каримова Т.Ю. и Неронов В.М. 1993. Зоогеографический анализ фауны грызунов Судана и Египта. Зоологический журнал, 72(12): 102–116.
- **Гептнер В.Г. 1936.** Общая зоогеография. Биомедгиз, Москва, 548 с.
- **Дарлингтон Ф. 1966.** Зоогеография. Географическое распространение животных. Прогресс, Москва, 519 с.
- Докучаев Н.Е., Андреев А.В. и Атрашкевич Г.И. 1984. Материалы по распространению и биологии сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на крайнем северо-востоке Азии. В кн.: Л.Я. Боркин (Ред.). Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Ленинград: 109–114 (*Труды Зоологического института АН СССР*, 124).
- **Емельянов А.Ф. 1974.** Предложения по классификации и номенклатуре ареалов. *Энтомологическое обозрение*, Ленинград, **53**(3): 497–522.
- **Крыжановский О.Л. 2002.** Состав и распространение энтомофаун земного шара. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 237 с.
- **Кузьмин С.Л. 2012.** Земноводные бывшего СССР. Издание второе, переработанное. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 370 с.
- Кузьмин С.Л., Поярков Н.А. и Цзэн С. 2008. К филогеографии и таксономии центральноазиатских углозубых (Amphibia, Hynobiidae). Зоологический журнал, 87(6): 702–709.
- Кучерук В.В. 1972. Опыт анализа развития взглядов русских зоогеографов на расчленение Палеарктики. В кн.: А.А. Насимович (Ред.). Основные проблемы териологии. Эволюция, зоогеография, экология и морфология млекопитающих и происхождение домашних животных. Наука, Москва: 150–176 (Труды Московского общества испытателей природы, 48).
- Кучерук В.В. 1979. Современные подходы к зоогеографическому районированию. В кн.: Г.А. Воронов (Ред.). VII Всесоюзная зоогеографическая конференция. Москва, 7–9 января 1980 г. Тезисы докладов. Наука, Москва: 40–43.
- **Ламберт М.Р.К. 1990.** Глава 14. Амфибии и рептилии. В кн.: Сахара. Прогресс, Москва: 237–165 (Золотой фонд биосферы).
- **Леме Ж. 1976.** Основы биогеографии. Прогресс, Москва, 309 с.
- **Литвинчук С.Н. и Боркин Л.Я. 2009.** Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. Европейский Дом, Санкт-Петербург, 590 с. + 24 с. цветной вклейки.
- Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Усманова Н.М., Боркин Л.Я., Мазанаева Л.Ф. и Казаков В.И. 2006.

Изменчивость микросателлитов *BM224* и *Bcal7* в популяциях зелёных жаб (*Bufo viridis* complex), различающихся по размеру генома и плоидности. *Ципология*, **48**(4): 332–345.

- Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я. и Скоринов Д.В. 2008. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран. В кн.: Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского 9–13 октября 2006 г. Пущино-на-Оке. Санкт-Петербург: 247–257.
- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В., Мазепа Г.А., Пасынкова Р.А., Дедух Д.В., Красикова А.В. и Розанов Ю.М. 2012. Необычное триплоидное видообразование у зелёных жаб комплекса *Bufo viridis* высокогорной Азии. В кн.: Р.В. Новицкий (Ред.). Вопросы герпетологии. Материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. 25–28 сентября 2012 г. Минск, Беларусь. Право и экономика, Минск: 160–165.
- **Лопатин И.К. 1989.** Зоогеография. 2-е издание. Вышэйшая школа, Минск, 318 с.
- Малярчук Б.А., Берман Д.И. и Деренко М.В. 2010. О центрах генетического разнообразия и происхождения углозубов рода Salamandrella (Salamandrella keyserlingii, Salamandrella schrenckii, Amphibia, Caudata, Hynobiidae). Доклады Академии наук, Москва, 435(6): 837–841.
- Милнер А.Р. 1988. Распространение хвостатых амфибий в мезозое и раннем кайнозое: кладистическивикариантная модель. В кн.: Р.У. Симс, Дж. Прайс и П.Э.С. Уэлли (Ред.). Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. Прогресс, Москва: 368–399 и 457–459.
- **Мордкович В.Г. 2005.** Основы биогеографии в 6 частях, 21 главе. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 236 с.
- **Неронов В.М., Звенигородская М.Э. и Гачик И.Ф. 1987.** Зоогеографический анализ фауны грызунов Аравии и Малой Азии. *Зоологический журнал*, **66**(7): 1055–1068.
- Поярков Н.А. 2010. Филогенетические связи и систематика хвостатых амфибий семейства углозубов (Amphibia: Caudata, Hynobiidae). Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 25 с.
- **Пузанов И.И. 1938.** Зоогеография. Учпедгиз, Москва, 359 с.
- Равкин Ю.С. и Лукьянова И.В. 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири (птицы, мелкие млекопитающие и земноводные). Наука, 360 с.
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н. и Чеснокова С.В. 2010a. Районирование Северной Евразии раздельно

- по фауне амфибий и рептилий. Сибирский экологический журнал, Новосибирск, 17(5): 773–780.
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н. и Юдкин В.А. 20106. Герпетофаунистическое районирование Северной Евразии. Сибирский экологический журнал, 17(1): 87–103.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г., Торопов К.В., Куранова В.Н., Стариков В.П. и Чеснокова С.В. 2008. Картографический анализ населения земноводных, пресмыкающихся и птиц Западно-Сибирской равнины и Алтая. Сибирский экологический журнал, 15(5): 745–750.
- Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В., Стариков В.П., Вартапетов Л.Г., Цыбулин С.М., Торопов К.В., Куранова В.Н., Блинов В.Н., Покровская И.В., Жуков В.С., Богомолова И.Н., Блинова Т.К., Шор Е.Л., Соловьев С.А., Ануфриев В.М., Тертицкий Г.М.,Бахина Е.В. и Борисович О.Б. 2005. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири). Сибирский экологический журнал, 12(3): 427–433.
- **Ратников В.Ю. 1997.** Бесхвостые земноводные и ландшафтные обстановки позднего кайнозоя западного Забайкалья. *Геология и геофизика*, **38**(9): 1458–1464.
- Северцов Н.А. 1855. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. Разсуждение, написанное для получения степени магистра зоологии, Николаем Северцовым. По наблюдениям, сделанным в 1844–53 годах. Типография А. Евреинова, Москва, XXXVI+430 с.
- [Северцов Н.А.] «Северцев Н.» 1877. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях вне-тропических частей нашего материка. Известия Императорского Русского географического общества, 13(3): 125–153.
- Семёнов-Тян-Шанский А.[П.] 1936. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распространения жесткокрылых насекомых (С картой). Издательство Академии наук СССР, Москва—Ленинград, 16 с.
- Скоринов Д.В., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. и Розанов Ю.М. 2011. Систематика тритонов комплекса Lissotriton vulgaris (Salamandridae). В кн.: Н.Б. Ананьева (Ред.). Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского 12–17 октября 2009 г. Казань. Русская коллекция, Санкт-Петербург: 235–240.
- **Смит Г. 1990.** Климат. В кн.: Сахара. Прогресс, Москва: 27–43.
- **Старобогатов Я.И. 1964.** О зоогеографическом районировании континентальных водоемов Палеарктики. *Доклады Академии наук СССР*, **158**(5): 1223–1226.

- **Старобогатов Я.И. 1970.** Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Наука, Ленинград, 372 с.
- **Тахтаджян А.Л. 1978.** Флористические области Земли. Наука, Ленинград, 247 с.
- **Терентьев П.В. и Чернов С.А. 1949.** Определитель пресмыкающихся и земноводных. 3-е издание. Советская наука, Москва, 340 с.
- **Толмачев А.И. 1974.** Введение в географию растений (лекции, читанные студентам Ленинградского университета в 1958—1971 гг.). Издательство Ленинградского университета, Ленинград, 244 с.
- Тупикова Н.В. 1982. Опыт зоогеографического районирования Алтая по фауне и животному населению. В кн.: И.А. Соколов (Ред.). Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. Наука, Москва: 81–99.
- Формозов А.Н. 1951. Количественный метод в зоогеографии наземных позвоночных животных и задачи преобразования природы СССР. Известия АН СССР, серия географическая, № 2: 62–70.
- **Халтурин М.Д., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Розанов Ю.М. и Мильто К.Д. 2003.** Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома. *Цитология*, **45**(3): 308–323.
- **Чельцов-Бебутов А.М. 1975.** О принципах зоогеографического районирования. В кн.: И.М. Ганя (Ред.). Актуальные вопросы зоогеографии. VI Всесоюзная зоогеографическая конференция (сентябрь 1975 г.), тезисы докладов. Штиинца, Кишинев: 245–246.
- **Черепанов Г.О. и Иванов А.О. 2007.** Палеозоология позвоночных. Академия, Москва, 350 с.
- **Чернов Ю.И. 1975.** Природная зональность и животный мир суши. Мысль, Москва, 223 с.
- **Шварц С.С. и Ищенко В.Г. 1971.** Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Том 3. Земноводные. Свердловск, 60 с.
- **Штегман Б.К. 1938.** Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Издательство АН СССР, Москва—Ленинград, [4]+157 с. (Фауна СССР, новая серия, 19. Птицы. Т. 1. Вып. 2).
- Штраух А.А. 1876. Пресмыкающиеся и земноводные. В кн.: Н.М. Пржевальский Монголия и страна тангутов. Трехлетнее путешествие в Восточной нагорной Азии. Том 2. Отд. 2. Санкт-Петербург: 1–55.
- Abd Rabou A.F.N., Yassin M.M., Al-Agha M.R., Hamad D.M. and Ali A.K.S. 2007. The herpetofauna of the Gaza Strip with particular emphasis on the vicinity of Wadi Gaza. *The Islamic University Journal*, series of natural studies and engineering, 15(1): 111–135.
- Akef M.S.A. and Schneider H. 1989. The eastern form of *Rana ridibunda* (Anura: Ranidae) inhabits the Nile Delta. *Zoologischer Anzeiger*, 223(3/4): 129–138.

- **Al-Shehri A.H. and Al-Saleh A.A. 2008.** Karyotype of amphibians in Saudi Arabia. 3. The karyotype of *Bufo regularis*. *Asian Journal of Cell Biology*, **3**(2): 67–71.
- AmphibiaWeb 2013. AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: http://amphibiaweb.org/. Accessed November 7, 2013)."
- Anthony B., Arntzen J.W., Baha El Din S., Böhme W., Cogălniceanu D., Crnobrnja-Isailovic J., Crochet P.-A., Corti C., Griffiths R., Kaneko Y., Kuzmin S., Lau M.W.N., Li P., Lymberakis P., Marquez R., Papenfuss T., Pleguezuelos M., Rastegar N., Schmidt B., Slimani T., Sparreboom M., Uğirtaş İ., Werner Y. and Xie F. 2008. Chapter 10. Amphibians of the Palearctic Realm. In: S.N. Stuart, M. Hoffmann, J.S. Chanson, N.A. Cox, R.J. Berridge, P. Ramani and B.E. Young (Eds.). Threatened Amphibians of the World. Lynx Ediciones, Barcelona: 106–111.
- **Baha El Din S. 1992.** Notes on the herpetology of North Sinai. *British Herpetological Society Bulletin*, **41**: 9–11.
- Baha El Din S. 2005. On the occurrence of *Ptychadena* schillukorum (Werner, 1907) in Egypt. *Herpetozoa*, Wien, 18(3/4): 178–181.
- Balletto E., Cherchi M.A. and Gasperetti J. 1985. Amphibians of the Arabian Peninsula. Fauna of Saudi Arabia, 7: 318–392.
- Balletto E., Giacoma C., Palestrini C., Rolando A., Sarà M., Barberis A., Salvidio S., Menzi P. and Cassulo L. 1990. On some aspects of the biogeography of northern Macaronesia. In: A. Azzaroli (Ed.). Biogeographical Aspects of Insularity. Accademia Nazionale dei Lincei, Rome: 167–199. (Atti della Accademia Nazionale dei Lincei, classe di scienze fisiche, matematiche e naturali, Rendiconti Lincei Matematica e Applicazioni 1990, 85)
- **Bănărescu P. and Boșcaiu N. 1978.** Biogeographie. Fauna und Flora der Erde und ihre geschichtliche Entwicklung. G. Fischer, Jena, 392 S.
- Ben Hassine J. and Nouira S. 2012. Répartition géographique affinités écologique des amphibiens de Tunisie. *Revue d'Écologie (Terre Vie*), 67(4): 437–457.
- Beukema W., de Pous P., Donaire-Barroso D., Bogaerts S., Garcia-Porta J., Escoriza D., Arribas O.J., El Mouden E.H. and Carranza S. 2013. Review of the systematics, distribution, biogeography and natural history of Moroccan amphibians. *Zootaxa*, 3661: 1–60.
- Biton R., Geffen E., Vences M., Cohen O., Bailon S., Rabinovich R., Malka Y., Oron T., Boistel R., Brumfeld V. and Gafny S. 2013. The rediscovered Hula painted frog is a living fossil. *Nature Communications*, 4:1959.
- Blackburn D.C. and Wake D.B. 2011. Class Amphibia Gray, 1825. In: Z.-Q. Zhang (Eds.). Animal Biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Magnolia Press, Auckland, New Zealand: 39–55.

- **Bobrov V.V. 1996.** Amphibian zoogeographical regions of the Former Soviet Union. In: Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol 1. Pensoft, Sofia-Moscow: 201–208.
- **Bobrov V.V. and Aleshchenko G.M. 2001.** Herpetogeographical regionalization of the Russia and adjacent countries. *Russian Journal of Herpetology*, **8**(3): 223–238.
- Bogaerts S., Donaire-Barroso D., Pasmans F., Carranza S. and Böhme W. 2013. Do North African fire salamanders, *Salamandra algira*, occur in Tunisia? *Herpetology Note*, 6: 301–306.
- Bogart J.P. 1972. Karyotypes. In: W.F. Blair (Ed.). Evolution in the Genus *Bufo*. University of Texas Press, Austin and London: 171–195.
- Borkin L.J. 1998. Amphibians of the Palearctic: a zoogeographic analysis. In: A.Y. Ryss and N.G. Bogutskaya (Eds.). Zoological Sessions. Annual Reports 1997 (Proceedings of the Zoological Institute RAS, 276): 43–51.
- Borkin L.J. 1999. Distribution of amphibians in North Africa, Europe, Western Asia, and the former Soviet Union. In: W.E. Duellman (Ed.). Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London: 329–420.
- Brunet P., Sanuy D., Oromi N., Hammou M.A. and Dahmani W. 2009. Anuran studies from Tiaret region, north-west Algeria. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 20: 68–72.
- **Buckley L.B. and Jetz W. 2007.** Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society*, London, B, Biological Sciences, **274**(1614): 1167–1173.
- Buckley L.B. and Jetz W. 2008. Linking global turnover of species and environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(46): 17836–17841.
- **Carranza S. and Wade E. 2004.** Taxonomic revision of Algero-Tunisian *Pleurodeles* (Caudata: Salamandridae) using molecular and morphological data. Revalidation of the taxon *Pleurodeles nebulosus* (Guichenot, 1850). *Zootaxa*, **488**: 1–24.
- Che J., Pang J., Zhao H., Wu G.-F., Zhao E.-M. and Zhang Y.-P. 2007. Phylogeny of Raninae (Anura: Ranidae) inferred from mitochondrial and nuclear sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **43**(1): 1–13.
- Che J., Chen H.-M., Yang J.-X., Jin J.-Q., Jiang K., Yuan Z.-Y., Murphy R.W. and Zhang Y.-P. 2011. Universal COI primers for DNA barcoding amphibians. *Molecular Ecology Resources*, 12(2): 247–258.
- Chen L., Murphy R.W., Lathrop A., Ngo A., Orlov N.L., Ho C.T. and Somorjai I.L.M. 2005. Taxonomic chaos in Asian ranid frogs: an initial phylogenetic resolution. *The Herpetological Journal*, **15**(4): 231–243.
- Clarke B.T. 2007. Comparative morphology and amphibian taxonomy: an example from the osteology of discoglossoid frogs. In: H. Heatwole and M. Tyler (Eds.). Amphibian Biology. Volume 7. Systematics. Surrey

- Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia: 2465–2603.
- Crisp M.D., Arroyo M.T.K., Cook L.G., Gandolfo M.A., Jordan G.J., McGlone M.C., Weston P.H., Westoby M., Wilf P. & Linden H.P. 2009. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature*, 458(7239): 754–756.
- **Disi A.M. and Amr Z.S. 2010.** Morphometric, distribution and ecology of the amphibians in Jordan. *Vertebrate Zoology*, **60**(2): 147–162.
- **Disi A.M., Modrý D., Nečas P. and Rifai L. 2001.** Amphibians and Reptiles of the Hashemite Kingdom of Jordan. Frankfurt am Main, Edition Chimaira, 408 p.
- Dong Z.-m., Sun X.-l. and Guo P-j. 2009. Karyotype, Ag-NORs and sex determination of *Bufo raddei* from Henan. *Journal of Henan Normal University (Natural Science)*, 37(1): 164–166.
- **Dubois A. 2006.** Species introductions and reintroductions, faunistic and genetic pollution: some provocative thoughts. *Alytes*, **24**(1–4): 147–164.
- **Dubois A. and 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**: 1–52.
- **Dubois A. and Raffaëlli J. 2009.** A new ergotaxonomy of the family Salamandridae Goldfuss, 1820 (Amphibia, Urodela). *Alytes*, **26**(1–4): 1–85.
- **Dubois A., Crombie A. & Glaw F. 2005.** Amphibia Mundi. 1.2. Recent amphibians: generic and infrageneric taxonomic additions (1981–2002). *Alytes*, **23**(1–2): 25–69.
- **Duellman W.E. 1979.** The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities. In: W.E. Duellman (Ed.). The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal. *Monograph of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 7: 371–459.
- **Duellman W.E. (Ed.). 1999.** Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, X+633 p.
- Duellman W.E. 2007. Amphibian life histories: their utilization in phylogeny and classification. In: H. Heatwole and M. Tyler (Eds.). Amphibian Biology. Volume 7. Systematics. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia: 2843–2892.
- Duellman W.E. and Adler K. 2007. The evolution of amphibian systematics: an historical perspective. In: H. Heatwole and M. Tyler (Eds.). Amphibian Biology. Volume 7. Systematics. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia: 2407–2435.
- **Duellman W.E. and Trueb L. 1986.** Biology of Amphibians. McGraw-Hill Book Company, New York St. Louis San Francisco, etc.: XX+670 p.

- Eiselt J. and Schmidtler J.F. 1973. Froschlurche aus dem Iran unter Berücksichtigung außeniranischer Populationsgruppen. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 77: 181–243.
- Ficetola G.F., Crottini A., Casiraghi M. and Padoa-Schioppa E. 2010. New data on amphibians and reptiles of the Northern areas of Pakistan: distribution, genetic variability and conservation issues. *North-Western Journal of Zoology*, 6(1): 1–12.
- Flower S.S. 1933. Notes on the recent reptiles and amphibians of Egypt, with a list of the species recorded from that kingdom. Proceedings of the General Meetings for Scientific Business of the Zoological Society of London, 1933(3): 735–851.
- Fritz S.A. and Rahbek C. 2012. Global patterns of amphibian phylogenetic diversity. *Journal of Biogeography*, 39: 1373–1382.
- Fromhage L., Vences M. and Veith M. 2004. Testing alternative vicariance scenarios in Western Mediterrarian discoglossid frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(1): 308–322.
- Frost D.R. 2013. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6 (9 January 2013). Electronic Database accessible at http://research.amnh. org/herpetology/amphibia/index.html. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Frost D.R. and Hillis D.M. 1990. Species in concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica*, 46(1): 87–104.
- Frost D.R., Grant T., Faivovich J., Bain R.H., Haas A., Haddad C.F.B., De Sá R.O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S.C., Raxworthy C.J., Cambell J.A., Blotto B.L., Moler P., Drewes R.C., Nussbaum R.A., Lynch J.D., Green D.M. and Wheeler W.C. 2006. The amphibian tree of life. Bulletin of the American Museum of Natural History, 297: 1–370.
- Fu J., Weadick C.J., Zeng X., Wang Y., Liu Z., Zheng Y., Li C. and Hu Y. 2005. Phylogeographic analysis of the Bufo gargarizans species complex: a revisit. Molecular Phylogenetics and Evolution, 37(1): 202–213.
- García-París M., Buchholz D.R. and Parra-Olea G. 2003. Phylogenetic relationships of Pelobatoidea reexamined using mtDNA. Molecular Phylogenetics and Evolution, 28(1): 12–23.
- Garcia-Porta J., Litvinchuk S.N., Crochet P.A., Romano A., Geniez P.H., Lo- Valvo M., Lymberakis P. and Carranza S. 2012. Molecular phylogenetics and historical biogeography of the west-palearctic toads (Bufo bufo complex). Molecular Phylogenetics and Evolution, 63(1): 113–130.
- Gonçalves H., Martínez-Solano I., Ferrand N. and García-París M. 2007. Conflicting phylogenetic signal of nuclear vs. Mitochondrial DNA markers in midwife toads (Anura, Discoglossidae, Alytes): deep coalescence or ancestral hybridization? Molecular Phylogenetics and Evolution, 44(1): 494–500.

- Gong J., Zhu L.-r., Gao L. and Wei W. 2009. Cytogenetics of three allopatric *Bufo raddei* populations. *Sichuan Journal of Zoology*, 28(1): 30–34.
- Grossenbacher K. 1997. Rana temporaria Linnaeus, 1758. In: J.-P. Gasc, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J.P. Martínez Rica, H. Maurin, M.E. Oliveira, T.S. Sofianidou, M. Veith and A. Zuiderwijk (Eds.). Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Societas Europaea Herpetologica and Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris: 118–119.
- Gvoždík V., Moravec J., Klütsch C. and Kotlík P. 2010. Phylogeography of the Middle Eastern tree frogs (*Hyla*, Hylidae, Amphibia) as inferred from nuclear and mitochondrial DNA variation, with a description of a new species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55(3): 1146–1166.
- **Günther A. 1858.** On the geographical distribution of reptiles. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **26**(370–371), July 27: 373–398.
- Harris D.J. and Perera A. 2009. Phylogeography and genetic relationships of North African *Bufo mauritanicus* Schlegel, 1841 estimated from mitochondrial DNA sequences. *Biologia, Section Zoology*, **64**(2): 356–360.
- Harris D.J., Carretero M.A., Brito J.C., Kaliontzo-poulou A., Pinho C., Perera A., Vasconcelos R., Barata M., Barbosa D., Carvalho S., Fonseca M.M., Pérez-Lanuza G. and Rato C. 2008. Data on the distribution of the terrestrial herpetofauna of Morocco: records from 2001–2006. The Herpetological Bulletin, 103: 19–28.
- Hoffmann R.S. 2001. The southern boundary of the Palaearctic Realm in China and adjacent countries. Acta Zoologica Sinica, 47(2): 121–131.
- Holt B.G., Lessard J.-P., Borregaard M.K., Fritz S.A., Araújo M.B., Dimitrov D., Fabre P.-H., Graham C.H., Graves G.R., Jønsson K.A., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R.J., Fjeldså J. and Rahbek C. 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339(6115): 74–78.
- **Ibrahim A.A. 2008.** Contribution to the herpetology of southern Libya. *Acta Herpetologica*, **3**(1): 35–49.
- **Ibrahim A.A.-S.A. 2011.** First record of *Pelophylax bed-riagae* (Amphibia; Ranidae) in the Suez Canal region, Egypt. *Herpetology Notes*, 4: 331–332.
- Igawa T., Kurabayashi A., Nishioka M. and Sumida M. 2006. Molecular phylogenetic relationship of toads distributed in the Far East and Europe inferred from the nucleotide sequences of mitochondrial DNA genes. Molecular Phylogenetics and Evolution, 38(1): 250–260.
- Inger R.F. 1972. Bufo of Eurasia. In: W.F. Blair (Ed.). Evolution in the genus Bufo. University of Texas Press, Austin and London: 102–118.
- IUCN 2013. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. http://www.iucnredlist.org. Downloaded on 21 November 2013.

- Jeong T.J., Jun J., Han S., Kim H.T., Oh K. and Kwak M. 2013. DNA barcode reference data for the Korean herpetofauna and their applications. *Molecular Ecology Resources*, 13(6): 1019–1032.
- Jiang J. and Zhou K. 2005. Phylogenetic relationships among Chinese ranids inferred from sequence data set of 12S and 16S rDNA. The Herpetological Journal, 15(1): 1–8.
- Joger U. 1993. On two collections of reptiles and amphibians from the Cape Verde Islands, with descriptions of three new taxa. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 159: 437–444.
- Kardousha M.M. 2009. Wastewater wetlands can creating an attractive habitats for wildlife. *Qatar Biodiversity Newsletter*, 11: 1–9.
- Khan M.S. 1997. A new toad of the genus Bufo from the foot of Siachin Glacier, Baltistan, northeastern Pakistan. Pakistan Journal of Zoology, 29: 43–48.
- Khan M.S. 2004. Annotated checklist of amphibians and reptiles of Pakistan. Asiatic Herpetological Research, 10: 191–201
- Klemmer K. 1976. The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. In: G. Kunkel (Ed.). Biogeography and Ecology in the Canary Islands. Dr. Junk, The Hague: 433–456.
- Klütsch C.F.C. 2006. Evolutionary history of Southern Arabian faunal elements with a special focus on habitat fragmentation of two model organisms, *Reissita simonyi* (Rebel, 1899; Lepidoptera: Zygaenidae) and *Hyla savignyi* (Audouin, 1827; Amphibia: Hylidae). Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.) der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn. Bonn, 155+[3] S.
- Kosuch J., Vences M., Dubois A., Ohler A. and Böhme W. 2001. Out of Asia: mitochondrial DNA evidence for an Oriental origin of tiger frogs, genus *Hoplobatrachus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(3): 398–407.
- Kreft H. and Jetz W. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distribution. *Journal of Biogeography*, 37: 2029–2053.
- de Lattin G. 1967. Grundriss der Zoogeographie. G. Fischer, Jena, 602 S.
- **Le Berre M. 1989.** Faune du Sahara. 1. Poissons-Amphibiens-Reptiles. Lechevalier R. Chabaud, Paris, 332 p.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Skorinov D.V. and Rosanov J.M. 2008. A new species of common toads from the Talysh Mountains, south-eastern Caucasus: genome size, allozyme, and morphological evidence. *Russian Journal of Herpetology*, **15**(1): 19–43.
- 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. and Rosanov J.M. 2013. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura: Pelo-

- batidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact. *Organisms Diversity and Evolution*, **13**(3): 433–451.
- Litvinchuk S.N., Mazepa G.O., Kami H.G. and Auer M. 2012a. Taxonomic status and distribution of common toads in Iran. *Herpetological Journal*, 22(4): 271–274.
- Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Schepina N. A., Kazakov V. I., Skorinov D. V. and Borkin L. J. 2012b. The first case of natural triploidy in the Mongolian toad. Russian Journal of Herpetology. 19(4): 333–336.
- Litvinchuk S.N., Mazepa G.O., Pasynkova R.A., Saidov A., Satorov T., Chikin Yu.A., Shabanov D.A., Crottini A., Borkin L.J., Rosanov J.M. and Stöck M. 2011. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49(3): 233–239.
- Liu W., Lathrop A., Fu J., Yang D. and Murphy R.W. 2000. Phylogeny of East Asian bufonids inferred from mitochondrial DNA sequences (Anura: Amphibia). Molecular Phylogenetics and Evolution, 14(3): 423–435.
- Malkmus R. 1995. Die Amphibien und Reptilien Portugals, Madeiras und der Azoren. Verbreitung, Ökologie, Schutz. Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 192 S. (Die Neue Brehm-Bücherei, 621).
- Martínez-Solano Í. 2004. Phylogeography of Iberian Discoglossus (Anura: Discoglossidae). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 42(4): 298–305.
- Marx H. 1968. Checklist of the reptiles and amphibians of Egypt. Special Publication United States Naval Medical Research Unit Number Three, Cairo: IV+91.
- Masroor R. 2012. A Contribution to the Herpetology of Northern Pakistan: the Amphibians and Reptiles of Margalla Hills National Park and Surrounding Regions. Society for the Study of Amphibians and Reptiles in cooperation with Chimaira Buchhandelsgesellschaft mbH, Ithaca (New York, USA), 217 p. (Contribution to Herpetology, 28).
- Matsui M. 2011. On the brown frogs from the Ryukyu Archipelago, Japan, with description of two new species (Amphibia, Anura). *Current Herpetology*, **30**(2): 111–128.
- Min M.S., Yang S.Y., Bonett R.M., Vieites D.R., Brandon R.A. and Wake D.B. 2005. Discovery of the first Asian plethodontid salamander. *Nature*, London, 435(7038): 87–90.
- Möbius K. 1891. Die Tiergebiete der Erde, ihre kartographische Abgrenzung und museologische Bezeichnung. *Archiv für Naturgeschichte*, Berlin, Jahrgang 57, 1(3): 277–291.
- Munguía M., Rahbek C., Rangel T., Diniz-Filho J.A.F. and Araújo M.B. 2012. Equilibrium of global amphibian species distributions with climate. *PloS ONE*, **7**(4): 1–9. e34420. doi:10.1371/journal.pone.0034420.
- Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., Powell G.V.N., Underwood E.C.,

- D'amico J.A., Itoua I., Strand L.E., Morrison J.C., Loucks C.J., Allnutt T.F., Ricketts T.H., Kura Y., Lamoreux J.F., Wettengel W.W., Hedao P. and Kassem K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience*, 51(11): 933–938.
- Padial J.M. and De La Riva I. 2004. Annotated checklist of the amphibians of Mauritania (West Africa). Revista Española de Herpetología, 18: 89–99.
- Pauly G.B., Hillis D.M. and Canatella D.C. 2004. The history of a Nearctic colonization: molecular phylogenetics and biogeography of the Nearctic toads (*Bufo*). Evolution, 58(11): 2517–2535.
- Plötner J., Köhler F., Uzzell T. and Beerli P. 2007. Molecular systematics of amphibians. In: H. Heatwole and M. Tyler (Eds.). Amphibian Biology. Volume 7. Systematics. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia: 2672–2756.
- Poyarkov N.A., Che J., Min M.-S., Kuro-o M., Yan F., Li C., Iizuka K. and Vieites D.R. 2012. Review of the systematics, morphology and distribution of Asian Clawed Salamanders, genus *Onychodactylus* (Amphibia, Caudata: Hynobiidae), with the description of four new species. *Zootaxa*, Auckland (New Zealand), 3465: 1–106.
- Pramuk J.B., Robertson T., Sites J.W. and Noonan B.P. 2008. Around the world in 10 million years: biogeography of the nearly cosmopolitan true toads (Anura: Bufonidae). Global Ecology and Biogeography, 17(1): 72–83.
- **Proches S. and Ramdhani S. 2012.** The world's zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analyses. *BioScience*, **62**(3): 260–270.
- Pyron R.A. and Wiens J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **61**(2): 543–583.
- de Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, **56**(6): 879–886.
- Raffaëlli J. 2007. Les Urodèles du Monde. Penclen édition, [Condé-sur-Noireau], [6]+377 p.
- Ramírez J.M., Vargas J.M. and Guerrero J.C. 1992. Distribution patterns and species diversity in European reptiles. In: Z. Korsós and I. Kiss (Eds.). Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica 19–23 August 1991, Budapest, Hungary. Hungarian Natural History Museum, Budapest: 371–376.
- Real R., Antúnez A. and Vargas J.M. 1992. A biogeographic synthesis of European amphibians. In: Z. Korsós and I. Kiss (Eds.). Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica 19–23 August 1991, Budapest, Hungary. Hungarian Natural History Museum, Budapest: 377–381.
- Recuero E., Iraola A., Rubio X., Machordom A. and García-París M. 2007. Mitochondrial differentiation and biogeography of *Hyla meridionalis* (Anura: Hyli-

- dae): an unusual phylogeographical pattern. *Journal of Biogeography*, **34**(7): 1207–1219.
- Reinig W.F. 1937. Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunenund Florengebiete. Gustav Fischer, Jena, VIII+124 S.
- Rivera X. and Barrio C. 1997. Hipótesis sobre el origen y la evolución de los anfibios del norte de África. *Reptilia*, Müster, **2**(4): 43–48.
- Savage J.M. 1973. The geographic distribution of frogs: patterns and predictions. In: J.L. Vial (Ed.). Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems. University of Missouri Press, Columbia: 351–445.
- Schätti B. and Desvoignes A. 1999. The herpetofauna of southern Yemen and the Sokotra Archipelago. Muséum d'histoire naturelle, Ville de Genève, [6]+178 p. (Instrumenta Biodiversitatis, IV).
- Schleich H.H. and Kästle W. (Eds.). 2002. Amphibians and Reptiles of Nepal. Biology, Systematics, Field Guide. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggell: [2]+X+1201 S.
- Schleich H.H., Kästle W. and Kabisch K. 1996. Amphibians and Reptiles of North Africa. Biology, Systematics, Field Guide. Koeltz Scientific Books, Koenigstein: [4]+627 p.
- Schmidt K.P. 1946. On the zoogeography of the Holarctic Region. *Copeia*, 3: 144–152.
- Sclater P.L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the Class Aves. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society, London, Zoology, 2:* 130–145.
- Scott E. 2005. A phylogeny of ranid frogs (Anura: Ranoidea: Ranidae), based on a simultaneous analysis of morphological and molecular data. *Cladistics*, 21(6): 507–574.
- Shcherbak N.N. 1982. Grundzüge einer herpetogeographischen Gliederung der Paläartis. Vertebrata Hungarica. 21: 227–239.
- Sicilia A., Marrone F., Sindaco R., Turki S. and Arculeo M. 2009. Contribution to the knowledge of Tunisian amphibians: notes on distribution, habitat features and breeding phenology. *Herpetology Notes*, 2: 107–132.
- Smith S.A., Stephens P.R. and Wiens J.J. 2005. Replicate patterns of species richness, historical biogeography, and phylogeny in Holarctic treefrogs. *Evolution*, 59(11): 2433–2450.
- Stöck M., Bretschneider P. and Grosse W.-R. 2001 [2000]. The mating call and male release call of *Bufo raddei* Strauch, 1876 with some phylogenetic implications. *Russian Journal of Herpetology*, **7**(3): 215–226.
- Stöck M., Frynta D., Grosse W.-R., Steinlein C. and Schmid M. 2001. A review of the distribution of diploid, triploid and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in Asia including new data from Iran and Pakistan. *Asiatic Herpetological Research*, 9: 77–100.
- Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsebayeva T., Eremchenko V., Macey J.R., Papenfuss T.J. and Wake D.B. 2006. Evolution of mitochondrial

relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**(3): 663–689.

- Stöck M., Dufresnes C., Litvinchuk S.N., Lymberakis P., Biollay S., Berroneau M., Borzée A., Ghali K., Ogielska M. and Perrin N. 2012. Cryptic diversity among Western Palearctic tree frogs: postglacial range expansion, range limits, and secondary contacts of three European tree frog lineages (*Hyla arborea* group). Molecular Phylogenetics and Evolution, 65(1): 1–9.
- **Tandy M. and Keith R. 1972.** *Bufo* of Africa. In: W.F. Blair (Ed.). Evolution in the genus *Bufo*. University of Texas Press, Austin and London: 119–170.
- Tawfik A.A., Akef M.S.A. and Abdel-Mageid S.S. 1994. Electrophoretic and morphometric evidence for two species of the genus *Rana* (Amphibia, Ranidae) and some aspects of their variability. *Comparative Biochemsitry and Physiology*, 107B(4): 573–577.
- Tunner H.G. 1992. Locomotory behaviour in water frogs from Neusiedlersee (Austria, Hungary). 15 km migration of *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta*. In: Z. Korsós and I. Kiss (Eds.). Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica 19–23 August 1991, Budapest, Hungary. Hungarian Natural History Museum, Budapest: 449–452.
- **Udvardy M.D.F. 1975.** A classification of the biogeographical provinces of the World. *Occasional Paper, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources*, **18**: 1–48.
- Yang H. 1982. The karyotype of the toad Bufo raddei Strauch. Acta Zoologica Sinica, 28(1): 28-34.
- Van Bocxlaer I., Biju S.D., Loader S.P. and Bossuyt F. 2009. Toad radiation reveals into-India dispersal as a source of endemism in the Western Ghats – Sri Lanka biodiversity hotspot. BMC Evolutionary Biology, 9. doi:10.1186/1471-2148-9-131.
- Van Bocxlaer I., Loader S.P., Roelants K., Biju S.D., Menegon M. and Bossuyt F. 2010. Gradual adaptation toward a range-expansion phenotype initiated the global radiation of toads. *Science*, 327(5966): 679.
- Veith M., Fromhage L., Kosuch J. and Vences M. 2006. Historical biogeography of Western pelobatid and pelodytid frogs: a molecular phylogenetic perspective. Contribution to Zoology, 75(3/4): 109–120.
- Vences M. 2007. The Amphibian Tree of Life: Ideologie, Chaos oder biologische Realität. Zeitschrift für Herpetologie, 14: 153–162.
- Vences M. and Wake D.B. 2007. Speciation, species boundaries and phylogeography of amphibians. In: H. Heatwole and M. Tyler (Eds.). Amphibian Biology. Volume 7. Systematics. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia: 2613–2671.
- Vences M., Vieites D.R., Glaw F., Brinkmann H., Kosuch J., Veith M. and Meyer A. 2003. Multiple

- overseas dispersal in amphibians. Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences, **270**(1532): 2435–2442.
- Vences M., Kosuch J., Rödel M.-O., Lötters S., Channing A., Glaw F. and Böhme W. 2004. Phylogeography of *Ptychadena mascareniensis* suggests transoceanic dispersal in a widepsread African—Malagasy frog lineage. *Journal of Biogeography*, 31(4): 593–601.
- Wallace A.R. 1876a. The Geographical Distribution of Animals with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. In two volumes. Volume I. Macmillan and Co., London, XXIV+503 p.
- **Wallace A.R. 1876b.** The Geographical Distribution of Animals with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. In two volumes. Volume II. London: Macmillan and Co., X+607 p.
- Wang Y., Wang X., wang X., Li J., Wang Z. and Chen W. 1997. Chromosome homology between Bufo bufo gargarizans and Bufo raddei. Zoological Research, Bejing, 18(4): 415–419.
- Wiens J.J., Sukumaran J., Pyron R.A. and Brown R.M. 2009. Evolutionary and biogeographic origins of high tropical diversity in Old World frogs (Ranidae). *Evolution*, 63(5): 1217–1231.
- Zangari F., Cimmaruta R. and Nascetti G. 2006. Genetic relationships of the western Mediterranean painted frogs based on allozymes and mitochondrial markers: evolutionary and taxonomic inferrences (Amphibia, Anura, Discoglossidae). Biological Journal of the Linnean Society, 87(4): 515–536.
- Zhao E.-m. 1999. Distribution patterns of amphibians in Temperate Eastern Asia. In: W.E. Duellman (Ed.). Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London: 421–443.

Представлена 10 ноября 2013; принята 10 декабря 2013.

Приложение 1. Описание нового рода жаб Палеарктики.

Strauchophryne gen. nov.

Типовой вид: монгольская жаба, *Bufo raddei* Strauch, 1876, по данному обозначению и по монотипии.

Диагноз. Strauchophryne gen. nov. отличается от других близких родов семейства Bufonidae комбинацией следующих признаков: (i) жаба среднего размера, 40–90 mm; (ii) бугорки на дорзальной поверхности головы и туловища есть; (iii) паротиды большие и широкие, примерно в 1.5 раза длиннее

в длину, чем в ширину; (iv) тимпанум округлый; (v) пальцы задних конечностей с непарными сочленовыми бугорками; (vi) внутренний край предплюсны с продольной кожной складкой. *Strauchophryne* gen. nov. имеет 2n = 22 двуплечих хромосом (20 m + 2 sm), из которых 6 пар макро- и 5 пар микрохромосом; ядрышковый организатор на 4-й паре хромосом (Yang 1982; Wang et al. 1997; Dong et al. 2009; Gong et al. 2009). Размер генома (10.34–11.07 пг), как правило, больше, чем у жаб родов *Bufotes, Epidalea* и *Barbarophryne*, но меньше, чем у жаб рода *Bufo* (Литвинчук и др. 2006, 2008; Litvinchuk et al. 2008, 2012b; наши данные).

Этимология. Род назван в честь академика Александра Александровича Штрауха (1832—1893), основателя российской герпетологии, в знак признания его заслуг в области изучения систематики и распространения амфибий, включая описание типового вида данного рода. Родовое название — слово женского рода.

Распространение. Россия (юг Сибири и Дальнего Востока), Монголия, Северная Корея, северный Китай (Litvinchuk et al. 2012b: fig. 1).

Состав рода. Монотипический, *Bufo raddei* Strauch, 1876 = *Strauchophryne raddei* (Strauch, 1876), comb. nov.

Таксономические комментарии. А.А. Штраух (1876: 53) описал *Bufo raddei* из Ордоса и пустыни Алашань во Внутренней Монголии (Китай). Ранее большинство исследователей (Inger 1972: 115) включали данный вид в группу зелёных жаб, Viridis Group или Bufo viridis group (ныне род Bufotes). Однако исследования по биоакустике (Stöck et al. 2001: 223), экологии (Боркин и Кузьмин 1988) и остеологии (Ратников 1997) показали, что Bufo raddei хорошо отличается как от зелёных жаб, так и от всех остальных палеарктических Bufonidae. Кроме того, анализ ядерной и митохондриальной ДНК выявил, что Bufo raddei образует отдельную ветвь (время дивергенции 18-38 млн. лет назад; Van Bocxlaer et al. 2010), сильно удалённую от представителей рода Bufotes и всех остальных Bufonidae (Liu et al. 2000; Stöck et al. 2006; Che et al. 2011; Van Bocxlaer et al. 2010; Pyron and Wiens 2011; Jeong et al. 2013). Основываясь суммарно на всех этих данных, мы предлагаем выделить Bufo raddei в отдельный род *Strauchophryne*, gen. nov.

Некоторые авторы придерживаются более консервативной позиции, сохраняя группы видов,

выделяемые в последнее десятилетие в отдельные роды, в качестве подродов рода *Bufo* sensu lato и предлагая, таким образом, следовать привычной таксономической практике (Vences 2007: 159; Dubois and Bour 2010: 23). В принципе такой компромисс — не плохое дело. Однако в ряде молекулярных работ было показано, что в таком случае род *Bufo* sensu lato не был бы монофилетическим, так как представители его «подродов» распределяются вперемежку с другими группами жаб, а не сосредотачиваются все в одном кластере (см. Pauly et al. 2004: fig. 2 и 3; Van Bocxlaer et al. 2009: fig. 1; 2010; Pyron and Wiens 2011: 578). Этот же аргумент использован в электронной сводке (Frost 2013, *Bufotes*).

Appendix 1. The description of a new genus of the Palearctic toads.

Strauchophryne gen. nov.

Type species – Mongolian toad, *Bufo raddei* Strauch, 1876, by present designation and by monotypy.

Definition and diagnosis. Strauchophryne gen. nov, can be distinguished from other bufonid genera by the combination of the following characters: (i) medium-sized toads, 40-90 mm; (ii) tubercles on the dorsal surface of head and body present; (iii) parotoids are large and broad, with length in approximately 1.5 times larger than width; (iv) tympanum rounded; (v) toes with unpaired articular tubercles; (vi) inner tarsal ridge present. Strauchophryne subgen. nov. have 2n = 22 biarmed chromosomes (20 m + 2 sm), consisting of six larger pairs and five smaller pairs; the nucleolar organizer on the 4th pair of chromosomes (Yang 1982; Wang et al. 1997; Dong et al. 2009; Gong et al. 2009). Genome size range is 10.34–11.07 pg, as a rule, larger than in toads of genera Bufotes, Epidalea and Barbarophryne, however, less than in *Bufo* (Litvinchuk et al. 2006, 2008, 2012b; our data).

Etymology. The subgenus is named for Academician Alexander Aleksandrovich Strauch (1832–1893), founder of Russian herpetology, in recognition of his valuable contribution to systematics and distribution of amphibians, including the description of the type species of this genus. The generic name is feminine.

Distribution. Russia (southern Siberia and the Far East), Mongolia, North Korea, and northern China (Litvinchuk et al. 2012b: fig. 1).

Species included. *Bufo raddei* Strauch, 1876 = *Strauchophryne raddei* (Strauch, 1876), comb. nov. Monotypic.

Taxonomic comment. A.A. Strauch (1876) described his *Bufo raddei* from Ordos and Alashan Desert, Inner Mongolia, China. Previously, the majority of authors (Inger 1972: 115) included *Bufo raddei* in the group of so called green toads or *Viridis* Group or *Bufo viridis* group (currently the genus *Bufotes*). However, studies on bioacoustics (Stöck et al. 2001: 223), ecology (Borkin and Kuzmin 1988) and osteology (Ratnikov 1997) demonstrated that *Bufo raddei* differs from both "green toads" and other Palearctic bufonids. Moreover, analysis of nuclear and mitochondrial DNA reveal that *Bufo raddei* forms a distinct clade (with divergence time of 18–38 million years ago – Van Bocxlaer et al. 2010), which is markedly distant from the genus

Bufotes and all other Bufonidae (Liu et al. 2000; Stöck et al. 2006; Che et al. 2011; Van Bocxlaer et al. 2010; Pyron and Wiens 2011; Jeong et al. 2013). Based on all these data as a whole, we propose to erect Bufo raddei to a new genus Strauchophryne gen. nov.

Some authors followed more conservative position, recognizing species groups last time erected to distinct genera as subgenera of the genus *Bufo* sensu lato. Thus, they proposed to keep traditional taxonomic practice (Dubois and Bour 2010: 23; Vences 2007: 159). In principle, such a compromise would be a good thing. However, some molecular studies demonstrated that in such case the genus *Bufo* sensu lato would be non-monophyletic (Pauly et al. 2004, fig. 2 µ 3; Van Bocxlaer et al. 2009: fig. 1; Pyron and Wiens 2011: 578). This argument was also used by D. Frost (2013, e.g., *Bufotes*).

Приложение 2. Список видов амфибий, населяющих Палеарктику. **Appendix 2.** The list of amphibians of the Paleartic.

№	Таксон / Тахоп	3C	Энд
	Cryptobranchidae (1 genus, 1 species)		
1	Andrias japonicus (Temminck, 1836)	Ο?	Э
	Hynobiidae (6 genera, 34 species)		
2	Batrachuperus tibetanus Schmidt, 1925	O	_
3	Hynobius (Hynobius) abei Sato, 1934	П	Э
4	Hynobius (Hynobius) dunni Tago, 1931	П	Э
5	Hynobius (Hynobius) hidamontanus Matsui, 1987	П	Э
6	Hynobius (Hynobius) katoi Matsui, Kokuryo, Misawa et Nishikawa, 2004	П	Э
7	Hynobius (Hynobius) leechii Boulenger, 1887	П	Э
8	Hynobius (Hynobius) lichenatus Boulenger, 1883	П	Э
9	Hynobius (Hynobius) naevis (Temminck et Schlegel, 1838)	П	Э
10	Hynobius (Hynobius) nebulosus (Temminck et Schlegel, 1838)	П	Э
11	Hynobius (Hynobius) nigrescens Stejneger, 1907	П	Э
12	Hynobius (Hynobius) okiensis Sato, 1940	П	Э
13	Hynobius (Hynobius) quelpaertensis Mori, 1928	П	Э
14	Hynobius (Hynobius) takedai Matsui et Miyazaki, 1984	П	Э

№	Таксон / Тахоп	3C	Энд
15	Hynobius (Hynobius) tokyoensis Tago, 1931	П	Э
16	Hynobius (Hynobius) tsuensis Abé, 1922	П	Э
17	Hynobius (Hynobius) yangi Kim, Min et Matsui, 2003	П	Э
18	Hynobius (Hynobius) yatsui Oyama, 1947	П	Э
19	Hynobius (Pachypalaminus) boulengeri (Thompson, 1912)	П	Э
20	Hynobius (Pachypalaminus) hirosei Lantz, 1931	П	Э
21	Hynobius (Pachypalaminus) kimurae Dunn, 1923	П	Э
22	Hynobius (Pachypalaminus) stejnegeri Dunn, 1923	П	Э
23	Hynobius (Satobius) retardatus Dunn, 1923	П	Э
24	(Hynobius?) turkestanicus Nikolsky, 1910	П	Э
25	Onychodactylus fischeri (Boulenger, 1886)	П	Э
26	Onychodactylus japonicus (Houttuyn, 1782)	П	Э
27	Onychodactylus koreanus Min, Poyarkov et Vieites, 2012	П	Э
28	Onychodactylus nipponoborealis Kuro-o, Poyarkov et ieites, 2012	П	Э
29	Onychodactylus zhangyapingi Che, Poyarkov et Yan, 2012	П	Э
30	Onychodactylus zhaoermii Che, Poyarkov et Yan, 2012	П	Э
31	Paradactylodon mustersi (Smith, 1940)	П	Э
32	Paradactylodon persicus (Eiselt et Steiner, 1970)	П	Э
33	Ranodon sibiricus Kessler, 1866	П	Э
34	Salamandrella keyserlingii Dybowski, 1870	П	Э
35	Salamandrella schrenkii Strauch, 1870	П	Э
	Plethodontidae (2 genera, 9 species)		
36	Speleomantes (Atylodes) genei (Temminck et Schlegel, 1838)	П	Э
37	Speleomantes (Speleomantes) ambrosii (Lanza, 1955)	П	Э
38	Speleomantes (Speleomantes) flavus (Stefani, 1969)	П	Э
39	Speleomantes (Speleomantes) imperialis (Stefani, 1969)	П	Э
40	Speleomantes (Speleomantes) italicus (Dunn, 1923)	П	Э
41	Speleomantes (Speleomantes) sarrabusensis Lanza, Leo, Forti, Cimmaruta, Caputo et Nascetti, 2001	П	Э
42	Speleomantes (Speleomantes) strinatii (Aellen, 1958)	П	Э
43	Speleomantes (Speleomantes) supramontis (Lanza, Nascetti et Bullini, 1986)	П	Э
44	Karsenia koreana Min, Yang, Bonett, Vieites, Brandon et Wake, 2005	П	Э

№	Таксон / Тахоп	3C	Энд
	Proteidae (1 genus, 1 species)		
45	Proteus anguinus Laurenti, 1768	П	Э
	Salamandridae (14 genera, 53 species)		
46	Calotriton arnoldi Carranza et Amat, 2005	П	Э
47	Calotriton asper (Dugès, 1852)	П	Э
48	Chioglossa lusitanica Bocage, 1864	П	Э
49	Cynops (Cynops) ensicauda (Hallowell, 1861)	П	_
50	Cynops (Cynops) pyrrhogaster (Boie, 1826)	П	Э
51	Euproctus montanus (Savi, 1838)	П	Э
52	Euproctus platycephalus (Gravenhorst, 1829)	П	Э
53	Ichthyosaura alpestris (Laurenti, 1768)	П	Э
54	Lissotriton boscai (Lataste, 1879)	П	Э
55	Lissotriton helveticus (Razoumovsky, 1789)	П	Э
56	Lissotriton italicus (Peracca, 1898)	П	Э
57	Lissotriton lantzi (Wolterstorff, 1914)	П	Э
58	Lissotriton montandoni (Boulenger, 1880)	П	Э
59	Lissotriton vulgaris (Linnaeus, 1758)	П	Э
60	Lyciasalamandra antalyana (Basoglu et Baran, 1976)	П	Э
61	Lyciasalamandra arikani Göçmen et Akman, 2012	П	Э
62	Lyciasalamandra atifi (Basoglu, 1967)	П	Э
63	Lyciasalamandra billae (Franzen et Klewen, 1987)	П	Э
64	Lyciasalamandra fazilae (Basoglu et Atatür, 1974)	П	Э
65	Lyciasalamandra flavimembris (Mutz et Steinfartz, 1995)	П	Э
66	Lyciasalamandra helverseni (Pieper, 1963)	П	Э
67	Lyciasalamandra irfani Göçmen, Arikan et Yalçinkaya, 2011	П	Э
68	Lyciasalamandra luschani (Steindachner, 1891)	П	Э
69	Lyciasalamandra yehudahi Göçmen et Akman, 2012	П	Э
70	Mertensiella caucasica (Waga, 1876)	П	Э
71	Neurergus (Musergus) strauchii (Steindachner, 1887)	П	Э
72	Neurergus (Neurergus) crocatus Cope, 1862	П	Э
73	Neurergus (Neurergus) derjugini (Nesterov, 1916)	П	Э
74	Neurergus (Neurergus) kaiseri Schmidt, 1952	П	Э

N_{2}	Таксон / Тахоп	3C	Энд
75	Neurergus (Neurergus) microspilotus (Nesterov, 1916)	П	Э
76	Ommatotriton nesterovi (Litvinchuk, Zuiderwijk, Borkin, et Rosanov, 2005)	П	Э
77	Ommatotriton ophryticus (Berthold, 1846)	П	Э
78	Ommatotriton vittatus (Gray, 1835)	П	Э
79	Pleurodeles nebulosus (Guichenot, 1850)	П	Э
80	Pleurodeles poireti (Gervais, 1835)	П	Э
81	Pleurodeles waltl Michahelles, 1830	П	Э
82	Salamandra algira Bedriaga, 1883	П	Э
83	Salamandra atra Laurenti, 1768	П	Э
84	Salamandra corsica Savi, 1838	П	Э
85	Salamandra infraimmaculata (Martens, 1885)	П	Э
36	Salamandra lanzai Nascetti, Andreone, Capula et Bullini, 1988	П	Э
37	Salamandra longirostris Joger et Steinfartz, 1994	П	Э
38	Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758)	П	Э
39	Salamandrina perspicillata (Savi, 1821)	П	Э
90	Salamandrina terdigitata (Bonnaterre, 1789)	П	Э
91	Triturus (Triturus) ivanbureschi Arntzen et Wielstra, 2013	П	Э
92	Triturus (Triturus) carnifex (Laurenti, 1768)	П	Э
93	Triturus (Triturus) cristatus (Laurenti, 1768)	П	Э
94	Triturus (Triturus) dobrogicus (Kiritzescu, 1903)	П	Э
95	Triturus (Triturus) karelinii (Strauch, 1870)	П	Э
96	Triturus (Triturus) macedonicus (Karaman, 1922)	П	Э
97	Triturus (Pyronicia) marmoratus (Latreille, 1800)	П	Э
98	Triturus (Pyronicia) pygmaeus (Wolterstorff, 1905)	П	Э
	CAUDATA (Итого / Total: 24 genera, 98 species)	98%	98%
	Палеарктические виды (Palearctic species) – 96	98%	99%
	Ориентальные виды (Oriental species) – 2	2%	50%
	Alytidae (1 genus, 5 species)		
99	Alytes (Alytes) obstetricans (Laurenti, 1768)	П	Э
100	Alytes (Ammoryctis) cisternasii Boscá, 1879	П	Э
101	Alytes (Baleaphryne) dickhilleni Arntzen et García-París, 1995	П	Э

№	Таксон / Тахоп	3C	Энд
102	Alytes (Baleaphryne) maurus Pasteur et Bons, 1962	П	Э
103	Alytes (Baleaphryne) muletensis (Sanchíz et Adrover, 1979)	Π	Э
	Bombinatoridae (1 genus, 3 species)		
104	Bombina (В. bombina группа) bombina (Linnaeus, 1761)	П	Э
105	Bombina (B. bombina группа) variegata (Linnaeus, 1758)	П	Э
106	Bombina (В. orientalis группа) orientalis (Boulenger, 1890)	Π	Э
	Bufonidae (6 genera, 26 species)		
107	Amietophrynus mauritanicus (Schlegel, 1841)	A	Э
108	Barbarophryne brongersmai (Hoogmoed, 1972)	Π	Э
109	Bufo (Bufo) bufo (Linnaeus, 1758)	Π	Э
110	Bufo (Bufo) eichwaldi Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008	П	Э
111	Bufo (Bufo) spinosus Daudin, 1803	П	Э
112	Bufo (Bufo) verrucosissimus (Pallas, 1814)	П	Э
113	Bufo (Torrentophryne) gargarizans Cantor, 1842	П	_
114	Bufo (Torrentophryne) japonicus Temminck et Schlegel, 1838	П	Э
115	Bufo (Torrentophryne) stejnegeri Schmidt, 1931	П	Э
116	Bufotes balearicus (Boettger, 1880)	П	Э
117	Bufotes baturae (Stöck, Schmid, Steinlein et Grosse, 1999)	П	Э
118	Bufotes boulengeri (Lataste, 1879)	П	_
119	Bufotes latastii (Boulenger, 1882)	П	Э
120	Bufotes luristanicus (Schmidt, 1952)	П	Э
121	Bufotes oblongus (Nikolsky, 1896)	П	Э
122	Bufotes pewzowi (Bedriaga, 1898)	П	Э
123	Bufotes pseudoraddei (Mertens, 1971)	П	Э
124	Bufotes shaartusiensis (Pisanets, Mezhzherin et Szczerbak, 1996)	П	Э
125	Bufotes sicula (Stöck, Sicilia, Belfiore, Buckley, Lo Brutto, Lo Valvo et Arculeo, 2008)	П	Э
126	Bufotes surdus (Boulenger, 1891)	П	_
127	Bufotes turanensis (Hemmer, Schmidtler et Böhme, 1978)	П	Э
128	Bufotes viridis (Laurenti, 1768)	П	_
129	Bufotes zamdaensis (Fei, Ye et Huang, 1999)	П	_
130	Bufotes zugmayeri (Eiselt et Schmidtler, 1973)	П	Э

$N_{\overline{2}}$	Таксон / Тахоп	3C	Энд
131	Epidalea calamita (Laurenti, 1768)	Π	Э
132	Strauchophryne raddei (Strauch, 1876)	П	Э
	Colodactylidae (= Discoglossidae sensu stricto, 2 genera, 7 species)		
133	Discoglossus galganoi Capula, Nascetti, Lanza, Bullini et Crespo, 1985	Π	Э
134	Discoglossus jeanneae Busack, 1986	Π	Э
135	Discoglossus montalentii Lanza, Nascetti, Capula et Bullini, 1984	Π	Э
136	Discoglossus pictus Otth, 1837	Π	Э
137	Discoglossus sardus Tschudi, 1837	П	Э
138	Discoglossus scovazzii Camerano, 1878	П	Э
139	Latonia nigriventris (Mendelssohn et Steinitz, 1943)	Π	Э
	Dicroglossidae (3 genera, 3 species)		
140	Euphlyctis cyanophlyctis (Schneider, 1799)	O	_
141	Fejervarya kawamurai Djong, Matsui, Kuramoto, Nishioka et Sumida, 2011	O	_
142	Nanorana quadranus (Liu, Hu et Yang, 1960)	O	_
	Hylidae (1 genus, 11 species)		
143	Hyla (H. arborea группа) arborea (Linnaeus, 1758)	П	Э
144	Hyla (H. arborea группа) felixarabica Gvoždík, Kotlík et Moravec, 2010	Π	_
145	Hyla (H. arborea группа) intermedia Boulenger, 1882	Π	Э
146	Hyla (H. arborea группа) meridionalis Boettger, 1874	Π	Э
147	Hyla (H. arborea группа) molleri Bedriaga, 1890	П	Э
148	Hyla (H. arborea группа) orientalis Bedriaga, 1890	П	Э
149	Hyla (H. arborea группа) sarda (De Betta, 1853)	П	Э
150	Hyla (H. arborea группа) savignyi Audouin, 1827	П	Э
151	Hyla (H. chinensis группа) tsinlingensis Liu et Hu, 1966	П	_
152	Hyla (H. japonica группа) japonica Günther, 1859	П	_
153	Hyla (H. japonica группа) suweonensis Kuramoto, 1980	П	Э
	Megophryidae (1 genus, 3 species)		
154	Scutiger liupanensis Huang, 1985	O	Э
155	Scutiger boulengeri (Bedriaga, 1898)	O	_
156	Scutiger nyingchensis Fei, 1977	O	_
	Microhylidae (1 genus, 1 species)		
157	Kaloula borealis (Barbour, 1908)	O	_

N_{0}	Таксон / Тахоп	3C	Энд
	Pelobatidae (1 genus, 5 species)		
158	Pelobates cultripes (Cuvier, 1829)	П	Э
159	Pelobates fuscus (Laurenti, 1768)	П	Э
160	Pelobates syriacus Boettger, 1889	Π	Э
161	Pelobates vespertinus (Pallas, 1771)	Π	Э
162	Pelobates varaldii Pasteur et Bons, 1959	Π	Э
	Pelodytidae (1 genus, 3 species)		
163	Pelodytes caucasicus Boulenger, 1896	Π	Э
164	Pelodytes ibericus Sánchez-Herraíz, Barbadillo-Escrivá, Machordom et Sanchíz, 2000	Π	Э
165	Pelodytes punctatus (Daudin, 1802)	Π	Э
	Ranidae (3 genera, 46 species)		
166	Glandirana emeljanovi (Nikolsky, 1913)	Π	Э
167	Glandirana rugosa (Temminck et Schlegel, 1838)	Π	Э
168	Glandirana susurra (Sekiya, Miura et Ogata, 2012)	Π	Э
169	Pelophylax (P. esculentus группа) bedriagae (Camerano, 1882)	Π	_
170	Pelophylax (P. esculentus группа) cretensis (Beerli, Hotz, Tunner, Heppich et Uzzell, 1994)	Π	Э
171	Pelophylax (P. esculentus группа) cypriencis Plötner, Baier, Akın, Mazepa, Schreiber, Beerli, Litvinchuk, Bilgin, Borkin et Uzzell, 2012	П	Э
172	Pelophylax (P. esculentus группа) epeiroticus (Schneider, Sofianidou et Kyriakopoulou-Sklavounou, 1984)	П	Э
173	Pelophylax (P. esculentus группа) esculentus (Linnaeus, 1758)	П	Э
174	Pelophylax (P. esculentus группа) grafi (Crochet, Dubois, Ohler et Tunner, 1995)	П	Э
175	Pelophylax (P. esculentus группа) lessonae (Camerano, 1882)	П	Э
176	Pelophylax (P. esculentus группа) perezi (López-Seoane, 1885)	П	Э
177	Pelophylax (P. esculentus группа) ridibundus (Pallas, 1771)	П	Э
178	Pelophylax (P. esculentus группа) saharicus (Boulenger, 1913)	П	Э
179	Pelophylax (P. esculentus группа) shquipericus (Hotz, Uzzell, Günther, Tunner et Heppich, 1987)	П	Э
180	Pelophylax (P. esculentus группа) terentievi (Mezhzherin, 1992)	Π	Э
181	Pelophylax (P. nigromaculatus группа) chosenicus (Okada, 1931)	П	Э
182	Pelophylax (P. nigromaculatus группа) nigromaculatus (Hallowell, 1861)	П	_
183	Pelophylax (P. nigromaculatus группа) plancyi (Lataste, 1880)	П	-

N_{2}	Таксон / Тахоп	3C	Энд
184	Pelophylax (P. nigromaculatus группа) porosus (Cope, 1868)	П	Э
185	Pelophylax (P. nigromaculatus группа) tenggerensis (Zhao, Macey et Papenfuss, 1988)	П	Э
186	Rana (R. amurensis группа) amurensis Boulenger, 1886	П	Э
187	Rana (R. amurensis группа) coreana Okada, 1928	П	Э
188	Rana (R. amurensis группа) kunyuensis Lu et Li, 2002	П	Э
189	Rana (R. chensinensis группа) chensinensis David, 1875	П	_
190	Rana (R. chensinensis группа) culaiensis Li, Lu et Li, 2008	П	Э
191	Rana (R. chensinensis группа) dybowskii Günther, 1876	П	Э
192	Rana (R. chensinensis группа) huanrensis Fei, Ye et Huang, 1990	П	Э
193	Rana (R. chensinensis группа) kukunoris Nikolsky, 1918	П	Э
194	Rana (R. chensinensis группа) maoershanensis Lu, Li et Jiang, 2007	П	Э
195	Rana (R. chensinensis группа) ornativentris Werner, 1903	П	Э
196	Rana (R. chensinensis группа) pirica Matsui, 1991	П	Э
197	Rana (R. chensinensis группа?) tsushimensis Stejneger, 1907	П	Э
198	Rana (R. japonica группа) zhenhaiensis Ye, Fei et Matsui, 1995	П	_
199	Rana (R. japonica группа) japonica Boulenger, 1879	П	Э
200	Rana (R. tagoi группа) sakuraii Matsui et Matsui, 1990	П	Э
201	Rana (R. tagoi группа) tagoi Okada, 1928	П	Э
202	Rana (R. temporaria группа) arvalis Nilsson, 1842	П	Э
203	Rana (R. temporaria группа) asiatica Bedriaga, 1898	П	Э
204	Rana (R. temporaria группа) dalmatina Fitzinger, 1839	П	Э
205	Rana (R. temporaria группа) graeca Boulenger, 1891	Π	Э
206	Rana (R. temporaria группа) iberica Boulenger, 1879	П	Э
207	Rana (R. temporaria группа) italica Dubois, 1987	П	Э
208	Rana (R. temporaria группа) latastei Boulenger, 1879	П	Э
209	Rana (R. temporaria группа) macrocnemis Boulenger, 1885	П	Э
210	Rana (R. temporaria группа) pyrenaica Serra-Cobo, 1993	П	Э
211	Rana (R. temporaria группа) temporaria Linnaeus, 1758	П	Э
	Rhacophoridae (2 genera, 3 species)		
212	Buergeria buergeri (Temminck et Schlegel, 1838)	O	Э
213	Rhacophorus arboreus (Okada et Kawano, 1924)	O	Э
214	Rhacophorus schlegelii (Günther, 1858)	О	Э

№	Taкcoн / Taxon	ЗС	Энд
	ANURA (Итого / Total: 23 genera, 116 species)	116	84%
	Палеарктические виды (Palearctic species) – 105	91	88%
	Ориентальные виды (Oriental species) – 10	9%	40%
	Афротропические виды (Afrotropical species) – 1	1%	100%
	AMPHIBIA (Итого / Total: 47 genera, 214 species)	214	90%
	Палеарктические виды (Palearctic species) – 201	94%	93%
	Ориентальные виды (Oriental species) – 12	6%	42%
	Афротропические виды (Afrotropical species) – 1	<1%	100%

Сокращения: 3C — зоогеографический статус видов с учётом их филогенетического положения, A — афротропический, Π — палеарктический и O — ориентальный виды; ∂ — эндемизм и ∂ — эндемики Палеарктики.

Abbreviations: 3C – zoogeographic status of species taking into account their phylogenetic position: A – Afrotropical, O – Oriental and Π –Palearctic; $\partial u \partial$ means endemism, and ∂ is species endemic to the Palearctic.